

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
LISTE DES FIGURES	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
RÉSUMÉ	x
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
La situation forestière et l'aménagement écosystémique au Québec.....	1
Les micromammifères et l'aménagement forestier.....	2
L'importance du bois mort pour les micromammifères.....	6
Utilisation des DLG par les micromammifères en forêt aménagée	9
Implication d'effets de densité sur les relations faune-habitat.....	12
Clés d'identification pour un échantillonnage plus fiable.....	13
Objectifs de l'étude.....	14
CHAPITRE I	
SMALL MAMMAL RESPONSES TO COARSE WOODY DEBRIS DISTRIBUTION AT DIFFERENT SPATIAL SCALES IN MANAGED AND UNMANAGED BOREAL FORESTS	16
1.1 Introduction	21
1.2 Material and methods	24
1.2.1 Study area	24
1.2.2 Small mammal trapping design	25
1.2.3 Microhabitat sampling.....	27
1.2.4 Statistical analyses	28
1.3 Results	31
1.3.1 Microhabitat sampling.....	31
1.3.2 Small mammals trapping survey.....	31
1.3.3 Fine-scale microhabitat associations.....	32
1.3.4 Stand-scale microhabitat associations.....	33
1.4 Discussion.....	33

1.4.1	Boreal small mammal associations with CWD	33
1.4.2	CWD as a mitigating factor for tree removal.....	35
1.4.3	The effects of scale on microhabitat associations.....	37
1.5	Management implications.....	39
1.6	Acknowledgments	41
1.7	References	41
APPENDICE A		
CLÉS D'IDENTIFICATION DES MICROMAMMIFÈRES BORÉAUX DU QUÉBEC : APPLICATION À DES SPÉCIMENS VIVANTS AINSI QU'À DES RESTES OSSEUX.....		58
A.1	Introduction	61
A.1.1	Identification des micromammifères vivants.....	62
A.1.2	Identification des micromammifères selon les restes osseux.....	63
A.2	Application des clés.....	64
A.2.1	Clé d'identification des micromammifères vivants (C1).....	64
A.2.2	Clé d'identification des micromammifères selon les restes osseux (C2).....	69
A.3	Conclusion	70
A.4	C1 : Clé d'identification des micromammifères vivants	72
A.5	C2 : Clé d'identification des restes osseux	75
A.6	Bibliographie	77
CONCLUSION GÉNÉRALE.....		93
Effet de mitigation des DLG en forêt boréale aménagée.....		93
Utilisation des DLG à plusieurs échelles spatiales		94
Améliorations potentielles au niveau du protocole expérimental.....		95
Avantages liés à l'utilisation des nouvelles clés d'identification.....		96
BIBLIOGRAPHIE POUR L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALES		98

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1	Localisation du site d'étude dans la région administrative du Nord-du-Québec, Québec, Canada..... 54
1.2	Représentation d'une grille de piégeage indépendante spatialement qui est divisée en quatre sous-grilles (SG). Les cercles pâles représentent un piège de type Sherman, les cercles foncés représentent un piège de type Sherman et un piège-fosse et les cercles pointillés représentent les parcelles dans lesquelles les microhabitats ont été caractérisés. Les sous-grilles (carrés pointillés) et les grilles (grands carrés) sont également présentées. 55
1.3	Abondances relatives (100 nuits-piège; analyses à fine échelle) des campagnols à dos roux de Gapper (A), des souris sylvestres (B) et des campagnols-lemmings de Cooper (C) prédites selon un gradient de volumes de billes dégradées et ce, dans les coupes totales, les coupes partielles et les témoins. Les parcelles de coupes partielles munies d'un grand volume de billes dégradées présentent des abondances de campagnols à dos roux de Gapper similaires à celles des parcelles témoins (non-coupées) avec un faible volume de billes dégradées. En ce qui concerne les campagnols-lemmings de Cooper (C), l'effet du volume des billes dégradées est différent selon le traitement..... 56
1.4	Abondances relatives (100 nuits-piège; analyses à l'échelle du peuplement) des campagnols des champs (A) et des musaraignes cendrées (B) prédites selon un gradient de volumes de billes dégradées et ce, dans les coupes totales, les coupes partielles et les témoins. Les effets des DLG dégradés sur les campagnols des champs et des musaraignes cendrées diffèrent selon le traitement. 57
A.1	Aire de validité des deux clés d'identifications présentées au Québec. Les secteurs de non-validité représentent respectivement les régions où il y a présence de lemmings d'Ungava (NV-1), de musaraigne de Gaspé (NV-2) et de campagnols sylvestres (NV-3). 81
A.2	Patte arrière d'un campagnol à dos roux de Gapper (Gauche) et une patte arrière d'un campagnol des champs (Droite)..... 82
A.3	Patte arrière d'un phénacomys. 82
A.4	Campagnols à dos roux de Gapper présentant une fourrure dorsale de couleur différente : la forme rousse à gauche et la forme sombre à droite. Les

	campagnols à dos roux de Gapper de forme sombre sont particulièrement difficiles à identifier lorsque les spécimens sont mouillés car ils ressemblent davantage aux autres campagnols que ceux de forme rousse.	83
A.5	Forme de la rangée dentaire des musaraignes (haut), des campagnols (centre) et des souris (bas).	84
A.6	Forme dentaire des campagnols (haut), des souris du genre <i>Peromyscus</i> (centre) et des souris sauteuses (bas).	85
A.7	Position de l'incisive (haut) et du trou mentonnier (centre) de la grande musaraigne comparativement aux autres musaraignes inscrites dans la clé (bas).	86
A.8	Longueur de la rangée dentaire (LRD) de la mandibule de six espèces de musaraignes. Les intervalles mesurés des LRD de la grande musaraigne (A), de la musaraigne palustre (B), de la musaraigne arctique (C), de la musaraigne fuligineuse (D), de la musaraigne cendrée (E) et de la musaraigne pygmée (F) sont inscrites directement sur l'image.	87
A.9	Foramen dentaire et postmandibulaire de la musaraigne arctique (gauche) ainsi que le foramen dentaire de la musaraigne fuligineuse (droite).	88
A.10	Forme dentaire des souris du genre <i>Peromyscus</i> (haut) et des souris sauteuses (bas).	88
A.11	Prémolaire du maxillaire d'une souris sauteuse des champs.	89
A.12	Une molaire radiculaire (gauche) et une molaire aradiculaire (droite).	89
A.13	De gauche à droite : développement temporel des molaires radiculaires chez les campagnols à dos roux de Gapper et les phénacomys.	89
A.14	Bases des dents radiculaires lorsque les racines ne sont pas encore développées (gauche) et lorsqu'elles le sont (droite).	90
A.15	Bases des dents aradiculaires.	90
A.16	Rangées dentaires d'un campagnol à dos roux de Gapper (haut) et d'un phénacomys (bas). Le côté extérieur de la mandibule est vers le haut.	91
A.17	Rangées dentaires d'un campagnol des champs (haut) et d'un campagnol-lemming de Cooper (bas). Le côté extérieur de la mandibule est vers le haut. ...	92
A.19	Rangées dentaires d'un campagnol-lemming de Cooper (haut) et d'un campagnol-lemming boréal (bas). Le côté extérieur de la mandibule est vers le bas (Photos : Gilles Lupien).	92

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page	
1.1	Modèles candidats linéaires généralisés à effets mixtes avec une distribution de Poisson utilisés pour modéliser l'abondance des micromammifères. Les modèles sont construits avec les variables suivantes : volume des billes peu dégradées (EDLV), volume des billes dégradées (LDLV), surface terrière des souches dégradées (STUMPS), surface terrière des arbres vivants (TREES) et le couvert relatif occupé par les arbustes (SHRUBS). Notez que K indique le nombre de paramètres composant le modèle : les modèles analysés à fine échelle comprenaient 3 effets aléatoires (bloc, grille niché dans bloc et sous-grille niché dans grille niché dans bloc), alors qu'un des paramètres a été ceux analysés à l'échelle du peuplement comprenaient un paramètre de retiré (pas d'effet aléatoire pour la sous-grille).....	50
1.2	Tests de comparaisons multiples (Tukey HSD) entre les caractéristiques des microhabitats mesurés dans les trois traitements. Tous les modèles linéaires à effets mixtes comprenaient, comme effets aléatoires, bloc, traitement niché dans bloc, grille niché dans traitement niché dans bloc ainsi que sous-grille niché dans grille niché dans traitement niché dans bloc. Les acronymes sont les suivants : volume des billes peu dégradées (EDLV), volume des billes dégradées (LDLV), surface terrière des souches dégradées (STUMPS), surface terrière des arbres vivants (TREES) et le couvert relatif occupé par les arbustes (SHRUBS). Tous les paramètres, excepté SHRUBS, ont été transformés selon le logarithme de la valeur initiale afin de rendre les relations linéaires.....	51
1.3	Les quatre modèles linéaires généralisés à effets mixtes avec une distribution de Poisson les plus parcimonieux pour les analyses menées à fine échelle et à l'échelle du peuplement et ce, pour chacune des cinq espèces de micromammifères. Les noms des modèles sont ceux présentés dans le Tableau 1.	52
1.4	Estimés (β) issus des inférences multi-modèles faites à fine échelle et à l'échelle du peuplement pour chacune des variables explicatives, suivis de leurs erreurs types inconditionnelles ($\pm$ SE) pour chaque espèce échantillonnée. Les estimés dont les chiffres ont été mis en gras indiquent que les intervalles de confiance à 95% n'incluent pas 0 : les effets sont donc forts. Un nom d'espèce suivi d'un «*» indique que la surface terrière des arbres vivants a été transformée selon le logarithme de la valeur initiale afin de rendre la relation linéaire.	53

A.1	Résultats de l'évaluation de la clé d'identification des micromammifères vivants.	79
A.2	Mesures moyennes des longueurs de la rangée dentaire (LRD) des musaraignes.	80

