

*Analyse de la réponse des oiseaux forestiers aux
degrés d'altération des forêts âgées dans les UTA de la Gaspésie*

Pierre Drapeau, Philippe Cadieux, Alain Leduc

*Rapport scientifique produit pour la Table de Gestion Intégrée des
Ressources et du Territoire de la Gaspésie*

*Laboratoire de recherche sur la biodiversité des écosystèmes forestiers
Centre d'étude de la forêt*

*Chaire de recherche en aménagement durable des forêts UQAT-UQAM
Université du Québec à Montréal*

Janvier 2025



Ce document devrait être cité comme suit : Drapeau, P., Cadieux, P., Leduc, A. 2025. Analyse de la réponse des oiseaux forestiers aux degrés d’altération des forêts âgées dans les UTA de la Gaspésie. Rapport scientifique présenté à la Table de gestion intégrée du territoire et des ressources de la Gaspésie par le laboratoire de recherche sur la biodiversité des écosystèmes forestiers du Centre d’étude de la forêt et de la Chaire en aménagement durable des forêts UQAT-UQAM. 65 p. + Annexe.

Table des matières

1. Mandat	6
2. Contexte	6
3. Méthodologie	9
3.1 Récolte et traitement des données d'oiseaux en forêt boréale provenant de l'Atlas des oiseaux nicheurs du Québec.....	9
3.2 Variables affectant la détection des individus et variables caractérisant l'habitat aux échelles locales et du paysage	13
3.3 Analyses statistiques	15
3.3.1 Réponse des oiseaux aux changements régionaux de la structure d'âge de la forêt boréale	15
3.3.1 Modèles de BRT.....	16
3.3.2 Projections de la densité estimée des populations actuelles et passées à l'échelle du Québec, de la Gaspésie et des UTA de la Gaspésie.....	17
3.3.3 Analyse des changements des populations au cours des derniers 30 ans à l'échelle du Québec, de la Gaspésie et des UTA de la Gaspésie.....	19
3.3.4 Variations de la densité des espèces sensibles en fonction des degrés d'altération de forêts âgées	20
4. Résultats	21
4.1 Comparaison des conditions forestières du 2 ^{ième} (1980 – 1990) et 4 ^{ième} (2010 – 2020) inventaire décennal l'échelle de la forêt boréale du Québec	21
4.2 Comparaison des conditions forestières du 2 ^{ième} (1980 – 1990) et 4 ^{ième} (2010 – 2020) inventaire décennal pour la Gaspésie	22
4.3 Proportions de forêts âgées et degré d'altération des forêts âgées dans les UTA de la Gaspésie.....	23
4.4 Estimations par modélisation des changements de densités des espèces d'oiseaux associés aux forêts matures et âgées pour le Québec et la Gaspésie.....	26
4.5 Réponse numérique du groupe des espèces d'oiseaux sensibles à la perte de forêts âgées au sein des UTA entre les conditions forestières du 2 ^{ième} (1980 - 1990) et du 4 ^{ième} inventaire forestier décennal (2010 – 2020)	31
4.6 Réponses numériques des espèces individuelles qui sont sensibles à la perte de forêts âgées aux trois degrés d'altération de forêts âgées de la Gaspésie	34
5. Discussion	38
5.1 Réponses des oiseaux au leg des changements du couvert forestier entre le 2 ^{ième} et le 4 ^{ième} inventaire décennal.....	38
5.2 Réponses des espèces aux degrés d'altération des forêts âgées	44
6. Conclusions.....	50
7. Recommandations.....	52
8. Références.....	57

Liste des Tableaux

Tableau 1. Liste des espèces d'oiseaux sélectionnées en fonction de leur association aux forêts matures et âgées en forêt boréale avec un nombre minimal de 80 détections lors des inventaires de points d'écoute du 2 ^e Atlas d'oiseaux nicheurs du Québec méridional.....	11
Tableau 2. Variables de détection et d'habitat décrivant le couvert forestier à l'échelle locale et à l'échelle du paysage.....	14
Tableau 3. Proportions de forêts âgées dans les unités territoriales d'analyse (UTA) en fonction des périodes correspondant au 2 ^e et au 4 ^e inventaire décennal de la forêt publique du Québec. Les couleurs représentent les degrés d'altération des forêts âgées. Le rouge représente le degré d'altération fort correspondant à moins de 30% de la valeur moyenne historique de forêts âgées sur le territoire. Le jaune représente le niveau d'altération moyen où il y a entre 30% et 50% de la valeur moyenne historique de vieilles forêts. Le vert représente le degré d'altération faible, où il y a entre plus de 50% de la valeur moyenne historique de vieilles forêts.	25
Tableau 4. Déviance expliquée, corrélation entre les valeurs prévues et les valeurs observées selon la validation croisée, et variation en pourcentage de la densité d'individus chanteurs par 100 ha estimée par les modèles BRT pour les conditions forestières passées (inventaire du 2e décennal : 1980 – 1990) et récentes (inventaire du 4e décennal : 2010 – 2020). Ces variations ou changements sont présentés à la fois pour la forêt boréale à l'échelle du Québec et de la Gaspésie. Les espèces sont présentées selon un gradient allant des plus fortes baisses aux plus fortes hausses pour la Gaspésie. À l'échelle de la Gaspésie, les estimations de densités ne concernent que la forêt boréale soit les domaines bioclimatiques de la sapinière à bouleau blanc (Robitaille et Saucier, 1998).	28
Tableau 5. Variations moyennes des densités des 9 espèces sensibles à la perte de forêts âgées entre les périodes d'inventaire des oiseaux pour le premier 1984 à 1989 et le deuxième 2010 à 2014 Atlas d'oiseaux nicheurs du Québec méridional. Les 7 UTA* en italique renvoient à des unités territoriales d'analyse dont le pourcentage du territoire en sapinière à bouleau blanc est trop faible pour que le calcul de variations densités des populations d'oiseaux soient représentatives de l'UTA puisqu'elles sont dominées par la sapinière à bouleau jaune. Les UTA dont les valeurs moyennes de baisses de densités du groupe des 9 espèces sont inférieures à 25% pour la période de 2010 à 2014 par rapport à la période de 1981 à 1992 sont considérées comme faiblement affectées (vert) par la perte de forêts âgées. Les UTA dont les valeurs moyennes de baisses de densités sont supérieures à 25%, mais inférieures à 50% sont considérées comme moyennement affectées (jaune) par la perte de forêts âgées tandis que les UTA dont les valeurs sont égales ou supérieures à 50% sont fortement affectées par la perte de forêts âgées (rouge).	32

Liste des Figures

Figure 1. Répartition des points d'écoute du 2 ^e Atlas des oiseaux nicheurs du Québec au sein de la sapinière à bouleau blanc et de la pessière à mousses.....	10
Figure 2. Proportions de la superficie couverte par différents types de couverts forestiers pour les périodes du 2 ^{ième} (1980 – 1990) et 4 ^{ième} (2010 – 2020) inventaire décennal de la forêt boréale du Québec.....	22
Figure 3. Proportion de la superficie couverte par différents types de couvert forestier pour les périodes du 2 ^{ième} (1980 – 1990) et 4 ^{ième} inventaire décennal (2010 – 2020) en Gaspésie (toutes les UTA combinées)	23
Figure 5. Changements des populations des 36 espèces analysées entre le premier et le deuxième atlas d'oiseaux nicheurs pour l'ensemble du Québec méridional et pour la Gaspésie. Les acronymes et les noms complets des noms d'espèces d'oiseaux sont présentés au Tableau 1.	31
Figure 6. Carte des baisses de densités des oiseaux sensibles à la perte des forêts âgées pour la période de 2010 – 2014 par rapport aux densités estimées pour la période de 1984 – 1989. Les parties mauves sur la carte représentent les UTA qui sont principalement en sapinière à bouleau jaune avec très peu de couvertures par nos projections de densités de populations qui sont uniquement basées sur les données d'abondance des oiseaux en sapinière à bouleau blanc.	33
Figure 7. Variations de la densité estimée des populations des 9 espèces qui sont sensibles à la perte de forêts âgées en Gaspésie en fonction de la proportion et du degré d'altération de forêts âgées au sein des UTA. La figure A) présente les résultats en fonction du degré d'altération de forêts âgées pour l'unité homogène MESm où la valeur moyenne historique de forêts âgées a été évaluée à 76%. La figure B) présente les résultats en fonction du degré d'altération de forêts âgées pour l'unité homogène MESt où la valeur moyenne historique de forêts âgées a été évaluée à 86%.....	37
Figure 8. Proportion de forêt âgées de plus de 100 ans (moyenne et écart-type) maintenues sur le territoire en fonction des cycles de feux observables en forêt boréale au Québec. La mesure d'écart-type autour de la moyenne constitue l'enveloppe de variabilité autour de laquelle l'approche écosystémique préconise ses cibles d'aménagement pour l'enjeu des forêts âgées. Nous y ajoutons les degrés d'altération des forêts âgées préconisés par le MRNF pour ce même enjeu (Adapté de Drapeau et al., 2009a).	48

1. Mandat

Le présent mandat donné par la Table de Gestion Intégrée du territoire (TGIRT) de la Gaspésie au laboratoire de recherche sur la biodiversité des écosystèmes forestiers de l'UQAM, porte sur l'utilisation des oiseaux comme indicateurs de la biodiversité pour mesurer la capacité de la stratégie d'aménagement durable des forêts (SADF) à rencontrer l'objectif du maintien de la biodiversité en forêt commerciale aménagée. Plus spécifiquement ce travail porte sur une analyse quantitative de la réponse numérique des oiseaux aux divers degrés d'altération des forêts âgées associés à l'orientation du MRNF en matière de structure d'âge des forêts à maintenir dans ses unités d'aménagement.

Ce projet origine de discussions avec des biologistes de la Direction de la gestion des forêts de la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine et le laboratoire de recherche sur la biodiversité des écosystèmes forestiers de l'UQAM sur la possibilité d'évaluer la capacité des orientations de la structure d'âge des forêts développées dans le cadre de la SADF du MRNF à maintenir les populations d'oiseaux forestiers associés aux forêts âgées. Fort d'une étude menée par notre laboratoire pour le ministère des Forêts de la Faune et des Parcs du Québec (Cadieux et al., 2020), où nous avons évalué pour l'ensemble de la forêt boréale commerciale les effets des pratiques d'aménagement de ce biome sur ses populations d'oiseaux nous avons repris les analyses pour la Gaspésie.

2. Contexte

La mise en œuvre de la Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier par le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) a conduit à l'élaboration d'une stratégie d'aménagement durable des forêts (MFFP 2015) ainsi qu'à un nouveau Règlement d'aménagement forestier durable (RADF 2018) qui s'alignent sur les principes de l'aménagement écosystémique et qui préconise entre autres, la diminution des écarts entre la forêt naturelle et la forêt aménagée (Gauthier et al., 2008). La prémissse de l'approche écosystémique est qu'en maintenant les forêts aménagées dans un état proche des forêts préindustrielles quant à leur structure d'âge sur le territoire, on favoriserait la conservation d'espèces

ayant évolué dans ces mosaïques d'habitat et qui se sont adaptées au fil du temps aux variations historiques induites par les perturbations naturelles (Gauthier et al., 2008). Un des enjeux clés associé à cette réduction des écarts entre la forêt aménagée et la forêt naturelle renvoie donc à la structure d'âge des forêts (Bergeron et al., 2002, Gauthier et al., 2008, Drapeau et al., 2009a, Jetté et al., 2013). Drapeau et al., (2016) ont démontré que les communautés d'oiseaux forestiers en forêt boréale et en forêt hémiboréale ont, au Canada, évolué en fonction des régimes historiques de perturbations naturelles. Ils ont également argumenté qu'aménager la forêt selon une stratégie écosystémique qui soit à même de maintenir une structure d'âge des forêts dans les limites de leur variabilité naturelle est susceptible de préserver à long terme l'intégrité écologique de l'avifaune en forêt aménagée.

Une approche complémentaire à l'idée d'aménager la forêt à l'intérieur de ses limites de variabilité naturelle consiste à évaluer la réponse individuelle des espèces et de leurs populations à l'altération de leur habitat. Cette approche centrée sur les espèces sensibles est complémentaire à l'approche écosystémique fondée sur la variabilité de la structure d'âge des forêts (Drapeau et al., 2009a). De nombreux travaux menés sur les espèces de vertébrés, notamment chez les oiseaux, tant en biologie de la conservation qu'en écologie du paysage ont montré que la réponse des espèces et de leurs populations à l'altération de leur habitat peut être proportionnelle à cette altération ou montrer une chute abrupte qui traduit une réponse en seuil. La détection d'un seuil d'altération de son habitat chez une espèce représente un signal d'alerte où la probabilité qu'une population puisse se maintenir devient risquée (Radford et al., 2005; Drapeau et al., 2009a, Betts et al., 2007, Villard & Jonsson 2009). En biologie de la conservation, il est recommandé de s'éloigner de cette zone et non d'en faire une cible de gestion en raison de l'instabilité élevée des populations d'espèces à ces points ou ces zones de changements (Radford et al., 2005, Betts et al., 2007, Villard & Jonsson 2009b). Dans le cadre spécifique de l'aménagement durable du territoire forestier, plusieurs espèces d'oiseaux sont associées aux forêts âgées (Drapeau et al., 2000, Imbeau et al., 2001, Cadieux & Drapeau 2017).

Pour diminuer les écarts entre la forêt naturelle et la forêt aménagée et répondre aux enjeux écologiques de structure d'âge des paysages forestiers, le gouvernement du Québec (MFFP, 2016) a établi des degrés d'altération des forêts âgées en lien avec leur proportion historique dans les unités d'aménagement forestier au sein des unités territoriales d'analyses (UTA). Pour la Gaspésie, ces degrés d'altération vont de 30% et moins de la valeur historique de forêts âgées de plus de 80 ans pour un degré d'altération fort, à plus de 30% et à moins de 50% pour un degré d'altération moyen et, à plus de 50% pour un degré d'altération faible. Cependant, l'efficacité de pareilles cibles à maintenir les populations d'oiseaux sur le territoire forestier demeure incertaine. Ces degrés d'altération des forêts âgées sont-ils adéquats ou deviennent-ils préoccupants pour le maintien des populations d'oiseaux sensibles à l'aménagement forestier en forêt boréale, notamment celles associées aux forêts âgées? Mesurer la réponse des espèces aux degrés d'altération des forêts âgées peut donc permettre d'évaluer l'efficacité des modalités d'aménagement et au besoin d'ajuster ces dernières en lien avec les exigences écologiques des espèces pour atténuer leur déclin (Kneeshaw et al., 2000, Drapeau et al., 2008).

Les inventaires d'oiseaux réalisés au moyen de la méthode des points d'écoute sur l'ensemble du Québec méridional pour le 2e Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional (Robert et al., 2019) offrent une opportunité unique d'évaluer la tolérance et la résilience des populations d'oiseaux aux changements de leur habitat afin de déterminer comment l'aménagement forestier des 40 dernières années a modifié les populations. Il devient ainsi possible de vérifier si les degrés d'altération de forêts âgées récemment établis dans le nouveau régime d'aménagement durable des forêts mettent ou non à risque les populations d'oiseaux sensibles à l'aménagement forestier. Les espèces d'oiseaux sensibles à l'aménagement forestier recoupent celles qui sont fortement associées aux forêts matures et âgées et qui dépendent d'attributs clés s'y retrouvant, tels que le bois mort, les arbres de grand diamètre et une structure forestière complexe (Drapeau et al., 2003, 2009b, Imbeau et al., 2001, Schieck & Song 2006).

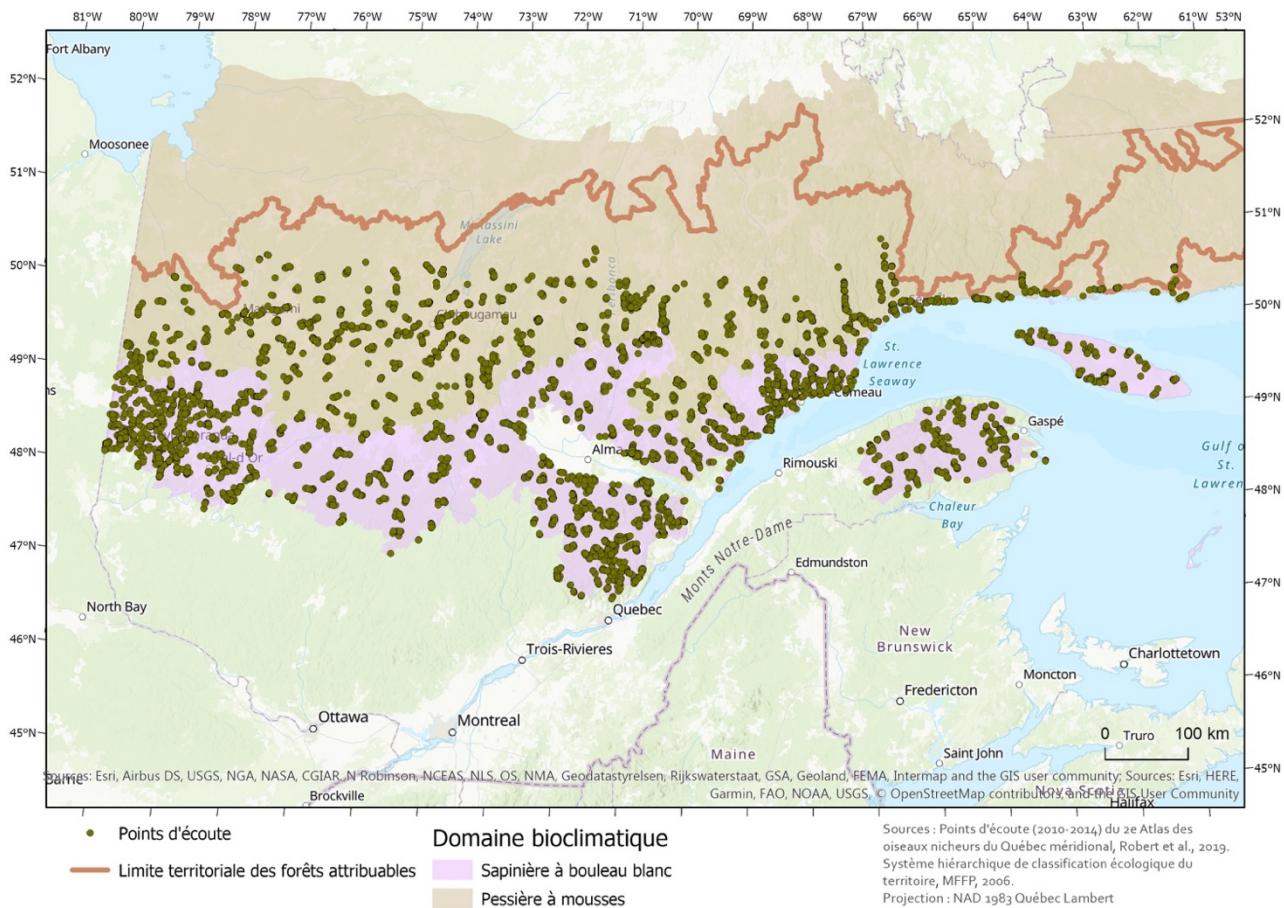
Dans le cadre du présent mandat, nous avons donc repris à l'échelle de la Gaspésie des analyses préalablement menées sur l'ensemble de la forêt boréale commerciale pour brosser le portrait de la réponse numérique des oiseaux forestiers aux changements du couvert forestier entre le moment du premier Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional (1984 – 1989 ; Gauthier & Aubry 1995) qui correspondait au 2^e inventaire décennal forestier et celui du deuxième Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional (2010 – 2014 ; Robert et al., 2019) qui correspondait au 4^e inventaire décennal forestier.

3. Méthodologie

3.1 Récolte et traitement des données d'oiseaux en forêt boréale provenant de l'Atlas des oiseaux nicheurs du Québec

Dans le cadre de la réalisation du 2^e Atlas des oiseaux nicheurs du Québec (Robert et al., 2019), on a sélectionné 9424 points d'écoute répartis dans la sapinière à bouleau blanc et la pessière à mousses de la forêt boréale attribuable à l'aménagement forestier (Figure 1). Ces points d'écoute sont principalement localisés près d'une route et caractérisent autant des habitats forestiers que non forestiers. Ils ont été réalisés entre les mois de juin et juillet de 2010 à 2014 de 4 h à 10 h. Toutes les espèces d'oiseaux ont été notées pour une durée totale de 5 minutes d'écoute (Figure 1). Chaque route comporte de 3 à 36 points d'écoute séparés d'une distance minimale de 300 m telle qu'indiquée par le guide du participant de l'Atlas des oiseaux nicheurs du Québec (2011) sous la supervision de Regroupement QuébecOiseaux, du Service canadien de la faune et d'Études d'Oiseaux Canada.

Figure 1. Répartition des points d'écoute du 2^e Atlas des oiseaux nicheurs du Québec au sein de la sapinière à bouleau blanc et de la pessière à mousses.



Afin de minimiser le risque d'erreurs associé aux conditions météorologiques pouvant nuire à la détection des espèces, et ce malgré les instructions claires fournies aux « *atlasseurs* », nous avons retiré des analyses les points d'écoute contenant moins que 6 espèces d'oiseaux. Ce retrait des points d'écoute avec peu d'espèces a été déterminé en analysant la distribution de fréquence du nombre d'espèces détectées dans les 9424 points d'écoute de la base de données. Il part de la prémissse que le nombre d'espèces détectées au point nous renseigne sur la qualité du dénombrement, et ce même si certains types de forêts (les pinèdes de pins gris) peuvent contenir peu d'espèces. Cette première analyse a éliminé 1069 points d'écoute. Afin d'accroître la précision des estimations d'abondance d'espèces, les points d'écoute retenus ont été regroupés le long des routes d'où ils proviennent. Les routes contenant moins de 4 points d'écoute

ont été éliminées, ce qui a mené au retrait de 314 stations additionnelles. De plus, les routes situées au nord du 51^e parallèle (3 routes et 15 points d'écoute) ont été éliminées, car certaines variables d'habitat n'étaient pas disponibles à ces latitudes. Au total nos analyses ont donc porté sur 8026 points d'écoute regroupés en 680 routes qui constituent l'objet d'étude dans les analyses ultérieures de cet imposant jeu de données ornithologiques.

Dans cette étude, nous avons retenu 36 espèces d'oiseaux reconnues pour leur association aux forêts matures et âgées (Drapeau et al., 2000, 2003, 2016, Imbeau et al., 1999, 2001, Nappi et al., 2015, Cadieux et Drapeau 2017), ayant une abondance minimale de 80 individus détectés sur l'ensemble des 680 routes (Tableau 1).

Tableau 1. Liste des espèces d'oiseaux sélectionnées en fonction de leur association aux forêts matures et âgées en forêt boréale avec un nombre minimal de 80 détections lors des inventaires de points d'écoute du 2^e Atlas d'oiseaux nicheurs du Québec méridional.

Nom commun	Code	Nom scientifique	Association à un couvert forestier
Pic maculé	PIMA	<i>Sphyrapicus varius</i>	Mixte ou décidu
Pic mineur	PIMI	<i>Picoides pubescens</i>	Mixte ou décidu
Pic chevelu	PICH	<i>Picoides villosus</i>	Mixte ou décidu
Pic à dos noir	PIDN	<i>Picoides arcticus</i>	Résineux
Grand Pic	GRPI	<i>Dryocopus pileatus</i>	Mixte ou décidu
Moucherolle à côtés olive	MOCO	<i>Contopus cooperi</i>	Résineux
Moucherolle à ventre jaune	MOVJ	<i>Empidonax flaviventris</i>	Résineux
Moucherolle tchébec	MOTC	<i>Empidonax minimus</i>	Mixte ou décidu
Viréo à tête bleue	VITB	<i>Vireo solitarius</i>	Mixte ou décidu
Viréo aux yeux rouges	VIYR	<i>Vireo olivaceus</i>	Mixte ou décidu
Mésange à tête noire	METN	<i>Poecile atricapillus</i>	Mixte ou décidu
Mésange à tête brune	METB	<i>Poecile hudsonicus</i>	Résineux
Sittelle à poitrine rousse	SIPR	<i>Sitta canadensis</i>	Résineux
Grimpereau brun	GRBR	<i>Certhia americana</i>	Résineux
Troglodyte des forêts	TRMI	<i>Troglodytes hiemalis</i>	Résineux

Roitelet à couronne dorée	ROCD	<i>Regulus satrapa</i>	Résineux
Roitelet à couronne rubis	ROCR	<i>Regulus calendula</i>	Résineux
Grive fauve	GRFA	<i>Catharus fuscescens</i>	Mixte ou décidu
Grive à dos olive	GRDO	<i>Catharus ustulatus</i>	Résineux
Paruline obscure	PAOB	<i>Leiothlypis peregrina</i>	Résineux
Paruline tigrée	PATI	<i>Setophaga tigrina</i>	Résineux
Paruline bleue	PABL	<i>Setophaga caerulescens</i>	Mixte ou décidu
Paruline à croupion jaune	PACJ	<i>Setophaga coronata</i>	Résineux
Paruline à collier	PACL	<i>Setophaga americana</i>	Mixte ou décidu
Paruline à gorge noire	PAGN	<i>Setophaga virens</i>	Résineux
Paruline à gorge orangée	PAGO	<i>Setophaga fusca</i>	Mixte ou décidu
Paruline à poitrine baie	PAPB	<i>Setophaga castanea</i>	Résineux
Paruline rayée	PARA	<i>Setophaga striata</i>	Résineux
Paruline noir et blanc	PANB	<i>Mniotilla varia</i>	Mixte ou décidu
Paruline flamboyante	PAFL	<i>Setophaga ruticilla</i>	Mixte ou décidu
Paruline couronnée	PACO	<i>Seiurus aurocapilla</i>	Mixte ou décidu
Paruline du Canada	PACA	<i>Cardellina canadensis</i>	Mixte ou décidu
Roselin pourpré	ROPO	<i>Haemorhous purpureus</i>	Mixte ou décidu
Bec-croisé bifascié	BCBI	<i>Loxia leucoptera</i>	Résineux
Tarin des pins	TAPI	<i>Spinus pinus</i>	Résineux
Gros-bec errant	GBER	<i>Coccothraustes vespertinus</i>	Mixte ou décidu

Les analyses statistiques ont porté sur l'abondance moyenne d'une espèce sur une route donnée (le nombre total d'individus détectés divisé par le nombre de points d'écoute échantillonnés sur la route). Pour éviter la surestimation d'individus, car certaines espèces se déplacent en groupes, ainsi qu'éliminer des erreurs potentielles de prises de données, nous avons limité à 4 le nombre maximal d'individus de la même espèce détectés simultanément à chaque point d'écoute.

3.2 Variables affectant la détection des individus et variables caractérisant l'habitat aux échelles locales et du paysage

Deux variables pouvant affecter la détection des individus ont été extraites de la base de données du 2^e Atlas des oiseaux nicheurs du Québec et ont été incorporées dans nos modèles comme variables explicatives, soit le jour julien et l'heure des dénombrements d'oiseaux (Tableau 2). Ces variables tiennent compte des changements possibles des manifestations acoustiques des oiseaux chanteurs qui sont influencées par l'heure du jour et le moment de la saison où sont réalisés les inventaires d'oiseaux pendant la saison de nidification (Ralph & Scott, 1981, Bibby et al., 1992, Drapeau et al., 1999).

À l'intérieur d'un rayon de 100 m (conditions locales d'habitat) autour de chaque point d'écoute les proportions de 9 types d'habitats ont été quantifiées en croisant les informations des cartes écoforestières du 4^e inventaire écoforestier (MRNF 2011) à celles provenant des cartes de l'historique des perturbations récemment mises à jour (MFFP 2019a, b). Ici, les conditions forestières du 4^e inventaire décennal s'échelonnant par comme les prises de photos aériennes ont été réalisées à des périodes variables d'une région à l'autre du Québec, les conditions forestières du 4^e inventaire décennal n'ont pas été vieillies par rapport à la date d'échantillonnage des oiseaux (par exemple la prise de photos du 4e inventaire décennal date de 2004 en Gaspésie, Jason Argouin communication personnelle). La mise à jour du 4^e inventaire décennal a été uniquement faite par rapport aux perturbations (coupes et feux) sur les cartes écoforestières. Un écart de 6 à 10 ans entre les inventaires d'oiseaux et l'état du couvert forestier ne traduit pas un changement écologique marqué des conditions d'habitats pour les oiseaux. Pareils changements du couvert forestier s'articulent habituellement sur plusieurs décennies où la production d'attributs d'habitats particuliers pour les oiseaux deviennent disponibles (Drapeau et al., 2009b, Kneeshaw et Gauthier 2003). De fait, les résultats de nos analyses entre la réponse des oiseaux aux conditions du couvert forestier avec ce faible décalage de 6 à 10 ans entre les données forestières et le moment des inventaires d'oiseaux reflète au pire une plus grande tolérance des oiseaux de forêts âgées aux conditions de forêts légèrement plus jeunes. L'âge estimé d'un peuplement forestier, sa composition,

sa hauteur et le temps depuis la dernière perturbation sont à la base de la classification des habitats décrits au tableau 2. Pour chaque route, la moyenne des proportions de chaque habitat a été compilée. Les mêmes catégories d'habitats ont été utilisées afin décrire le contexte du paysage au pourtour des routes dans un rayon de 5 km autour de chaque route (Tableau 2).

Il est à noter que la carte de l'historique des perturbations a permis de démarquer entre les forêts de plus de 7 m qui ont été perturbées récemment (forêt de < 50 ans) de celles qui 50 ans et plus. Cela a permis de raffiner les analyses selon le degré de maturité du couvert qui s'avère une caractéristique clé dans la probabilité d'occupation de l'habitat chez plusieurs espèces d'oiseaux forestiers. Tout au long de ce rapport, gardons en tête cette distinction capitale entre les forêts matures 50 ans et plus (ci-après désignées de forêts matures de plus de 7m) de celles de moins de 50 ans (ci-après désignées jeunes forêts de plus de 7m), car le maintien selon le RADF (2018) de 30% (60% en Gaspésie, Jason Argouin communication personnelle) de forêts de plus de 7 m au sein des unités territoriales d'analyse (UTA) considère indistinctement ces deux types de forêts.