RÉSUMÉ

Le bois mort constitue un attribut structural important du sol forestier et un nombre croissant d'études montrent qu'il est primordial pour un vaste éventail d'espèces végétales et animales et pour le recyclage des nutriments. Pourtant, certaines opérations forestières, telles que la coupe totale et les coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS), réduisent la quantité de débris ligneux grossiers (DLG) au sol et continuent d'être employées de manière extensive au Québec et ailleurs en Amérique du Nord. L'effet des DLG sur les micromammifères en forêt boréale aménagée est, par conséquent, méconnu dans les forêts récoltées mais il est possible que le bois mort joue un rôle important dans le maintien de leurs populations. Cette étude a pour but de déterminer les effets des DLG sur les micromammifères dans les forêts de pessières à mousses aménagées de l'ouest du Québec et ce, à plusieurs échelles spatiales. Nous supposons d'abord que (1) les micromammifères sont dépendants de la distribution des DLG, principalement ceux qui présentent un stade de dégradation avancée. Nous supposons également que (2) l'effet des DLG est important dans tous les traitements forestiers car cette ressource offre plusieurs avantages pour les micromammifères. Enfin, nous supposons que (3) les relations entre les micromammifères et les DLG seront détectées principalement à fine échelle car l'utilisation des ressources se fait d'abord au niveau de l'individu. À l'aide d'un système de piégeage structuré de façon spatio-temporelle, nous avons analysé l'abondance des micromammifères à fine échelle (50 m) et à l'échelle du peuplement forestier (300 m). La fiabilité des identifications des spécimens capturés a été assurée grâce au développement de deux clés d'identification. Ces clés ont été construites en comparant les identifications faites avec tous les critères morphologiques (identification considérée certaine) à celles faites selon les critères accessibles lorsque les spécimens sont vivants ou victimes de prédation (restes osseux). Nous avons analysé la fréquence de capture des micromammifères à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes où le site était l'effet aléatoire. Nous avons sélectionné les modèles les plus parcimonieux et avons procédé à l'aide d'inférence multimodèles pour chaque espèce afin de déterminer les effets du bois mort et des coupes. Les campagnols à dos roux de Gapper (*Myodes gapperi*), les campagnols des champs (*Microtus pennsylvanicus*), les campagnols-lemmings de Cooper (*Synaptomys cooperi*), les souris sylvestres (*Peromyscus maniculatus*) et les musaraignes cendrées (*Sorex cinereus*) ont tous répondu de façon positive aux DLG de façon spécifique. Selon les prédictions des modèles, les parcelles de coupes partielles munies d'un grand volume de DLG dégradés (11,4 m³ par 0,03 ha) présentent une abondance de campagnols à dos roux de Gapper similaires aux forêts matures peu perturbées. Les DLG dégradés ont aussi été utilisés par les campagnols-lemmings de Cooper et les musaraignes cendrées dans les coupes totales. À la lumière de nos résultats, de grands volumes de DLG dégradés ont le potentiel d'atténuer les impacts négatifs liés à la récolte des arbres matures. Nous suggérons d'assurer la présence de grands volumes de DLG dégradés après coupe afin de maintenir de fortes abondances de micromammifères, principalement ceux associés aux vieilles forêts. De plus, l'emploi des coupes partielles qui maintiennent une proportion substantielle du couvert forestier (30%) assurerait un apport continu de DLG.

Mots clés : micromammifères; forêt boréale; coupe partielle; débris ligneux grossiers; clé d'identification.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La situation forestière et l'aménagement écosystémique au Québec

En forêt boréale, les feux représentent une perturbation naturelle importante qui fait partie intégrante du fonctionnement des écosystèmes boréaux (Bergeron *et al.*, 2001). Au Canada, les coupes forestières ont également un impact important sur les forêts. En 2009, 88% de la superficie affectée par la coupe forestière (*i.e.* près de 600 000 ha) a été récoltée à l'aide de coupes totales ou de coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS), alors que le reste a été prélevé à l'aide de coupes partielles telles que les coupes progressives, les coupes de jardinages et les éclaircies commerciales (Base de données nationale sur les forêts, 2011). Suite aux perturbations naturelles et anthropiques, plusieurs changements abiotiques et biotiques se produisent au niveau de l'écosystème et la faune et la flore sont confrontées à de nouvelles conditions environnementales propices ou adverses, selon l'espèce concernée (Imbeau *et al.*, 2001; Stapanian *et al.*, 2004; Boucher *et al.*, 2009).

Depuis la moitié du 19^e siècle, le cycle des feux s'est allongé en forêt boréale comparativement aux cycles historiques (depuis 7000 ans) plus courts (Bergeron *et al.*, 2001). La diminution de la fréquence des feux a engendrée un vieillissement des forêts (*i.e.* de 100 ans et plus), lesquelles développent une structure inéquienne (Bergeron *et al.*, 2001). Dans le cadre de l'aménagement écosystémique (Bergeron et Harvey, 1997), les coupes totales ont été recommandées afin de recréer les cycles de feux historiques plus rapides à l'aide de rotation de coupes totales (Bergeron *et al.*, 1999; Bergeron *et al.*, 2001; Bergeron *et al.*, 2007). Toutefois, la coupe totale a été sur-employée pendant la deuxième moitié du 20^e siècle pour des raisons sylvicoles et économiques, ce qui a considérablement uniformisé le territoire alloué aux coupes par des peuplements équiennes. En conséquence d'une rotation de coupe trop rapide et du mouvement des opérations forestières vers le nord dans des forêts de plus en plus éloignées des usines, la récolte forestière est devenue de plus en plus onéreuse. Une «crise forestière» (*i.e.* perte de près de 20 000 emplois au Québec dans le secteur forestier entre 2005 et 2010, fermeture de près de 230 usines) s'est ensuite produite au début des années 2000 et, en mars 2005, une réduction de 20% des contrats

d'approvisionnement forestier s'est produite lors de l'adoption de la loi 71 : loi modifiant la Loi sur les forêts et d'autres dispositions législatives en matière forestière (Assemblée nationale du Québec, 2005). Une révision des méthodes utilisées par l'industrie s'impose en réponse à cette crise.

Un rapport déposé en 2004 par un groupe d'experts (Coulombe *et al.*, 2004) mettait de l'avant l'importance d'adopter une nouvelle stratégie forestière afin de relancer l'industrie, tout en réduisant les impacts négatifs sur la société et l'environnement. L'aménagement écosystémique, qui est un concept d'aménagement forestier s'inspirant du fonctionnement des écosystèmes dans le but de les conserver tout en satisfaisant les intérêts sociaux et économiques (Bergeron *et al.*, 2002; Gauthier *et al.*, 2008), s'avère la meilleure alternative disponible qui répond à ces critères. Le maintien des vieilles forêts étant un enjeu majeur, les coupes partielles ont été mises de l'avant au sein des lignes directrices de l'aménagement écosystémique.

La mosaïque naturelle de la forêt boréale au niveau de la ceinture argileuse du Canada contient plus de 50% de vieilles forêts de 100 ans et plus (Bergeron *et al.*, 2001; Bergeron *et al.*, 2007). Afin d'atteindre cette proportion, les coupes partielles ont été suggérées car celles-ci créent une structure inéquienne souvent associée aux vieilles forêts (Bergeron *et al.*, 2002; Bouchard, 2008). Les coupes partielles sont employées afin de s'approcher des effets des perturbations de faibles amplitudes, telles que les épidémies d'insectes et les chablis en ne récoltant que de petits secteurs contigus ou isolés plutôt que de grandes surfaces uniformes (Bouchard, 2008). Bien que les coupes partielles aient pour but de maintenir une plus grande biodiversité associée aux vieilles forêts, certaines contradictions persistent au niveau de leurs effets sur certaines espèces fauniques, tels les micromammifères.

Les micromammifères et l'aménagement forestier

Les micromammifères : indicateurs d'aménagement forestier durable

Afin de déterminer les effets des coupes forestières sur la biodiversité, certains groupes d'espèces sont utilisés en raison de leurs besoins écologiques et leurs différentes réactions face aux perturbations. Les micromammifères sont un groupe d'espèces idéal pour étudier l'effet des coupes partielles sur la faune car ils sont souvent utilisés comme indicateurs d'aménagement forestier durable (Pearce et Venier, 2005). De plus, les micromammifères ont plusieurs rôles essentiels dans les écosystèmes forestiers : (1) ils sont d'importants agents de dispersion pour les mycorrhizes (Maser *et al.*, 1978; Terwilliger et Pastor, 1999), (2) ils font partie de la diète d'une panoplie de prédateurs (Hanski *et al.*, 1991) et (3) ils sont d'importants régulateurs de populations d'insectes (Hanski et Parviainen, 1985). Il est donc essentiel de comprendre les impacts des coupes forestières sur ce groupe d'espèces car plusieurs niveaux trophiques (*i.e.* effet de cascade) sont dépendants de la dynamique de leurs populations.

Étant souvent utilisés comme indicateurs d'aménagement forestier durable (Pearce et Venier, 2005), les micromammifères ont le potentiel d'indiquer si les coupes partielles offrent des conditions d'habitat similaires aux vieilles forêts. En effet, certaines espèces sont principalement associées aux forêts matures (*e.g.* campagnol à dos roux de Gapper; *Myodes gapperi*) et d'autres, aux forêts jeunes et perturbées (*e.g.* souris sylvestre; *Peromyscus maniculatus*, campagnol des champs; *Microtus pennsylvanicus*) (Fisher et Wilkinson, 2005; Vanderwel *et al.*, 2009; Zwolak, 2009). Dans l'optique d'un aménagement forestier durable et du maintien de la faune associée aux vieilles forêts, le campagnol à dos roux de Gapper est l'espèce d'intérêt car ce sont leurs populations qui doivent être maintenues.

Les espèces clés

En Amérique du Nord, les campagnols du genre *Myodes* sont souvent associés aux vieilles forêts. Dans l'ouest du continent, les campagnols à dos roux de Californie (*Myodes californicus*) sont principalement retrouvés à l'intérieur des peuplements forestiers matures et ils évitent les bordures (Mills, 1995). En Alaska, les campagnols boréaux (*Myodes rutilus*) évitent les peuplements où plus de la moitié des épinettes ont été affectées par les épidémies d'insectes (McDonough et Rexstad, 2005). Au Québec, les campagnols à dos roux de Gapper réagissent également de façon négative aux perturbations naturelles comme les feux (Crête *et al.*, 1995). Plusieurs études démontrent que les campagnols à dos roux de Gapper sont plus

abondants dans les sites non perturbés que dans les coupes forestières (Moses et Boutin, 2001; Cheveau, 2003; Fuller *et al.*, 2004; St-Laurent *et al.*, 2008; Sullivan *et al.*, 2008). Donc, de façon théorique, les coupes partielles avec une forte rétention d'arbres favoriseraient les micromammifères associés aux vieilles forêts peu perturbées (*e.g.* campagnol à dos roux de Gapper) tandis qu'une faible rétention favoriserait plutôt celles associées aux jeunes forêts perturbées (*e.g.* campagnol des champs). C'est d'ailleurs ce qu'ont observé Cheveau (2003), Fuller *et al.* (2004) et Klenner et Sullivan (2009).

Pourtant, plusieurs autres études suggèrent le contraire. Les campagnols à dos roux de Gapper ont répondu de façon variable aux aménagements forestiers dans l'ouest des États-Unis (Carey et Johnson, 1995; Gitzen *et al.*, 2007) et au Québec (Etcheverry *et al.*, 2005). Steventon *et al.* (1998) a observé une augmentation de l'abondance des campagnols à dos roux de Gapper dans des forêts légèrement coupées, mais une diminution marquée lorsque l'intensité augmentait. De plus, Kirkland (1990) affirme que 15 études sur 21 (menées entre 1956 et 1987) démontrent que les coupes totales engendrent une augmentation des populations de campagnols à dos roux de Gapper. Au Québec, Etcheverry *et al.* (2005) suggèrent que cela serait dû à une sélection très prononcée des microhabitats (*e.g.* bois mort) maintenus après coupes. Or, avec le temps, ces microhabitats disparaîtraient ou ne répondraient plus aux besoins des campagnols à dos roux de Gapper dans les coupes totales. Certaines populations se sont extirpées des coupes totales après 4 à 5 années suivant la récolte (Sullivan et Sullivan, 2001; Sullivan *et al.*, 2008). D'autre part, les espèces associées aux perturbations, telles que la souris sylvestre (Steventon *et al.*, 1998; Sullivan et Sullivan, 2001; Pearce et Venier, 2005; Le Blanc *et al.*, 2010) et les campagnols des champs (Sullivan et Sullivan, 2001; Etcheverry *et al.*, 2005; Klenner et Sullivan, 2009) sont généralement plus abondantes dans les coupes mais certaines études démontrent que ce n'est pas toujours le cas. Par exemple, Etcheverry *et al.* (2005), Moses et Boutin (2001) et Homyack *et al.* (2005) n'ont observé aucun changement au niveau de l'abondance des souris sylvestres suite aux coupes forestières.

Autres espèces de l'aire d'étude

En ce qui concerne les autres espèces retrouvées dans notre aire d'étude, elles ne sont pas considérées comme indicatrices d'aménagement forestier durable car les effets des

perturbations naturelles et anthropiques sont nuls sur ces espèces (espèces généralistes) ou ils sont encore relativement méconnus. La musaraigne cendrée (*Sorex cinereus*) est probablement la plus commune des musaraignes au Canada et la plupart des études démontrent que leurs populations restent stables suite aux coupes forestières (Steventon *et al.*, 1998; Ford et Rodrigue, 2001; Cheveau, 2003; Pearce et Venier, 2005). En ce qui concerne la grande musaraigne, (*Blarina brevicauda*) elle se trouve en plus grande abondance dans les forêts matures et peu perturbées (Kirkland, 1977; Fuller *et al.*, 2004) alors que d'autres chercheurs ont capturé davantage de cette espèce dans les éclaircies pré-commerciales et les coupes totales (Etcheverry *et al.*, 2005; Kaminski *et al.*, 2007). Malgré le manque de support statistique fiable, les phénacomys (*Phenacomys intermedius*; Sullivan et Sullivan, 2001) ainsi que les souris sauteuses des bois (*Napaeozapus insignis*; Kaminski *et al.*, 2007) ont été capturées en plus grande abondance dans les forêts coupées comparativement aux forêts témoins. Pour ce qui est des souris sauteuses des champs (*Zapus hudsonicus*), aucune information sur l'effet des coupes n'est disponible, probablement en raison de la grande difficulté à piéger cette espèce (Bury et Corn, 1987). Les deux seules musaraignes pygmées (*Sorex hoyi*) piégées lors de l'étude de Simon *et al.* (2002) se trouvaient dans les coupes totales, mais il ne s'agit évidemment pas d'une tendance statistiquement valide. L'effet des coupes forestières sur la musaraigne palustre (*Sorex palustris*) est inconnu, probablement en raison de son écologie étroitement liée aux cours d'eau (Beneski et Stinson, 1987). Des campagnols des rochers (*Microtus chrotorrhinus*), une espèce relativement rare, ont été observés dans des peuplements matures mésiques (Orrock et Pagels, 2003). Par contre, Kirkland (1977), a observé des campagnols des rochers, en plus des campagnols-lemmings de Cooper (*Synaptomys cooperi*), dans des coupes totales.

À la lumière de ces diverses études, les populations des micromammifères répondent de façon spécifique aux coupes forestières. La présence de populations abondantes de campagnols à dos roux de Gapper dans un peuplement partiellement coupé indique que celui-ci possède des caractéristiques abiotiques et biotiques s'apparentant aux vieilles forêts (Pearce et Venier, 2005). À l'opposé, des populations abondantes de campagnols des champs ou de souris sylvestres indiqueraient que le site échantillonné possède davantage de caractéristiques associées aux forêts perturbées. Alors que la surface terrière des arbres

semble avoir un effet majeur sur les populations des micromammifères, l'utilisation des microhabitats, tels que le bois mort, est probablement un des facteurs prépondérants causant des réponses démographiques variables dans les coupes forestières.

L'importance du bois mort pour les micromammifères

La raréfaction du bois mort

Le bois mort ou, plus spécifiquement, les débris ligneux grossiers (DLG) sont une composante importante du sol forestier qui contribue au maintien de la biodiversité et au recyclage des nutriments. Les DLG sont des sections d'arbres au sol (billes) et des souches d'un diamètre grossier variant de 5 à 10 cm, selon l'étude. Malgré que de plus en plus d'études réitèrent l'importance du bois mort pour plusieurs espèces végétales et animales, la ressource diminue de façon substantielle en raison de l'emploi de pratiques forestières intensives. En plus de modifier la structure des DLG (Fraver *et al.*, 2002; Jenkins *et al.*, 2004), l'aménagement forestier intensif pratiqué en Scandinavie depuis plusieurs décennies est un des facteurs qui explique la raréfaction du bois mort (Virkalla et Toivonen, 1999). C'est suite à cette raréfaction que près de 25% des espèces scandinaves ont obtenu le statut d'espèce menacée (Virkalla et Toivonen, 1999). Afin d'éviter un scénario similaire dans les forêts boréales de l'Amérique du Nord, il est primordial d'assurer la pérennité du bois mort grâce aux stratégies d'aménagement forestier durable.

Les DLG comme source d'humidité et de champignons

Les micromammifères constituent un groupe d'espèces dépendantes de certaines formes de bois mort, surtout des DLG et ce, pour plusieurs raisons. En premier lieu (1), l'humidité retenue par les DLG permet de répondre à certains besoins fondamentaux des espèces requérant beaucoup d'eau. Getz (1961a, b, 1968) indique que la grande musaraigne, la musaraigne cendrée, le campagnol à dos roux de Gapper et la souris sauteuse des champs préfèrent les milieux humides aux habitats xériques. D'autres musaraignes sont également associées aux habitats humides : la musaraigne fuligineuse (*Sorex fumeus*; Brannon, 2000) et la musaraigne palustre (Beneski et Stinson, 1987). En plus d'être une source d'eau,

l'humidité contenue dans les DLG favorise le développement de truffes, ou champignons hypogés (*i.e.* champignon dont le sporocarpe – le fruit – est sous terre), ainsi que d'autres champignons dépendants du bois mort et qui sont consommés par certains micromammifères mycophages.

Les truffes et autres fungus, dont ceux du genre *Fomitopsis*, font en effet partie de la diète de plusieurs rongeurs dont le campagnol à dos roux de Gapper, le campagnol des champs, le phénacomys, la souris sauteuse des bois et la souris sauteuse des champs (Maser *et al.*, 1978; Merritt, 1981; Linzey, 1983; Ovaska et Herman, 1986; Rhoades, 1986). La souris sylvestre semble également consommer des champignons mais en quantité beaucoup plus faible que, par exemple, le campagnol à dos roux de Gapper (Maser *et al.*, 1978; Pyare et Longland, 2001). Quelques insectivores consomment également des champignons dont la grande musaraigne (Ovaska et Herman, 1986) et la musaraigne palustre (Beneski et Stinson, 1987). La plupart des études sur la mycophagie des micromammifères ont été menées dans le nord-ouest des États-Unis mais d'autres études confirment ces comportements pour le campagnol à dos roux de Gapper et la souris sauteuse des bois dans l'est américain (Orrock et Pagels, 2002, 2003)

L'abondance des truffes est étroitement liée aux DLG. Meyer *et al.* (2005) indiquent que des éclaircies forestières menées en Californie réduisent l'abondance des truffes et ce, possiblement en raison de la diminution du volume de débris ligneux. En Oregon, Amaranthus *et al.* (1994) ont observé que la production de truffes était plus grande sur les DLG en dégradation avancée et ce, à l'intérieur des forêts matures. De plus, Clarkson et Mills (1994) indiquent que les placettes avec rondins dans les forêts matures avaient deux fois plus de chances de contenir des truffes que les placettes sans rondin du même peuplement. Selon les deux précédentes études, l'humidité et la maturité des peuplements sont des facteurs clés expliquant l'abondance des truffes. Par exemple, les coupes totales asséchées par les facteurs environnementaux (Clarkson et Mills, 1994) et les plantations de 25 ans et moins en milieu humide (Amaranthus *et al.*, 1994) n'offrent que très peu de truffes.