Tableau 2. Variables de détection et d'habitat décrivant le couvert forestier à l'échelle locale et à l'échelle du paysage.

Type de variables	Variables	Description	Étendue des valeurs
Détection	JulianD	Jours juliens	151-190
	Time	Heure de l'échantillonnage à la station de point d'écoute	4.56– 9.65
Locale (100m autour de la station)	FM_100m	Pourcentage de Forêts matures (> 50 ans ^a et > 7 m)	0-100%
	FMR_100m	Pourcentage de Forêts résineuses matures (> 50 ans ^a et > 7 m)	0-97%
	FMFeMi_100m	Pourcentage de Forêts mixtes et feuillues matures (> 50 ans ^a et > 7 m)	0-81%
	For80_100m	Pourcentage de Forêts âgées (> 80 ans ^b)	0-100%
	For80R_100m	Pourcentage de Forêts résineuses âgées (> 80 ans ^b)	0-100%

For80FeMi_100m	Pourcentage de Forêts mixtes et feuillues âgées (> 80 ans ^b)	0-88%
PertR_100m	Pourcentage de Perturbations récentes (< 4 m de hauteur)	0-68%
Pert_7m_100m	Pourcentage de jeunes forêts de > 7 m ayant été perturbées de moins de 50 ans ^a	0-77%
Ouvert_100m	Pourcentage de Terrains non forestiers	0-100%
<hr/>		
Paysage (5km autour de la station)	FM_5km	Pourcentage de Forêts matures (> 50 ans ^a et > 7 m)
	FMR_5km	Pourcentage de Forêts résineuses matures (> 50 ans ^a et > 7 m)
	FMFeMi_5km	Pourcentage de Forêts mixtes et feuillues matures (> 50 ans ^a et > 7 m)
<hr/>		
For80_5km		
Pourcentage de Forêts âgées (> 80 ans ^b)		
<hr/>		
For80R_5km		
Pourcentage de Forêts résineuses âgées (> 80 ans ^b)		
<hr/>		
For80FeMi_5km		
Pourcentage de Forêts mixtes et feuillues âgées (> 80 ans ^b)		

^a Selon les cartes de l'historique de perturbations (MFFP 2019a, b)

^b Selon les cartes écoforestières du 4e inventaire écoforestier (MRNF 2011)

3.3 Analyses statistiques

3.3.1 Réponse des oiseaux aux changements régionaux de la structure d'âge de la forêt boréale

La littérature scientifique a depuis plusieurs décennies documenté les effets des régimes d'aménagement forestier équienne à courte révolution sur la dynamique des écosystèmes boréaux et sa biodiversité (Bergeron et al., 1999, 2002, Gauthier et al., 2008, 2015). L'un des écarts importants entre ces régimes d'aménagement et la dynamique naturelle des forêts renvoie à la réduction importante de la proportion des forêts matures et âgées au détriment d'une augmentation de la proportion de territoires en régénération et en jeunes forêts (Bergeron et al., 2001, Bergeron, 2004, Bergeron et al., 2006, Gauthier et al., 2008, Cyr et al., 2009, Drapeau et al., 2009a). Cette conversion vers une matrice forestière dominée par des peuplements plus jeunes pose directement la question de la capacité de la faune et de la flore associées aux forêts matures et âgées à se maintenir dans des conditions où elles voient leur habitat diminuer et se fragmenter dans le paysage. Nous examinons sur l'ensemble de la forêt boréale attribuable

à la récolte ligneuse la réponse des populations d'oiseaux aux changements de la structure d'âge de la forêt et les résultats qui en découlent sont ensuite utilisés pour calculer les projections de densités de populations des 36 espèces d'oiseaux analysées en fonction des conditions forestières qui prévalent en Gaspésie.

3.3.1 Modèles de BRT

Pour ce faire, nous avons utilisé l'approche d'analyse des arbres de régression amplifiés (*boosted regression trees* – ci-après désignée BRT; Elith et al., 2008, Leathwick, et al., 2006), pour modéliser la relation entre les variations d'abondance des oiseaux et leur habitat sur l'ensemble de la forêt boréale du Québec, en considérant leurs conditions moyennes d'habitat aux échelles locales (40 ha correspondant à un rayon de 100 m autour des routes) et du paysage (250 km² correspondant à un rayon de 5 km autour des routes. Cette méthode d'analyse est fondée sur l'agrégation itérative d'arbres de régression, optimisés à chaque étape par un algorithme d'amplification « boosting ». Elle est similaire aux arbres de régression, mais s'avère plus robuste et apporte une amélioration à la fiabilité des prévisions en raison de l'échantillonnage répété des données menant à la construction de nombreux arbres de régression. De plus cette méthode permet d'intégrer plusieurs types de variables explicatives (nominales, ordinaires et quantitatives) décrites à diverses échelles spatiales. La méthode n'est pas sensible aux corrélations entre les variables et elle intègre automatiquement leurs interactions statistiques (Elith et al., 2008).

Les variables associées à la détection des espèces et les variables d'habitat (proportions de types de forêts) mesurées aux échelles locales (autour des points d'écoute) et du paysage (dans un rayon de 5km autour de la route de points d'écoute) ont été utilisées dans la modélisation (Tableau 2). Un modèle généralisé amplifié de Poisson « Poisson generalized boosted model » portant sur l'abondance totale d'une espèce par route, a été utilisé dans le processus d'estimation des arbres de régression de l'approche BRT. Un paramètre de décalage (offset) a été inclus dans le processus de modélisation pour tenir compte de l'effort d'échantillonnage (le nombre de stations de points d'écoute par route). Sur le plan des paramètres

techniques de la méthode, nous avons spécifié un indice de complexité d'arbre de régression de 3, une vitesse d'apprentissage « learning rate » de 0.001 et un « bag fraction » de 0.5. Si le nombre adéquat d'arbres (>1000) n'était pas atteint, la vitesse d'apprentissage était ajustée à 0.0001 et ensuite à 0.00001 (Elith et al., 2008). Afin d'évaluer la qualité d'ajustement du modèle BRT sur la base des différences entre les estimations du modèle et les valeurs observées, nous avons utilisé deux critères; la proportion de déviance expliquée, ainsi que la corrélation de Pearson entre les valeurs prévues et observées. Ces critères d'ajustement du modèle ont été calculés au moyen d'une statistique de validation croisée de dix plis « 10-fold cross-validation ».

La proportion de la déviance expliquée (D^2), qui est similaire au R^2 , est une mesure de la réduction de la déviance entre le modèle nul et un modèle saturé (Guisan & Zimmermann 2000). Cet indice varie entre 0 et 1 où un modèle parfait n'aurait pas de déviance résiduelle et aurait une D^2 de 1 (Guisan & Zimmermann 2000). Celle-ci a été calculée au moyen de la formule suivante (Nieto & Mélin 2017) :

$$1 - (\text{déviance résiduelle} / \text{déviance totale})$$

3.3.2 Projections de la densité estimée des populations actuelles et passées à l'échelle du Québec, de la Gaspésie et des UTA de la Gaspésie

Les modèles BRT ont dans un deuxième temps été utilisés pour projeter spatialement les variations de la densité des populations à l'hectare pour être ensuite ajustée sur les cartes au 100 hectares (nombre d'individus /100 ha) des espèces d'oiseaux forestiers selon les variations des conditions d'habitat, sur l'ensemble de la forêt boréale québécoise, puis pour le présent rapport, pour l'ensemble de la Gaspésie ainsi que ses UTA constituantes. Nous avons estimé cette densité pour deux périodes temporelles qui correspondent aux moments où les deux Atlas d'oiseaux nicheurs ont été réalisés au Québec soit : *le 1^{er} Atlas (1984 – 1989) et le 2^e Atlas (2010 – 2014)* en fonction des conditions forestières qui prévalaient respectivement pour le 2^{ième} et le 4^{ième} inventaire décennal forestier du Québec.

Pour produire les projections de densités pour la période correspondant au deuxième atlas d'oiseaux nicheurs (2010 – 2014), nous avons premièrement converti les cartes écoforestières du 4^e décennal (MRNF 2011) de format vectoriel (polygones forestiers) en cartes matricielles (pixels de 1ha de résolution). Une valeur a été attribuée à chaque pixel pour chacune des proportions d'habitat que nous avons retenu dans les modèles BRT (Tableau 2). Ensuite, afin de représenter les conditions forestières aux échelles locales et du paysage, nous avons utilisé des fenêtres mobiles pour produire pour chaque pixel une moyenne selon les pixels environnants. La taille de la fenêtre mobile a été fixée à 40 ha pour l'échelle locale et à 250 km² pour caractériser l'échelle du paysage afin de représenter la superficie couverte par les variables d'habitat autour des routes de points d'écoute (en moyenne 12 points d'écoute par route).

Les densités prévues pour chaque pixel de la Gaspésie ont ensuite été estimées selon les modèles BRT de chacune des 36 espèces qui ont été calibrés à l'échelle du Québec. Les densités de populations estimées ont été extrapolées et projetées à l'ensemble de la portion boréale de la Gaspésie ainsi qu'à l'échelle des UTA. Pour ce faire, chaque variable explicative de nos modèles a généré une carte rasterisée à l'échelle de l'hectare. La combinaison de ces cartes selon le modèle BRT spécifique à une espèce a permis le calcul des densités prévues de cette espèce de manière spatialement explicite.

La même démarche a été reprise pour calculer rétrospectivement les densités estimées de chaque espèce en fonction des conditions forestières qui prévalaient au cours de la décennie 1980, alors que l'aménagement de la forêt boréale commençait à s'intensifier, en utilisant les cartes écoforestières du 2^e décennal (1981 – 1992). Cette période correspond à la période de réalisation du premier Atlas d'oiseaux nicheurs du Québec méridional (1984 – 1989). Nous avons utilisé les données du système d'information par tesselle du 2^e inventaire écoforestier (Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec, 1984) pour représenter les conditions passées. Ces données représentent les conditions forestières pour cette période. Elles sont constituées de points d'échantillonnage (tesselles) à chaque 14 ha de l'aire d'étude. Les

données SIFORT2 ont premièrement été ramenées à la résolution des pixels utilisés pour analyser les conditions récentes, soit 1 ha. Des cartes correspondantes aux variables utilisées dans la modélisation BRT ont été créées. Ensuite, le même processus d'estimation et de projections des densités d'oiseaux, basé sur les modèles BRT de chaque espèce, tel que décrit plus haut a été repris pour produire les cartes projetées de densités estimées des populations d'oiseaux pour la période du 2^e inventaire forestier. La prémissse sous-jacente à cette analyse rétrospective est que les relations écologiques entre les espèces et leurs conditions d'habitat devraient demeurer relativement stables sur un horizon temporel de 30 ans étant donné que ces relations sont le produit d'adaptations évolutives des espèces aux variations historiques des conditions d'habitat sur des échelles temporelles de longue durée (Drapeau et al., 2016, Regos et al., 2018).

3.3.3 Analyse des changements des populations au cours des derniers 30 ans à l'échelle du Québec, de la Gaspésie et des UTA de la Gaspésie

Afin d'évaluer les variations temporelles d'effectifs de populations d'oiseaux de la forêt boréale commerciale depuis l'intensification de son aménagement, nous avons comparé les projections de densités de chaque espèce à l'étude pour les conditions forestières récentes (2010 – 2014) à celles des projections de densités correspondant à la période de réalisation du premier Atlas (1984 – 1989). Cette période de 30 ans correspond essentiellement à la mise en place du régime forestier de la loi sur les forêts (Gouvernement du Québec, 1986) qui correspond au cumul des interventions d'aménagement forestier en forêt boréale avant la promulgation de la loi sur l'aménagement durable du territoire forestier (Gouvernement du Québec, 2010) de l'actuel régime forestier.

Nous avons ensuite comparé les estimés de densités (nombre d'oiseaux/100 ha) récentes (2010 – 2014) aux estimés de densités de la période du 2^e inventaire forestier pour mesurer la réponse démographique des oiseaux à la perte de forêts matures et âgées encourues dans les 30 années de récolte forestière séparant le 2^e et le 4^e inventaire forestier. Nous rapportons les changements en pourcentage, selon cette formule :

$$\text{Changement de population} = [(\text{abondance récente} / \text{abondance passée}) - 1] \times 100$$

Une valeur négative représente une baisse de population tandis qu'une valeur positive correspond à une hausse.

Nous avons fait l'analyse des changements des populations pour la pessière à mousses et la sapinière à bouleau blanc à l'échelle du Québec, à l'échelle de la Gaspésie (UTA combinées) et pour les UTA individuelles de la Gaspésie avec certaines exceptions. Seuls les changements des populations au sein des UTA ayant une couverture dominée par la sapinière à bouleau blanc ont été estimés. Spécifiquement, les changements des populations n'ont pas été estimés pour les UTA suivants : 1401, 1402, 1403, 1404, 2401, 2402, 2403 qui sont majoritairement dans la sapinière à bouleau jaune.

3.3.4 Variations de la densité des espèces sensibles en fonction des degrés d'altération de forêts âgées

Nous avons évalué la capacité des divers degrés d'altération des forêts âgées préconisés dans les orientations de l'enjeu des forêts âgées pour l'aménagement durable de la forêt en Gaspésie à maintenir les populations d'espèces sensibles à leur perte. Ces espèces ont été identifiées comme ayant les plus fortes baisses au cours des 30 dernières années. Pour chaque espèce, nous avons estimé la densité d'individus par hectare selon la proportion de forêts âgées dans le paysage. Afin de couvrir un gradient étendu de proportion de vieilles forêts, nous avons échantillonné les cartes de projections de densités d'espèces sur l'ensemble de la forêt boréale du Québec. Nous avons fait une pige aléatoire de pixels qui étaient associés à une proportion de vieilles forêts dans le paysage (250 km^2) allant de 5% à $>60\%$ (intervalles de 5%). À la suite de cette pige aléatoire, nous n'avons gardé que les pixels distancés de plus de 5 km pour assurer l'indépendance des valeurs prévues de densités. Par la suite nous avons produit une moyenne et une valeur d'erreur type pour la densité d'individus par hectare selon la catégorie de forêts âgées.

Nous présentons ces résultats sous forme graphique pour lesquels nous superposons les niveaux de densités d'individus à 75% et à 50% de leur densité maximale prévue dans tout le Québec (lignes en pointillés) qui représentent des valeurs seuils auxquelles les baisses de populations deviennent préoccupantes. Ainsi, une espèce dont la densité de population baisse de 25% est considérée comme présentant une précarité moyenne tandis qu'une espèce dont la densité baisse de >50% est considérée comme présentant une précarité élevée à un risque d'extinction (Mace et al., 2008; Maser et al., 2012; Raymundo et al., 2024; Betts et al., 2022).

De plus, nous ajoutons en arrière-plan de la réponse numérique d'une espèce à la perte de forêts âgées, les trois degrés d'altération de forêts âgées qui sont retenus pour la Gaspésie. Rappelons que la proportion historique de forêts âgées pour la Gaspésie est estimée à 76% pour les unités homogènes de forêt mélangée de l'Est à sapin et bouleau blanc méridionale (MESm) et à 86% pour les unités homogènes de forêt mélangée de l'Est à sapin et bouleau blanc typique (MESt) (Boucher et al., 2011). Par conséquent pour la Gaspésie, les trois degrés d'altération des forêts âgées suivants sont représentés soit; 1) le degré d'altération élevé (en rouge) où il y a moins de 30% de la valeur moyenne historique de forêts âgées, 2) le degré d'altération moyen (en jaune) dans lequel il y a entre 30% et 50% de la valeur moyenne historique de forêts âgées et, 3) le degré d'altération faible (en vert), avec plus de 50% de la valeur moyenne historique de forêts âgées.

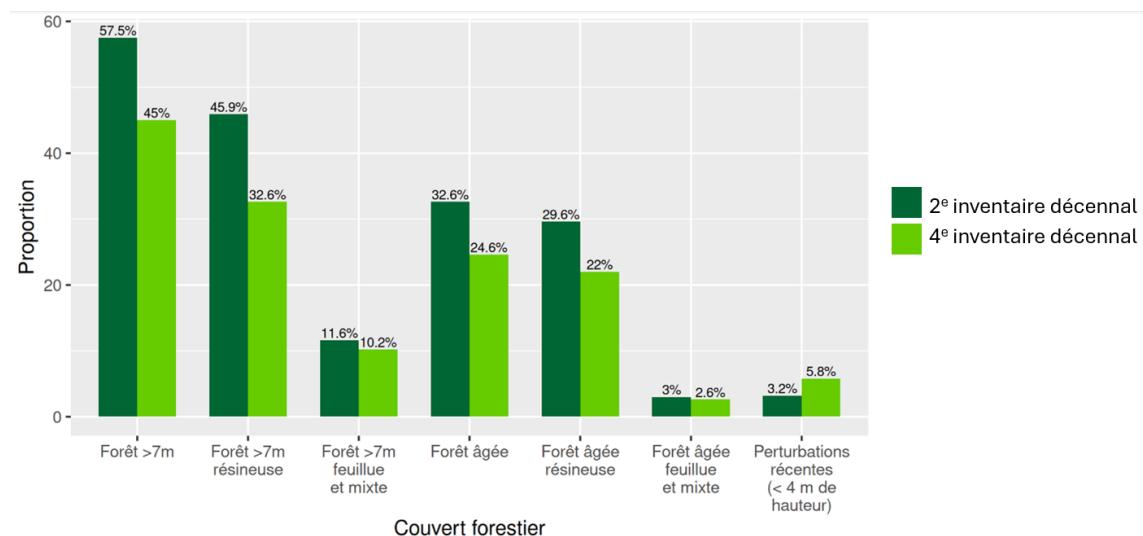
4. Résultats

4.1 Comparaison des conditions forestières du 2^e et 4^e inventaire décennal l'échelle de la forêt boréale du Québec

Lorsqu'on compare les conditions forestières récentes (4^e inventaire) et passées (2^e inventaire), on constate pour l'ensemble de la forêt boréale du Québec une baisse de 12,5 points de pourcentage de forêts matures (>7m et 50 ans et plus), ce qui correspond à une perte nette de 21,7% du couvert forestier présent au 2^e inventaire décennal. Les forêts âgées de 81 ans et plus ont connu une baisse de 8 points de pourcentage, soit une perte nette de 24,7% de leur couvert forestier au 2^e inventaire décennal (Figure 2).

De plus, la perte de couvert forestier entre les deux inventaires décennaux est plus élevée chez les forêts résineuses matures et âgées, avec des pertes respectives de 25.7% et 28.9% comparativement aux pertes de 12.6% et 14.6% des forêts feuillues et mixtes matures ou âgées (Figure 2). Notons enfin qu'à l'échelle du Québec, ce sont les forêts de conifères matures et âgées qui ont été les plus affectées par la récolte entre les deux inventaires décennaux.

Figure 2. Proportions de la superficie couverte par différents types de couverts forestiers pour les périodes du 2^e et 4^e inventaire décennal de la forêt boréale du Québec.

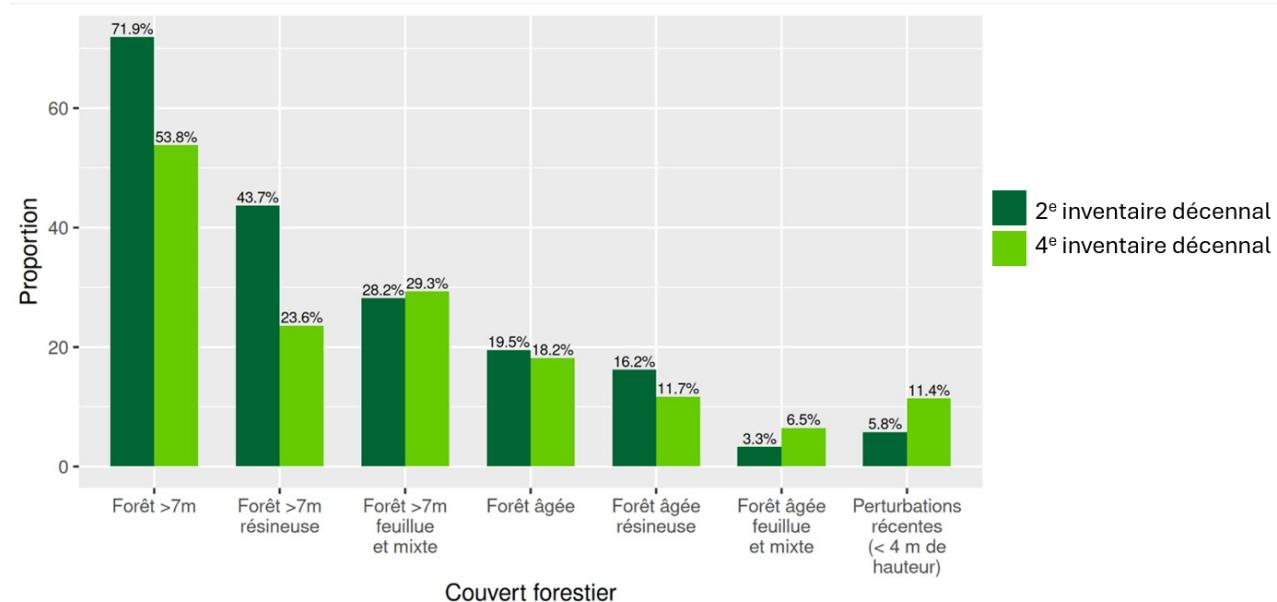


4.2 Comparaison des conditions forestières du 2^e et 4^e inventaire décennal pour la Gaspésie

En Gaspésie, lorsqu'on compare les conditions forestières récentes correspondant au moment des inventaires d'oiseaux du deuxième Atlas d'oiseaux nicheurs du Québec méridional (2010 – 2014) aux conditions forestières passées correspondant au moment du premier Atlas (1984 – 1989) à l'échelle l'ensemble du territoire (toutes les UTA combinées), on observe une baisse de 18,1 points de pourcentages de forêts matures (>7m et >50 ans) qui correspond à une perte nette du couvert forestier mature de 25,2% par rapport au 2^e inventaire décennal. Pour les forêts âgées de 81 ans et plus, la baisse de 1,3 points de pourcentage entre les deux inventaires décennaux correspond à une perte nette de 6,7% du couvert des forêts âgées du 2^e inventaire décennal (Figure 3). Toutefois, on constate une perte

importante de forêts résineuses matures et âgées au 4^e inventaire décennal (46.0% et 27.8% respectivement) par rapport au couvert forestier présent au 2^e décennal. À l'inverse les forêts feuillues et mixtes matures comme âgées, ont augmenté pour la même période (Figure 3).

Figure 3. Proportion de la superficie couverte par différents types de couvert forestier pour les périodes du 2^e et 4^e inventaire décennal en Gaspésie (toutes les UTA combinées).



4.3 Proportions de forêts âgées et degré d'altération des forêts âgées dans les UTA de la Gaspésie

La proportion de forêts âgées dans chaque UTA est grandement influencée par l'histoire de l'aménagement forestier et, dans une moindre mesure, par les perturbations naturelles importantes telles que les feux de forêt et les épidémies d'insectes. En comparant ces proportions aux degrés d'altération prescrits dans les enjeux liés à la structure d'âge des forêts des plans d'aménagement forestier intégré du MRNF, on constate que l'aménagement forestier avait déjà eu un impact important avant la période correspondant au premier Atlas des oiseaux nicheurs (1984 – 1989) correspondant au 2^e inventaire décennal de la forêt. En effet, 65 % des UTA (n=15) se trouvaient déjà en sous le degré d'altération fort (rouge) avec moins de 30% de la moyenne historique de forêts âgées (Tableau 3, Figure 4). Par ailleurs,

8 UTA se situaient dans le degré d'altération moyen soit entre 25 et 50 % de la moyenne historique de forêts âgées, tandis qu'aucun UTA atteignait le degré d'altération faible correspondant à plus de 50% de la moyenne historique pour les forêts âgées en Gaspésie (Boucher et al., 2011).

La situation a peu changé pour la période du deuxième d'Atlas d'oiseaux nicheurs du Québec méridional (2010 – 2014) correspondant au 4^e inventaire décennal de la forêt, alors que le nombre d'UTA se trouvant sous le degré d'altération fort (rouge) est passé à 18. Par ailleurs, 4 UTA se situaient dans le degré d'altération moyen, tandis que seulement 1 atteignaient le degré d'altération faible (Figure 4 et Tableau 3).

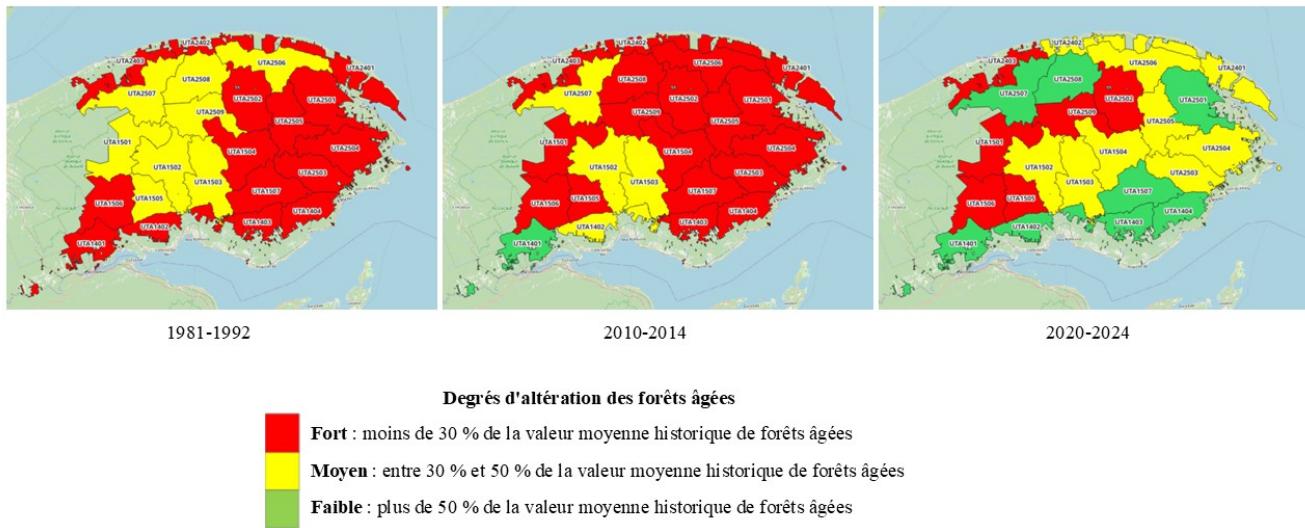
Des améliorations marquées de la proportion de forêts âgées sont toutefois observées pour la période 2020 – 2024, correspondant au 5^e inventaire décennal, alors que les données fournies par le MRNF de la région de la Gaspésie ont montré une augmentation importante pour les proportions de forêts âgées sur le territoire dans plusieurs UTA. En effet, le nombre d'UTA montrant un degré d'altération fort a considérablement diminué passant de 17 à 6 UTA, et ce au profit du fait que 9 UTA sont passées à un degré d'altération moyen tandis que 8 atteignent désormais le degré d'altération faible. Ce changement important dans la proportion de forêts qui atteignent le stade de forêts âgées s'explique par la maturation du couvert forestier à partir du 5^e inventaire décennal avec le passage d'une grande quantité de forêts matures au 4^{ième} inventaire à la catégorie de forêts âgées (81 ans et plus), ceci particulièrement pour les forêts mixtes feuillues. Toutefois, comme les données fournies par le MRNF au cours de l'exécution du présent mandat ne correspondaient qu'aux valeurs calculées par ce dernier pour la quantité totale de peuplements qui ont atteint plus de 80 ans dans les UTA, et que nous n'avions pas accès aux données forestières complètes géolocalisées, nous n'avons pu calculer les projections d'abondance des populations d'oiseaux fondées sur nos modèles d'arbres de régression (Boosted Regression Trees, Elith et al., 2008) projetant les estimations de densités de populations d'oiseaux en fonction des conditions

forestières pour la période de 2020 à 2024 et ainsi mesurer les changements d'abondance au sein des 36 espèces à l'étude pour cette période (voir la section 5 des recommandations).

Tableau 3. Proportions de forêts âgées dans les unités territoriales d'analyse (UTA) en fonction des périodes correspondant au 2^e et au 4^e inventaire décennal de la forêt publique du Québec. Les couleurs représentent les degrés d'altération des forêts âgées. Le rouge représente le degré d'altération fort correspondant à moins de 30% de la valeur moyenne historique de forêts âgées sur le territoire. Le jaune représente le niveau d'altération moyen où il y a entre 30% et 50% de la valeur moyenne historique de vieilles forêts. Le vert représente le degré d'altération faible, où il y a entre plus de 50% de la valeur moyenne historique de vieilles forêts.

UTA	1981-1992	2010-2014	2020-2024
1401	10.7%	39.9%	46.0%
1402	17.7%	25.2%	40.0%
1403	3.00%	9.6%	51.0%
1404	3.7%	10.1%	55.0%
1501	30.1%	16.9%	19.0%
1502	32.5%	28.5%	26.0%
1503	27.3%	26.4%	29.0%
1504	21%	8.9%	32.0%
1505	24.7%	18.7%	20.0%
1506	20.9%	18.7%	20.0%
1507	9.9%	15.4%	54.0%
2401	5.5%	11.5%	34.0%
2402	10.8%	14.4%	30.0%
2403	5.3%	9.7%	18.0%
2501	14.1%	11.6%	39.0%
2502	11.2%	7.5%	15.0%
2503	7.3%	19%	31.0%
2504	14.2%	19.1%	29.0%
2505	17.5%	13.3%	27.0%
2506	29.5%	14.6%	33.0%
2507	40.1%	37.7%	46.0%
2508	38.6%	25.7%	44.0%
2509	35.5%	18.1%	20.0%

Figure 4. Carte des UTA selon les niveaux de rétention de vieilles forêts (>80 ans) pour les périodes correspondant au 2^{ème} inventaire, au 4^{ème} et au 5^{ème} inventaire décennal forestier.



4.4 Estimations par modélisation des changements de densités des espèces d'oiseaux associés aux forêts matures et âgées pour le Québec et la Gaspésie

Les modèles de BRT réalisés pour les 36 espèces sélectionnées à l'échelle du Québec (Cadieux et al., 2020) et évalués avec l'aide de validations croisées montrent que ces modèles s'ajustent relativement bien aux données avec une déviance expliquée moyenne de 47% (étendue des valeurs entre 0,19 et 0,78 ; Tableau 4). Rappelons que plus la déviance expliquée s'approche de 1, plus le modèle tend vers un ajustement parfait avec les données observées (Guisan & Zimmermann 2000). De manière similaire, les résultats de corrélation de Pearson entre les valeurs observées et prévues par le modèle démontrent que les valeurs ajustées par le modèle sont assez bien corrélées avec les valeurs du jeu de données d'entraînement avec une corrélation moyenne de 0,48 (étendue des valeurs entre 0.17 et 0.81; Tableau 4).

À l'échelle de la forêt boréale du Québec, la comparaison des variations en pourcentage de la densité d'individus par 100 ha estimée par les modèles BRT pour les conditions forestières passées (inventaire du 2e décennal : 1980 – 1990) et récentes (inventaire du 4e décennal : 2010 – 2020) montre des baisses de plus de 5% (un pourcentage supérieur à la variation annuelle observée chez les populations d'oiseaux) chez 17 des 36 espèces (47%) d'oiseaux forestiers analysées (Tableau 4). De plus, chez 6 (17 %) d'entre

elles, cette baisse était supérieure à 25 %, soit pourcentage qui va au-delà de la perte nette de superficie de forêts âgées sur le territoire entre les deux périodes d'inventaires forestiers (Tableau 4). Les espèces les plus touchées sont celles associées aux forêts résineuses matures et âgées. C'est le cas du Pic à dos noir, de la Mésange à tête brune, du Grimpereau brun et de la Sittelle à poitrine rousse et du Bec-croisé bifascié qui ont subi des baisses de densités qui varient entre 27 % et 40 % (Tableau 4). On démarque aussi une forte baisse (45%) pour le Gros-bec errant bien qu'il soit associé aux forêts matures mixtes et résineuses. À l'inverse, 10 espèces (28%) montrent des augmentations de densités qui sont supérieures à 5%. C'est le cas entre autres de la Paruline noir et blanc, de la Paruline à poitrine baie, de la Paruline flamboyante, de la Paruline du Canada, et de la Paruline couronnée (Tableau 4). Enfin, 11 espèces d'oiseaux ne montrent pas de changements de leurs densités estimées entre le deuxième et le quatrième inventaire décennal du couvert forestier.

Au sein de la forêt en Gaspésie, nous devons d'abord souligner que comme les modèles d'estimations de densités de populations d'oiseaux provenant des données de l'Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional n'ont été calculées que pour la forêt boréale, soit pour les domaines bioclimatiques de la sapinière à bouleau blanc (Robitaille et Saucier, 1998). Nous avons exclu les superficies forestières de la sapinière à bouleau jaune et aucune estimation de variation des densités d'oiseaux ne fut calculée pour ce domaine bioclimatique. La comparaison des densités d'individus estimées pour les conditions forestières passées (inventaire du 2^e décennal) et récentes (inventaire du 4^e décennal) de la forêt boréale gaspésienne montre également des baisses de plus de 5% chez 15 des 36 (42%) espèces d'oiseaux forestiers analysées (Tableau 4). Pour 9 d'entre elles (25%) les baisses de populations estimées étaient supérieures à 25%, donc au-delà des pourcentages de perte nette de forêts matures et de forêts âgées de conifères observées sur le territoire gaspésien (Tableau 4). De manière similaire à la forêt boréale québécoise, les espèces les plus touchées sont celles qui sont associées aux forêts résineuses matures et âgées. C'est le cas du Gros-bec errant, du Bec-croisé bifascié, du Grimpereau brun, de la Sittelle à

poitrine rousse, du Moucherolle à côtés olive, de la Mésange à tête brune, de la Paruline tigrée, de la Paruline rayée et de la Paruline obscure qui ont subi des baisses de densités qui varient entre 27 % et 53 % (Tableau 4). Par ailleurs, la Gaspésie se distingue de la situation qui prévaut à l'échelle du Québec alors que 19 des 36 espèces (53%) montrent des augmentations de densités supérieures à 5%. C'est le cas entre autres du Grand Pic, du Pic chevelu, du Moucherolle tchébec, de la Paruline du Canada, de la Mésange à tête noire, de la Paruline couronnée, du Pic maculé, et de la Paruline noir et blanc, qui ont connu des augmentations de densités qui varient entre 19 % et 112 % (Tableau 4).

Tableau 4. Déviance expliquée, corrélation entre les valeurs prévues et les valeurs observées selon la validation croisée, et variation en pourcentage de la densité d'individus chanteurs par 100 ha estimée par les modèles BRT pour les conditions forestières passées (inventaire du 2^e décennal) et récentes (inventaire du 4^e décennal). Ces variations ou changements sont présentés à la fois pour la forêt boréale à l'échelle du Québec et de la Gaspésie. Les espèces sont présentées selon un gradient allant des plus fortes baisses aux plus fortes hausses pour la Gaspésie. À l'échelle de la Gaspésie, les estimations de densités ne concernent que la forêt boréale soit le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (Robitaille et Saucier, 1998).

Espèce	Déviance expliquée (D ²) du modèle BRT ^a	Corrélation de Pearson ^b	Changements de densité d'oiseaux à l'échelle du Québec	Changements de densité d'oiseaux à l'échelle de la Gaspésie
Gros-bec errant	0.27	0.17	-0.45	-0.53
Bec-croisé bifascié	0.36	0.36	-0.27	-0.48
Grimpereau brun	0.31	0.36	-0.33	-0.39
Sittelle à poitrine rousse	0.27	0.34	-0.32	-0.38
Moucherolle à côtés olive	0.50	0.51	-0.11	-0.38
Mésange à tête brune	0.35	0.37	-0.36	-0.34
Paruline tigrée	0.58	0.46	-0.23	-0.34
Paruline rayée	0.44	0.34	0.00	-0.29
Paruline obscure	0.50	0.55	-0.10	-0.27
Tarin des pins	0.35	0.35	-0.20	-0.22
Paruline à croupion jaune	0.64	0.69	-0.11	-0.22
Pic à dos noir	0.48	0.35	-0.40	-0.20

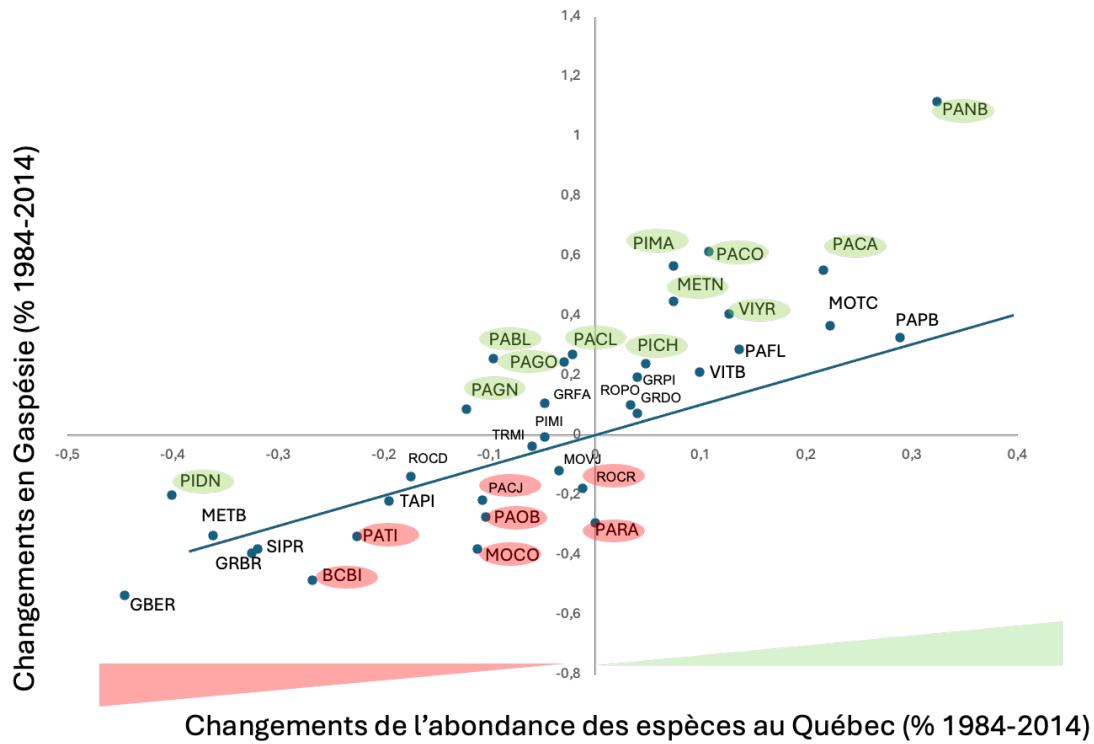
Spèce	Déviance expliquée (D ²) du modèle BRT ^a	Corrélation de Pearson ^b	Changements de densité d'oiseaux à l'échelle du Québec	Changements de densité d'oiseaux à l'échelle de la Gaspésie
Roitelet à couronne rubis	0.75	0.81	-0.01	-0.18
Roitelet à couronne dorée	0.50	0.57	-0.17	-0.14
Moucherolle à ventre jaune	0.44	0.57	-0.03	-0.12
Troglodyte des forêts	0.58	0.65	-0.06	-0.03
Pic mineur	0.24	0.22	-0.05	0.00
Grive à dos olive	0.61	0.63	0.04	0.08
Paruline à gorge noire	0.38	0.37	-0.12	0.09
Roselin pourpré	0.19	0.26	0.03	0.10
Grive fauve	0.78	0.77	-0.05	0.11
Grand Pic	0.26	0.25	0.04	0.19
Viréo à tête bleue	0.42	0.46	0.10	0.21
Pic chevelu	0.25	0.32	0.05	0.24
Paruline à gorge orangée	0.50	0.51	-0.03	0.25
Paruline bleue	0.65	0.63	-0.10	0.26
Paruline à collier	0.73	0.61	-0.02	0.27
Paruline flamboyante	0.38	0.47	0.14	0.29
Paruline à poitrine baie	0.63	0.51	0.29	0.33
Moucherolle tchébec	0.46	0.51	0.22	0.37
Viréo aux yeux rouges	0.74	0.79	0.13	0.41
Mésange à tête noire	0.48	0.53	0.07	0.45
Paruline du Canada	0.51	0.32	0.22	0.55
Pic maculé	0.47	0.39	0.07	0.57
Paruline couronnée	0.67	0.71	0.11	0.62
Paruline noir et blanc	0.41	0.48	0.32	1.12

^a La déviance expliquée est une mesure de performance du modèle BRT qui évalue sa capacité à prévoir les valeurs des données retenues sous validation croisée.

^b Corrélations de Pearson entre les valeurs ajustées par le modèle BRT et le jeu de données retenu sous validation croisée.

La figure 5 montre les différences des changements des populations d'oiseaux entre la réalisation du premier et le deuxième Atlas d'oiseaux nicheurs du Québec méridional pour l'ensemble de la forêt boréale commerciale par rapport à la forêt boréale de la Gaspésie. Bien que la distribution des espèces sur ce graphique indique que dans l'ensemble les espèces montrent des réponses démographiques qui suivent les mêmes tendances entre l'ensemble du Québec et la Gaspésie; une espèce en hausse ou en baisse au Québec l'étant également en Gaspésie, la magnitude des changements diffère entre la Gaspésie et l'ensemble du Québec boréal. Ainsi, pour cet intervalle de temps, les espèces entourées d'un halo vert montrent une hausse de leurs populations qui est supérieure de plus de 20 points de pourcentage en Gaspésie que pour l'ensemble du Québec tandis que les espèces encerclées d'un halo rouge montrent des baisses de leurs populations de plus de 10 points en Gaspésie comparativement à celles observées pour l'ensemble de la forêt boréale commerciale du Québec. Ce sont les oiseaux associés aux forêts mixtes feuillues qui montrent en Gaspésie les hausses de populations les plus importantes entre les deux Atlas. À l'inverse les baisses de populations sont plus fortes en Gaspésie que dans l'ensemble du Québec pour les espèces qui sont associées aux forêts mixtes à dominance résineuse. Les espèces qui n'ont pas de halo sur la Figure 5 sont celles dont les hausses ou les baisses projetés sur les cartes écoforestières du 2^{ième} et du 4^{ième} inventaire forestier décennal correspondant aux périodes du premier (1984 – 1989) et du deuxième (2010 – 2014) Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional, sont similaires entre la Gaspésie et l'ensemble du Québec.

Figure 5. Changements des populations des 36 espèces analysées entre le premier et le deuxième atlas d'oiseaux nicheurs pour l'ensemble du Québec méridional et pour la Gaspésie. Les acronymes et les noms complets des noms d'espèces d'oiseaux sont présentés au Tableau 1.



4.5 Réponse numérique du groupe des espèces d'oiseaux sensibles à la perte de forêts âgées au sein des UTA entre les conditions forestières du 2^e et du 4^e inventaire forestier décennal

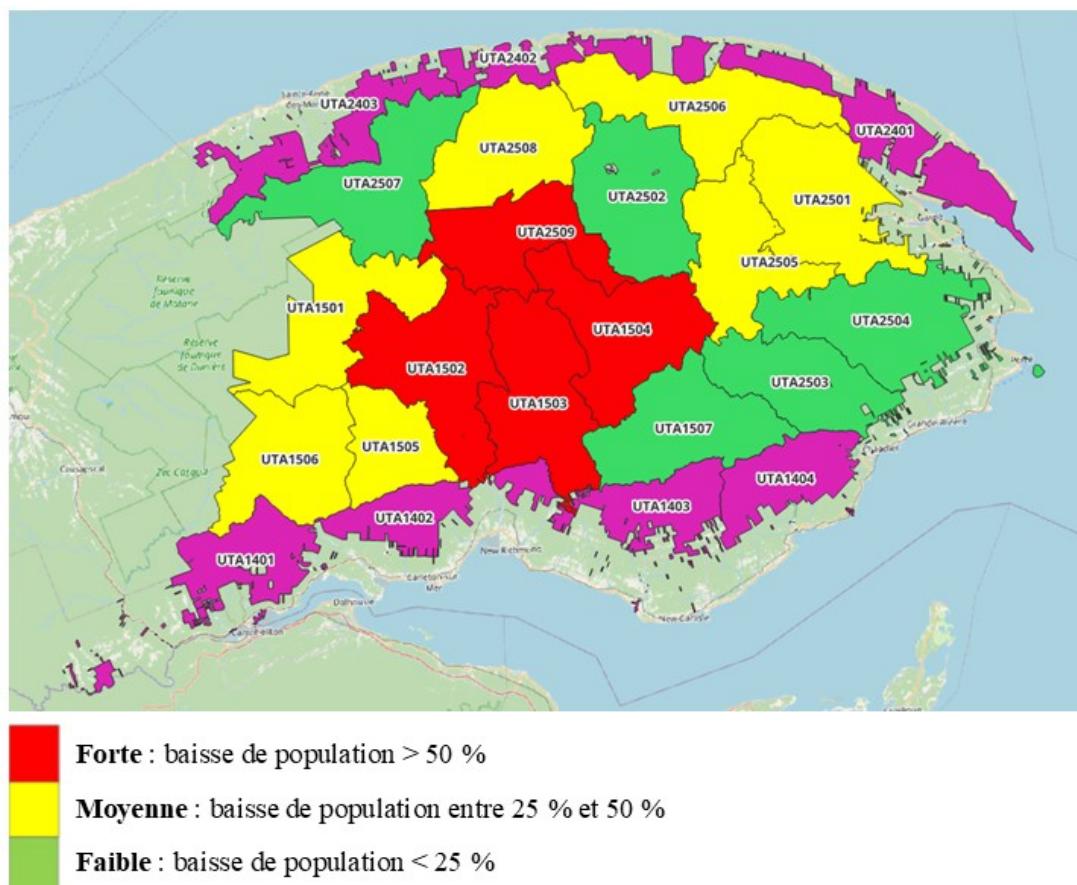
Nous avons évalué au sein des UTA l'ampleur des diminutions de populations au sein du groupe des espèces sensibles à la perte de forêts âgées entre l'état de la forêt au 2^e et au 4^e inventaire décennal des forêts du MRNF. Pour ce faire, nous avons calculé dans chaque UTA (échelle de résolution de 1ha) la valeur moyenne de la baisse estimée des populations des neuf espèces qui, pour l'ensemble de la Gaspésie (Tableau 4), ont montré des baisses de densités de plus de 25% (supérieures à la perte nette du couvert forestier mature ou âgé) entre les deux périodes. Le Tableau 5 présente les valeurs moyennes de baisses de densités estimées pour ce groupe de 9 espèces au sein de chaque UTA.

Tableau 5. Variations moyennes des densités des 9 espèces sensibles à la perte de forêts âgées entre les périodes d'inventaire des oiseaux pour le premier 1984 à 1989 et le deuxième 2010 à 2014 Atlas d'oiseaux nicheurs du Québec méridional. Les 7 UTA* en italique renvoient à des unités territoriales d'analyse dont le pourcentage du territoire en sapinière à bouleau blanc est trop faible pour que le calcul de variations densités des populations d'oiseaux soient représentatives de l'UTA puisqu'elles sont dominées par la sapinière à bouleau jaune. Les UTA dont les valeurs moyennes de baisses de densités du groupe des 9 espèces sont inférieures à 25% pour la période du 2^e Atlas (2010 à 2014) par rapport à la période du 1^{er} Atlas (1984 à 1989) sont considérées comme faiblement affectées (vert) par la perte de forêts âgées. Les UTA dont les valeurs moyennes de baisses de densités sont supérieures à 25%, mais inférieures à 50% sont considérées comme moyennement affectées (jaune) par la perte de forêts âgées tandis que les UTA dont les valeurs sont égales ou supérieures à 50% sont fortement affectées par la perte de forêts âgées (rouge).

Unités Territoriales d'Analyses (UTA)	Pourcentage de variation des densités moyennes de populations pour le groupe fonctionnel des espèces sensibles à la perte de forêts âgées
<i>UTA1401*</i>	-17,2%
<i>UTA1402*</i>	-6,6%
<i>UTA1403*</i>	0,9%
<i>UTA1404*</i>	43,6%
UTA1501	-46,9%
UTA1502	-52,4%
UTA1503	-49,8%
UTA1504	-51,7%
UTA1505	-33,9%
UTA1506	-34,0%
UTA1507	-10,7%
<i>UTA2401*</i>	-40,2%
<i>UTA2402*</i>	-27,6%
<i>UTA2403*</i>	-16,9%
UTA2501	-24,6%
UTA2502	-17,7%
UTA2503	-10,7%
UTA2504	5,2%
UTA2505	-38,0%
UTA2506	-44,8%
UTA2507	-11,7%
UTA2508	-43,4%
UTA2509	-58,2%

Pour la période correspondant aux derniers inventaires aviaires réalisés lors du 2^e Atlas des oiseaux nicheurs (2010-2014) nos analyses montrent pour les 16 UTA (63%) majoritairement localisées en sapinière à bouleau blanc, que 4 UTA présentaient de fortes baisses des densités des 9 espèces d'oiseaux sensibles à la perte de forêts âgées ($> 50\%$) alors que 7 UTA ont montré des baisses moyennes de densités chez ces 9 espèces (25 à 50%) et 5 UTA avaient des baisses faibles ($< 25\%$) de densités (Tableau 5).

Figure 6. Carte des baisses de densités des oiseaux sensibles à la perte des forêts âgées pour la période de 2010 – 2014 par rapport aux densités estimées pour la période de 1984 – 1989. Les parties mauves sur la carte représentent les UTA qui sont principalement en sapinière à bouleau jaune avec très peu de couvertures par nos projections de densités de populations qui sont uniquement basées sur les données d'abondance des oiseaux en sapinière à bouleau blanc.



La Figure 6 illustre la répartition spatiale des baisses de densités de populations chez les 9 espèces qui sont sensibles à la perte de forêts âgées au sein des UTA du territoire de la Gaspésie au 4^e inventaire

décennal forestier par rapport aux densités de populations estimées pour le couvert forestier du 2^e inventaire forestier décennal. À noter que les UTA en mauve ne comptaient pas suffisamment de forêts faisant partie de la sapinière à bouleau blanc pour que nous puissions estimer les variations de densités de leurs populations d'oiseaux entre les deux périodes utilisées pour mesurer les écarts de densités.

Enfin, il est à noter que cette analyse ne présente pas l'actualisation de la situation des populations d'oiseaux en fonction des données du 5^e décennal pour les UTA de la Gaspésie qui nous donnerait l'heure juste sur la situation de ces 9 espèces et des 27 autres, car les données numériques du couvert forestier n'ont pas été fournies au cours de ce mandat. Or, comme expliqué à la section 3.3.2 pour produire à partir de nos modèles statistiques les projections de densités de populations en fonction des conditions forestières sur un territoire donné de manière spatialement explicite nous devons disposer au préalable d'une carte écoforestière mise à jour. Au moment où nous avons réalisé le mandat, les fichiers numériques des cartes écoforestières « *shapefiles* » actualisés du 5^{ième} inventaire décennal n'ont pas été accessibles et n'auraient pu être traités dans les courts délais impartis pour le présent mandat. Il a été convenu que l'actualisation des densités projetées des populations en fonction des données forestières les plus récentes pourrait être réalisée dans un second mandat. Rappelons que l'estimation des densités de populations de chaque espèce en fonctions du couvert forestier nécessite de générer pour chaque variable explicative de nos modèles une carte rasterisée à l'échelle de l'hectare pour le territoire à l'étude. La combinaison des cartes pour toutes les variables explicatives du modèle BRT spécifique à chaque espèce doit ensuite être compilée pour produire le calcul des densités prévues par le modèle pour cette espèce.

4.6 Réponses numériques des espèces individuelles qui sont sensibles à la perte de forêts âgées aux trois degrés d'altération de forêts âgées de la Gaspésie

Nous avons évalué la densité moyenne de chacune des 9 espèces sensibles à la diminution du couvert de forêts âgées en Gaspésie entre le 2^e et le 4^e inventaire décennal (Tableau 4), en fonction des degrés

d'altération de forêts âgées de référence pour la Gaspésie. Rappelons que les estimations de densités chez ces 9 espèces renvoient à la densité d'individus par hectare (ici extrapolées à 100 ha) selon la proportion de forêts âgées dans le paysage. Afin de couvrir un gradient étendu de proportion de vieilles forêts, ces projections de densités d'espèces sont calculées sur l'ensemble de la forêt boréale du Québec, mais sont présentées ici en fonction des degrés d'altération des forêts âgées propres à la Gaspésie (voir section 3.3.3).

La Figure 7 montre les variations de densités d'individus en fonction de la proportion de forêt âgée, une fois tous les autres facteurs d'habitat sont stabilisés pour l'espèce concernée. Nous avons mis en arrière-plan les trois degrés d'altération de forêts âgées de la Gaspésie soit le degré fort (moins de 30% de la valeur moyenne historique de forêts âgées), le degré moyen (entre 30% et 50% de la valeur moyenne historique de forêts âgées), et le degré faible ($> 50\%$ de la valeur moyenne historique de forêts âgées) pour les UTA. Les lignes en pointillé représentent les niveaux préoccupants de baisses de population d'une espèce de 25% et de 50% qui sont reconnus comme exposant les populations à un risque d'extinction locale modéré (25%) et élevé (50%) dans la littérature en biologie de la conservation (Mace et al., 2008; Maser et al., 2012; Raymundo et al., 2024; Betts et al., 2022). Ces niveaux de baisses des populations sont calculés par rapport à la densité maximale atteinte par l'espèce lorsque la proportion de forêt âgée dans le paysage est élevée.

Pour ces 9 espèces, se rapprocher du degré d'altération fort de la proportion de forêts âgées au sein d'un UTA ou s'y aligner met leurs populations à risque d'extinction locale. La relation écologique illustrée pour chaque espèce permet d'anticiper comment le passage des UTA du rouge au jaune, puis au vert, permet d'anticiper, pour une espèce donnée, que l'on puisse sortir ou non de la situation précaire où elle puisse se retrouver sous le seuil d'une baisse de 50% par rapport à sa population de référence lorsqu'elle se retrouve dans un environnement dominé par de la forêt âgée. Parmi le groupe des 9 espèces qui montraient les baisses les plus importantes, on retrouve des espèces résidentes à

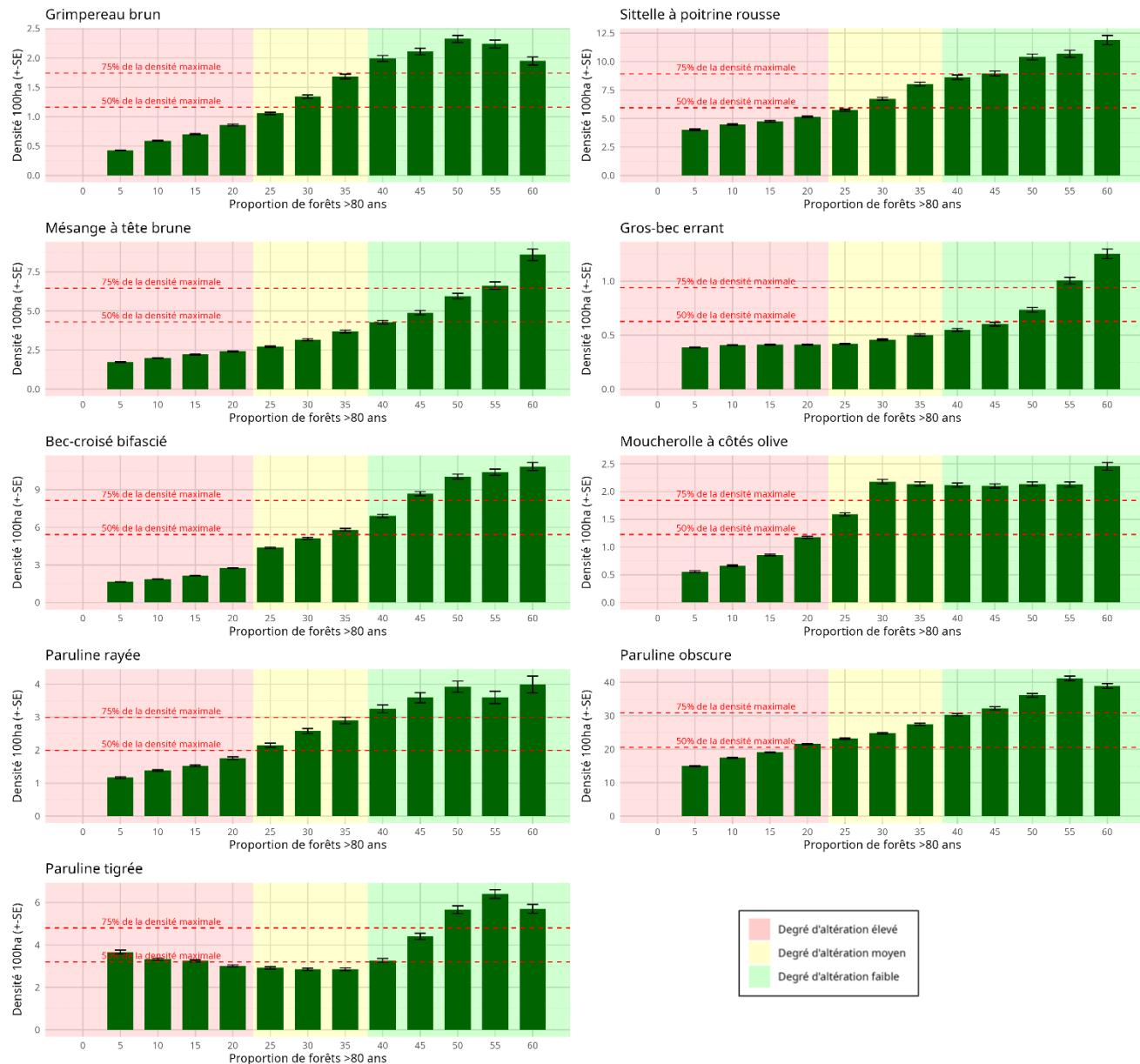
l'année sur le territoire de la Gaspésie, comme le Grimpereau brun, la Sitelle à poitrine rousse et la Mésange à tête brune (Figure 7) ainsi que des espèces qui font des irruptions sporadiques comme le Gros-bec errant et le Bec-croisé bifascié dont les variations d'abondance sont associées aux fortes années semencières de production de graines par les conifères (Figure 7). Notons également que lorsque le degré d'altération des forêts âgées passe de modéré à faible la réponse démographique de ces espèces est passablement améliorée.

Avec des baisses moins importantes et plus graduelles, le Moucherolle à côté olive et la Paruline rayée montrent une précarité élevée au risque d'extinction de leurs populations lorsqu'elles sont sous le degré d'altération fort dans le paysage (Figure 7). Pour la Paruline obscure, l'atteinte d'une population sous le niveau critique d'une baisse de 50% de ses effectifs se fait graduellement lorsque moins qu'il ne subsiste que moins de 20% de forêts âgées dans le paysage (Figure 7).