Les coupes totales (Clarkson et Mills, 1994) ainsi que les coupes partielles (Jacobs et Luoma, 2008) réduisent l'abondance des truffes qui réduit à son tour la mycophagie des

micromammifères. Il est donc à prévoir que les espèces hautement adaptées à leur consommation, tel que le campagnol à dos roux de Gapper (Claridge *et al.*, 1999), soient indirectement et négativement affectées par les coupes. Cependant, cet effet négatif serait limité par des microhabitats humides favorisés par les DLG, principalement ceux en dégradation avancée. Nous devons cependant prendre en compte que la mycophagie des micromammifères ainsi que l'abondance de truffes sont, à notre connaissance, méconnues en forêt boréale du nord-est de l'Amérique du Nord.

Les insectes et les DLG

En deuxième lieu (2), les DLG sont profitables aux insectivores car beaucoup d'insectes s'en servent comme habitat. En effet, Vanderwel *et al.* (2006) démontrent que plusieurs communautés d'insectes de l'Ontario peuvent y être retrouvées selon les stades de dégradation des DLG. Les insectes xylophages et leurs prédateurs se trouvaient sur les DLG peu dégradés, tandis que les saprophages et les mycophages étaient plutôt dans les DLG en dégradation avancée. En ce qui concerne certaines familles, Thomas *et al.* (2009) affirment que les coléoptères appartenant aux Élatéridés sont plus abondants lorsque les DLG sont en dégradation avancée. Étant donné qu'il existe différentes communautés d'insectes selon le stade de dégradation, les insectivores généralistes (*e.g.* musaraigne cendrée) ne devraient donc pas être limités selon le stade de dégradation. Toutefois, la diminution du volume de bois mort pourrait affecter négativement l'abondance des insectes xylophages et saprophages et ainsi réduire la disponibilité de nourriture pour les musaraignes et autres insectivores occasionnels (*e.g.* campagnol à dos roux de Gapper; Merritt, 1981).

Les DLG et leur rôle d'habitat

En troisième lieu (3), les DLG sont importants pour les micromammifères afin de se déplacer furtivement sur le sol forestier et d'éviter les prédateurs (Fitzgerald et Wolff, 1988; Roche *et al.*, 1999). Olszewski (1968) a démontré que certains petits mammifères se déplacent de façon plus importante en dessous des arbres tandis que d'autres préfèrent se déplacer au-dessus de ceux-ci. Ces comportements impliquent donc des déplacements non-aléatoires et une certaine orientation basée sur les arbres déracinés. C'est dans cette perspective que Barry et Francq (1980) ont montré que les populations des souris à pattes

blanches (*Peromyscus leucopus*) sont plus abondantes en présence de rondins et que les souris en fuite parcourent une grande distance sur ces structures. Barnum *et al.* (1992) ont confirmé cette observation tout en précisant que les débris ligneux «mous et spongieux» sont ceux les plus utilisés. Ucitel *et al.* (2003) ont, pour leur part, vérifié les chemins empruntés par le campagnol à dos roux de Gapper et ils ont conclu que, tout comme la souris à pattes blanches, les campagnols utilisent les DLG afin de se déplacer car près du tiers de la distance parcourue était sur des DLG. En ce qui concerne les musaraignes, peu d'études ont été menées à ce niveau. Maidens *et al.* (1998) indiquent que les musaraignes utilisent les DLG afin de se déplacer et suggèrent qu'elles préfèrent ceux étant peu dégradés en raison de la présence de branches qui agissent comme protection contre les prédateurs.

Les DLG sont donc utilisés de façon importante par les micromammifères car ces structures ont le potentiel de leur fournir de l'humidité, de la nourriture (*e.g.* champignons, mousses, insectes), un couvert de protection et de nidification, ainsi que des corridors permettant des mouvements furtifs (Maser *et al.*, 1979). Toutefois, les relations entre l'abondance des DLG et l'abondance des micromammifères ne sont pas toujours claires et certaines études présentent des résultats contradictoires, particulièrement celles menées à l'échelle des peuplements (Etcheverry *et al.*, 2005; Vanderwel *et al.*, 2010; Moseley *et al.*, 2008; Davis *et al.*, 2010).

Utilisation des DLG par les micromammifères en forêt aménagée

Rôle des DLG dans des peuplements différents

Des études portant sur l'impact des coupes forestières ont vérifié si la distribution des micromammifères dépendait des microhabitats (*i.e.* végétation, DLG, humidité) dans les peuplements. Dans l'étude de Pearce et Venier (2005) menée en forêt boréale de l'Ontario, les auteurs observent que la distribution des campagnols à dos roux de Gapper, des souris sylvestres et de plusieurs musaraignes était largement reliée aux peuplements ayant de grands volumes de DLG. Cependant, plusieurs études (Moses et Boutin, 2001; Fuller *et al.*, 2004; Homyack *et al.*, 2005) montrent une absence de relation entre la plupart des

micromammifères étudiés, dont le campagnol à dos roux de Gapper et la souris sylvestre, et la distribution des DLG.

Il est cependant important de considérer que la structure des DLG résiduels change selon les types de coupes forestières, ce qui pourrait affecter leur effet sur les micromammifères. Au nord du Wisconsin, Goodburn et Lorimer (1998) démontrent que les DLG étaient deux fois plus abondants dans des peuplements sujets à des coupes sélectives comparativement aux forêts équiennes de 65-75 ans, mais équivalait seulement à 60% des DLG des vieilles forêts. De façon similaire, les volumes de DLG en dégradation avancée étaient plus grands dans les vieilles forêts et plus petits dans les forêts équiennes. Certaines coupes forestières, dont les récoltes par trouées et les coupes totales, augmentent principalement le volume des DLG de petite taille car ils ne sont pas récoltés en raison de leur plus faible valeur commerciale (Fraver *et al.*, 2002; Pedlar *et al.*, 2002). Au Québec, Etcheverry *et al.* (2005) indiquent que les CPRS de leur étude ont ajouté des grandes quantités de DLG au sol.

De surcroît, certaines opérations mécaniques faites pour préparer les sites à la régénération peuvent modifier les volumes de DLG. La scarification, souvent employée dans les CPRS du Québec, s'est avérée comme une méthode réduisant de façon importante la quantité de DLG au sol en Finlande (Hautala *et al.*, 2004). De plus, la structure des DLG dépend de l'âge du peuplement lorsqu'il a été coupé. Sturtevant *et al.* (1997) affirment que dans les forêts de Terre-Neuve, les volumes de DLG sont maximisés suite à une coupe, atteignent un minimum après 50 ans pour ensuite augmenter à nouveau dans les forêts matures. Il est donc essentiel de connaître l'âge et l'historique des activités forestières passées pour déterminer les volumes de bois morts déjà présents sur le site et ceux qui seront laissés après la récolte.

Effet des DLG à l'échelle des peuplements

Afin de contrôler directement les volumes de DLG, quelques équipes de recherche ont fait des manipulations de grande envergure. Une étude menée en Caroline du sud montre l'impact de la récupération des DLG dans deux peuplements frappés par des tornades (Loeb, 1999). Les abondances de la souris de coton (*Peromyscus gossypinus*) et de la musaraigne

Blarina carolinensis étaient plus grandes dans les sites non-nettoyés où les DLG étaient plus nombreux, plus grands et généralement moins dégradés. Pourtant, deux études subséquentes menées dans le même secteur contredisent une partie de ces résultats. L'une démontre que *B. carolinensis* n'est pas favorisée par l'ajout de DLG (Moseley *et al.*, 2008) et l'autre démontre que l'abondance était sensiblement la même suite à une réduction des DLG (McCay et Komoroski, 2004). Selon les auteurs, cette réponse neutre serait peut-être due au manque de DLG en dégradation avancée. Au Nouveau-Brunswick, Bowman *et al.* (2000) ont observé un lien positif entre l'abondance des DLG en stade de dégradation avancée et les campagnols à dos roux de Gapper. Malgré tout, la distribution des micromammifères selon la structure des DLG à l'échelle des peuplements ne semble pas très claire.

D'autres études menées en Oregon et en Caroline du nord, n'ont pas trouvé de lien évident entre la structure des DLG et la distribution de la musaraigne de Trowbridge (*Sorex trowbridgii*) et la souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) à l'échelle des peuplements (Butts et McComb, 2000; Greenberg, 2002). Les résultats provenant d'études ayant impliqué des manipulations des DLG de grande envergure ne supportent donc pas l'importance de ces structures pour les micromammifères. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cette absence de relation dont l'omniprésence d'humidité dans des sites mésiques, une abondance non-limitante de DLG ou encore un protocole expérimental (*e.g.* échelle de l'étude) ne pouvant détecter cette relation. Il est donc possible que la distribution des micromammifères selon les DLG soit plus évidente à une plus fine échelle spatiale.

Effet des DLG à fine échelle

L'effet des DLG sur l'abondance des micromammifères à l'échelle des peuplements ne démontre pas de lien clair. Il est cependant rare que les débris ligneux grossiers aient été sujets d'études portant sur la sélection d'habitat à fine échelle. Pourtant, Manning et Edge (2004) ont observé que la survie de deux espèces de micromammifères (*i.e.* souris sylvestre, campagnol d'Oregon (*Microtus oregoni*)) n'était influencée par les débris ligneux qu'à l'échelle des domaines vitaux. Oatway et Morris (2007) ont, pour leur part, remarqué qu'à fine échelle, les campagnols des champs sélectionnaient les microhabitats selon leur qualité et ce, indépendamment de la densité de la population. Cette idée est d'autant plus plausible car Ucitel *et al.* (2003) montrent clairement, grâce à la télémétrie, que la sélection d'habitat des

campagnols à dos roux de Gapper est affectée par l'hétérogénéité spatiale de la distribution des DLG à l'intérieur des peuplements forestiers.