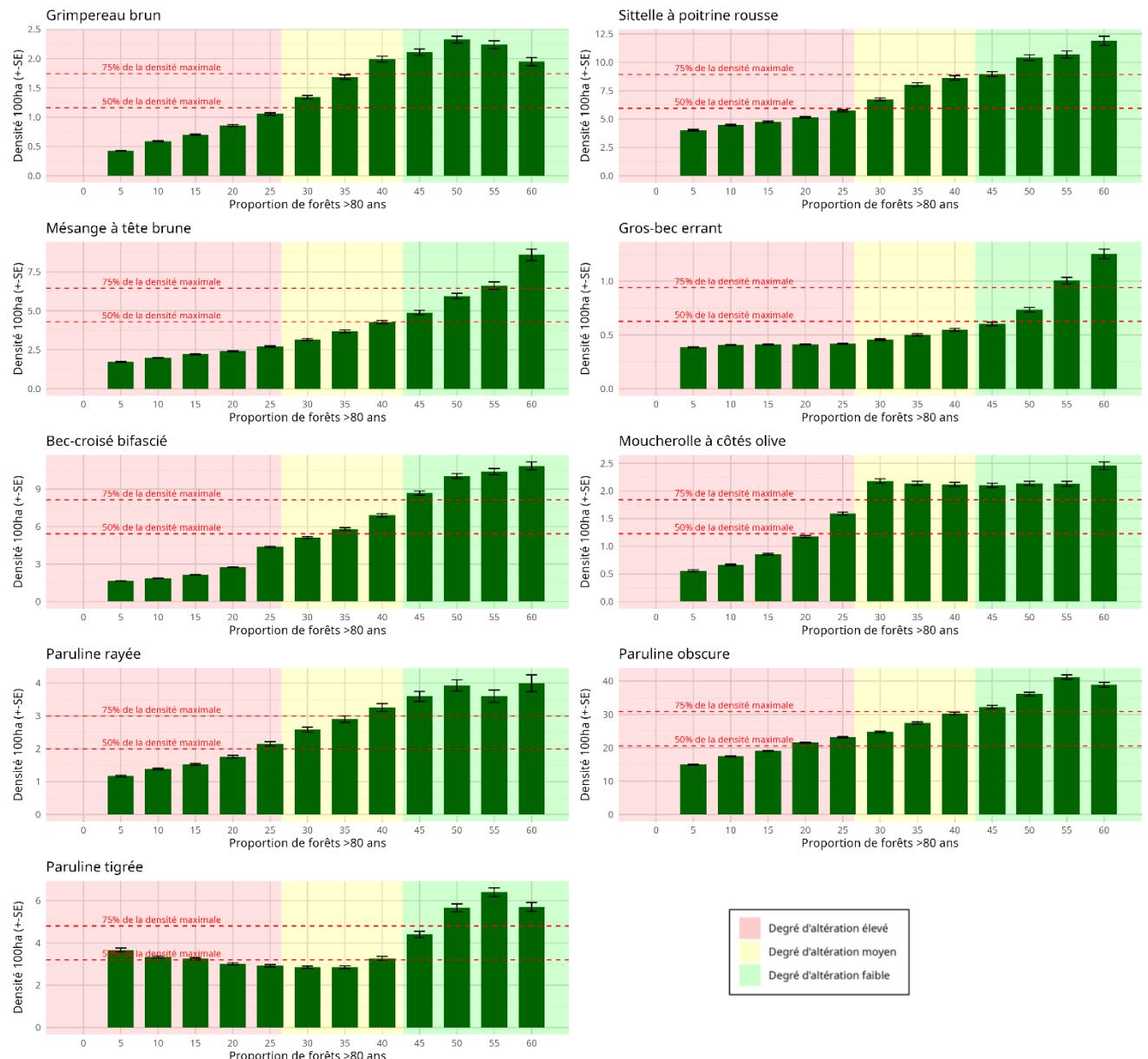
La Paruline tigrée présente une réponse de densité singulière alors qu'elle diminue drastiquement lorsqu'on passe du degré d'altération de forêts âgées faible à moyen avec une baisse de la densité de populations sous le niveau de 50% alors que ses populations remontent légèrement lorsque la quantité de forêts âgées est très basse soit, sous 15% (Figure 7). Cette relation peut en partie s'expliquer par l'association forte de la Paruline tigrée avec les forêts de sapins tant âgées que plus jeunes qui, au moment des épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette deviennent très propices à l'alimentation de cette espèce.

Figure 7. Variations de la densité estimée des populations des 9 espèces qui sont sensibles à la perte de forêts âgées en Gaspésie en fonction de la proportion et du degré d'altération de forêts âgées au sein des UTA. La figure A présente les résultats en fonction du degré d'altération de forêts âgées pour l'unité homogène MESm où la valeur moyenne historique de forêts âgées a été évaluée à 76%. La figure B présente les résultats en fonction du degré d'altération de forêts âgées pour l'unité homogène MEst où la valeur moyenne historique de forêts âgées a été évaluée à 86%.

A) Unité homogène MESm



B) Unité homogène MEST



5. Discussion

5.1 Réponses des oiseaux au leg des changements du couvert forestier entre le 2^e et le 4^e inventaire décennal

Dans ce projet, nous avons évalué dans quelle mesure les oiseaux forestiers associés aux forêts matures et âgées répondent numériquement aux degrés d'altération de forêts âgées dans les territoires aménagés de la forêt boréale commerciale de la Gaspésie par rapport à la situation qui prévaut sur l'ensemble du

Québec. L'approche d'analyse que nous avons développée part du constat que hormis les portions peu aménagées situées aux confins de la limite nordique des forêts attribuables (MRNQ 2013), cette nouvelle stratégie d'aménagement durable des forêts se déploie principalement sur un vaste territoire qui a été fortement transformé par l'ancien régime forestier. Ce faisant, les populations d'oiseaux ont donc déjà été affectées par les changements du couvert forestier liés à ce passé d'intensification des activités de récolte ligneuse et leur réponse aux nouvelles modalités d'aménagement forestier sont donc tributaires de l'empreinte laissée par cet héritage qui persistera sur un horizon temporel de longue durée.

Pour être à même de jauger avec justesse le potentiel des nouvelles stratégies à véritablement diminuer les écarts avec les conditions qui prévalent habituellement en forêt naturelle, il importe donc de bien intégrer ce contexte de transformation de l'environnement forestier et de bien connaître l'état des populations qui en résulte à l'échelle de l'ensemble de la forêt boréale commerciale au moment où nous déployons cette nouvelle stratégie.

Ce point de départ a nécessité de brosser le portrait de l'état actuel des populations d'oiseaux forestiers pour les deux domaines bioclimatiques de la forêt boréale commerciale. Or, bien que les effets multiscalaires des changements de la structure d'âge de la forêt résineuse d'Amérique du Nord sous aménagement aient fait l'objet de multiples études depuis la décennie 1990 (McGarigal & McComb 1995, Imbeau et al., 1999, 2001, Drolet et al., 1999, Schmiegelow et al., 1997, Drapeau et al 2000, 2016), la plupart de ces travaux ont porté sur des portions restreintes de l'immense territoire boréal variant de quelques centaines à au mieux quelques milliers de km². De plus, la sensibilité des oiseaux à la perte et à la fragmentation des forêts matures et âgées a principalement été analysée au moyen de modèles log-linéaires mesurant la probabilité de présence des espèces en fonction de la quantité et de la configuration de forêts matures et âgées de paysages adjacents (rayons de 500 m à 2 km) aux points d'écoute et non les variations d'abondance ou de densité des populations d'oiseaux (McGarigal & McComb 1995,

Schmiegelow et al., 1997, Drolet et al., 1999, Drapeau et al., 2000, 2016, Betts et al., 2007, Regos et al., 2018).

Au chapitre 4 du 2^e Atlas d'oiseaux nicheurs du Québec méridional, Drapeau et al., (2019) notaient que la progression nordique de la récolte forestière commerciale et le rajeunissement conséquent de son couvert forestier exposent davantage l'avifaune associée aux forêts matures et âgées à une moins grande disponibilité d'habitats telle qu'observée dans les travaux de Regos et al., (2018). Ces derniers montrent toutefois que l'examen actuel des changements de probabilités d'observation des espèces associées aux forêts matures et âgées entre le premier et le deuxième atlas ne suit pas nécessairement cette baisse de disponibilité des forêts matures et âgées. Cela peut s'expliquer en bonne partie par le fait que la comparaison menée par Regos et al., (2018) entre les deux atlas porte sur la probabilité d'observation des espèces, une information qui fait davantage référence à la présence/absence d'une espèce qu'à son abondance. Or, comme le soulignent Radford et al., (2004), une espèce peut être présente sur un territoire tout en montrant un déclin de ses populations qui peut pendant longtemps faire en sorte qu'elle soit dans une situation démographique de dette d'extinction (*sensu* Hanski et al., 2000). La mesure des variations d'abondance des populations s'avère donc nécessaire pour approfondir l'analyse des relations écologiques entre les changements des habitats préférés par les espèces et leurs incidences sur leurs populations. Toutefois pareilles données s'avèrent difficiles à récolter sur de grands territoires tels que la forêt boréale du Québec.

L'accès à la vaste base de données récoltées par les ornithologues du Québec au cours du deuxième Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional (Robert et al., 2019) fut une opportunité unique pour mesurer, modéliser et projeter les variations de densités régionales des populations d'oiseaux nicheurs détectées et les mettre en relation avec les conditions forestières. Ces données ont donc à la fois permis de brosser un état des populations d'oiseaux forestiers pour la période de 2010 à 2014, à la fois l'échelle du vaste territoire qu'est la forêt commerciale québécoise, mais aussi plus spécifiquement pour la région de la

Gaspésie. De plus, nos analyses des relations écologiques entre les densités de populations des espèces et des conditions du couvert forestier documentées par les inventaires décennaux entre le premier (2^e inventaire décennal) et le deuxième Atlas (4^e inventaire décennal) ont permis d'évaluer les changements qu'ont connus ces populations entre ces deux périodes, soit entre les promulgations de la loi sur les forêts de 1986 (Gouvernement du Québec, 1986) et de la loi sur l'aménagement durable du territoire forestier (Gouvernement du Québec, 2010) qui correspond à la période où l'intensification de l'aménagement équienne à courte révolution forestière se déployait de manière extensive en forêt boréale. Cette analyse permet de mieux comprendre où en étaient nos populations d'oiseaux au moment où la nouvelle stratégie d'aménagement durable des forêts a commencé à prendre forme. Pareille information s'avère cruciale pour mieux jauger les risques encourus par les espèces sensibles à l'aménagement forestier en rapport avec les degrés d'altération des forêts âgées préconisés par le MRNF.

Les résultats de la présente étude montrent clairement que les transformations du couvert forestier des derniers 30 ans entre le 2^e et le 4^e inventaire décennal sont associées à l'aménagement extensif de la forêt boréale commerciale ainsi que dans une moindre mesure aux perturbations naturelles (Drapeau et al., 2009a, Boucher et al., 2017). Ils ont eu un effet direct sur la densité des populations chez une proportion élevée des espèces considérées dans la présente étude alors que respectivement pour l'ensemble du Québec et pour la Gaspésie respectivement, 47% et 42% des espèces d'oiseaux associés aux forêts matures et âgées ont subi des baisses d'abondance variant de plus de 5% à 53% entre le 2^e et le 4^e inventaire forestier décennal. De plus, tant les résultats à l'échelle du Québec qu'à celle de la Gaspésie indiquent que ce sont les espèces associées aux forêts âgées dont la composition est soit dominée ou encore constituée d'une proportion élevée de conifères (Mésange à tête brune, Sittelle à poitrine rousse, Grimpereau brun, Bec-croisé bifascié, Gros-bec errant) qui montrent les déclins les plus prononcés entre les deux périodes.

Toutefois, une distinction importante entre la Gaspésie et le reste du Québec tient au nombre élevé d'espèces associées aux forêts mixtes feuillues (Paruline bleue, Paruline à gorge orangée, Paruline du Canada, Paruline à collier, Viréo aux yeux rouges, Paruline couronnée, Moucherolle tchébec, Paruline noir et blanc) qui montrent des hausses plus importantes en Gaspésie que dans le reste du Québec (voir Tableau 4, Figure 5), reflétant possiblement une histoire d'aménagement forestier de la sapinière à bouleau blanc qui est plus longue que dans d'autres régions du Québec et qui s'est traduite, ces derniers 30 ans, par une maturation plus prononcée des forêts mixtes suivie d'une réponse numérique favorable des oiseaux associés aux forêts mixtes feuillues. Diverses études portant sur les effets de l'aménagement forestier des forêts tempérées nordiques ont identifié plusieurs de ces espèces comme sensibles à l'aménagement forestier (Young, et al., 2005, Betts et al., 2007, Guénette et Villard 2005, Drapeau et al., 2016). La hausse de leurs densités en Gaspésie entre la période des années 1990 par rapport à celle des années 2010 est intéressante quant à une disponibilité accrue de forêts âgées ou en voie de le devenir dans les UTA de la Gaspésie.

Un aspect important de cette analyse comparative des changements de densités des populations d'oiseaux en fonction des changements de la proportion du couvert forestier âgé entre la période du 2^e et du 4^e inventaire décennal tient au fait que nous produisons une information quantitative qui est spatialement et temporellement arrimée sur la période où l'aménagement forestier industriel a connu une extension spatiale remarquable en forêt boréale commerciale. Nos résultats font par ailleurs écho aux déclins généralisés des oiseaux nord-américains récemment publiés par Rosenberg et al., (2019) en combinant les bases de données de divers programmes de suivis de l'avifaune (Breeding Bird Survey, NEXRAD radar monitoring of migrating birds, Partners in Flight, Shorebird Migration Surveys USFWS Breeding Waterfowl Surveys, etc.). Dans cette étude, les changements d'abondance de 529 espèces entre 1970 et 2017 ont été analysés par grand biome (milieux humides, forêt boréale, prairies, forêt feuillue tempérée, etc.). Ils indiquent que depuis 1970 les effectifs globaux des populations d'oiseaux ont diminué de 29%

pour l'ensemble de l'Amérique du Nord tous biomes confondus. Lorsque ventilée par biome, la forêt boréale se classe au 2^e rang après le biome des prairies, avec un déclin de plus de 30% de ses effectifs globaux en espèces alors que la moitié des espèces montrent un déclin. Toutefois, Rosenberg et al., (2019) **n'analysent pas statistiquement, comme nous l'avons fait ici, les facteurs écologiques qui peuvent être associés à ces baisses.**

Notre analyse des populations d'oiseaux associées aux forêts matures et âgées de la forêt boréale commerciale du Québec vient appuyer les prévisions de Imbeau et al., (2001) sur les déclins de populations encourus pour les espèces associées aux forêts matures et âgées qui évoluent en sapinière à bouleau blanc et en pessière à mousses de la forêt commerciale au Québec. La différence majeure toutefois entre notre étude et les études passées tient au fait que nous avons mesuré les **variations d'abondance** des populations de ces espèces et non les changements de leur **probabilité de présence** souvent traités dans la littérature, ce qui confère à nos résultats une plus grande profondeur quant aux interprétations sur les menaces effectives qui sont encourues par leurs populations dans les paysages aménagés pour les degrés d'altération de forêts âgées prévus dans les orientations de structure d'âge des paysages forestiers par la stratégie d'aménagement durable des forêts du MRNF. Qui plus est, à notre connaissance, les variations de densités des populations qui résultent de nos analyses sont les premières à montrer comment la perte et la fragmentation des couverts forestiers matures et âgés affectent les populations d'oiseaux associées à ces habitats sur d'aussi vastes territoires (échelles du Québec et de la Gaspésie). Notons enfin que nos estimés de changements de populations sont conservateurs, car la période de référence (1984 – 1989) à partir de laquelle nous comparons les variations de densités des populations d'oiseaux correspond à une période où le couvert forestier était déjà en partie modifié par la récolte ligneuse des décennies 1960 et 1970. Une comparaison basée sur les proportions historiques de forêts matures et âgées (Boucher et al., 2011, Bouchard et al., 2015), qui mesurent les états de référence de la forêt préindustrielle aurait vraisemblablement produit des baisses beaucoup plus fortes.

Enfin, bien qu'il ne faille pas perdre de vue de faire le bilan de la réponse de l'ensemble des espèces associées aux forêts âgées en fonction de leur degré d'altération, le questionnement sur l'efficacité des cibles de forêts âgées à maintenir la biodiversité doit nécessairement pointer les espèces qui sont les plus sensibles, car ce sont celles qui sont le plus susceptibles de montrer des problèmes si les aménagistes s'alignent vers les degrés d'altération de forêts âgées les plus forts et les moins exigeants sur le territoire, qui représentent des proportions bien inférieures à celles auxquelles ces espèces ont évolué (Drapeau et al., 2016).

5.2 Réponses des espèces aux degrés d'altération des forêts âgées

Comme nous l'avons vu, les changements du couvert forestier depuis le début des années 1980 sur l'ensemble de la forêt boréale commerciale du Québec ont affecté les populations de plusieurs espèces associées aux forêts âgées associées. L'allure de ces changements peut prendre diverses formes. Une espèce peut montrer une baisse de sa population qui est graduelle à la réduction de son habitat où elle peut montrer des changements plus abrupts qui traduisent une réponse non-linéaire et qui renvoie à la notion de seuil écologique « *ecological threshold* ».

Le concept de seuil écologique a fait l'objet de nombreux travaux en biologie de la conservation (Andrén 1994, Andrén et al., 1997, Hanski et al., 1996, With & Crist 1995, With & King 1999, Fahrig, 2001, 2002, 2003, Huggett, 2005, Lindenmayer et al., 2005). Il renvoie à la réponse non-linéaire d'une espèce ou d'une population à la diminution de son habitat (Fahrig, 2001, 2002, Toms & Lesperance 2003, Guénette & Villard 2005, Radford et al., 2005, Betts et al., 2007, Villard & Jonsson 2009a, Drapeau et al., 2009a, Rompré et al., 2010). Cette réponse non-linéaire d'une espèce au changement de son habitat qu'il s'agisse de sa probabilité de détection, de son abondance ou encore de l'un de ses paramètres démographiques (taux de recrutement, taux de mortalité) peut s'exprimer abruptement à un point d'infexion spécifique ou prendre la forme d'une zone ou plage de changement plus rapide que la progression linéaire de la perte d'habitat (Huggett, 2005). En écologie du paysage, les réponses en seuils

des espèces en lien avec la réduction de leur habitat peuvent être interprétées soit comme une intensification de la réponse de l'espèce à la perte d'habitat lorsque ce dernier atteint de trop faibles proportions dans le paysage (Fahrig, 2003, Betts et al., 2007) ou comme traduisant les effets accélérateurs de l'interaction entre la perte nette et la fragmentation de l'habitat (morcelement de l'habitat résiduel en parcelles de faible superficie, plus isolées) d'une espèce (Andrén, 1994). Dans les deux cas toutefois les chutes abruptes observées à ces seuils indiquent que la capacité d'une espèce à se maintenir dans le paysage est compromise (Betts et al., 2007).

La détection d'un seuil écologique chez une espèce qu'il s'agisse d'un point d'inflexion abrupt ou d'une zone de changement importante (Radford et al., 2005, Drapeau et al., 2009a, Villard & Jonsson 2009a) représente un signal d'alerte où la probabilité qu'une population puisse se maintenir devient risquée. En biologie de la conservation **ne pas s'approcher de ce point d'inflexion** ou de cette zone, mais au contraire s'en éloigner, constitue une stratégie gagnante (Villard & Jonsson, 2009 a,b, Betts et al., 2007, Drapeau et al., 2009a). La reconnaissance de seuils dans la réponse des espèces aux changements de leur habitat représente donc un outil de planification qui s'avère fort utile aux aménagistes (Radford et al., 2005, Betts et al., 2007). Ces seuils sont toutefois malencontreusement souvent considérés comme des cibles de gestion de l'environnement lorsque la protection de l'habitat des espèces entre en conflit avec les activités socioéconomiques d'extraction de ressources naturelles (Johnson 2013).

Planifier la conservation des espèces en utilisant leurs seuils écologiques comme cibles minimales d'aménagement quant au maintien de leur habitat constitue une stratégie hautement risquée puisqu'ils représentent des points d'instabilité à partir desquels leurs populations présentent des risques élevés de s'effondrer (Radford et al., 2005, Villard & Jonsson 2009 a,b).

Nos résultats pour les espèces les plus sensibles à la perte de forêts âgées en Gaspésie (Tableau 3, Figure 7), nous indiquent que ces dernières deviennent plus susceptibles à des extinctions locales lorsque leurs populations chutent de plus de 50% de leurs densités maximales (Mace et al., 2008; Master et al., 2012;

Raymundo et al., 2024; Betts et al., 2022). Ce seuil écologique de déclin est atteint chez les populations de 5 des 9 espèces sensibles (Grimpereau brun, Mésange à tête brune, Sittelle à poitrine rousse, Bec-croisé bifascié, Gros-bec errant) lorsque le pourcentage de forêts âgées atteint les valeurs de 30% et moins de la proportion historique de forêts âgées sur le territoire (degré d'altération fort). De plus, lorsque le degré d'altération des forêts âgées est moyen (30 à 50% de la proportion historique de forêt âgée) 4 des 9 espèces sensibles (Gros-bec errant, Bec-croisé bifascié, Mésange à tête brune, Paruline tigrée), voient leurs populations décliner de plus 50%. Ces espèces sont donc davantage susceptibles de voir leurs effectifs continuer à diminuer de façon importante sur des territoires qui comporteront des degrés d'altération forts et moyens de forêts âgées. À l'inverse, le degré d'altération faible offre des conditions forestières qui n'exposent pas ou peu les oiseaux à des déclins marqués et abrupts de leurs populations.

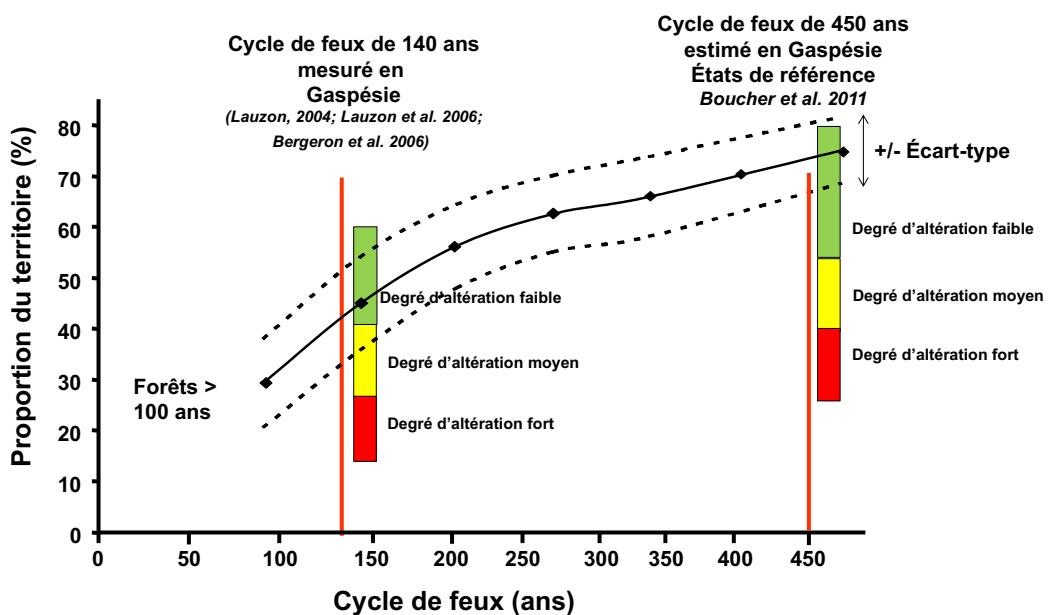
En résumé, la rétention de forêts âgées dans les UTA aux degrés d'altération fort et moyen pose des risques aux populations des espèces d'oiseaux qui sont sensibles à la perte de forêts âgées. Ces degrés d'altération ne garantissent donc pas le maintien de leurs populations dès qu'elles déclinent sous le seuil de 50% de leurs densités maximales (Tableau 7). Une alternative à l'approche des degrés d'altération des forêts âgées proposée par la communauté scientifique consiste à utiliser la variabilité historique de la structure d'âge des forêts d'un territoire donné pour établir des cibles de forêts âgées basées sur ces savoirs scientifiques (Gauthier et al., 2008). En utilisant l'écart-type de la variabilité historique de la proportion de forêts âgées à l'intérieur d'une unité d'aménagement forestier comme plage cible de forêts âgées à maintenir, Drapeau et al., (2009a) ont montré que les populations d'oiseaux sont moins à risques de montrer des déclins importants. Pour la Gaspésie, dont l'historique de ses perturbations naturelles est connu (Lauzon et al., 2006, Bergeron et al., 2006), et correspond à un cycle de 140 ans, la variabilité historique du pourcentage de forêts âgées de plus de 100 ans varie entre 39 et 55% dont la limite inférieure de forêts âgées (39%), ce qui correspond au degré d'altération faible prescrit par le MRNF (Figure 8). Il en va de même lorsqu'on se base sur le cycle de feu basé sur les états de référence de la DRF (Boucher

et al., 2011) qui est estimé pour la Gaspésie à 450 ans et dont le pourcentage de forêts âgées sur la Figure 8 varie entre 61 et 72%, ce qui est encore à l'intérieur du degré d'altération faible de forêts âgées. Par rapport à une perspective d'aménagement écosystémique, qui s'appuie sur le principe d'aménager la forêt à l'intérieur de la variabilité naturelle de sa structure d'âge, il n'est donc pas surprenant que plusieurs espèces montrent des déclins importants de leurs populations lorsque le pourcentage de forêts âgées atteint les degrés d'altération fort et moyen du MRNF, considérant que ces derniers s'éloignent passablement de la variabilité historique du couvert forestier âgé de la Gaspésie soumis aux perturbations naturelles (Figure 8) et auquel les espèces se sont adaptées sur des temps évolutifs longs (Drapeau et al., 2016).

Drapeau et al., (2016) ont montré qu'aménager la forêt boréale à l'intérieur des limites de variabilité naturelle de sa structure d'âge est une approche écologiquement soutenable pour l'avifaune. La présente étude montre clairement que cette approche offre de meilleures garanties de maintien de la biodiversité des forêts âgées que ne le peut une approche fondé sur des degrés d'altération tel que ceux préconisés par la stratégie d'aménagement durable des forêts (MFFP, 2016) et ce particulièrement pour les degrés d'altération de forêts âgées modérés et forts préconisés par le MRNF, qui sont toujours bien en deçà des conditions forestières de la limite inférieure de la variabilité de l'abondance des forêts âgées peu importe le cycle de feux sur le territoire (Figure 8).

Les oiseaux forestiers s'avèrent donc des indicateurs évaluatifs de nos stratégies d'aménagement durable des forêts qui permettent de bien évaluer le maintien de la diversité biologique dans les territoires aménagés (Gauthier et al., 2008, Drapeau et al., 2008). Ils sont aptes à mesurer la capacité des degrés d'altération de forêts âgées à rencontrer l'objectif du maintien de la diversité biologique dans les territoires aménagés.

Figure 8. Proportion de forêt âgées de plus de 100 ans (moyenne et écart-type) maintenues sur le territoire en fonction des cycles de feux observables en forêt boréale au Québec. La mesure d'écart-type autour de la moyenne constitue l'enveloppe de variabilité autour de laquelle l'approche écosystémique préconise ses cibles d'aménagement pour l'enjeu des forêts âgées. Nous y ajoutons les degrés d'altération des forêts âgées préconisés par le MRNF pour ce même enjeu (Adapté de Drapeau et al., 2009a).



En mesurant la réponse des espèces d'oiseaux aux degrés d'altération des forêts âgées, nous avons été confrontés au fait que les directives sur l'enjeu des forêts âgées et l'enjeu de la composition du couvert forestier sont abordés séparément dans la mise en œuvre de l'aménagement forestier durable et des orientations et stratégies qui en découlent. Or, lorsqu'on évalue les degrés d'altération des forêts âgées sur le territoire, le fait de ne pas démarquer les forêts âgées de la sapinière à bouleau blanc qui sont mixtes des forêts âgées dominées par des conifères pose un problème. En forêt boréale mixte les forêts âgées de plus de 81 ans couvrent en effet un gradient de changement de composition qui s'imbrique dans le vieillissement structural des peuplements et qui s'étend de forêts mixtes à dominance de feuillus, à des forêts composées d'un couvert feuillus-conifères, à un couvert dominé par des essences résineuses chez

les plus vieilles forêts (voir Bergeron 2000; Cadieux et al., 2023). Cela n'est pas le cas en pessière à mousses, où les changements au sein des peuplements avec leur vieillissement se traduisent avant tout par des modifications de leur structure et non de leur composition (Martin et al., 2018, 2021). Pour un indicateur évaluatif de nos pratiques d'aménagement durable de la forêt comme les oiseaux, les différences combinées de structure et de composition des forêts âgées de la sapinière à bouleau blanc ont une incidence directe sur leur réponse numérique. Par exemple, une espèce comme la Mésange à tête brune est fortement associée aux forêts âgées de conifères (Drapeau et al., 2003, Cadieux et Drapeau, 2017), mais est très peu présente dans les forêts âgées mixte de feuillus et conifères (Drapeau et al., 2000). À l'inverse, les forêts âgées mixtes sont fortement utilisées par le Grand Pic, le Pic maculé et le Pic chevelu sur une longue portion du gradient de structure et de composition des vieux peuplements en autant que la canopée comporte des arbres feuillus (Cadieux et al., 2023, 2024). Par conséquent, il nous apparaît important de bien démarquer au sein des forêts âgées les stades de développement qui sont mixtes de ceux qui deviennent dominés par des conifères quand vient le temps d'évaluer la capacité des degrés d'altération des forêts âgées à maintenir la diversité biologique qui y est associée.

Par ailleurs, un aspect important à considérer lorsqu'on développe des cibles d'altération des forêts en fonction d'enjeux tels que celui de la réduction des écarts de la structure d'âge des forêts est de s'assurer que ces cibles puissent persister dans le temps pour être à même d'évaluer comment leur application permet le maintien de la diversité biologique dans les territoires aménagés (Gauthier et al., 2008, Drapeau et al., 2008). À notre connaissance les cibles de forêts âgées à maintenir dans les paysages aménagés sont planifiées en fonction des paramètres de récolte ligneuse des forêts productives (calcul de possibilité forestière, taux de coupe, révolution forestière). Leur maintien dans le paysage n'incorpore toutefois pas les risques associés aux perturbations naturelles comme les feux et les épidémies d'insectes qui viennent s'ajouter de manière incontournable aux perturbations anthropiques qui font en sorte que la dynamique de la forêt boréale commerciale témoigne de l'effet cumulatif de ces deux familles de perturbations

(Bergeron et al., 2004, 2006, Drapeau et al., 2009a, Boulanger et al., 2025). Bergeron et al., (2017) ont montré au moyen de simulations sur un horizon d'aménagement de 40 ans que le maintien à moyen terme de forêts âgées pour des degrés d'altération forts dans les paysages forestiers du Québec n'est pas garanti, si on incorpore les risques de perturbations naturelles (feux ou épidémies d'insectes) soit aux taux actuels ou aux taux prévus par le réchauffement climatique. Les espèces déjà affectées par l'aménagement forestier pourraient l'être encore plus. La marge de manœuvre que nous avons présentement pourrait également être fortement compromise par l'effritement de ces degrés d'altération de forêt âgée, rendant les espèces plus vulnérables à des évènements stochastiques environnementaux et démographiques.