Or, peu d'études ont vérifié l'utilisation des DLG à fine échelle par les populations des micromammifères. Cependant, Greenberg (2002) démontre que les souris à pattes blanches étaient plus souvent piégées près des DLG dans des chablis. De plus, Kaminski *et al.* (2007) ont observé que les captures de la grande musaraigne, le campagnol à dos roux de Gapper et la souris sauteuse des bois sont liées aux pièges entourés de beaucoup de DLG de grande taille. En ce qui concerne les musaraignes, Brannon (2000) démontre que la distribution de la musaraigne cendrée et de la musaraigne fuligineuse dans les peuplements forestiers matures des Appalaches dépend de la quantité de DLG dégradés. Dans l'état de Washington, des analyses menées par Carey et Johnson (1995) montrent que plus de 75% de la variance dans l'abondance de la souris sylvestre et le campagnol à dos roux de Gapper est expliquée par le couvert arbustif et les DLG. Ces relations ne semblent plus aussi évidentes à une échelle encore plus fine. En accord avec une étude précédente (Hayes et Cross, 1987), Bowman *et al.* (2000) n'ont détecté aucune relation entre la fréquence de capture des micromammifères et la classe de dégradation des DLG à l'échelle du débris ligneux même.

Ainsi, il est essentiel de déterminer les relations entre les débris ligneux grossiers (DLG) et les populations de micromammifères à différentes échelles spatiales dans les coupes totales, partielles et dans les sites témoins (non-coupés). De plus, peu d'études sur les coupes partielles ont été menées dans les forêts boréales de l'est du Canada (Vanderwel *et al.*, 2009). La modification de l'habitat par les coupes forestières ont le potentiel d'affecter les populations des micromammifères de façon importante. Toutefois, nous supposons qu'une structure du sol complexifiée par de grands volumes de DLG devrait maintenir une plus grande abondance de micromammifères que les sols dépourvus de bois mort.

Conséquences des effets de densité sur les relations faune-habitat

Les relations faune-habitat peuvent généralement être étudiées selon l'abondance des populations à plusieurs échelles spatiales. Deux processus principaux ont un effet direct sur la

configuration spatiale des populations animales : la disponibilité des ressources et les effets de densité. Dans le cas des micromammifères, l'utilisation des ressources par les individus opère à fine échelle à l'intérieur des domaines vitaux. À l'intérieur des domaines vitaux, Thompson *et al.* (2009) ont démontré que les micromammifères concentrent leurs activités dans des secteurs restreints où les ressources sont abondantes (*e.g.* de grands volumes de DLG). Puisque le chevauchement des domaines vitaux est commun chez les micromammifères, l'abondance de ceux-ci peut augmenter de façon importante dans les microhabitats de haute qualité. La densité de la population locale augmente, faisant apparaître certains facteurs de densité, tels que la compétition intra- et interspécifique, forçant une distribution spatiale plus homogène des individus à l'intérieur de courtes distances (Oatway et Morris, 2007; Morris et MacEachern, 2010). Chez les micromammifères, Puseenius et Schmidt (2002) ont suggéré qu'en présence d'effets de densité, les campagnols des champs suivent une distribution idéale-despotique (*i.e.* les dominants se trouvent aux sites de haute qualité alors que les subordonnés sont dans les sites de faible qualité).

Il est donc important d'étudier les relations faune-habitat à plusieurs échelles spatiales lorsque nous utilisons l'abondance comme critère d'utilisation d'habitat. Dans le cas des micromammifères, la présence ou l'absence d'effets de densité pourrait limiter notre interprétation si nous devons nous limiter à une seule échelle spatiale. Pour une population dense, la distribution spatiale des micromammifères risque d'être plus homogène à fine échelle, ce qui masquerait l'effet des DLG à l'intérieur d'une courte distance (50 m). À l'opposé, pour une population peu dense, la distribution spatiale des micromammifères risque d'être plus homogène à une échelle grossière (300 m).

Clés d'identification pour un échantillonnage plus fiable

Le présent mémoire comporte également une section sur la taxonomie des micromammifères car le manque de ressources disponibles en la matière nous a menés à développer deux clés d'identifications adaptées à deux situations spécifiques : l'identification des micromammifères vivants (C1) et des restes osseux (C2). Tout d'abord, l'identification des micromammifères vivants peut s'avérer ardue car plusieurs des critères mentionnés dans

d'autres clés d'identification (van Zyll de Jong, 1983; Maisonneuve *et al.*, 1997; Lupien, 2001, 2002; Nagorsen, 2002) ne sont pas utiles avec des spécimens vivants (*e.g.* morphologie dentaire). Les identifications deviennent encore plus difficiles, voire impossibles, lorsque les spécimens sont sales et mouillés. Afin de récolter les données pour le chapitre 1 du présent mémoire, nous avons développé une clé d'identification des micromammifères vivants dans la forêt boréale du Québec. Cette clé a été développée car nous allions capturer les souris et les campagnols vivants avec des pièges de type «*Sherman*». Une deuxième clé a été développée afin d'identifier des restes osseux, principalement dans des nids d'oiseaux de proies. Cette deuxième clé a été développée pour un projet d'étude connexe à celui décrit dans le chapitre 1 et parce qu'aucune autre clé semblable n'existe en Amérique du Nord. De plus, celle-ci nous a été d'une grande utilité afin de confirmer certaines identifications difficiles lors des échantillonnages faits pour le chapitre 1. Ces clés ont été élaborées avec l'aide de Gilles Lupien, technicien de la faune au Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, dans le but de construire deux clés d'identification fiables et approuvées par un expert. Des spécimens capturés par d'autres chercheurs au Saguenay-Lac-St-Jean et au Bas-St-Laurent auront permis d'étendre l'application de la clé d'identification des micromammifères vivants.

Objectifs de l'étude

Cette étude vise à déterminer les effets des débris ligneux grossiers sur les micromammifères boréaux dans les forêts de pessières à mousses aménagées de l'ouest du Québec. Elle vise plus précisément à déterminer l'importance des DLG comme facteur pouvant réduire les effets négatifs associés au prélèvement des arbres. Afin de déterminer les effets des DLG sur les micromammifères en forêt boréale aménagée, les abondances des campagnols, des souris et des musaraignes seront comparées entre plusieurs grilles de piégeage localisées dans trois traitements forestiers : des coupes totales, des coupes partielles et des sites témoins non-coupés. De plus, en analysant l'abondance des micromammifères à fine échelle et à l'échelle des peuplements, nous pourrions évaluer les relations à deux échelles spatiales. Ce sujet est abordé dans le chapitre 1 du présent mémoire. D'un point de vue plus appliqué, cette étude permettra de mieux évaluer le type de structure des DLG

(simple à complexe) qui est la plus apte à la conservation des micromammifères. Elle apporte donc une contribution au dossier de la récupération de la biomasse résiduelle des forêts coupées qui est un enjeu émergeant en foresterie (*e.g.* production de biocarburants). Enfin, cette étude permettra également d'enrichir les connaissances au niveau de l'effet des coupes partielles sur la biodiversité de la forêt boréale de l'est du Canada.

CHAPITRE I

SMALL MAMMAL RESPONSES TO COARSE WOODY DEBRIS DISTRIBUTION AT DIFFERENT SPATIAL SCALES IN MANAGED AND UNMANAGED BOREAL FORESTS

**Small mammal responses to coarse woody debris distribution at different spatial scales
in managed and unmanaged boreal forests**

Authors

Dominique Fauteux^a (Corresponding author)

Louis Imbeau^a

Pierre Drapeau^b

Marc J. Mazerolle^c

Affiliations

^aNSERC-UQAT-UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management

Centre for Forest Research

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Département des sciences appliquées

445, boul. de l'Université

Rouyn-Noranda (Québec) J9X 5E4, Canada

^bNSERC-UQAT-UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management

Centre for Forest Research

Université du Québec à Montréal

Département des sciences biologiques

C.P. 8888 Succ. Centre-Ville

Montréal (Québec) H3C 3P8, Canada

^cCentre for Forest Research

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Département des sciences appliquées

445, boul. de l'Université

Rouyn-Noranda (Québec) J9X 5E4, Canada

Contact Information

Dominique Fauteux¹ (Corresponding author)

Tel.: 1-581-994-4456

Fax: 1-819-797-4727

E-mail: dominique.fauteux2@uqat.ca

Louis Imbeau

E-mail: louis.imbeau@uqat.ca

Pierre drapeau

E-mail: drapeau.pierre@uqam.ca

Marc J. Mazerolle

E-mail: marc.mazerolle@uqat.ca

¹ Permanent address : 2202, rue Mackay, Québec (Qc), Canada, G1V 2X1

Abstract

Dead wood such as stumps and logs found on the forest floor is a key structural element that is used by a broad spectrum of organisms and contributes to soil nutrient cycling. The complexity of the forest floor in the boreal forest is largely dependent on coarse woody debris (CWD), but current forestry practices may compromise the future recruitment of this resource. The main goal of our study was to determine the effects of CWD on small mammals in harvested and non-harvested stands. Since small mammals are associated with microhabitat components at multiple spatial scales, our secondary goal was to assess the effects of scale on CWD associations. Five trapping sessions were conducted in the spruce-moss boreal forest of western Québec, Canada during the summers of 2009 and 2010 in four managed forest blocks. Each block was composed of 12 independent trapping grids equally distributed in three treatments: clearcuts (maintenance of 0% cover), partial cuts (maintenance of 30% cover) and controls (undisturbed). We live-trapped small rodents and used pitfall traps for shrews in trapping sub-grids (fine-scale; 50 m) nested in larger grids (stand-scale; 300 m). Southern red-backed vole (*Myodes gapperi*) and deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) abundances were positively associated with sites with high volumes of well decayed CWD in all treatments, at the fine-scale. Southern bog lemming (*Synaptomys cooperi*) abundance was positively associated with well decayed CWD, at both scales, but mainly in clearcut areas. Masked shrew (*Sorex cinereus*) abundance increased with high volumes of well decayed CWD in clearcuts but only at the stand-scale. In contrast, meadow voles were more abundant in sites with high volumes of well decayed CWD in controls than in sites with small volumes at the stand-scale. Patches of partial cuts with high volumes of well decayed CWD were characterized by high abundances of red-backed voles and this clearly indicates that volume and decay of CWD are important drivers that can mitigate the impacts of tree removal. We found different scale-dependent responses of small mammals to volumes of well decayed CWD, which indicates that associations were found at the individual as well as at the population level. We suggest that partial cuts composed of regularly distributed patches of high volumes of CWD ($\geq 11.4 \text{ m}^3$ in patches of 0.03 ha) have a high potential to maintain red-backed voles, a species associated with mature forests.

Résumé

Le bois mort, tel que les souches et les billes au sol, est une structure clé qui est utilisée par un vaste éventail d'organismes et qui contribue au recyclage des nutriments du sol. La complexité du sol forestier boréal est en grande partie dépendante de la structure des débris ligneux grossiers (DLG) mais les opérations forestières employées actuellement pourraient compromettre le recrutement futur de cette ressource. L'objectif principal de cette étude était de déterminer les effets des DLG sur les micromammifères dans des peuplements caractérisés par différents niveaux de rétention d'arbres. Comme deuxième objectif, nous avons vérifié l'effet des DLG à plusieurs échelles spatiales car des études précédentes ont démontré que les relations entre les micromammifères et les microhabitats dépendent de l'échelle. Cinq sessions de piégeage ont été réalisées dans les forêts de pessières à mousses aménagées de l'ouest du Québec, Canada pendant les été de 2009 et 2010 et ce, dans quatre blocs d'aménagement forestiers. Chaque bloc était composé de 12 grilles de piégeages indépendantes et distribuées de façon égale entre les trois types de peuplements : les coupes totales (0% de rétention d'arbre), les coupes partielles (30% de rétention d'arbre) et les

témoins (non-coupés). À l'aide de sous-grilles (fine échelle; 50 m) nichées dans les grilles indépendantes (échelle du peuplement; 300 m), nous avons capturé les petits rongeurs vivants et nous avons utilisé des pièges-fosses à capture mortelle pour piéger les musaraignes. Les abondances des campagnols à dos roux de Gapper (*Myodes gapperi*) et des souris sylvestres (*Peromyscus maniculatus*) ont augmenté dans les sites munis de grands volumes de DLG dégradés dans tous les traitements et ce, aux deux échelles spatiales. L'abondance des campagnols-lemmings de Cooper (*Synaptomys cooperi*) était associée positivement aux DLG dégradés aux deux échelles, mais uniquement dans les parcelles de coupes totales. Les musaraignes cendrées (*Sorex cinereus*) étaient positivement associées aux coupes totales avec de grands volumes de DLG dégradés mais seulement à l'échelle du peuplement. Les campagnols des champs (*Microtus pennsylvanicus*) ont plutôt été abondants dans les sites avec de grands volumes de DLG peu dégradés dans les témoins à l'échelle du peuplement. Les parcelles de coupes partielles composées de grands volumes de DLG dégradés ont été caractérisées par une grande abondance de campagnols à dos roux de Gapper et ceci indique clairement que le volume et la dégradation des DLG sont des facteurs importants pouvant atténuer les impacts de la récolte forestière. Les réponses multiscalaires des micromammifères aux volumes des DLG dégradés indiquent que les associations ont été observées au niveau de l'individu et de la population. Afin de maintenir de grandes populations de campagnols à dos roux de Gapper, une espèce associée aux forêts matures, nous suggérons que les coupes partielles soient composées de parcelles forestières distribuées de façon régulière et soient caractérisées par de grands volumes de DLG ($\geq 11.4 \text{ m}^3$ dans des parcelles de 0.03 ha).

Keywords

Dead wood decay; Partial cut; Small mammals; Density dependence; Spatial scales; Boreal forest

1.1. Introduction

Dead wood plays an important role in maintaining vital natural processes such as nutrient cycling and is often a key structural element of habitat for plants and animals (Maser *et al.*, 1979). Decaying snags, stumps, branches and logs are good substrates for fungi (Amaranthus *et al.*, 1994), mosses (Rambo and Muir, 1998), lichens (Botting and DeLong, 2009) and other plants. Dead wood also provides nest sites, cover, food and humidity for insects (Hjalten *et al.*, 2010), amphibians (Blomquist and Hunter, 2010), birds (Imbeau and Desrochers, 2002; Martin *et al.*, 2004; Drapeau *et al.*, 2009), mammals (Loeb, 1999; Pearce and Venier, 2005), and fish (Ahrenstorff *et al.*, 2009). Dead wood is so crucial for maintaining biodiversity that several organisms have dramatically declined as a consequence of its disappearance or rarefaction in managed forests. For example, at the end of the 20th century, approximately 25% of all endangered Scandinavian species were associated with dead wood (Virkalla and Toivonen, 1999). Maintaining dead wood in managed stands is currently a challenge considering that several widely-used silvicultural practices such as ground preparation for plantations and clearcuts reduce dead wood volumes as well as its future recruitment within stands (Pedlar *et al.*, 2002; Hautala *et al.*, 2004).

Among boreal forest-associated vertebrates, small mammals are often identified as one group of species that strongly depends on dead wood. Coarse woody debris (CWD), defined here as large diameter logs and stumps, are indeed used by most of these species (Hayes and Cross, 1987; Bowman *et al.*, 2000; Etcheverry *et al.*, 2005; Vanderwel *et al.*, 2010). The stage of decay of CWD has also been reported as an important variable whereas well decayed logs and stumps are more frequently used by small mammals than those in early decay stages (Gunderson, 1959; Barnum *et al.*, 1992; Bowman *et al.*, 2000; Brannon, 2000; Kaminski *et al.*, 2007). Benefits provided by decaying logs and stumps for small mammals include abundant food such as fungi and insects, humidity as well as better cover against predators (Maser *et al.*, 1979). As a result, sites with higher volumes of CWD are strongly used at fine (*e.g.*, home range) spatial scales (Kaminski *et al.*, 2007; Thompson *et al.*, 2009; Vanderwel *et al.*, 2010), although such associations are not clearly demonstrated at the stand-scale (*i.e.* population level associations).

For example, three related studies conducted in Oregon report varying responses through time of three species of shrews (*Sorex spp.*) in stands with different volumes of early decay class CWD (McCay and Komoroski, 2004; Moseley *et al.*, 2008; Davis *et al.*, 2010). Deer mice (*Peromyscus maniculatus*) and southern red-backed voles (*Myodes gapperi*) also responded both positively (Menzel *et al.*, 1999; Pearce and Venier, 2005) or neutrally (Sullivan and Sullivan, 2001; Fuller *et al.*, 2004; Zwolak and Foresman, 2008) to different CWD volumes at the stand-scale. This lack of consistency between results at the stand-scale may depend on the effect of hierarchical habitat selection (*i.e.* second-order and third-order selection; Johnson, 1980). Specifically, associations between microhabitat attributes such as CWD and small mammals are dependent of the spatial scale because responses may be observed at the individual and at the population level.

Microhabitat associations, such as the use of CWD, are reflected by the spatial distribution of small mammals. Two related studies (Oatway and Morris, 2007; Morris and MacEachern, 2010) observed a strong spatial structure in enclosures at the scale of 50 m with meadow voles. Whereas Bowman *et al.* (2001) found a similar pattern (from spatial autocorrelation analyses) for southern red-backed voles at the scale of 125 m in open forests, the pattern became weak at distances of more than 533 m. These distances match daily movements of voles and mice inside their home range (Tallmon and Mills, 1994; Ribble *et al.*, 2002; Thompson *et al.*, 2009). The observations made by Bowman *et al.* (2001) indicate that populations of small mammals may aggregate in high habitat quality patches and form a series of small communicating metapopulations. Krohne and Burgin (1990) also suggested that the abundance of *Peromyscus leucopus* is homogeneous over short distances while segregation over larger distances creates a more heterogeneous spatial structure. Thus, strong positive associations to microhabitat components, such as CWD, at fine-scales may be observed due to resource use by individuals while population level responses may be observable at larger spatial scales (*e.g.* stand-scale).

The effects of CWD on the abundance of small mammals have received increasing attention over the last decade, especially in the context of new silvicultural practices that have been proposed to stop the dwindling stocks of woody debris in managed boreal forests. Partial cuts are one of these practices proposed as an alternative to clearcuts in boreal forests

in order to ensure a long-term recruitment of dead wood and CWD within harvested stands (Bergeron *et al.*, 2002; Bergeron *et al.*, 2007; Bouchard, 2008). This type of treatment was also proposed to maintain a forest structure more similar to old forests that represent more than 50% of the forest cover in landscapes under natural disturbance regimes (Bergeron *et al.*, 2007). The effects of partial cuts on small mammals have been well studied (reviews in Vanderwel *et al.*, 2009; Zwolak, 2009) and species show varying responses to different levels of partial cutting (% of cover removed). For example, southern red-backed voles, a species often associated with old and mature coniferous forests, responded both negatively (Fuller *et al.*, 2004; Sullivan *et al.*, 2008) and positively (Steventon *et al.*, 1998; Kaminski *et al.*, 2007) to tree removal. Interestingly, most of these studies observed a strong positive relationship between CWD and the abundance of red-backed voles. Thus, this forest floor resource may have the potential to explain variations in the responses of small mammals to silvicultural operations. Although other factors may explain discrepancies between study results, there is a lack of information on the effects of CWD at multiple scales, overlooking the possibility that response to CWD is scale-dependent.