6. Conclusions

Dans la présente étude, nous avons pu mesurer pour la première fois les changements régionaux d'effectifs des populations d'oiseaux forestiers en fonction des changements du couvert forestier pour la période des années 1980 à 2014, alors que nous disposions de données sur l'abondance des oiseaux sur l'ensemble des régions du Québec recouvrant la forêt boréale commerciale. Au moyen d'une approche d'analyse quantitative robuste, nous avons pu dégager les relations écologiques entre l'abondance de 36 espèces d'oiseaux associées aux forêts matures et âgées en sapinière à bouleau blanc et en pessière à mousses. Nos analyses ont non seulement considéré l'évolution de la structure d'âge de la forêt boréale induite par l'aménagement forestier, mais ont également incorporé les changements du couvert forestier lié aux perturbations naturelles sur le territoire. Le système d'aménagement forestier équienne à courtes révolutions, qui utilise principalement les coupes totales, est toutefois le principal facteur lié au le rajeunissement du couvert forestier et à la diminution de la proportion des forêts âgées sur le territoire du Québec et de la Gaspésie. La réponse des oiseaux associés aux forêts matures et âgées montre que les degrés d'altération fort et moyen de forêts âgées ne constituent pas des cibles qui permettent d'assurer une probabilité élevée de maintien des populations chez plusieurs espèces. Pour la Gaspésie, le quart des

36 espèces analysées montre des baisses d'effectifs plus élevées que la perte nette de couvert forestier âgé sur son territoire. Ces réponses convergentes de plusieurs espèces pointent dans la direction de maintenir plus de couvert forestier âgé dans les territoires aménagés que ce que ne préconise les trois degrés d'altération de forêts âgées en vigueur pour renverser ces tendances au déclin. Les retours spectaculaires observés chez plusieurs populations d'espèces d'oiseaux en déclin (sauvagine, oiseaux de milieux humides, oiseaux de proie) après la mise en œuvre de plans de conservation (bannissement du DDT et autres pesticides) et de protection de leur habitat adéquat (Robert et al., 2019, Rosenberg et al., 2019) laissent entrevoir la capacité qu'une stratégie ciblée vers un accroissement de la proportion de forêts matures et âgées en forêt aménagée peut avoir pour la restauration des populations d'oiseaux en forêt aménagée.

Si nous avons pu réaliser très rapidement ce mandat, c'est que nous disposions d'une connaissance fine des relations entre les variations d'abondance des populations d'oiseaux et les variations des conditions forestières obtenue au moyen d'analyses statistiques robustes mettant en lien deux bases de données couvrant l'ensemble de la forêt boréale commerciale soit les inventaires d'oiseaux nicheurs réalisés lors du 2^{ième} Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional de 2010 à 2014 et les données cartographiques des inventaires forestiers du Québec (Cadieux et al., 2020). Bien que nos analyses aient porté sur l'ensemble de la forêt boréale du Québec, les projections des densités des populations des 36 espèces d'oiseaux forestiers pour la Gaspésie sont estimées ici uniquement en fonction des variations des conditions forestières qui prévalent pour la Gaspésie. Les résultats et tendances qui en découlent sont donc directement ancrés dans la réalité régionale de la forêt de la Gaspésie.

Cette étude montre que chaque espèce répond individuellement aux degrés d'altération des forêts âgées alors que la rapidité et l'allure des baisses de leurs populations à la perte de forêts âgées varient d'une espèce à une autre. Qu'elles soient graduelles ou abruptes, ces baisses de populations deviennent

préoccupantes et susceptibles à des extinctions locales lorsqu'elles chutent de plus de 50% de leurs densités maximales (Mace et al., 2008; Maser et al., 2012; Raymundo et al., 2024; Betts et al., 2022). Cette valeur seuil représente **un point de bascule dont il faut s'éloigner**. Nos résultats pour les 9 espèces qui, en Gaspésie, sont les plus affectées par la diminution des forêts âgées entre le 2^e et le 4^{ième} inventaire forestier décennal, montrent toutefois que nous atteignons ce seuil écologique chez toutes ces espèces plus on se rapproche du degré d'altération fort (30% et moins de la proportion historique de forêts âgées). L'approche graphique de la réponse numérique des espèces à la proportion de forêts âgées sur le territoire de la Gaspésie (Figure 7), qui met en interaction le pourcentage de diminution de la densité des populations d'une espèce, la proportion de forêts âgées disponibles et, en trame de fond, les trois degrés d'altération de forêts âgées de la Gaspésie, représente une clé pour évaluer la probabilité d'une espèce à se maintenir. Cette approche permet d'évaluer l'efficacité de nos cibles d'aménagement forestier durable (les 3 degrés d'altération des forêts âgées) à maintenir les oiseaux forestiers, un indicateur de la biodiversité.

7. Recommandations

Sur la base des résultats obtenus, les oiseaux associés aux forêts matures et âgées apparaissent comme étant des indicateurs qui permettent d'évaluer nos stratégies d'aménagement forestier durable quant à l'enjeu de la structure d'âge des forêts, notamment la rétention de forêts âgées sur les territoires aménagés et leur capacité à maintenir leur biodiversité. Trois recommandations émanent de cette étude.

Recommandation 1. Dans sa mise en œuvre des PAFIT le MRNF traduit ses enjeux d'aménagement durable des forêts en Valeurs, Objectifs, Indicateurs et Cibles (VOIC) qui renvoient toutes aux conditions forestières à maintenir sur le territoire. L'indicateur pour le VOIC se rapportant aux forêts âgées renvoie aux degrés d'altérations et fixe des cibles à maintenir au sein de UTA et des UA. À cet indicateur *normatif*

qui mesure l'efficacité de la mise en œuvre sur le terrain des cibles d'aménagement **nous recommandons d'utiliser les oiseaux de forêts matures et âgées à titre d'indicateur évaluatif** (Drapeau et al., 2008) qui mesure de la capacité de ces cibles d'aménagement à rencontrer leur objectif ultime, le maintien de la diversité biologique dans les territoires aménagés. De cette façon nous vérifions l'hypothèse d'une relation entre l'action d'aménagement et son effet sur la diversité biologique.

Recommandation 2. La réponse des oiseaux à la proportion de forêts âgées indique que **s'éloigner du degré d'altération fort de forêts âgées (30% et moins de la proportion historique) et se rapprocher du degré d'altération faible (> 50% de la proportion historique)** est une approche à préconiser pour rencontrer l'objectif de réduction des écarts entre la structure d'âge de la forêt aménagée par rapport à celle de la forêt naturelle qui garantisse le maintien de la diversité de l'avifaune des forêts âgées sur le territoire des UTA de la Gaspésie. Cette stratégie correspond d'ailleurs à ce que préconise l'approche écosystémique quant aux fait d'établir des cibles de rétention de forêts âgées qui sont à l'intérieur des limites de variabilité de la forêt naturelle (Figure 8) alors que le degré d'altération faible de forêts âgées (vert) correspond à la limite inférieure de la proportion historique de forêts de plus de 100 ans correspondant à la reconstitution historique des perturbations naturelles de la Gaspésie (Lauzon et al., 2006, Bergeron et al., 2006).

Recommandation 3. Le vieillissement d'une forêt est un processus graduel qui s'étend sur plusieurs décennies voire des centaines d'années (Bergeron et al., 2002, 2004, Kneeshaw et Gauthier 2003, Harper et al., 2003, Martin et al., 2021). Ce processus écologique met en place une hétérogénéité structurale de la forêt dont un recrutement continu en arbres sénescents et morts (Drapeau et al., 2009b). Cette diversité de stades structuraux de forêts âgées génère à son tour des conditions d'habitats diversifiées pour la faune (Drapeau et al., 2003, Cadieux et Drapeau, 2017) et la flore (Fenton et Bergeron, 2008, Fenton et al., 2013). De plus, en sapinière à bouleau blanc le vieillissement des forêts est marqué par un changement graduel de la composition du couvert forestier le faisant passer de forêts dominées par des feuillus

intolérants à des forêts mixtes qui lorsqu'elles deviennent très vieilles (plus de 200 ans) sont dominées par des conifères (Bergeron 2000, Harvey et al., 2002). Par conséquent, bien que l'aménagement forestier fixe à plus de 80 ans le début du stade de forêt âgée pour les peuplements de la sapinière à bouleau blanc, pour que la stratégie d'aménagement durable de la forêt (SADF) atteigne son objectif de maintien de forêts âgées dans les paysages aménagés (MFFP, 2016, 2018), il faut s'assurer à **conserver toute la diversité des stades de développement des forêts âgées** et non seulement les peuplements qui viennent tout juste d'atteindre 81 ans, car ces « jeunes » forêts âgées n'ont pas encore les attributs clés d'habitat des vieilles forêts. En sapinière à bouleau blanc, une étude menée le long d'un gradient d'âge de plus de 250 ans a récemment montré en quoi la complexité structurale du couvert forestier génère avec le temps des réseaux de plus en plus complexes d'utilisateurs (oiseaux et mammifères) de cavités d'arbres dans les forêts âgées (Cadieux et al., 2023, voir Annexe A). Nous recommandons donc à la table GIRT de faire non seulement le suivi de l'atteinte du stade de forêt âgée (81 ans et plus) mais également **le suivi des divers stades de développement de forêts âgées** quand il s'agit d'évaluer en quoi un **indicateur normatif** (Drapeau et al., 2008) comme la structure âgée des forêts reflète clairement le vaste spectre de complexité structurale et compositionnelle de tous les stades de forêts âgées sur son territoire. Cela entre autres pour éviter qu'au fil du temps on ne se retrouve qu'avec une dominance de forêts qui viennent tout juste de franchir cet âge au détriment des stades plus avancés en âge qui deviennent fortement sous représentés.

Recommandation 4. Dans le présent mandat, en raison à la fois des délais courts impartis de même que le temps requis pour calculer les projections de densités de populations d'oiseaux pour la période 2020 – 2024 qui est basée sur l'actualisation des données forestières du 5^{ième} inventaire décennal, il a été convenu que pour nous rapprocher de la période actuelle, nous puissions dans un deuxième mandat, calculer les projections des densités d'oiseaux actualisées par les conditions forestières du 5e inventaire forestier mises à jour en 2022, pour mettre à niveau l'état des populations des 36 espèces d'oiseaux et

également refaire la carte des changements de densités des oiseaux sensibles à la perte des forêts âgées pour la période de 2020 – 2024 pour la comparer à la carte de l'évolution de la proportion de forêts âgées dans les UTA de la Gaspésie pour la période 2020 – 2024 qui, comme nous l'avons vu à la Figure 4 s'améliorent. Ce **deuxième mandat** qui porterait essentiellement sur : 1) **la production de projections d'abondances des oiseaux pour 2020-2024**, 2) **la production de la carte compilée pour 2020 – 2024 des changements de densités du groupe des espèces sensibles au sein des UTA** qui permettra de comparer l'indicateur évaluatif des oiseaux avec l'indicateur normatif des degrés d'altération des forêts âgées pour la même période.

Recommandation 5. Bien que le recours aux données d'inventaires du 2^{ième} Atlas d'oiseaux nicheurs du Québec méridional ait permis de réaliser la mise en œuvre de l'ensemble de la démarche statistique qui est à la base de cette étude, ces inventaires ont plus de 10 ans. Il va de soi qu'il serait pertinent de faire une mise à jour de l'état des populations d'oiseaux de la Gaspésie. **Nous recommandons de développer dans les prochaines années une stratégie de recensement des oiseaux nicheurs.** Pareils inventaires pourraient être élaborés régionalement en ayant recours à la contribution des ornithologues de la Gaspésie via un programme de recensement fondé sur une démarche semblable à celle développée pour le 2^{ième} Atlas des oiseaux nicheurs. Une autre option pourrait être d'utiliser un réseau d'unités d'enregistrement autonomes (ARU, pour *Autonomus Recording Units*) qui peuvent enregistrer les sons dans la plupart des environnements et sont utilisés de plus en plus souvent par les chercheurs pour effectuer des relevés acoustiques d'oiseaux. Pareil programme de recensement de l'ensemble des oiseaux forestiers et qui couvre tout le territoire de la Gaspésie devrait être mené à **tous les dix ans** de façon à y suivre les changements du couvert forestier sur le territoire. Enfin, avec des moyens plus limités, une troisième option consisterait à réaliser des inventaires ciblés sur des espèces indicatrices qui ont soit montré des baisses ou des hausses importantes de leurs effectifs. De plus, ces espèces devraient être des espèces résidentes qui sont affectées à l'année par les conditions forestières de la Gaspésie et non des espèces

migratrices qui peuvent être affectées par des changements de leurs conditions d'habitat aux aires d'hivernage ou le long de leurs haltes migratoires. Nos analyses indiquent que cinq espèces pourraient faire l'objet de pareils suivis soit le Grimpereau brun, la Mésange à tête brune et la Sittelle à poitrine rousse pour les espèces qui ont montré des baisses de leurs effectifs et le Grand Pic et le Pic chevelu qui sont en hausse. Ce protocole d'inventaire l'échelle des UTA pourrait couvrir un gradient d'altération des structures d'âge des UTA pour mesurer comment les espèces indicatrices répondent à ce gradient d'altération. Ces inventaires plus ciblés pourraient être menés **à tous les cinq ans**. Toutes ces propositions de programmes de suivis contribuent à l'amélioration continue et au raffinement des cibles d'aménagement par un processus itératif dynamique entre le suivi et l'action d'aménagement (Rempel et al., 2004, Drapeau et al., 2008).

8. Références

- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 71, 355–366.
- Andrén, H., Delin, A., & Seiler, A. (1997). Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements. *Oikos*, 80, 193–196.
- Atlas des oiseaux nicheurs du Québec (2011). Guide du participant (version 2). Regroupement QuébecOiseaux, Service canadien de la faune (Environnement Canada) et Études d’Oiseaux Canada, Québec, 110 pages.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., & Gauthier, S. (1999). Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: stand- and forest-level considerations. *Forestry Chronicle*, 75, 49–54.
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81, 1500–1516.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P., & Lesieur, D. (2001). Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 384–391.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B. H., & Gauthier, S. (2002). Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica*, 36, 81–95.
- Bergeron, Y. (2004). Is regulated even-aged management the right strategy for the Canadian boreal forest? *Forestry Chronicle*, 80, 458–462.
- Bergeron, Y., Flannigan, M., Gauthier, S., Leduc, A., & Lefort, P. (2004). Past, current, and future fire frequency in the Canadian boreal forest: implications for sustainable forest management. *Ambio*, 33, 356–360.
- Bergeron, Y., Cyr, D., Drever, C., Flannigan, M., Gauthier, S., Kneeshaw, D., Lauzon, É., Leduc, A., Le Goff, H., & Lesieur, D. (2006). Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(11), 2737–2744.
- Bergeron, Y., Vijayakumar, D. B. I. P., Ouzennou, H., Raulier, F., Leduc, A., & Gauthier, S. (2017). Projections of future forest age class structure under the influence of fire and harvesting: implications for forest management in the boreal forest of eastern Canada. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 90, 485–495.
- Betts, M. G., Forbes, G. J., & Diamond, A. W. (2007). Thresholds in songbird occurrence in relation to landscape structure. *Conservation Biology*, 21, 1046–1058.

Betts, M. G., Yang, Z., Hadley, A. S., Smith, A. C., Rousseau, J. S., Northrup, J. M., Nocera, J. J., Gorelick, N., & Gerber, B. D. (2022). Forest degradation drives widespread avian habitat and population declines. *Nature Ecology & Evolution*, 6(6), 709–719. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01737-8>

Bibby, C. J., Burgess, N. D., & Hill, D. A. (1992). *Bird census techniques*. Academic Press, San Diego, California, USA.

Bouchard, M., Boucher, Y., Belleau, A., & Boulanger, Y. (2015). Modélisation de la variabilité naturelle de la structure d'âge des forêts du Québec. Gouvernement du Québec, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière, Québec, QC. (Mém. rech. for. no 175).

Boucher, Y., Bouchard, M., Grondin, P., & Tardif, P. (2011). Le registre des états de référence: intégration des connaissances sur la structure, la composition et la dynamique des paysages forestiers naturels du Québec méridional. Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche forestière. (Mémoire de recherche forestière, no 161).

Boucher, Y., Perrault-Hébert, 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(2), 361–375.

Boulanger, Y., Arseneault, D., Bélisle, A. C., Bergeron, Y., Boucher, J., Boucher, Y., Danneyrolles, V., Erni, S., Gachon, P., Girardin, M. P., Grant, E., Grondin, P., Jetté, J. P., Labadie, G., Leblond, M., Leduc, A., Pascual Puigdevall, J., St-Laurent, M. H., Tremblay, J. A., & Waldron, K. (2024). The 2023 wildfire season in Québec: an overview of extreme conditions, impacts, lessons learned, and considerations for the future. *Canadian Journal of Forest Research*. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2023-0298>

Cadieux, P., & Drapeau, P. (2017). Are old boreal forests a safe bet for the conservation of the avifauna associated with decayed wood in eastern Canada? *Forest Ecology and Management*, 385, 127–139.

Cadieux, P., Drapeau, P., Leduc, A., & Imbeau, L. (2020). Effets des pratiques d'aménagement de la forêt boréale du Québec sur ses populations d'oiseaux. Rapport scientifique présenté au Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec. Centre d'Étude de la Forêt (Québec), 109 p. + Annexes.

Cadieux, P., Drapeau, P., Ouellet-Lapointe, U., Leduc, A., Imbeau, L., Deschênes, R., & 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>

Cadieux, P., Drapeau, P., Fouillet, A., Deschênes, R. (2024). Persistence, changes, and robustness of nest webs along a latitudinal gradient in the Canadian boreal forest. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 12, 1392652. <https://doi.org/10.3389/fevo.2024.1392652>

Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y., Carcaillet, C. (2009). Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 519–524.

Drapeau, P., Leduc, A., McNeil, R. (1999). Refining the use of point counts at the scale of individual points in studies of bird-habitat relationships. *Journal of Avian Biology*, 30(4), 367–382.

Drapeau, P., Leduc, A., Giroux, J. F., Savard, J. P. L., Bergeron, Y., Vickery, W. K. (2000). Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs*, 70, 423–444.

Drapeau, P., Leduc, A., Bergeron, Y., Gauthier, S., Savard, J. P. L. (2003). Bird communities of old spruce-moss forests in the Clay Belt region: Problems and solutions in forest management. *Forestry Chronicle*, 79(3), 531–540.

Drapeau, P., Leduc, A., Kneeshaw, D. D., Gauthier, S. (2008). Paramètres à considérer pour le suivi de l'approche écosystémique dans une perspective d'aménagement adaptatif en pessière à mousses. (Chap. 14) Dans *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. (Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D. D., Morin, H., Drapeau, P., & Bergeron, Y., Eds.). Presses de l'Université du Québec, Québec, QC, Canada, 361–392.

Drapeau, P., Leduc, A., Bergeron, Y. (2009a). Bridging ecosystem and multiple species approaches for setting conservation targets in managed boreal landscapes. (Chap. 7) Dans *Setting conservation targets in managed forest landscapes*. (Villard, M.-A. & Jonsson, B. G., Eds.). Cambridge University Press, New-York, USA, pages 129–160.

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., 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.

Drapeau, P., Leduc, A., Jobin, B., Imbeau, L., Desrochers, M. (2019). Chapitre 4 – Changements d'habitat et de répartition des oiseaux nicheurs d'un atlas à l'autre. Dans: *Deuxième Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional*. Robert, M. et al. (Eds.). Regroupement QuébecOiseaux, Service canadien de la faune (Environnement et Changement climatique Canada) et Études d'Oiseaux Canada, 35–55.

- Drolet, B., Desrochers, A., Fortin, M. J. (1999). Effects of landscape structure on nesting songbird distribution in a harvested boreal forest. *The Condor*, 101, 699–704.
- Efron, B., Tibshirani, R. J. (1993). An introduction to the bootstrap. Chapman & Hall, New York, USA, 456 p.
- Elith, J., Leathwick, J. R., Hastie, T. (2008). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 77(4), 802–813.
- Fahrig, L. (2001). How much habitat is enough? *Biological Conservation*, 100, 65–74.
- Fahrig, L. (2002). Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications*, 12, 346–353.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515.
- Fenton, N.F., Bergeron, Y. 2008. Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biological Conservation* 141: 1389–1399.
- Fenton, N.J., Imbeau, L., Work, T.T., Jacobs, J., Bescond, H., Drapeau, P., Bergeron, Y. 2013. Lessons learned from 12 years of ecological research on partial cuts in black spruce forests of northwestern Québec. *Forestry Chronicle*, 89(03):350-359.
- Gauthier, J., Aubry, Y. (1995). *Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional*. Service Canadien de la faune, Environnement Canada, Région du Québec, Montréal, Québec, Canada.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M. A., Leduc, A., Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y. (2008). Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec, Québec, Canada.
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z., Schepaschenko, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819–822.
- Gouvernement du Québec. (1986). Loi sur les forêts. *Gazette officielle du Québec*, 118e année.
- Gouvernement du Québec. (2010). Lois sur l'aménagement durable du territoire forestier. *Gazette officielle du Québec*, 142e année.
- Guenette, J.-S., Villard, M.-A. (2005). Thresholds in Forest Bird Response to Habitat Alteration as Quantitative Targets for Conservation. *Conservation Biology*, 19, 1168–1180.
- Guisan, A., Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2–3), 147–186.

- Hanski, I., Moilanen, A., Gyllenberg, M. (1996). Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist*, 147, 527–541.
- Hanski, I., Ovaskainen, O. (2000). The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 404, 755–758.
- Harper, K., Boudreault, C., De Grandpré, L., Drapeau, P., Gauthier, S., Bergeron, Y. 2003. Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario. *Environmental Reviews*, 11(1 SUPPL.): S79–S98.
- Harvey, B. D., Leduc, A., Gauthier, S., Bergeron, Y. (2002). Stand landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *For. Ecol. Manag.* 155, 369–385. doi: 10.1016/S0378-1127(01)00573-4
- Huggett, A. J. (2005). The concept and utility of ecological thresholds in biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 124, 301–310.
- Imbeau, L., Savard, J.-P., Gagnon, R. (1999). Comparing bird assemblages in successional black spruce stands originating from fire and logging. *Canadian Journal of Zoology*, 77, 1850–1860.
- Imbeau, L., Mönkkönen, M., Desrochers, A. (2001). Long-term effects of forestry on birds of the eastern Canadian boreal forests: a comparison with Fennoscandia. *Conservation Biology*, 15, 1151–1162.
- Jetté, J. P., Leblanc, M., Bouchard, M., Villeneuve, N. (2013). *Intégration des enjeux écologiques dans les plans d'aménagement forestier intégré, Partie II - Élaboration de solutions aux enjeux*, Québec. Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources naturelles, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers, 159 pp.
- Johnson, C. J. (2013). Identifying ecological thresholds for regulating human activity: effective conservation or wishful thinking? *Biological Conservation*, 168, 57–65.
- Kneeshaw, D.D., Gauthier, S. 2003. Old growth in the boreal: a dynamic perspective. *Environ. Rev.* 11(Suppl. 1): S99–S114.
- Kneeshaw, D. D., Leduc, A., Messier, C., Drapeau, P., Gauthier, S., Paré, D., Bouthillier, L. (2000). Development of integrated ecological standards of sustainable forest management at an operational scale. *The Forestry Chronicle*, 76(3), 481–493.
- Lauzon, E., Bergeron, Y., Gauthier, S., Kneeshaw, D. (2006). *Fire Cycles and Forest Management: An Alternative Approach for Management of the Canadian Boreal Forest*. Sustainable Forest Management Network, Edmonton, Alberta. 16 pp.

Leathwick, J. R., Elith, J., Francis, M. P., Taylor, P. (2006). Variation in demersal fish species richness in the oceans surrounding New Zealand. *Marine Ecology Progress Series*, 321, 267–281.
<https://doi.org/10.3354/meps321267>

Lindenmayer, D. B., Fischer, J., Cunningham, R. B. (2005). Native vegetation cover thresholds associated with species responses. *Biological Conservation*, 124, 311–316.

Mace, G. M., Collar, N. J., Gaston, K. J., Hilton-Taylor, C., Akçakaya, H. R., Leader-Williams, N., Milner-Gulland, E. J., Stuart, S. N. (2008). Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. *Conservation Biology*, 22(6), 1424–1442.

Martin, M., Fenton, N., Morin, H. (2018). Structural diversity and dynamics of boreal old-growth forests: Case study in Eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 422(April), 125–136.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.007>

Martin, M., Grondin, P., Lambert, M.-C., Bergeron, Y., Morin, H. (2021). Compared to Wildfire, Management Practices Reduced Old-Growth Forest Diversity and Functionality in Primary Boreal Landscapes of Eastern Canada. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 15.

Master, L. L., Faber-Langendoen, D., Bittman, R., Hammerson, G. A., Heidel, B., Ramsay, L., Snow, K., Teucher, A., Tomaino, A. (2012). *NatureServe Conservation Status Assessments: Factors for Evaluating Species and Ecosystem Risk*. NatureServe, Arlington, VA.

McGarigal, K., McComb, W. C. (1995). Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. *Ecological Monographs*, 65, 235–260.

Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec (MRNQ). (1984). *SIFORT - Système d'Information Forestière par Tesselle*. <https://mffp.gouv.qc.ca/forets/fimaq/information/fimaq-information-sifort.jsp>

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP). (2015). *Stratégie d'aménagement durable des forêts*. ISBN: 978-2-550-71493-4.

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP). (2016). *Intégration des enjeux écologiques dans les plans d'aménagement forestier intégré de 2018-2023, Cahier 2.1 – Enjeux liés à la structure d'âge des forêts*. Gouvernement du Québec, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers, 67 p.

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP). (2019a). *Feux de forêt, couche cartographique publiée par le Secteur des Forêts-Direction des inventaires forestiers (DIF) et Direction de la protection des forêts (DPF)*, disponible en ligne, version du 20-06-2019.
<https://www.donneesquebec.ca/recherche/fr/dataset/feux-de-foret>

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP). (2019b). Récolte et reboisement, couche cartographique publiée par le Secteur des Forêts-Direction des inventaires forestiers (DIF), disponible en ligne, version du 22-10-2019.
<https://www.donneesquebec.ca/recherche/fr/dataset/recolte-et-reboisement>

Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF). (2011). Norme de stratification écoforestière, Quatrième inventaire écoforestier du Québec méridional. Gouvernement du Québec, 101 p.

Ministère des Ressources naturelles du Québec (MRNQ). (2013). Rapport du comité scientifique chargé d'examiner la limite nordique des forêts attribuables. Secteur des forêts, 148 p. + 6 annexes.

Mönkkönen, M., Rajasärkkä, A., Lampila, P. (2014). Isolation, patch size, and matrix effects on bird assemblages in forest reserves. *Biological Conservation*, 23, 3287–3300.

Nappi, A., Drapeau, P., & Leduc, A. (2015). How important is dead wood for woodpeckers foraging in eastern North American boreal forests? *Forest Ecology and Management*, 346, 10–21.

Nieto, K., Mélin, F. (2017). Variability of chlorophyll-a concentration in the Gulf of Guinea and its relation to physical oceanographic variables. *Progress in Oceanography*, 151, 97–115.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.11.009>

RADF – Règlement sur l'aménagement durable des forêts du domaine de l'État. (2018). Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier. Gouvernement du Québec, 71 p.

Radford, J. Q., Bennett, A. F. (2004). Thresholds in landscape parameters: Occurrence of the white-browed treecreeper (*Climacteris affinis*) in Victoria, Australia. *Biological Conservation*, 117, 375–391.

Radford, J. Q., Bennett, A. F., Cheers, G. J. (2005). Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation*, 124, 317–337.

Ralph, C. J., Scott, J. M. (Eds.). (1981). Estimating numbers of terrestrial birds. *Studies of Avian Biology*, Vol. 6.

Raymundo, A., Micheletti, T., Haché, S., Stralberg, D., Stewart, F. E. C., Tremblay, J. A., Barros, C., Eddy, I. M. S., Chubaty, A. M., Leblond, M., Mahon, C. L., Van Wilgenburg, S. L., Bayne, E. M., Schmiegelow, F., Docherty, T. D. S., McIntire, E. J. B., Cumming, S. G. (2024). Climate-sensitive forecasts of marked short-term and long-term changes in the distributions or abundances of Northwestern boreal landbirds. *Climate Change Ecology*, 7, 100079.
<https://doi.org/10.1016/j.ecochg.2023.100079>

Regos, A., Imbeau, L., Desrochers, M., Leduc, A., Robert, M., Jobin, B., Brotons, L., Drapeau, P. (2018). Hindcasting the impacts of land-use changes on bird communities with species distribution

models of Bird Atlas data. *Ecological Applications*, 28(7), 1867–1883.
<https://doi.org/10.1002/eap.1784>

Regroupement QuébecOiseaux, Service canadien de la faune, & Études d’Oiseaux Canada. (2011). *Atlas des oiseaux nicheurs du Québec: Guide du participant (version 2)*. Québec: Regroupement QuébecOiseaux, Service canadien de la faune (Environnement Canada) et Études d’Oiseaux Canada.

Rempel, R. S., Andison, D. W., Hannon, S. J. (2004). Guiding principles for developing an indicator and monitoring framework. *Forestry Chronicle*, 80, 82–90.

Robert, M., Hachey, M.-H., Lepage, D., Couturier, A. R. (2019). *Deuxième Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional*. Regroupement QuébecOiseaux, Service canadien de la faune (Environnement et Changement climatique Canada) et Études d’Oiseaux Canada, xxv + 694 p.

Robitaille, A., Saucier, J.-P. (1998). *Paysages régionaux du Québec méridional*. Québec, QC: Les Publications Du Québec.

Rompré, G., Boucher, Y., Bélanger, L., Côté, S., Robinson, W. D. (2010). Conserving biodiversity in managed forest landscapes: The use of critical thresholds for habitat. *Forestry Chronicle*, 86, 589–596.

Rosenberg, K. V., Dokter, A. M., Blancher, P. J., Sauer, J. R., Smith, A. C., Smith, P. A., Stanton, J. C., Panjabi, A., Helft, L., Parr, M., Marra, P. (2019). Decline of the North American avifauna. *Science*, 366(6461), 120–124. <https://doi.org/10.1126/science.aaw1313>

Schieck, J., Song, S. J. (2006). Changes in bird communities throughout succession following fire and harvest in boreal forests of western North America: Literature review and meta-analyses. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(5), 1299–1318.

Schmiegelow, F. K. A., Machtans, C. S., Hannon, S. J. (1997). Are boreal birds resilient to forest fragmentation? An experimental study of short-term community responses. *Ecology*, 78, 1914–1932.

Toms, J. D., Lesperance, M. L. (2003). Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, 84, 2034–2041.

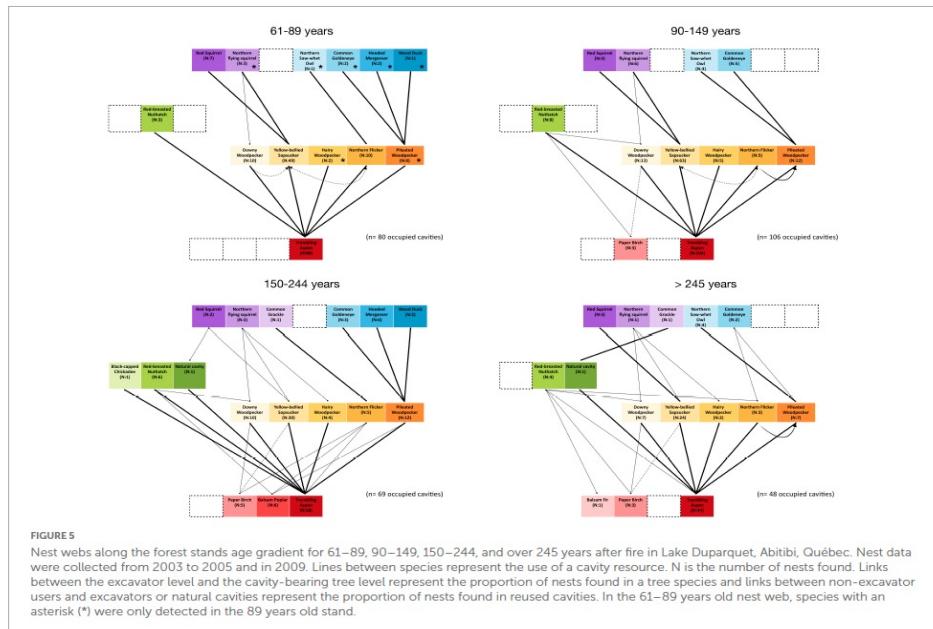
Villard, M.-A., Jonsson, B. G. (2009a). *Setting conservation targets in managed forest landscapes*. Cambridge University Press, New York, USA.

Villard, M.-A., Jonsson, B. G. (2009b). Tolerance of focal species to forest management intensity as a guide in the development of conservation targets. *Forest Ecology & Management*, 258S, S142–S145.

- With, K. A., Crist, T. O. (1995). Critical thresholds in species' responses to landscape structure. *Ecology*, 76, 2446–2459.
- With, K. A., King, A. W. (1999). Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology*, 13, 314–326.
- Young, L., Betts, M. G., Diamond, A. W. (2005). Do Blackburnian warblers select mixed forest? The importance of spatial resolution in defining habitat. *Forest Ecology and Management*, 214, 358–372.

Annexe

Cadieux, P., Drapeau, P., Ouellet-Lapointe, U., Leduc, A., Imbeau, L., Deschênes, R., Nappi, A. 2023. Old forest structural development drives complexity of nest webs in a naturally disturbed boreal mixedwood forest landscape. *Front. For. Glob. Change* 6:1084696. doi: 10.3389/ffgc.2023.1084696



Des réseaux plus complexes dans les forêts âgées

- ↑ Nombre plus élevé d'espèces
- ↑ Interactions
- ↑ Nombre moyen de liens par espèce
- ↓ Liens plus faibles par espèce

Source: Cadieux et al. 2023



OPEN ACCESS

EDITED BY

Andre Arsenault,
Natural Resources Canada, Canadian Forest
Service, Atlantic Forestry Centre, Canada

REVIEWED BY

Manuela Branco,
University of Lisbon, Portugal
Alan Feest,
University of Bristol, United Kingdom

*CORRESPONDENCE

Pierre Drapeau
✉ drapeau.pierre@uqam.ca

SPECIALTY SECTION

This article was submitted to
Forest Management,
a section of the journal
Frontiers in Forests and Global Change

RECEIVED 30 October 2022

ACCEPTED 12 January 2023

PUBLISHED 27 January 2023

CITATION

Cadieux P, Drapeau P, Ouellet-Lapointe U, Leduc A, Imbeau L, Deschênes R and Nappi A (2023) Old forest structural development drives complexity of nest webs in a naturally disturbed boreal mixedwood forest landscape. *Front. For. Glob. Change* 6:1084696. doi: 10.3389/ffgc.2023.1084696

COPYRIGHT

© 2023 Cadieux, Drapeau, Ouellet-Lapointe, Leduc, Imbeau, Deschênes and Nappi. This is an open-access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License \(CC BY\)](#). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

Old forest structural development drives complexity of nest webs in a naturally disturbed boreal mixedwood forest landscape

Philippe Cadieux¹, Pierre Drapeau^{1*}, Ugo Ouellet-Lapointe¹, Alain Leduc¹, Louis Imbeau², Réjean Deschênes¹ and Antoine Nappi³

¹Centre for Forest Research, NSERC-UQAT-UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management, Université du Québec à Montréal, Montréal, QC, Canada, ²Centre for Forest Research, NSERC-UQAT-UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, QC, Canada, ³Direction de l'expertise sur la Faune Terrestre, l'herpétifaune et l'avifaune, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec, QC, Canada

Structural complexity generated by forest development processes and tree species compositional changes provide key habitat features for vertebrate communities that rely upon tree size and decay processes for foraging, denning or nesting. Complexity of forest structure in old stands could not only be key for harboring increased taxonomic species diversity but also greater functional diversity through more complexity in networks of tree cavity dependent species. Using a nest web approach that hierarchically links cavity-bearing trees with cavity formation agents (natural decay processes and avian excavators) and cavity users (non-excavator species), we compared network characteristics of nest webs along a time since fire gradient in a naturally disturbed boreal mixedwood forest landscape in eastern North America. Since 2003, twelve 24 to 40 ha plots ranging from 61 to more than 245 years after fire were surveyed at the Lake Duparquet Research and Teaching Forest in Abitibi, Quebec, Canada to detect active nesting, and denning cavities. We found that network complexity both in terms of number of vertebrate species and number of interactions among species, increased along the age gradient and was significantly higher in the older stands than predicted by chance. Whereas cavity-nesting communities in old forests used a higher diversity of tree species over a wide range of decay stages, trembling aspen remained a key cavity-bearing tree throughout the age gradient. Woodpeckers were the main cavity formation agents whereas less than 1% of cavities originated from natural decay. The structural development of older forests is thus a driver for functional diversity in cavity-using vertebrate communities through higher interaction richness in nest webs, among cavity-bearing trees, excavators and non-excavating users. The pivotal contribution of the entire gradient of old forest cover types to the overall complexity of nest webs in the boreal mixedwood zone is also a key for the resilience of the cavity-using

vertebrate community to natural disturbances. We discuss how such resilience may be compromised by even-aged industrial timber harvesting with short rotations that shifts the age structure of boreal landscapes toward regenerating and young pole forests whereas old forest cover types become below their historical range of variability.

KEYWORDS

boreal mixedwood forests, old forest stands, cavity-using vertebrate communities, nest webs, ecological networks complexity, resilience and stability of cavity-using vertebrate communities, natural forests structural development

Introduction

In the last decades, increased knowledge in the understanding of compositional and structural development of forest ecosystems (Bergeron and Charron, 1994; Gauthier et al., 1996; Bergeron, 2000; Franklin et al., 2002; Kneeshaw and Gauthier, 2003) has emphasized the critical role of vertical and horizontal complexity of forest structure and composition on species taxonomic diversity when forest is aging and old large trees are decaying and dying (Harmon et al., 1986; Grove, 2002; Saint-Germain et al., 2007; Stokland et al., 2012). Aging of forest stands has indeed been linked to complexity of forests, notably through increasing diversity of tree decay stages (Franklin et al., 2002; Harper et al., 2003) that in turn harbor high taxonomic species diversity (Grove, 2002; Stokland et al., 2012) and are accompanied by the development of tree cavities and other dendromicrohabitats (Remm and Löhmus, 2011; Larrieu et al., 2017). However, in depth knowledge of how interspecific interactions are mediated by these keystone structural features (*sensu* Tews et al., 2004) and how they drive functional diversity is less known in natural stand development conditions.

Such ecological knowledge can be pivotal in the context where organisms dependent on these structural features are likely to be affected in managed landscapes under industrial timber harvesting where their age structure has shifted toward a greater proportion of young forest stands at the expense of older forests (Spies et al., 1994; Esseen et al., 1997; Drapeau et al., 2000; Cyr et al., 2009), reducing the provision of large old, decaying and dead trees. Accordingly, ecologists have proposed forest managers silvicultural approaches that incorporate principles from natural stand development, notably the maintenance of biological legacies (more large old trees, standing dead and down wood) to enhance species diversity in managed forest landscapes (Bergeron et al., 1999; Franklin et al., 2000, 2002; Lindenmayer et al., 2000; Harvey et al., 2002; Gauthier et al., 2009).

Studying species interactions with biological legacies in forest ecosystems can lead to the identification of suites of species with functional redundancies (same roles shared by multiple species) or species that have disproportionate roles (keystone species). Such knowledge allows in turn to make predictions about the stability and resilience of these interaction networks (McCann, 2000; Messier and Puettmann, 2011) and perhaps provide better monitoring tools for assessing how managed forests are sustainable (Drapeau et al., 2009a, 2016; Simard et al., 2013) from a functional ecology viewpoint.

For vertebrates that use tree cavities for denning or nesting, the quality and quantity of cavity-bearing trees can vary considerably between forest cover types as forest ages, thus changing cavity availability through tree species dynamics. This, in turn, can limit

population density of cavity users, particularly for species that cannot excavate holes [Newton, 1994; Holt and Martin, 1997; but see Wesolowski and Martin (2018)]. In addition, changes in the availability of cavity-bearing trees play a critical role in the interspecific network of interactions that hierarchically link trees, cavity formation agents (natural decay and avian excavators) and non-excavating users into what Martin and Eadie (1999) have described as nest webs.

In most North American forest ecosystems where nest web studies were conducted, it was noted that avian excavators, mainly woodpeckers are the main cavity formation agents in these networks (Martin et al., 2004; Aitken and Martin, 2007; Blanc and Walters, 2008; Cockle et al., 2011; Cooke and Hannon, 2011). Accordingly, the excavation process in the structuring of nest webs is considered a keystone process (Bednarz et al., 2004) whereas some excavators can have a disproportionate role (keystone species) by providing a rare resource to numerous cavity users that cannot excavate a cavity (Martin et al., 2004; Edworthy and Martin, 2014).

Assessing changes in the nest web structure with forest structural development along succession requires prior knowledge of natural disturbances and the resulting age structure and composition of forest landscapes under investigation. Studies of natural disturbance history reconstruction of forest landscapes with dendrochronological or paleological approaches (Bergeron et al., 2004; Cyr et al., 2009) may provide such information but they are, however, rarely available for areas close to one another where forest successional pathways can be identified. The southern fringe of the boreal mixedwood forest in northwestern Québec offers such unique conditions, where detailed fire reconstruction studies (Bergeron, 1991; Dansereau and Bergeron, 1993) and natural forest succession pathways along this time since fire gradient have been documented (Bergeron and Dubuc, 1989; Bergeron, 1991, 2000; Bergeron and Charron, 1994; Bergeron and Harvey, 1997) in an area lightly affected by timber harvesting.

In this paper, we analyze how changes in forest composition and structure along this time since fire gradient influence the availability of cavity-bearing trees and how this has cascading effects on interspecific interactions within the cavity-using community in a naturally disturbed boreal mixedwood forest landscape in eastern North America. We hypothesize that nest web complexity of tree-cavity vertebrate communities is driven by structural and compositional development as the forest is aging. We predict that increases in tree species richness and structural diversity (stem degradation and diameter) with time since fire will increase the functional diversity of nest webs through increases in the number of interactions between species at all levels of their hierarchical

structure from cavity-bearing trees to cavity formation agents to non-excavator users.

Materials and methods

Study design

Our study was conducted in the boreal mixedwood forest of northern Quebec in the balsam fir-white birch bioclimatic domain, located in the northern Clay Belt of Quebec and Ontario. This region is characterized by clay soils and low rocky hills (Robitaille and Saucier, 1998). The average annual temperature is 0.6°C and the average total annual precipitation is 822.7 mm (Environment Canada, 2022). The study site is located within the conservation area of the Lake Duparquet Research and Teaching Forest (hereafter LDRTF) at the southern fringe of the boreal forest in Québec (48°30' N, 79°22' W). The area spans ~2,000 ha and contains a complex natural forest mosaic formed by different forest cover types originating from a variety of natural disturbances (Bergeron, 1991; Harvey, 1999). Over the last century, the balsam fir-dominated old-growth stands were affected by three spruce budworm outbreaks (1919–1929, 1930–1950, 1970–1987), (Morin et al., 1993). These outbreaks reduced the abundance of large balsam firs, killing as much as 75% of firs of more than 15 cm in diameter at breast height (DBH) in the study area in the most recent outbreak (Bergeron et al., 1995). Moreover, Bergeron (2000) found that the cyclic spruce budworm outbreaks of the 20th century are important drivers in old forest stand dynamics that drive the high mortality and recruitment of balsam fir, which in turn allows trembling aspen individual or small patches to occur in conifer-dominated old forests.

Fire history reconstruction at the LDRTF is well-documented (Bergeron, 1991; Dansereau and Bergeron, 1993) and offered a unique opportunity to investigate within a relatively limited study area (35 km²) how structural complexity related to forest aging and succession affects the relationships of cavity-using communities. It includes eight major fires (1717, 1760, 1797, 1816, 1823, 1870, 1923, 1944) that occurred over the last three centuries, which within our study area comprises the chronosequence of stands covering the entire forest succession of the eastern boreal mixedwood forest. Tree species compositional changes in the study area have been well-studied (Bergeron and Charron, 1994; Bergeron and Harvey, 1997; Harvey et al., 2002). They are characterized by the transition from young and mature forests dominated by early successional tree species, such as trembling aspen (*Populus tremuloides*) and paper birch (*Betula papyrifera*) whereas older forests are characterized by mixed stands where balsam fir (*Abies balsamea*), black spruce (*Picea mariana*), and white spruce (*Picea glauca*) share the forest canopy with the deciduous species. Old-growth stands are dominated by coniferous species and are characterized by a higher abundance of white cedar (*Thuja occidentalis*) (Bergeron and Charron, 1994; Bergeron, 2000).

In 2003, we established 12 study plots (24–40 ha) distributed in four age classes; 61–89, 90–149, 149–244, and over 245 years after fire, with year 2005 as a reference point (Figure 1). These age classes were chosen [see Nappi et al. (2015) for more details] to cover the gradient of structural and compositional changes that occur in the boreal mixedwood forest from early to late successional stages following wildfire disturbances that historically occurred in the study

area (Bergeron, 1991, 2000; Dansereau and Bergeron, 1993; Bergeron and Charron, 1994).

Vegetation sampling

Changes in forest composition and structure with time since disturbance of the forest cover are likely to influence the availability of adequate nesting trees for cavity users, which may in turn, change the structure and complexity of nest webs. Hence, vegetation sampling was conducted in the study area to compare changes in stand characteristics along the age gradient. In each study plot, nine to ten rectangular shaped vegetation-sampling stations measuring 600 m² (10 m × 60 m) were distributed 200 m apart in each plot for a total 112 vegetation stations. Three variables were used to characterize the available trees for cavity-using communities: tree species, decay stage and DBH. Vegetation was sampled in 2005 and all trees having a DBH greater than 10 cm were characterized. Decay of standing trees was classified based on visual appearance in 5 categories (Nappi, 2009; Nappi et al., 2015): Decay 1 (alive, > 20% foliage); Decay 2 (declining, < 20% foliage); Decay 3 (recently dead, hard wood, firm bark cover); Decay 4 (moderate degradation, soft wood, no dead foliage present, no small twigs, some branches remaining, usually intact top); Decay 5 (high degradation, soft decomposed wood, very few branches, often broken top).

An additional vegetation survey was completed in 2013 to further characterize aspen decay along the age gradient. This survey consisted of 180 vegetation-sampling stations measuring 400 m² (15 sampling stations per plot). As trembling aspens are often aggregated in boreal mixedwood forest landscapes, the sampling stations were randomly distributed in aspen patches previously identified using areal photos of our study area (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, 2006). Trembling aspen stems > 20 cm in DBH were characterized by measuring the DBH, the decay class and the presence or absence of wood-decaying heart rot conks (*Phellinus tremulae*).

Nest search and cavity monitoring

This study is based on data compiled between 2003 and 2012. Data was collected using nest search surveys and long-term cavity monitoring. Nest search surveys were carried out almost every year between 2003 and 2012. However, they were conducted in all age classes in years 2003, 2004, 2005, and 2009. From 2003 to 2004, data on cavity nesters were collected as part of a study on the foraging ecology of woodpeckers (Nappi, 2009), which consisted of surveying 2 transect lines per plot with 100 m buffers on each side covering a total of 104–120 ha in each age category (1 km long and 400 m wide, ~40 ha plots). Unlike later years, nest search effort was mainly directed toward finding woodpeckers (excavators) nests. In these 2 years, 51 occupied cavities were found. In 2008, systematic cavity density surveys were done on areas of 6.4 ha in each sampling plot [see Ouellet-Lapointe et al. (2012)] and nest searches were done in 8 of the 12 plots (2 plots in each age category; 80 ha in each age category). This search effort allowed the detection of 41 occupied cavities. In 2009, all 12 plots were sampled and the size of the sampling plots was reduced to 30 ha, covering 90 ha in each age class. Observers followed 8 line transects per plots having a buffer zone of 50 m on each side to increase the detection rate of active nests. This

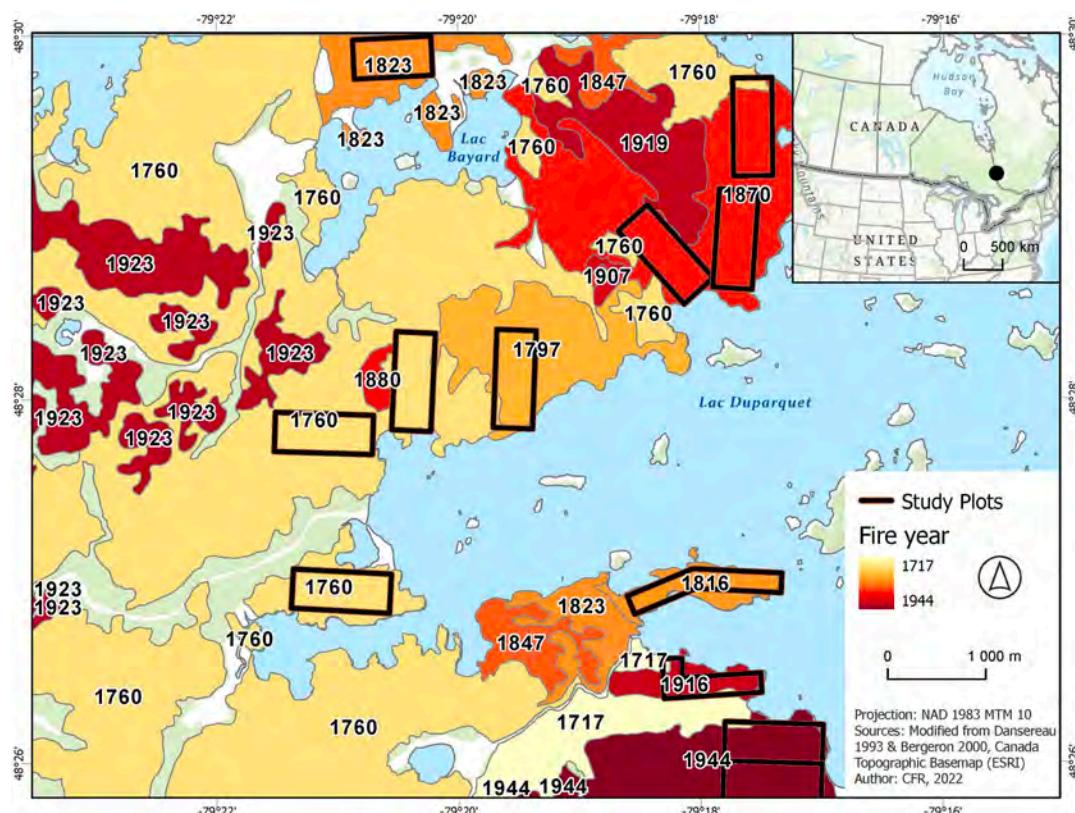


FIGURE 1

Localization of 12 forest plots where nest searches and cavity monitoring were conducted, from 2003 to 2012. Plots were distributed in four stand age categories (61–89, 90–149, 150–244, and over 245 years after fire) in the conservation area of the Lake Duperquet Research and Teaching Forest. Time since the last fire was calculated using 2005 as year of reference (based on detailed studies of fire history reconstruction: Bergeron, 1991; Dansereau and Bergeron, 1993, and Bergeron, 2000).

search effort allowed the detection of 132 occupied cavities. Occupied cavities were found during nest search surveys for other years (2008; $n = 56$ occupied cavities, 2010; $n = 74$, 2011; $n = 42$, 2012; $n = 32$), but given the unequal nest search efforts that were made between age classes, these cavities were not used in network comparisons. No nest search surveys were conducted in 2006–2007.

Nest searches were realized between the beginning of May and the middle of July. Observers walked along transect lines and used visual and auditory cues that would indicate the presence of an occupied cavity: breeding-bird behavior, begging nestlings or wood chips on the ground. When possible, the excavator of the cavity was visually identified. If no excavator was present at the site, we identified the excavator with the size and characteristics of the cavity. If there was a doubt, the excavator remained unidentified. All trees with occupied cavities were marked with an aluminum tag and geo-referenced. These cavities were then inspected with a camera mounted on a telescopic pole [TreeTop PeeperTM, Sandpiper Technologies, Manteca, CA, USA] to determine the state of the cavity: non-completed excavation, suitable cavity or occupied cavity. A cavity was considered “occupied” if it contained at least one egg or nestling (Martin et al., 2004), or if a mammal was present inside the cavity. To collect additional information on the use of cavity by small mammals, particularly the Sciuridae family, we recorded the presence or absence of nesting material in each cavity (branches, straw, leaves, or bark). For nests that were not accessible with the telescopic pole and camera (higher than 15.24 m) and for nests that were in cavities

with an opening too small for the camera [ex: some of the Red-breasted Nuthatch (*Sitta canadensis*) nests], we used nesting clues (behavior of adult cavity nesters) to confirm cavity activity. Nests found opportunistically in a 50 m radius around the plots were also georeferenced and characterized.

To assess the interactions of cavity producing agents with non-excavating users, which can be more elusive (Ouellet-Lapointe et al., 2012), we inspected existing cavities once a year from 2008 to 2012. Since it would have been logistically impossible to inspect every cavity found, we selected a subset of cavities to be monitored in order to get reasonable sample sizes on various cavity types (excavated or non-excavated, excavator species) in the stand ages in which they were located. Accordingly, the last 2 years of cavity monitoring (2011 and 2012) were more focused on increasing the sample size for rarer cavity types in our study area such as large cavities excavated by the Pileated Woodpecker (*Dryocopus pileatus*) and Northern Flicker (*Colaptes auratus*) and small cavities excavated by the Red-breasted Nuthatch.

Statistical analyses

Forest structural development along the time since fire gradient

We used linear and polynomial mixed effects models to compare stand characteristics of our response variables: tree species composition, tree degradation (the five categories of tree decay),

tree size (DBH), and tree structural diversity (calculated with a Shannon-Weaver diversity index that combined degradation and DBH classes) along the time since fire gradient (explanatory variable) of our study sites. We used generalized mixed models with a binomial distribution to compare the probability of trembling aspen having a conk of *Phellinus tremulae* along the time since fire gradient. Plot location was treated as a random variable in all models to account for the hierarchical structure of the sampling design (Bates et al., 2012). We used a bootstrap procedure with a 1,000 permutations to estimate parameters and 95% confidence intervals (Bates et al., 2012). Statistical analyses were conducted using the R version 3.2.3 (R Core Team, 2015).

Nest web production

The complete boreal mixedwood nest web was created as a reference for illustrating the complexity and diversity of the cavity-nesting community at the landscape scale across the time since fire gradient of forest cover types. It is composed of all the nest data that were collected in the study plots and their surroundings from the entire 2003 to 2012 period for the whole study area (35 km^2) in the continuous boreal mixedwood forest of Lake Duparquet. To assess changes in the structure and functional diversity of nest webs along the time since fire gradient, we constructed nest webs within the four age classes of our 12 study plots (61–89, 90–149, 150–244, and > 245 years after fire). Each age class had three study plots and only nest surveys conducted during 2003, 2004, 2005, and 2009

characterized by a similar nest search effort between age classes were used to build nest webs and compare their network characteristics.

For each nest web, strength of interactions was measured for each link between species (trees–excavating agent and excavating agent–non-excavating users) and was calculated separately between the tree and the excavator level and the excavator and non-excavator level. The linkage strength between a tree species and a cavity formation agent (either natural decay or an excavator) was defined as the proportion of cavities produced by the cavity formation agent in a given tree species. The linkage strength for cavity reuse by cavity excavators (woodpeckers), facultative cavity excavators (nuthatches and chickadees) or non-excavator users, was calculated as the proportion of total nests located in cavities not excavated by the focal species. In our nest webs, three categories of linkage strength were used: weak ($< 10\%$), medium (11–50%), and strong ($> 50\%$).

Network characteristics of nest webs

Nest webs were characterized with four different network characteristics including interaction richness, species richness, number of links and mean link strength. Interaction richness was defined as the number of different interspecific interactions found in nest webs. Every used cavity was categorized on the basis of its interspecific interactions stemming from the three different levels: the cavity-bearing tree level, the cavity formation level and the non-excavator user level (Dyer et al., 2010). Species richness was calculated by summing all species identified in each nest web i.e., cavity-bearing

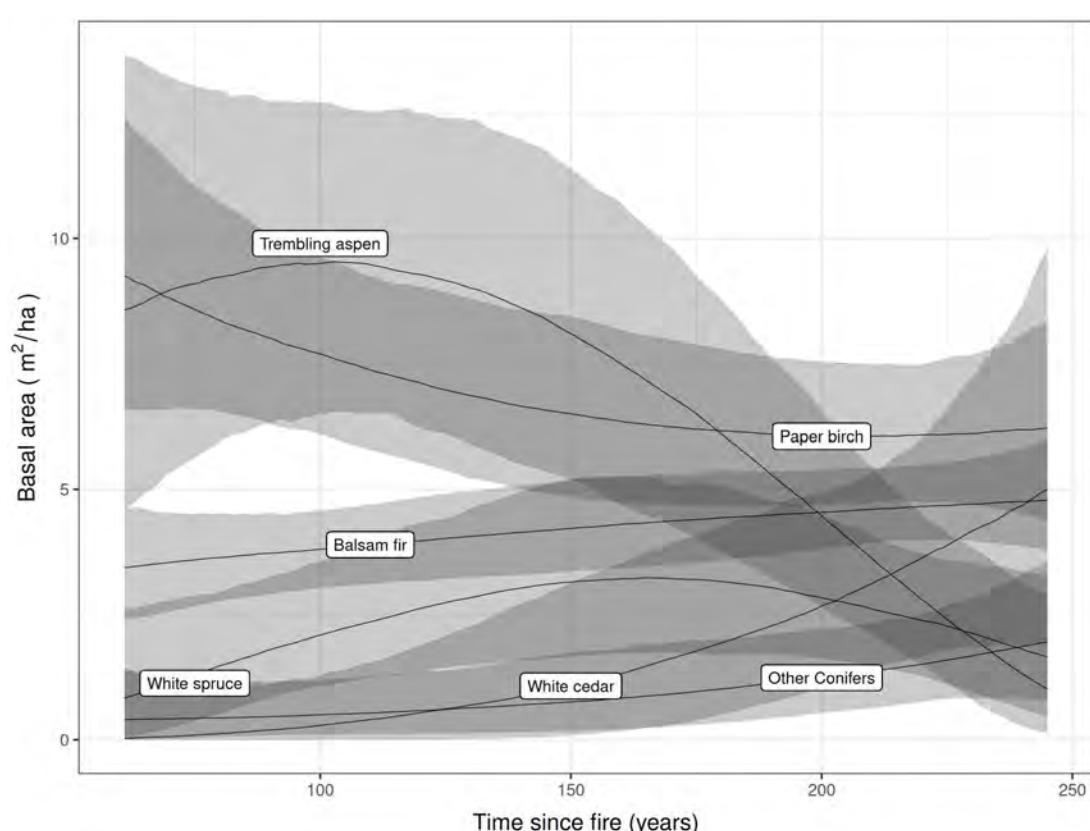


FIGURE 2

Polynomial mixed effects models of tree species basal area in relation with time since fire in the 12 forest plots where cavity-using communities were monitored. The gray shaded ribbons represent 95% confidence intervals.

trees, excavators and non-excavators. The number of links was calculated by summing all connections between cavity-bearing trees and cavity formation agents (natural decay and excavator species) and between excavators and non-excavator users. Mean link strength was calculated by summing all link strengths divided by the total number of species in the nest web.