In this study, our main objective was to assess and compare the effects of CWD on small mammals in managed and unmanaged boreal forests of western Québec. We investigated the effects of CWD at different levels of tree retention by comparing small mammal abundances found in clearcuts, partial cuts, and undisturbed stands (controls) with a spatially and temporally structured trapping system. We first hypothesized that the abundance of voles and shrews depends on the amount and decay of CWD in all treatments. We also hypothesized that associations between boreal small mammals and CWD depends on the spatial scale. In the context of this study, fine-scale associations represent the non-random distribution of individuals inside an area equal to the approximate mean home range size of most small mammals while stand-scale associations represent the non-random distribution of small mammal populations between forest stands. Our first prediction was that (1) captures of small mammals increase with volumes of CWD, especially with those of later decay stages. Indeed, several small mammal species use well decayed CWD more often than CWD of early decay classes. We also predicted that (2) this positive relationship is observable in all treatments since CWD probably compensate the negative impacts of loss of forest cover

induced by harvesting. Finally, we predicted that (3) most species will be associated with CWD at the fine-scale rather than at the stand-scale, as a consequence of previously documented strong resource use by small mammals at fine-scales.

1.2. Material and Methods

1.2.1. Study area

We used a network of partial cuts, consisting of several forest blocks that were managed to study the effects of this silvicultural practice on biodiversity and forest productivity in western Québec, Canada (Fenton *et al.*, 2009; Bescond *et al.*, 2011). We chose four managed forest blocks from the network (Puisseaux: 78°58'1"W;49°36'15"N, Gaudet: 78°47'33"W;49°52'58"N, Fenelon: 78°33'51"W;49°59'24"N, and Cramolet: 77°30'48"W;49°14'41"N) on the basis of their accessibility and large treated surface (35-90 ha) (Fig. 1). All four managed blocks occurred in the Clay Belt of eastern North America and in the spruce-moss bioclimatic domain (Gauthier *et al.*, 2000). The forest stands were mainly composed of black spruce (*Picea mariana*) and trembling aspen (*Populus tremuloides*). Balsam fir (*Abies balsamea*), white birch (*Betula papyrifera*), and jack pine (*Pinus banksiana*) were also sparsely found. The understory vegetation was composed of alders (*Alnus spp.*), Labrador tea (*Rhododendron groenlandicum*), raspberry (*Rubus idaeus*), and blueberry (*Vaccinium spp.*). The ground-level vegetation was mostly composed of sphagnum and mosses. Our study area is paludified, which is the result of gradual accumulation of thick organic (mostly from sphagnum and mineral soils) layers on the soil (Fenton *et al.*, 2005). In the Clay Belt region of eastern North America, paludification can dramatically reduce tree growth, which often creates open areas with few commercially sized trees. Consequently, black-spruce feather moss forests are characterized by small live tree basal areas and low herbaceous cover compared to other parts of the boreal forest (Bescond *et al.*, 2011).

Each block consisted of one clearcut (maintenance of ~0% cover), one partial cut (maintenance of ~30% cover), and one control (no recent anthropogenic disturbance) for a total of 12 sample sites (4 replicate blocks x 3 treatments). Because treatments are large (>35 ha), they were considered as being several smaller continuous stands in which we positioned

our trapping grids. Treatments inside each managed block were separated by small distances (> 0.1 km and < 2.0 km) in order to reduce the effect of environmental variability. Partial cuts consisted of alternating harvested and non-harvested strips, uniformly leaving 30% of commercially-sized trees (DBH > 9 cm) across the whole stand. Operations in Puiseaux, Gaudet, and Fenelon blocks were done during the winter of 2003-2004, whereas the Cramolet block was cut during the 2007-2008 winter. A single-grip harvester and forwarder was used for harvesting operations. No scarification or other silvicultural treatments were conducted after harvesting.

1.2.2. Small mammal trapping design

Stand-scale microhabitat associations with small mammals were assessed using 50 x 50 m trapping grids (0.25 ha; Fig. 2). We chose this grid size based on the approximate mean home range size reported in previous studies for several small mammal species (Merritt, 1981; Linzey, 1983; Ribble *et al.*, 2002; Whitaker, 2004). Four trapping grids were assigned to each sample site for a total of 48 grids (4 replicate blocks x 3 treatments x 4 grids). Grids were randomly established in all sample sites with spatial constraints by using Hawth's Analysis Tools (Beyer, 2006) in ArcGIS 9.2 (ESRI, 2006). Based on Bowman *et al.* (2001) recommendations, we separated all trapping grids by a minimum distance of 250 m to ensure spatial independence. We also considered edge effects by locating all grids at a minimum of 30 m from stand edges and 20 m from roads. Similar distances were also used in other studies (40 m, Loeb, 1999; 30 m, Butts and McComb, 2000; 20 m, Manning and Edge, 2004). Each trapping grid was a replicate for each treatment and was considered as being located in a separate stand. Thus, comparison of data between trapping grids (*i.e.* stands) were at the stand-scale.

We divided each 0.25 ha trapping grid in four smaller sub-grids and arranged them as presented in Fig. 2 to analyze fine-scale microhabitat associations. Sub-grids were designed to represent four spatially separated microhabitats inside the area of an average small mammal home range that can potentially be visited and selected by individuals. Pitfall traps (10 L plastic buckets) were used to capture shrews, whereas small collapsible galvanized Sherman traps (5 x 6.4 x 16.5 cm) were used for mice and voles. Each sub-grid consisted of one central pitfall trap and one central Sherman trap. To increase our trapping effort for

rodents, we located four other Sherman traps 5 m north, south, east and west from the centre of the sub-grid. Thus, every grid was composed of 20 Sherman traps and four pitfall traps.

We sampled small mammals during two consecutive summers. In 2009, surveys were done from July to August. Captures in 2010 were conducted from June to August. Two surveys of three trap-nights were conducted at each site during 2009 and these sites were also surveyed three times in 2010, for a total of five surveys. We sampled mammals one block at a time to avoid confounding effects of treatments and weather variables. During the first day of each survey, 240 Sherman traps and 48 pitfall traps were deployed and activated simultaneously. Traps remained open during the three following nights and were checked every day (*i.e.* traps were checked between 06:00 and 17:00). Pitfall traps were filled with 3 to 4 inches of water to drown shrews. We baited all Sherman traps with peanut butter for food, a piece of apple for water, as well as a small ball of cotton batting for nest-building and isolation to ensure better survival for rodents (Drickamer and Paine, 1992). All traps (including pitfall traps) were considered as providing an effort of 1 trap night, but those accidentally sprung were noted as providing an effort of 0.5 trap night (Nelson and Clark, 1973).

We noted the site of capture of all dead shrews and rodents, and placed them in a freezer for further lab identification according to cranial characteristics (Lupien, 2001; 2002). Live shrews were immediately released on site and excluded from our analyses because identification of live individuals was often impossible. Live rodents were located (trap site), identified to species, weighed, sexed, and checked for pregnancy. Live mice and voles were identified according to a modified version of a key by Lupien (2002). Specifically, we added a new criterion based on white hairs found over the claws of the hind feet of red-backed voles. This criterion helped to distinguish dirty and wet dark-colored red-backed voles from meadow voles that rarely have these white hairs. Our key was tested on dead specimens that were first identified with external morphological characteristics (*e.g.*, fur) and subsequently identified with cranial and dental characteristics. Identification of 97.5% ($n = 352$) of red-backed voles and 93.5% ($n = 124$) of meadow voles matched when the two methods were compared (Fauteux *et al.*, Unpublished results).

All rodents that were captured were ear-tagged with a unique-number 1005-1 Monel tag (National Band & Tag Company) before release. Recaptured individuals were counted only once during each of the five trapping sessions. In other words, individuals were not counted twice in a single session. Thus, the number of individuals was used for analyzing small mammal abundance. Lethal captures of rodents in both pitfall and Sherman traps were pooled with live captures. Finally, during the fourth day of all sessions, traps were removed and relocated on the next managed block. All manipulations adhered to the Canadian Council on Animal Care Guidelines and were approved by the institutional animal care review committee at the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT, permit #2009-04-30).

1.2.3. Microhabitat sampling

Microhabitats were characterized at the level of sub-grids. Circular plots of 10 m radius were centered on all sub-grids. In each 10 m plot, we measured the total basal area occupied by commercially-sized ($\text{DBH} \geq 9$ cm diameter) live trees using a diameter tape. We visually interpreted the relative (%) shrub cover by employing three 1 m² plots (one in the center, one 5 m to the east and one 5 m to the west) in all 10 m plots. The average of the three percentages was calculated for each sub-grid. The basal area occupied by all stumps was measured on all 10 m plots. Downed logs found in the 10 m plots were inventoried. Two diameters, one at the small end and one at the large end, were measured on all logs, as well as the length between the two ends. We only considered logs with a large end ≥ 9 cm diameter and with a length ≥ 1 m. If a log was crossing the plot boundary and the large end was found outside the plot, we sampled the part of the log inside the plot only if the diameter of the log at the boundary was ≥ 9 cm. Otherwise, the log was ignored. Logs or snags with an inclination of less than 75° from vertical were considered inaccessible for small mammals. Logs that were completely (100%) covered by sphagnum were also ignored. Volumes of logs were calculated using the conic-paraboloid formula (Fraver *et al.*, 2007) which reduces bias caused by irregular forms of well decayed logs.

All stumps and logs were associated with one of 4 decay classes from least (1) to most decayed (4). Classes were built according to those of previous studies (Maser *et al.*, 1979; Fraver *et al.*, 2002), but with some adaptations for regional differences (*e.g.*, paludification). Logs of decay class 1 were hard, round, often with complete branches, mostly covered with bark ($> 75\%$), and only the tip of a knife could penetrate the wood. Class 2 logs were mostly hard ($> 75\%$), round with variable amounts of bark, most often without branches and a knife could penetrate < 0.5 cm into the wood. Logs of class 3 were soft ($> 25\%$), possibly deformed (*i.e.*, oval shaped), with variable amounts of bark easily removable if present, and a knife could penetrate < 5 cm into the wood. Finally, class 4 logs were completely soft, often oval shaped, bark was sometimes present but easily removed, and a knife could completely penetrate the wood. To classify stumps into a decay category, we used the same criteria as for logs except for the form and branches which are absent in stumps.