To verify if network characteristics changed along the age gradient, observed nest webs were compared with simulated nest webs created by the random sampling of the complete boreal mixedwood nest web. To do so a bootstrap procedure with replacement of 10 000 permutations was used to generate nest webs and calculate confidence intervals for each network characteristic. For each nest web, we used the observed abundances of used cavities (80 occupied cavities in stands between 61 and 89 years after fire, 106 occupied cavities in stands of 90 to 149 years after fire, 70 occupied cavities in stands of 150 to 244 years after fire, and 40 occupied cavities in stands of > 245 years after fire) as the sample size of nests to construct our randomly sampled nest webs. We tested the null hypothesis that interspecific interactions in nest webs were randomly distributed between age-class categories thus expecting to find the different network metrics of our nest webs to fall between the 95% confidence interval for each age-class category of simulated nest webs.

Interactions between cavity producers and users

We assessed the probability of cavity occupancy by cavity users (a cavity used by a bird or mammal species other than the one

that created it) and identified key cavity producing agents in nest webs along the stand age gradient of our study plots. This analysis was performed using cavity monitoring data collected between 2008 and 2012. A cavity was considered occupied if it contained eggs or fledglings for birds, if one or more individuals for mammals were found during cavity inspection or if mammals' nest material (loose branches and leaves) filled the cavity without an individual. Based on our empirical observations these filled cavities were occupied by red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*) and northern flying squirrels (*Glaucomys sabrinus*) denning sites.

For each cavity we determined its probability of occupancy by cavity users as a function of the excavator's identity and its position along the stand age gradient. We used generalized mixed models with a binomial error distribution of the response variable (use or non-use of a cavity) and a logit link (Bates et al., 2012). Since some trees had more than one cavity and some cavities were inspected multiple times (repeated measures), the variable TreeID was used as random effects to ensure that the hierarchical structure of the sampling design was considered. We used a theoretical-information approach to compare the strength of support of a list of 7 candidate models constructed using combinations of the variables Excavator (5 categories), Forest Age (time since fire; 7 categories, ordinal, but treated as a numeric continuous variable) and Year (Burnham and Anderson, 2002; Anderson, 2008). We conducted separate analyses for cavities where non-cavity users were found than those filled with mammals' nest material.

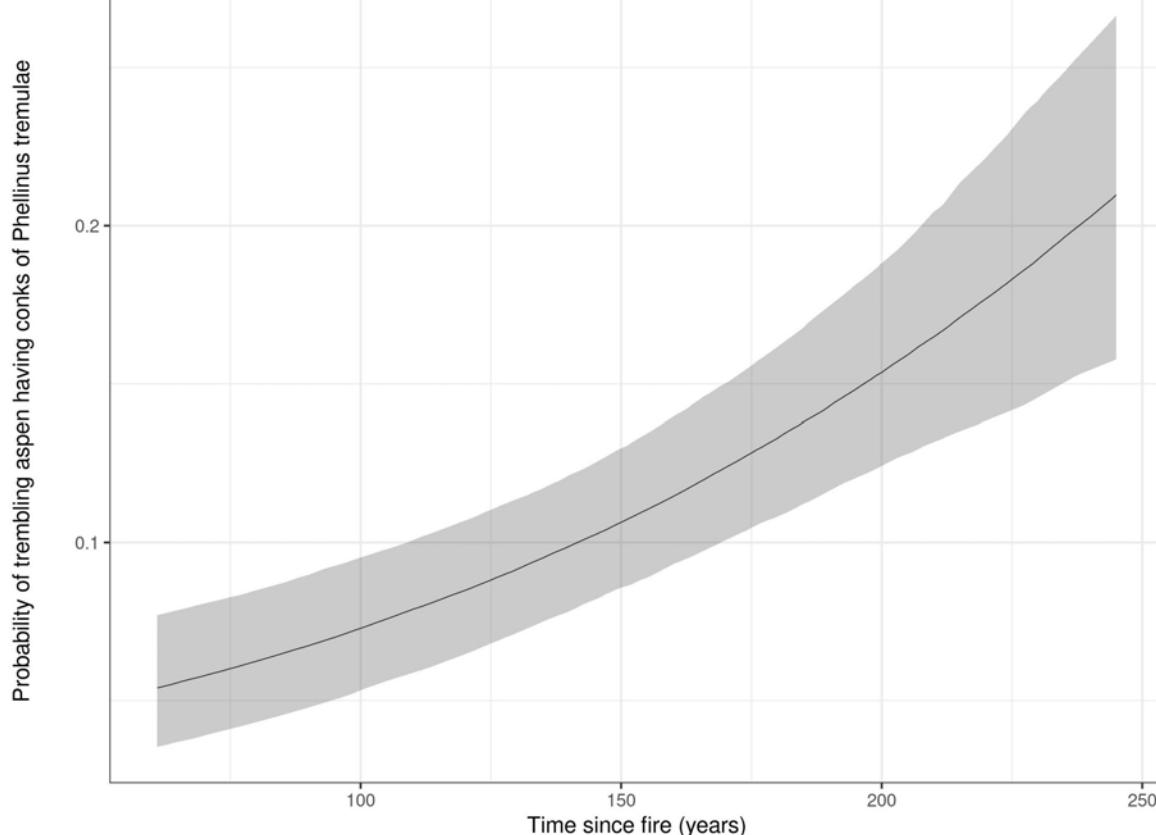


FIGURE 3

Probability of trembling aspen bearing *Phellinus tremulae* fungal conks in relation to forest stand age. The gray shaded ribbons represent the 95% confidence intervals.

Results

Forest structural development along the time since fire gradient

Aspen, paper birch, balsam fir, white cedar and white spruce were co-dominant tree species across forest cover types. As expected, forest vegetation was found to follow a transition in tree species composition along the time since fire gradient from a shade-intolerant deciduous to a mixed and a dominant coniferous forest cover for canopy trees (Figure 2). This is particularly the case for trembling aspen, a tree species highly selected by cavity users because of its vulnerability to heart-rot fungi (*Phellinus tremulae*). However, Figure 3 shows an increase in the probability for stems of trembling aspens to harbor heart rot disease as stand age increases, despite its net reduction in basal area. This increased probability for aspens to be infected by heart rot disease is also linked with the size of trembling aspens stems where mean DBH increased significantly from mature stands (32.4 cm) to old forests (43.6 cm; Table 1). When combining all tree species, mean diameter, amount of dying and dead trees and trees structural diversity defined by tree decay increased significantly along the age gradient, particularly when forest become older than 150 years old (Table 1).

The cavity-using vertebrate community

During 2003–2012 we collected data on 423 occupied cavities of 14 species of cavity users, which were located in 4 tree species (the complete boreal mixedwood nest web in Figure 4). All excavators had strong links with the trembling aspen which harbored 95% of nests. Apart from two occupied nests found in non-excavated natural cavities, the non-excavators exclusively reused cavities excavated by excavators. Occupied cavities were created by 7 excavators; 2 species

of weak cavity excavators (nuthatches and chickadees) and 5 strong cavity excavators (woodpeckers). Overall, 7 species of non-excavating users were found.

Small to medium-sized cavities were produced by three woodpecker species, the Downy Woodpecker (*Picoides pubescens*), the Yellow-bellied Woodpecker (*Sphyrapicus varius*) and the Hairy Woodpecker (*Picoides villosus*). The Yellow-bellied Sapsucker was the dominant excavator with the highest relative nest abundance and was the supplier of numerous small cavities used by small-bodied non-excavators. Two small-bodied non-excavators, the red squirrel and the northern flying squirrel, had strong links with sapsucker cavities. However, the latter also had medium links with Downy Woodpecker cavities. The majority of large-bodied non-excavators reused Pileated Woodpecker cavities. However, the Northern Saw-Whet Owl (*Aegolius acadicus*) and the Common Goldeneye (*Bucephala clangula*) had medium links with Northern Flicker cavities. Excavators reuse of cavities excavated by other species was observed for almost every species, but not for the Hairy Woodpecker and the Pileated Woodpecker. Notably, the Northern Flicker had intermediate links with the Pileated Woodpecker cavities (Figure 4).

Nest webs along the age gradient

Important changes in nest webs' structure occurred at different stages of forest succession. Compared to older forest nest webs, the mature deciduous forest nest web (61–89 years after fire) was simplified (Figure 5). This network consisted in a very limited number of cavity-nesting species that was substantially reduced in complexity. Moreover, the links between Pileated Woodpecker, Northern Flicker cavities and large-bodied non-excavating users were restricted to the 89 years old stand plot as shown with species with an asterisk (*) in Figure 5. The other two 61 years old plots harbored no large cavity dwellers and users (Figure 5). Trembling aspen was the

TABLE 1 Stand characteristics of the twelve forest stands of our study design for assessing nest webs along the age gradient of forest cover types in the Lake Duparquet Research and Teaching Forest in the Abitibi region, Québec, Canada.

Variables	Time since fire (years)			
	61–89	90–149	150–244	> 245
Deciduous basal area (m ² /ha)	19.4 [14.0, 26.8] (A)	15.3 [11.2, 20.6] (AB)	11.5 [8.3, 15.8] (AB)	9.7 [7.2, 13.2] (B)
Coniferous basal area (m ² /ha)	4.9 [3.7, 6.3] (A)	13.3 [10.4, 16.8] (B)	12.2 [9.4, 15.7] (B)	18.1 [14.0, 23.0] (B)
Large trembling aspen (> 20 cm) mean DBH	32.4 [27.4, 36.7] (AB)	28.4 [23.8, 33.0] (A)	38.6 [34.0, 43.1] (BC)	43.6 [39.3, 48.1] (C)
Living tree basal area (m ² /ha)	21.2 [18.2, 25.6] (A)	23.1 [19.7, 27.6] (A)	17.6 [14.9, 20.1] (A)	19.0 [16.2, 22.4] (A)
Decaying tree basal area (m ² /ha)	1.3 [0.7, 2.4] (A)	1.4 [0.7, 2.4] (A)	1.8 [0.9, 3.2] (A)	2.5 [1.4, 4.4] (A)
Dead tree basal area (m ² /ha)	3.7 [2.9, 5.0] (A)	5.8 [4.4, 7.6] (AB)	5.2 [3.9, 7.0] (AB)	7.1 [5.4, 9.35] (B)
Tree DBH (cm)	17.4 [16.2, 18.5] (A)	19.8 [18.7, 20.9] (B)	20.1 [19.0, 21.2] (B)	21.8 [20.8, 22.8] (B)
Tree composition diversity	1.14 [1.02, 1.24] (A)	1.30 [1.20, 1.40] (AB)	1.41 [1.30, 1.51] (B)	1.26 [1.15, 1.36] (AB)
Tree structural diversity	2.02 [1.91, 2.13] (A)	2.28 [2.17, 2.38] (B)	2.37 [2.27, 2.49] (BC)	2.52 [2.41, 2.63] (C)

Mean values and 95% confidence interval values (in parentheses) are presented. For each category of stand age, significant differences are indicated by different letters.

only cavity-bearing tree in this nest web. In the three other stand age classes whereas all excavators maintained a strong link with trembling aspen the use of other cavity-bearing tree species increased from 0 to 3% to 17 to 10% along the age gradient. The small-bodied non-excavating users had strong links with the Yellow-bellied Sapsucker cavities, except in older forest nest webs where they seemed to use a wider range cavity resources. All large-bodied non-excavating users had strong links with the Pileated Woodpecker cavities (Figure 5).

Network complexity increased along the age gradient even though there was a decrease in nest abundance. Network metrics such as interaction richness, species richness and mean number of links per species increased as the forest age increased and were significantly higher than predicted by random sampling of the complete boreal mixedwood nest web (Figure 6). The average link strength was significantly lower than predicted in older forests (150–244 years after fire and > 245 years after fire).

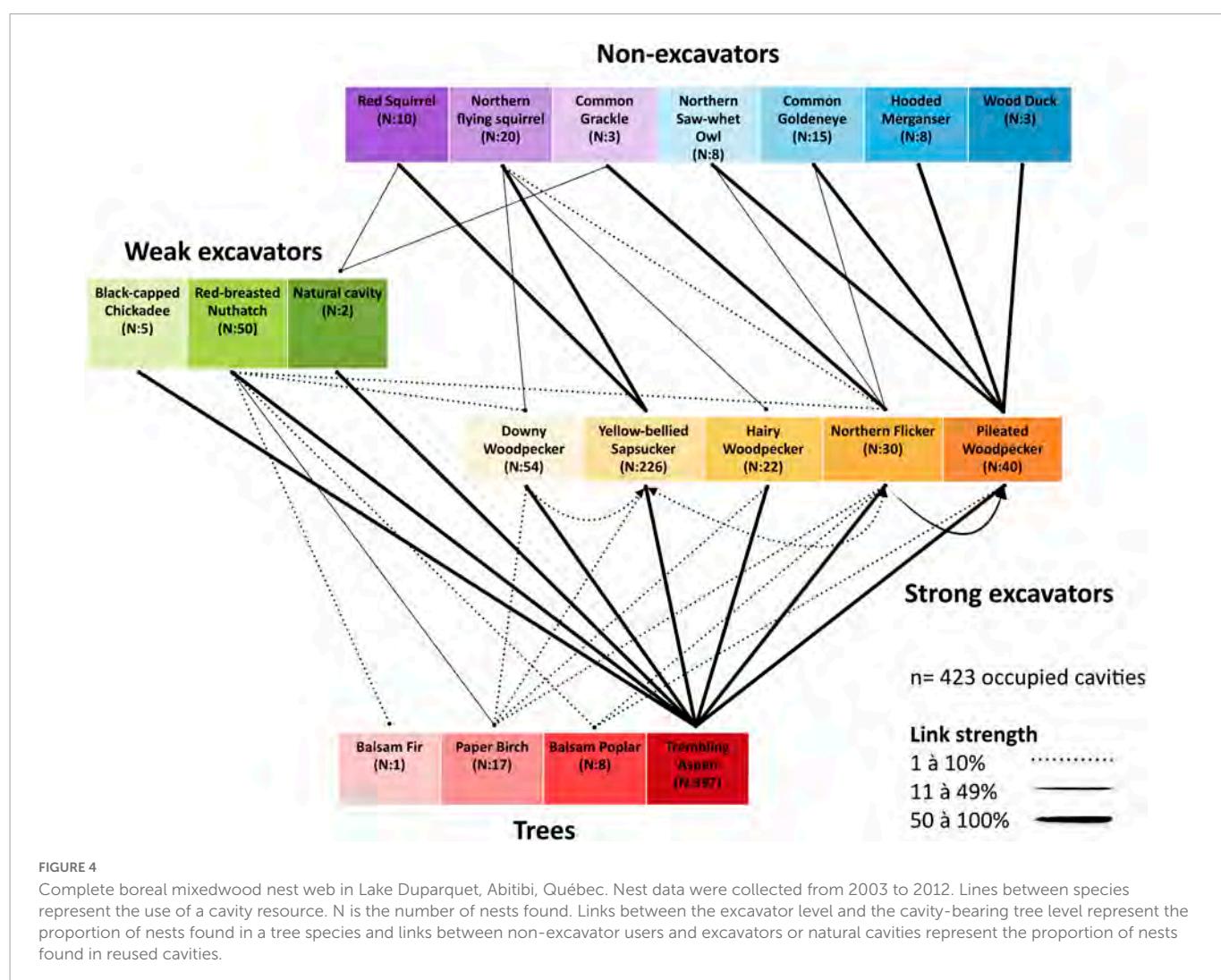
Interactions between cavity producing agents and non-excavating users

We conducted 458 cavity inspections on 273 cavities located on 179 trees. These cavities were excavated by 6 different excavators:

the Red-breasted nuthatch, the Downy Woodpecker, the Yellow-bellied Sapsucker, the Hairy Woodpecker, the Northern Flicker and the Pileated Woodpecker. However, cavities excavated by the Red-Breasted Nuthatch were excluded from this analysis because no other cavity user was found in this cavity type despite our inspection efforts (0 nests from non-excavators for 29 inspections in 25 nuthatch cavities).

Cavity users mainly occupied holes excavated by specific excavators whereas less than 1% of occupied cavities were in holes originating from natural decay. Models which included Excavators and Forest Age (Time since fire) had strong support ($Wi = 0.82$) for all excavators while the closest following models being Excavators only with a low weight ($Wi = 0.13$; Table 2). Using the predicted probabilities of multi-model inference, we plotted the probability of a cavity being occupied considering its excavator (Figure 7). Cavities excavated by the Pileated Woodpecker were significantly more likely to be occupied than cavities excavated by all other excavators with the exception of the Downy Woodpecker (Figure 7). Although confidence intervals were large in each case, cavities were more likely to be occupied by cavity users as forest was aging along our time since fire gradient (Figure 7).

For Sciuridae nest material analysis, the model that included Excavators, Forest Age (Time since fire) and Year had strong support ($Wi = 0.83$; Table 3). The model that included Excavators



and Year was the closest following model ($Wi = 0.12$; **Table 3**). The Year effect in our best models highlights the fact that in the years 2011 and 2012 we deliberately under inspected Yellow-bellied Sapsucker cavities (a main cavity type filled with Sciuridae nest material) and prioritized inspections in cavities created by other excavators. Multi-model inference analyses of our competing models show that Sciuridae nesting material had a greater probability of being found in small cavities excavated by the Downy Woodpecker, the Yellow-bellied Sapsucker and the Hairy Woodpecker, than the Pileated Woodpecker and Northern Flicker, although Hairy Woodpecker had large confidence intervals similar to those of Northern Flicker (**Figure 7**). The probability of a cavity having Sciuridae nesting material decreased with stand age regardless of cavity origin (**Figure 7**) resulting in higher availability of cavities for other non-excavating species.

Discussion

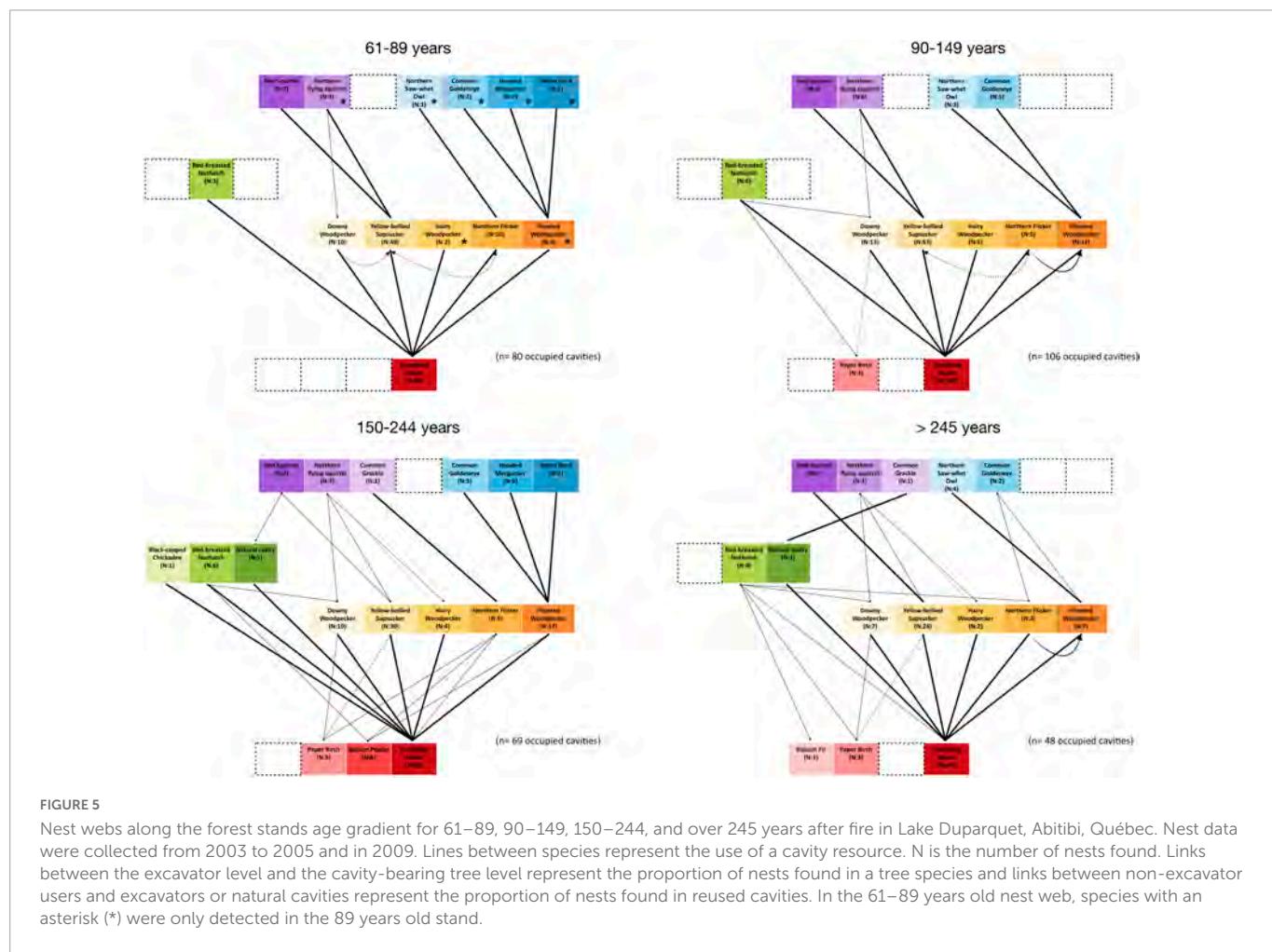
Our main hypothesis, that network complexity increased along the age gradient of boreal mixedwood forest, was supported. Network complexity, quantified by species richness and interaction richness among species, were indeed higher than expected in older forest nest webs (> 150 years after fire). Moreover, as we predicted, this complexity was driven by a higher functional redundancy or equivalence of all hierarchical levels of the nest web. Diversification

of tree species used by cavity excavators (links with more than one tree species), the main cavity formation agents in our nest webs, and the increased number of non-excavating cavity users, accounted for the greater complexity of nest webs in older forests.

Increase in network complexity of nest webs with forest structural development

Our study thus shows that forest structural development is a driver of complexity for ecological networks in the boreal mixedwood forest when using nest webs as a model. Along the forest age gradient, we found that the increased availability of structural elements such as large live and dead trees and a growing diversity of tree decay stages provided key structures for cavity formation by woodpeckers which in turn increased the complexity of interactions with non-excavating users.

Although we found a higher functional redundancy or equivalence between cavity substrates (tree species) and avian excavators in our oldest stands compared with our mature stands, the interactions between tree species and cavity formation agents were not as diversified as those found in tropical nest webs where a much larger number of tree species harbor cavities formed by either natural decay or woodpecker excavations (Cockle et al., 2012). Hence, whereas more complex in old boreal forests, our nest webs maintained throughout the age gradient an architecture being



strongly structured around trembling aspen as the keystone cavity substrate.

Importance of trembling aspen for nest webs architecture throughout stand age gradient

The fact that a majority of nests were found in trembling aspen throughout our age gradient and even in our oldest conifer-dominated stands is noteworthy. Whereas several studies conducted in boreal and hemiboreal forests of North America have shown that cavity-nesting communities are strongly linked to trembling aspen in ecosystems where this tree species is naturally present (Li and Martin, 1991; Dobkin et al., 1995; Martin et al., 2004; Cooke and Hannon, 2012), our study is the first to show how this close

association between trembling aspen and cavity-using communities is consistent across the entire range of forest age and composition in a natural successional gradient. The persistence of the shade-intolerant trembling aspen along forest succession including our oldest conifer-dominated forest stands is associated to its recruitment by root suckers when canopy gaps occur in old forests due to small to medium size disturbances of either single-tree gap replacement or spruce budworm outbreaks (Lavertu et al., 1994; Kneeshaw and Bergeron, 1998; Bergeron, 2000). When a disturbance occurs trembling aspen is one of the fastest boreal tree species to fill canopy gaps and reach a large diameter (Paré and Bergeron, 1995). For instance, large aspen individual trees and small patches that were indeed found in our 245 years old stands are likely associated with the recurrent outbreaks of spruce budworm that occurred throughout the 20th century (Morin et al., 1993) and that affected canopy cover of old balsam fir forests at variable severities (Bergeron, 2000).

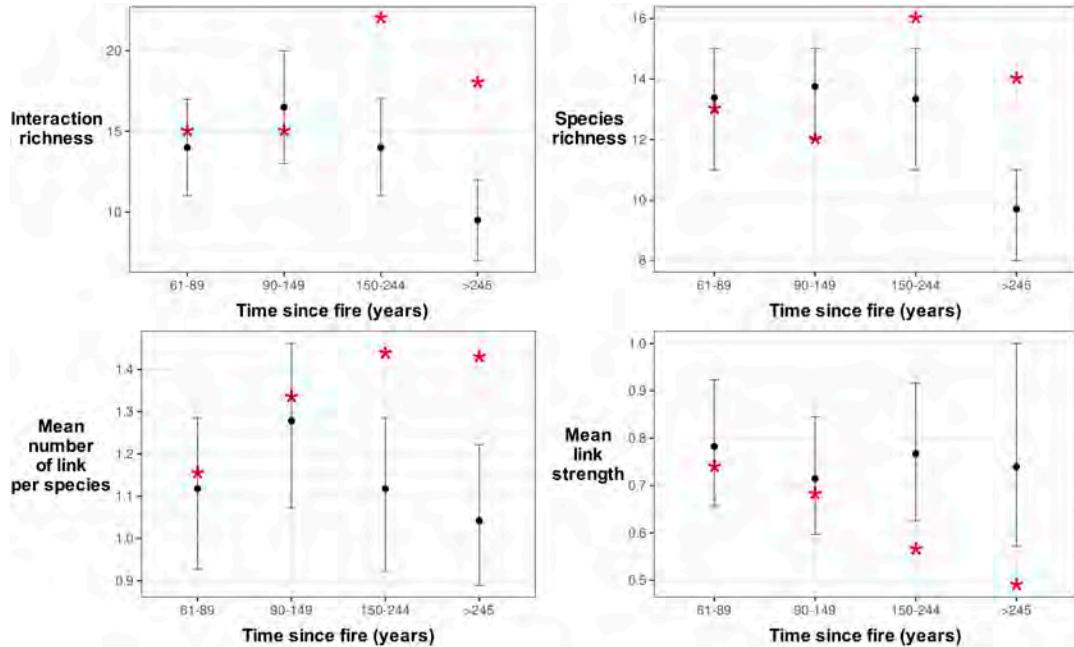


FIGURE 6

Network characteristics along the age gradient at the Lake Duparquet Research and Teaching Forest in Abitibi, Québec. Empirical network measures from our data (indicated by asterisks) were compared with those from expected simulated data. Random sampling with replacement of the complete boreal mixedwood nest web was used to build an expected distribution of interspecific interactions for each age class. Characteristics that are significantly different from those simulated are outside the 95% confidence interval depicted by a line for each age-class category.

TABLE 2 Model selection based on Akaike's Information Criterion corrected for small samples (AIC_c) for estimating the probability of cavity occupancy by cavity users in relation to excavator species, time since last fire, and sampled year.

Candidate model	Log likelihood	K*	Δ AIC _c	Akaike weight (W _i)
Occupied cavity~Excavator + Time since fire	-122.95	7	0.00	0.82
Occupied cavity~Excavator	-125.81	6	3.65	0.13
Occupied cavity~Excavator + Time since fire + Year	-121.73	11	5.93	0.04
Occupied cavity~Excavator + Year	-124.27	10	8.91	0.01
Occupied cavity~Time since fire	-133.32	3	12.53	<0.01
Occupied cavity~Intercept	-136.41	2	16.68	<0.01
Occupied cavity~Time since fire + Year	-131.74	7	17.58	<0.01
Occupied cavity~Year	-134.88	6	21.80	<0.01

Models with explanatory variables are contrasted to a null model (model with only the intercept). *Number of parameters in models.

Hence, despite an important decrease in its availability along our age gradient, the quality of trembling aspen individual trees for cavity excavation persisted as its size and its propensity to be infected by heartrot fungi (*Phellinus tremulae*) were significantly higher in older forests (Figure 3, Table 1). This could explain why a majority of cavity nesters still strongly selected trembling aspen in older forests that can thus be considered a keystone structure (*sensu* Tews et al., 2004) in the eastern boreal mixedwood forests nest webs. Moreover, the strong association of cavity excavators with trembling aspen in the nest web architecture in our study area is likely to reflect evolutionary adaptation of cavity excavators to interactions between historical natural disturbance fire regimes (Drapeau et al., 2016) and spruce budworm cyclic outbreaks (Morin et al., 1993) of eastern boreal mixedwood forests that are characterized by high proportions of the forest cover with stands older than 100 years (Bergeron et al., 2004) where trembling aspen is persisting and available as a cavity-bearing tree along the entire stand age gradient (Bergeron and Charron, 1994; Bergeron, 2000).

Increases of interactions between cavity producers and users along stand age gradient

Complexity of nest webs along our age gradient also increased at the level of interactions between cavity producing agents

(woodpeckers) and non-excavator users. Increases in tree structural diversity and corresponding availability of a wider range of tree decay stages also provided a wider range of cavity substrates for weak excavators such as Red-breasted nuthatches, Black-capped Chickadees (*Poecile atricapillus*) in older forest stands.

For numerous studies on cavity nesters in North America, an important pattern has emerged: only one or sometimes two excavator species provide the bulk of occupied cavities in the nest web (Martin et al., 2004; Blanc and Walters, 2008; Cooke and Hannon, 2012). In our study, the cavities of the Yellow-bellied Sapsucker and the Pileated Woodpecker represented 63% of all cavities found. The Pileated Woodpecker was a keystone excavator in our study since 57% of non-excavating species reused its cavities although they represented less than 10% of the available cavities in the nest web (Figure 3). Moreover, the Pileated Woodpecker maintained its status across the entire range of forest age and composition of our natural successional gradient (Figure 4). Although a number of studies have found this species to be a keystone excavator (Bonar, 2000; Aubry and Raley, 2002; Martin et al., 2004; Cooke and Hannon, 2011), to our knowledge, it is the first time that the functional role of Pileated Woodpecker is confirmed across a successional age gradient ranging from mature to old forest stands.

Contrary to other well-studied nest webs in North America (Martin et al., 2004; Edworthy et al., 2018), the Northern Flicker played a less important role as a large-cavity provider in our continuous forest landscape mosaic with few forest edges and open

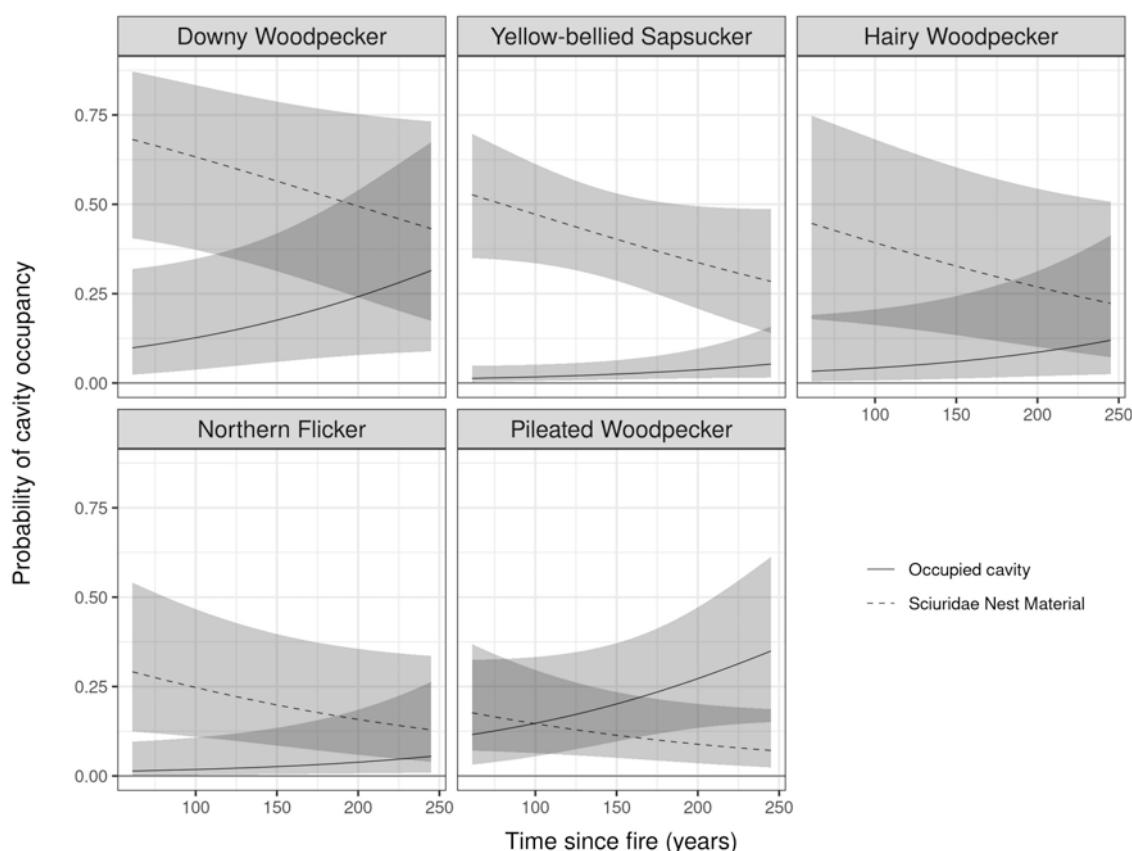


FIGURE 7

Probability that a cavity excavated by a woodpecker will be used by a cavity user (full line) or will be filled with nest material by sciuridae species that makes it unusable for other species (dotted line) along a time since fire gradient of forest structural development stages in a boreal mixedwood natural forest landscape in eastern Canada. The 95% confidence intervals are represented by the gray ribbons.

TABLE 3 Model selection based on Akaike's Information Criterion corrected for small samples (AICc) for estimating the probability of cavity occupancy by Sciuridae nest material in relation to excavator species, time since last fire, and sampled year.

Candidate model	Log likelihood	K*	Δ AIC _c	Akaike weight (W _i ^d)
Sciuridae nest material~Excavator + Time since fire + Year	-248.69	11	0.00	0.83
Sciuridae nest material~Excavator + Year	-251.66	10	3.82	0.12
Sciuridae nest material~Excavator + Time since fire	-255.86	7	5.95	0.04
Sciuridae nest material~Excavator	-258.98	6	10.13	0.01
Sciuridae nest material~Time since fire + Year	-259.75	7	13.75	<0.01
Sciuridae nest material~Time since fire	-266.74	3	19.51	<0.01
Sciuridae nest material~Year	-263.89	6	19.95	<0.01
Sciuridae nest material~Intercept	-271.05	2	26.09	<0.01

Models with explanatory variables are contrasted to a null model (model with only the intercept). *Number of parameters in models.

habitats. It became, however, an important provider in remnant habitats (riparian buffers and cutblock separators) in managed forest landscapes nearby (Ouellet-Lapointe et al., 2012) as this generalist species is mostly associated to open woodlands (Wiebe and Moore, 2020). Two of its cavities were occupied by large non-excavating users strongly associated with the Pileated Woodpecker cavities, thus providing some functional redundancy as a large cavity provider for cavity-using birds and mammals in boreal habitats where Pileated Woodpecker cavities are absent.

A point often overlooked in most studies on cavity users but underlined by Cooke and Hannon (2012), is the probable underestimation of cavity use by non-obligate cavity nesters, like Sciuridae. Our investigation of Sciuridae nest material (branches, straw, leaves, or bark) shows that almost half of small cavities excavated in our study plots had nest material importation showing that small cavities were not only heavily used by Sciuridae but that this behavior probably limited their availability to other non-excavating users (Figure 7). This result corroborates Cooke and Hannon (2012) observations of chew marks on 45% of Yellow-bellied Sapsucker cavity entry holes. In our study, we found a clear preference by Sciuridae (red squirrel and northern flying squirrel) for all smaller cavities regardless of the excavator with cavities formed by Downy Woodpecker with the highest probability of being used. Large cavities such as those created by the Northern Flicker and the Pileated Woodpecker had, however, the lowest probability of being utilized by squirrels (Figure 7).

Whereas the Yellow-bellied Sapsucker was the dominant small-cavity excavator with the highest nest abundance, cavities created by other small excavators like the Downy Woodpecker and the Hairy Woodpecker had very similar probability of being reused by cavity users than cavities of Yellow-bellied Sapsucker suggesting good functional redundancy of small cavity excavators for small cavity availability (Figure 7).

Another interesting result is the increase in the probability of occupancy of small cavities by cavity users along our stand age gradient which coincides with a decrease in the probability of Sciuridae nest material in small cavities for three woodpecker species of small excavators (Figure 7). This result corroborates Trudeau et al. (2011) study on northern flying squirrel tree-cavity use in our region which is indeed less in old conifer-dominated forests than in deciduous and mixed wood stands of earlier successional stages. In old coniferous stands, northern flying squirrels often nest in coniferous trees instead of tree cavities. Sciuridae are facultative cavity users often occupying multiple cavities and rendering many useless

for other cavity dwellers by filling them with nest material (leaf, twigs, bark, and other vegetation). In addition to competing with small cavity nesters, Sciuridae, are also important nest predators (Wiebe et al., 2007) and could explain why few small cavity nesters reuse available cavities in boreal mixedwoods. In older forests small cavities are thus more available to a greater number of non-excavating species because of lesser use by the Sciuridae providing another insight why nest webs in these forests are more complex in terms of species richness, number of interactions and mean number of links between cavity producers and users (Figure 6).

Resilience of eastern boreal mixedwood nest webs

We clearly found that under natural disturbance regimes, boreal mixedwood old-growth stands harbor more complex nest webs that have higher interactions, weaker links and that are more robust to species lost (*sensu* Dunne et al., 2002) than those of younger forest stands.

Nest webs increased structural complexity in old forests also suggest that boreal mixedwood cavity-using vertebrate communities have evolved to be resilient to natural disturbances (ex: wildfires, insect outbreaks) and even to thrive on them as we see with mechanisms of continuous recruitment of the trembling aspen throughout forest succession along with the increasing diversity of decaying stages of other tree species, two drivers of the complexity of nest webs as forests are aging. Our study also clearly shows the pivotal contribution of old forests to the overall complexity of nest webs in the boreal mixedwood zone. This complexity of nest webs in old forests is thus a key for the resilience of the entire cavity-using vertebrate community to natural disturbance regimes. In managed landscapes, such resilience of the cavity-using community may, however, be compromised by even-aged industrial timber harvesting with short rotations that shifts the age structure of boreal landscapes toward regenerating and young pole forests and consequential loss of mature and old-growth forests (Bergeron et al., 2002, 2004). As the proportion of older forests becomes reduced, often falling outside its natural range of variability (Cyr et al., 2009), the complexity, stability (Barabási, 2009; Simard et al., 2013), and robustness to species' loss (Dunne et al., 2002) of old forest nest webs, are likely to be altered. Therefore, even though landscapes may become dominated with young and mature aspen stands, the size, decay status and degree of fungi invasion of trees may be too low to provide quality

substrates for excavation by woodpeckers (Drapeau et al., 2009a). This is exactly what we see with 61 years stands (Figure 5) that do not support large excavators and cavity users and that have simplified nest webs (Figure 5). The capacity of the cavity-using vertebrate community to bounce back in such human-disturbed regimes may thus be jeopardized by the strong reduction of the proportion old forests stands at the landscape level.

Conclusion

This study increases our understanding on the ecological processes that shape nest webs in the boreal mixed forest of eastern Canada and is among the first to document such patterns along an entire natural forest succession gradient. Old growth boreal forests take different structural profiles whereas continuous secondary disturbances that take place throughout stand dynamics (Martin et al., 2018, 2021). In our study system, disturbance dynamics of old forests (gaps and insect outbreaks) allows a pioneer fast growing short-lived species like the trembling aspen to persist in the forest canopy throughout succession, thus providing, along with increased decay stages of other tree species, continuous recruitment of suitable cavity substrates for excavators (mainly woodpeckers), the major cavity formation agents.

The critical importance of conserving old forest stands and old trees is obvious for cavity-using vertebrate communities that are highly dependent on processes of tree cavity formation by natural decay of old trees (Gibbons and Lindenmayer, 2002; Cockle et al., 2010, 2012; Politi et al., 2010). Our study shows that old forests are also keystone habitats for cavity-using communities that mainly rely on vertebrate excavators (less than 1% of used cavities in our nest webs are formed solely by tree decay). In such old stands, wood-decay processes of old trees (heart-rot fungi activity) become facilitator agents for woodpeckers, as most of the trees excavated by woodpeckers are affected by tree fungi.

Our results raise awareness on the importance of protecting the entire gradient old forest cover types at landscape and regional scales for maintaining the avifauna associated to old forests and wood-decaying trees (Imbeau et al., 2001; Drapeau et al., 2009b, 2016). However, the conservation of old forest tracks alone is not sufficient in the context of extensive forestry presently occurring in the Canadian boreal forest. There is also a critical need to adjust forestry practices in managed forest landscapes to increase at the landscape level the amount of old forests by combining the use of longer rotations, partial harvesting under continuous forest cover (Bergeron et al., 2002; Gauthier et al., 2009) and in managed clear-cut landscapes, enhanced retention through a mesofilter approach (*sensu* Hunter, 2005) of keystone tree species for a range of tree decay stages (structural heterogeneity generated by tree senescence) for key excavators (Martin et al., 2004; Drapeau et al., 2009b; Drever and Martin, 2010; Edworthy and Martin, 2013) and other dendromicrohabitats that are critical for biodiversity (Larrieu et al., 2018; Martin et al., 2022).

Future research could explore how the network structure of nest webs and the diversity of species and interactions changes as we move north, from boreal mixedwood to coniferous-dominated boreal forests where trembling aspen stands becomes rare and scattered but deadwood associated birds are nevertheless strongly associated to this pivotal forest cover type (Cadieux and Drapeau, 2017).

Data availability statement

The raw data supporting the conclusions of this article will be made available by the authors, without undue reservation.

Ethics statement

The animal study was reviewed and approved by Université du Québec à Montréal, Comité institutionnel de protection des animaux.

Author contributions

PC, PD, and AN conceived the ideas, study design, and methodology. RD, PD, PC, UO-L, and AN collected the data. PC performed the analyses and wrote the first draft of the manuscript. PD wrote the second draft. LI, UO-L, AL, and AN interpreted the results. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Funding

The funding was provided by a Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) graduate student scholarship to Cadieux, the Québec Fonds de la recherche nature et technologies (FRQNT) graduate student scholarship to Cadieux, a Centre for Forest Research scholarship for research communication, an NSERC Discovery grant to Drapeau, and logistic support from Lake Duparquet research and teaching forest station for lodging facilities throughout this project.

Acknowledgments

We thank for their assistance in the field the numerous undergraduate students that helped us gather data on cavity users during the years of this long-term study. We also thank Dr. Marc Mazerolle for statistical advice and Mélanie Desrochers from the Centre d'étude de la forêt (CEF)–Centre for forest research (CFR), for GIS support.

Conflict of interest

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Publisher's note

All claims expressed in this article are solely those of the authors and do not necessarily represent those of their affiliated organizations, or those of the publisher, the editors and the reviewers. Any product that may be evaluated in this article, or claim that may be made by its manufacturer, is not guaranteed or endorsed by the publisher.

References

- Aitken, K., and 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. *J. Ornithol.* 148, 425–434. doi: 10.1007/s10336-007-0166-9
- Anderson, D. R. (2008). *Model-based inference in the life sciences: A primer on evidence*. New York, NY: Springer. doi: 10.1007/978-0-387-74075-1
- Aubry, K. B., and Raley, C. M. (2002). "The Pileated Woodpecker as a keystone habitat modifier in the Pacific Northwest," in *Proceedings of the symposium on the ecology and management of dead wood in western forests (Reno, NV, November 2–4, 1999)*, eds W. F. Laudenslayer, P. J. Shea Jr., B. Valentine, C. P. Weatherspoon, and T. E. Et Lisle (Albany, NY: USDA Forest Service), 257–274.
- Barabási, A.-L. (2009). Scale-free networks: A decade and beyond. *Science* 325:412. doi: 10.1126/science.1173299
- Bates, D., Maechler, M., and Bolker, B. (2012). *lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes On line*. Available online at: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4> (accessed September 1, 2015).
- Bednarz, J. C., Ripper, D., and Radley, P. M. (2004). Emerging concepts and research directions in the study of cavity-nesting birds: Keystone ecological processes. *Condor* 106, 1–4. doi: 10.1093/condor/106.1.1
- Bergeron, Y. (1991). The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology* 72, 1980–1992. doi: 10.2307/1941553
- Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed-woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* 81, 1500–1516. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[1500:SASDIT]2.0.CO;2
- Bergeron, Y., and Charron, D. (1994). Postfire stand dynamics in the southern boreal forest (Quebec): A dendroecological approach. *Ecoscience* 1, 173–184. doi: 10.1080/11956860.1994.11682241
- Bergeron, Y., and Dubuc, M. (1989). Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79, 51–63. doi: 10.1007/s004420050289
- Bergeron, Y., and Harvey, B. (1997). Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: An approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *For. Ecol. Manag.* 92, 235–242. doi: 10.1016/S0378-1127(96)03924-2
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M., and Kafka, V. (2004). Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology* 85, 1916–1932. doi: 10.1890/0012-0716
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., and Gauthier, S. (1999). Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Standard forest-level considerations. *For. Chron.* 75, 49–54. doi: 10.5558/tfc75049-1
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B. D., and Gauthier, S. (2002). Natural fire regime: A guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fenn.* 36, 81–95. doi: 10.14214/sf.553
- Bergeron, Y., Leduc, A., Morin, H., and Joyal, C. (1995). Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 25, 1375–1384. doi: 10.1139/x95-150
- Blanc, L. A., and Walters, J. R. (2008). Cavity-nest webs in a longleaf pine ecosystem. *Condor* 110, 80–92. doi: 10.1525/cond.2008.110.1.80
- Bonar, R. L. (2000). Availability of Pileated Woodpecker cavities and use by other species. *J. Wildl. Manag.* 64, 52–59. doi: 10.2307/3802974
- Burnham, K. P., and Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. Berlin: Springer.
- Cadioux, P., and Drapeau, P. (2017). Are old boreal forests a safe bet for the conservation of the avifauna associated with decayed wood in eastern Canada? *For. Ecol. Manag.* 385, 127–139. doi: 10.1016/j.foreco.2016.11.024
- Cockle, K. L., Martin, K., and Drever, M. C. (2010). Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest. *Biol. Conserv.* 143, 2851–2857. doi: 10.1016/j.biocon.2010.08.002
- Cockle, K. L., Martin, K., and Robledo, G. (2012). Linking fungi, trees, and hole-using birds in a Neotropical tree-cavity network: Pathways of cavity production and implications for conservation. *For. Ecol. Manag.* 264, 210–219. doi: 10.1016/j.foreco.2011.10.015
- Cockle, K. L., Martin, K., and Wesolowski, T. (2011). Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. *Front. Ecol. Environ.* 9, 377–382. doi: 10.1890/110013
- Cooke, H. A., and Hannon, S. J. (2011). Do aggregated harvests with structural retention conserve the cavity web of old upland forest in the boreal plains? *For. Ecol. Manag.* 261, 662–674. doi: 10.1016/j.foreco.2010.11.023
- 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. *For. Ecol. Manag.* 269, 37–51. doi: 10.1016/j.foreco.2011.12.042
- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y., and Carcailliet, C. (2009). Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Front. Ecol. Environ.* 7:519–524. doi: 10.1890/080088
- Dansereau, P., and Bergeron, Y. (1993). Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 23, 25–32. doi: 10.1139/x93-005
- Dobkin, D. S., Rich, A. C., Pretare, J. A., and Pyle, W. H. (1995). Nest-site relationships among cavity-nesting birds of riparian and snowpocket aspen woodlands in the northwestern Great Basin. *Condor* 97, 694–704. doi: 10.2307/139178
- 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 in managed forest landscapes*, Chap. 7, eds M.-A. Villard and B. G. Jonsson (New York, NY: Cambridge University Press), 129–160. doi: 10.1017/CBO9781139175388.008
- Drapeau, P., Nappi, A., Imbeau, L., and Saint-Germain, M. (2009b). Standing deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: Managing for snag dynamics. *For. Chron.* 85, 227–234. doi: 10.5558/tfc85227-2
- Drapeau, P., Leduc, A., Giroux, J.-F., Savard, J.-P. L., Bergeron, Y., and Vickery, W. K. (2000). Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecol. Monogr.* 70, 423–444. doi: 10.1890/0012-9615(2000)070[0423:LSDACI]2.0.CO;2
- Drapeau, P., Villard, M.-A., Leduc, A., and Hannon, S. J. (2016). Natural disturbance regimes as templates for the response of bird species assemblages to contemporary forest management. *Divers. Distrib.* 22, 385–399. doi: 10.1111/ddi.12407
- Drever, M., and Martin, K. (2010). Response of woodpeckers to changes in forest health and harvest: Implications for conservation of avian biodiversity. *For. Ecol. Manag.* 259, 958–966. doi: 10.1016/j.foreco.2009.11.038
- Dunne, J. A., Williams, R. J., and Martinez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5, 558–567. doi: 10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x
- Dyer, L. A., Walla, T. R., Greeney, H. F., Stireman, J. O. III, and Hazen, R. F. (2010). Diversity of interactions: A metric for studies of biodiversity. *Biotropica* 42, 281–289. doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00624.x
- Edworthy, A. B., and Martin, K. (2013). Persistence of tree cavities used by cavity nesting vertebrates declines in harvested forests. *J. Wildl. Manag.* 77, 770–776. doi: 10.1002/jwmg.526
- Edworthy, A. B., and Martin, K. (2014). Long-term dynamics of the characteristics of tree cavities used for nesting by vertebrates. *For. Ecol. Manag.* 334, 122–128. doi: 10.1016/j.foreco.2014.09.001
- Edworthy, A. B., Trzciński, M. K., Cockle, K. L., Weibe, K. L., and Martin, K. (2018). Tree cavity occupancy by nesting vertebrates across cavity age. *J. Wildl. Manag.* 82, 639–648.
- Environment Canada (2022). *Canadian climate normals 1981–2010*. Toronto, ON: Environment Canada.
- Esseen, P.-A., Ehnström, B., Ericson, L., and Sjöberg, K. (1997). Boreal forests. *Ecol. Bull.* 46, 16–47.
- Franklin, J. F., Lindenmayer, D., MacMahon, J. A., McKee, A., Magnuson, J., Perry, D. A., et al. (2000). Threads of continuity. *Conserv. Pract.* 1, 9–16. doi: 10.1016/S0378-1127(01)00575-8
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Van Pelt, R., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berge, D. R., et al. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *For. Ecol. Manag.* 155, 399–423.
- Gauthier, S., Leduc, A., and Bergeron, Y. (1996). Forest dynamics modelling under a natural fire cycle: A tool to define natural mosaic diversity in forest management. *Environ. Monit. Assess.* 39, 417–434. doi: 10.1007/BF00396159
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D. D., Morin, H., et al. (2009). *Ecosystem management in the boreal forest*. Québec, QC: Presses de l'Université du Québec.
- Gibbons, P., and Lindenmayer, D. (2002). *Tree hollows and wildlife conservation in Australia*. Collingwood, ON: CSIRO Publishing. doi: \doi{10.1071/9780643090033} x
- Grove, S. J. (2002). Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 1–23. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150507
- Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., et al. (1986). Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 15, 133–302. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60121-X
- Harper, K., Boudreault, C., De Grandpré, L., Drapeau, P., Gauthier, S., and Bergeron, Y. (2003). Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario. *Environ. Rev.* 11(Suppl. 1), S79–S98. doi: 10.1139/a03-013
- Harvey, B. D. (1999). The lake duparquet research and teaching forest: Building a foundation for ecosystem management. *For. Chron.* 75, 389–393. doi: 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. *For. Ecol. Manag.* 155, 369–385. doi: 10.1016/S0378-1127(01)00573-4
- Holt, R. F., and Martin, K. (1997). Landscape modification and patch selection: The demography of two secondary cavity nesters colonizing clearcuts. *Auk* 114, 443–455. doi: 10.2307/4089245

- Hunter, M. L. Jr. (2005). A mesofilter conservation strategy to complement fine and coarse filters. *Conserv. Biol.* 19, 1025–1029. doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00172.x
- Imbeau, L., Mönkkönen, M., and Desrochers, A. (2001). Long-term effects of forestry on birds of the eastern Canadian boreal forest: A comparison with Fennoscandia. *Conserv. Biol.* 15, 1151–1162. doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.0150041151.x
- Kneeshaw, D., and Bergeron, Y. (1998). Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* 79, 783–794. doi: 10.1890/0012-9658(1998)079[0783:CGCATR]2.0.CO;2
- Kneeshaw, D., and Gauthier, S. (2003). Old-growth in the boreal: A dynamic perspective. *Environ. Rev.* 11(Suppl. 1), S99–S114. doi: 10.1139/a03-010
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Gouix, N., Burnel, L., Bouget, C., and Deconchat, M. (2017). Development over time of the tree-related microhabitat profile: The case of lowland beech–oak coppice-with-standards set-aside stands in France. *Eur. J. For. Res.* 136, 37–49. doi: 10.1007/s10342-016-1006-3
- Larrieu, L., Paillet, Y., Winter, S., Bütler, R., Kraus, D., Krumm, F., et al. (2018). Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization. *Ecol. Indic.* 84, 194–207. doi: 10.1016/j.ecolind.2017.08.051
- Lavertu, D., Mauffette, Y., and Bergeron, Y. (1994). Suckering success of aspen (*Populus tremuloides* Michx.) in relation to stand age and soil disturbance. *J. Veg. Sci.* 5, 561–568. doi: 10.2307/3235983
- Li, P., and Martin, T. E. (1991). Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *Auk* 108, 405–418.
- Lindenmayer, D. B., Cunningham, R. B., Donnelly, C. F., and Franklin, J. F. (2000). Structural features of old-growth Australian montane ash forests. *For. Ecol. Manag.* 134, 189–204. doi: 10.1016/S0378-1127(99)00257-1
- 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. *Condor* 106, 5–19. doi: 10.1093/condor/106.1.5
- Martin, K., and Eadie, J. M. (1999). Nest webs: A community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. *For. Ecol. Manag.* 115, 243–257. doi: 10.1016/S0378-1127(98)00403-4
- Martin, M., Fenton, N., and Morin, H. (2018). Structural diversity and dynamics of boreal old-growth forests case study in Eastern Canada. *For. Ecol. Manag.* 422, 125–136. doi: 10.1016/j.foreco.2018.04.007
- Martin, M., Grondin, P., Lambert, M. C., Bergeron, Y., and Morin, H. (2021). Compared to wildfire, management practices reduced old-growth forest diversity and functionality in primary boreal landscapes of eastern Canada. *Front. For. Glob. Change* 4:639397. doi: 10.3389/ffgc.2021.639397
- Martin, M., Paillet, Y., Larrieu, L., Kern, C., Raymond, P., Drapeau, P., et al. (2022). Tree-related microhabitats are promising yet underused tools for biodiversity and nature conservation: A systematic review for international perspectives. *Front. For. Glob. Change* 5:818474. doi: 10.3389/ffgc.2022.818474
- McCann, K. S. (2000). The diversity-stability debate. *Nature* 405, 228–233. doi: 10.1038/35012234
- Messier, C., and Puettmann, K. J. (2011). Forests as complex adaptive systems: Implications for forest management and modelling. *Ital. J. For. Environ.* 66, 249–258. doi: 10.1097/HMR.0b013e3182860937
- Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (2006). *mos_06_32d11, mos_06_32d06 [orthophotos numérisées]. Échelle 1 : 15 000, noir & blanc, 8 bits, format MrSID, 5.43 GB & 5.45 GB*. Québec, QC: Gouvernement du Québec.
- Morin, H., Laprise, D., and Bergeron, Y. (1993). Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Can. J. For. Res.* 23, 1497–1506. doi: 10.1139/x93-189
- Nappi, A. (2009). *Utilisation du bois mort et des forêts brûlées par le Pic à dos noir en forêt boréale*. Ph.D. thesis, Montréal, QC: Université du Québec à Montréal.
- Nappi, A., Drapeau, P., and Leduc, A. (2015). How important is dead wood for woodpeckers foraging in eastern North American boreal forests? *For. Ecol. Manag.* 346, 10–21. doi: 10.1016/j.foreco.2015.02.028
- Newton, I. (1994). The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review. *Biol. Conserv.* 70, 265–276. doi: 10.1016/0006-3207(94)90172-4
- Ouellet-Lapointe, U., Drapeau, P., Cadioux, P., and Imbeau, L. (2012). Woodpecker excavations suitability for and occupancy by cavity users in the boreal mixedwood forest of eastern Canada. *Ecoscience* 19, 391–397. doi: 10.2980/19-4-3582
- Paré, D., and Bergeron, Y. (1995). Above-ground biomass accumulation along a 230-year chronosequence in the southern portion of the Canadian boreal forest. *J. Ecol.* 83, 1001–1007. doi: 10.2307/2261181
- Politi, N., Hunter, M. Jr., and Rivera, L. (2010). Availability of cavities for avian cavity nesters in selectively logged subtropical montane forests of the Andes. *For. Ecol. Manag.* 260, 893–906. doi: 10.1016/j.foreco.2010.06.009
- R Core Team (2015). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Remm, J., and Löhman, A. (2011). Tree cavities in forests – the broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *For. Ecol. Manag.* 262, 579–585. doi: 10.1016/j.foreco.2011.04.028
- Robitaille, A., and Saucier, J.-P. (1998). *Paysages régionaux du Québec méridional*. Québec, QC: Les Publications Du Québec.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P., and Buddle, C. M. (2007). Host-use patterns of saproxylic phloophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Ecography* 30, 737–748. doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.05080.x
- Simard, S., Martin, K., Vyse, A., Larson, B., Messier, C., Puettmann, K., et al. (2013). “Meta-networks of fungi, fauna and flora as agents of complex adaptive systems,” in *Managing forests as complex adaptive systems: Building resilience to the challenge of global change*, eds C. Messier, K. J. Puettmann, and K. D. Coates (New York, NY: Routledge), 133–164.
- Spies, T. A., Ripple, W. J., and Bradshaw, G. A. (1994). Dynamics and pattern of a managed coniferous forest landscape in Oregon. *Ecol. Appl.* 4, 555–568. doi: 10.2307/1941957
- Stokland, J. N., Siitonen, J., and Jonsson, B. G. (2012). *Biodiversity in dead wood*. New York, NY: Cambridge University Press. doi: 10.1017/CBO9781139025843
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., et al. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31, 79–92. doi: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x
- Trudeau, C., Imbeau, L., Drapeau, P., and Mazerolle, M. J. (2011). Site occupancy and cavity use by the northern flying squirrel in the boreal forest. *J. Wild. Manag.* 75, 1646–1656.
- Wesolowski, T., and Martin, K. (2018). “Tree holes and hole nesting birds in European and North American forests,” in *Ecology and conservation of forest birds*, Chap. 4, eds G. Mikusiński, J. Roberge, and R. Fuller (Cambridge: Cambridge University Press), 79–134. doi: 10.1017/9781139680363
- Wiebe, K. L., and Moore, W. S. (2020). “Northern Flicker (*Colaptes auratus*), version 1.0,” in *Birds of the world*, ed. P. G. Rodewald (Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology). doi: 10.2173/bow.norfli.01
- Wiebe, K. L., Koenig, W. D., and Martin, K. (2007). Costs and benefits of nest reuse versus excavation in cavity-nesting birds. *Ann. Zool. Fenn.* 44, 209–217.