1.2.4. Statistical analyses

1.2.4.1. Microhabitat evaluation

All statistical analyses were conducted with the R software (R Development Core Team, 2010). Microhabitat characteristics of clearcuts, partial cuts, and controls were compared at the sub-grid level (fine-scale). A Pearson correlation analysis was first used to detect any possible collinearity between numeric explanatory variables. Whenever two variables were collinear ($r \approx 0.7$), we kept the variable that was most easy to interpret and most biologically relevant for our analyses.

We reduced the number of variables in our analyses by summing the volumes of logs of early decay classes (classes one and two) together as well as the volume of logs of late decay classes (classes three and four). With these operations, we ended up with two categories of log volumes: early decay class and late decay class. The same process was applied on stump basal areas so that we ended up with two decay categories of stumps. The basal area occupied by early decay class stumps was correlated (Pearson $r = 0.66$) with live tree basal area. Although both variables may represent the effects of harvesting, we

eliminated the variable for the basal area of early decay class stumps because the effect of residual live tree basal area is easier to interpret.

Linear mixed-effects models with a Gaussian distribution were used to model the effects of treatment on the microhabitat response variables at the fine-scale. To account for the spatial dependence of units nested in larger units, we included random effects that consisted of block, treatment nested in block, grid nested in treatment nested in block, and sub-grid nested in grid nested in treatment nested in block. All response variables, except the relative cover of shrubs, were log-transformed to normalize residuals and to increase homoscedasticity. Parameters were estimated by maximum likelihood with the nlme package for R (Pinheiro *et al.*, 2011). We used Tukey honestly significant difference (HSD) multiple comparisons to find differences among treatments implemented with the multcomp package (Hothorn *et al.*, 2008). Similarly, we determined whether volumes of logs were different between treatments or not. Similar log volumes among treatments would indicate that it is possible to assess the effects of logs on a certain live-tree basal area gradient in subsequent analyses (described in 2.4.2 and 2.4.3.). In contrast, a difference in log volumes across treatments would indicate that log volume and treatment are confounded thereby forcing the interpretation of log volumes for each treatment separately.

1.2.4.2. Fine-scale microhabitat associations

Small mammal abundances were analyzed using generalized linear mixed-effects models (GLMM) with a Poisson distribution (Zuur *et al.*, 2009). For the analyses of habitat use at the fine-scale, we compared the abundances of small mammals between sub-grids (192 sampling points). Using an information-theoretic approach (Burnham and Anderson, 2002; Mazerolle, 2006), we built eight candidate models to determine the effects of vegetation and CWD (Table 1). An offset variable was included in all models to account for the capture effort at the sub-grid level (6 trap-nights per sub-grid). In this context, an offset results in the estimation of capture rates instead of raw counts (McCullagh and Nelder, 1989). Preliminary analyses indicated that for each decay class, volumes of logs did not differ among all three treatments due to high variability. Moreover, all volumes of logs were well distributed in all three treatments. Four of the 8 candidate models included the interaction between treatment and early or late decay class log volume to verify if the effect of log volume differed across

treatments. We included a random effect for block, grid nested in block, and sub-grid nested in grid nested in block. We included year and Julian day in all models as fixed effects to reduce the variability due to time. One sub-grid was eliminated from our data due to unusual extreme values, which means that 191 sampling points (instead of 192) were analyzed across the 5 sampling periods. We log-transformed the live tree basal area parameter to obtain a linear relationship with the log of abundance of red-backed voles and masked shrews.

The package lme4 was used to estimate the parameters of all models with the Laplace approximation (Bates and Maechler, 2010), whereas the package AICcmodavg was used for model selection and multimodel inference (Mazerolle, 2010). Models were ranked based on the second-order Akaike's information criterion (AICc). We then calculated each model delta AICc ($\Delta AICc$) as well as Akaike weights (w_i) to verify the strength of evidence in favour of each model. If one model had an Akaike weight of more than 90%, it was considered as the most parsimonious model of all tested models. Otherwise, we calculated model-averaged estimates and unconditional 95% confidence intervals with multimodel inference (Burnham and Anderson, 2002; Mazerolle, 2006).

Our analyses on counts do not estimate the probability of detection explicitly (*e.g.*, Mazerolle *et al.*, 2007; Urban and Swihart, 2011). Although N-mixture models can deal with counts and imperfect detection (Royle, 2004), our design was nested, potentially invalidating the independence assumption for fine-scale analyses (Royle, 2004; Mazerolle *et al.*, 2007). To overcome this problem, we decided to use random effects to model the variability in the data potentially due to imperfect detection.

1.2.4.3. Stand-scale microhabitat associations

Similarly to the analyses conducted at the fine-scale, we used GLMMs with a Poisson distribution to study the effects of CWD on the abundance of small mammals at the stand-scale (*i.e.* between trapping grids). We summed the number of captures per grid while habitat characteristics were averaged. The offset variable was calculated at the grid level (24 trap-nights per grid). A total of 48 trapping grids were used in the stand-scale analyses, compared to 191 in the fine-scale analyses. Again, we considered eight candidate models with the same fixed effects structure as for the fine-scale analysis above. Models at the stand-

scale only differed in their random effects, which consisted of block, and grid nested within block (no random effect of sub-grid at the stand-scale). Following the estimation of parameters, we conducted model selection with AICc to select the most parsimonious model from our eight candidate models.

1.3. Results

1.3.1. Microhabitat sampling

Clearcuts, partial cuts, and controls mainly differed according to the live tree basal area (Table 2). Mean residual live tree basal areas for clearcuts, partial cuts, and controls were respectively 1 m² ha⁻¹, 8 m² ha⁻¹, and 21 m² ha⁻¹. The treatments did not differ statistically in terms of surface occupied by shrubs and stumps as well as in terms of volumes of both log decay classes.

1.3.2. Small mammals trapping survey

We captured a total of 2418 small mammals during the trapping campaigns of 2009 and 2010. In 2009, we captured 339 small rodents (mice, voles, and lemmings) and 605 shrews with a total effort of 5764 Sherman trap-nights and 1148 pitfall trap-nights. During our second campaign (2010), we captured 1068 small rodents and 406 shrews with a total effort of 8642 Sherman trap-nights and 1726 pitfall trap-nights. Five sampled species represented 97% of our total captures: masked shrew (40%; *Sorex cinereus*), southern red-backed vole (33%), meadow vole (14%), deer mouse (6%), and southern bog lemming (4%; *Synaptomys cooperi*). Other species that were captured sporadically included rock vole (*Microtus chrotorrhinus*), northern boreal lemming (*Synaptomys borealis*), heather vole (*Phenacomys intermedius*), woodland jumping mouse (*Napaeozapus hudsonicus*), meadow jumping mouse (*Zapus hudsonicus*), pygmy shrew (*Sorex hoyi*), arctic shrew (*Sorex arcticus*), smoky shrew (*Sorex fumeus*), water shrew (*Sorex palustris*), and northern short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*).

We captured fewer rodents during the summer of 2009 than in 2010 ($n_{2009} = 4.64$ per 100 trap-nights; $n_{2010} = 10.3$ per 100 trap-nights), probably as a consequence of regular

population fluctuations found near our study area (Cheveau *et al.*, 2004). In fact, we captured approximately 2.5 times more red-backed voles in 2010 ($n_{2010} = 6.25$ per 100 trap-nights) compared to 2009 ($n_{2009} = 2.46$ per 100 trap-nights). We also captured 1.5 to 3.0 times more of the other rodent species. In contrast, masked shrews were captured twice more often in 2009 compared to 2010 ($n_{2009} = 8.54$ per 100 trap-nights; $n_{2010} = 3.87$ per 100 trap-nights).

1.3.3. Fine-scale microhabitat associations

For all species, no single model had all the support (Table 3). Thus, we based our inference on the entire model set, by computing model averaged estimates and unconditional standard errors for each variable appearing in the top models (Table 4).

Red-backed voles ($\beta_{\log.TREES} = 0.4624$, CI = [0.3360, 0.5888]) and masked shrews ($\beta_{\log.TREES} = 0.1039$, CI = [0.0141, 0.1937]) were captured more often in sub-grids with a high live tree basal area. In contrast, meadow voles were more abundant in open sub-grids ($\beta_{TREES} = -0.0462$, CI = [0.0636, 0.0289]). Masked shrew abundance was positively associated with shrubs in all treatments ($\beta_{SHRUBS} = 0.7723$, CI = [0.3460, 1.1985]). Masked shrew abundance was positively associated with sub-grids composed of a high basal area of late decay class stumps ($\beta_{STUMPS} = 0.0197$, CI = [0.0025, 0.0370]). Red-backed vole abundance was positively associated with early decay class logs in all treatments ($\beta_{EDLV} = 0.0018$, CI = [0.0005, 0.0032]) as well as late decay class logs ($\beta_{LDLV} = 0.0020$, CI = [0.0007, 0.0034]). Model averaged predictions indicate that the abundance of red-backed voles found in sub-grids (0.03 ha) of partial cuts with 11.4 m³ or more of well decayed logs was equal to the abundance found in controls with fewer logs (Fig. 3A). Deer mice were positively associated with late decay class logs in all treatments ($\beta_{LDLV} = 0.0054$, CI = [0.0014, 0.0094]; Figure 3B). Southern-bog lemmings were more abundant in sub-grids with high volumes of early decay class logs when there was a high live tree basal area ($\beta_{EDLV:TREES} = 0.0002$, CI = [< 0.0001 , 0.0005]). As shown in Fig. 3C, southern bog lemmings abundance was positively associated with sub-grids composed of high volumes of well decayed logs and a small live tree basal area ($\beta_{LDLV:TREES} = 0.0006$, CI = [-0.0010, -0.0004]).

1.3.4. Stand-scale microhabitat use

Small mammals expressed different patterns of microhabitat associations at the stand-scale compared to the fine-scale but some similarities persisted (Table 4, Figure 4). Red-backed voles ($\beta_{\log.TREES} = 0.4950$, CI = [0.3319:0.6581]) were more abundant in grids with a high live tree basal area while meadow voles were negatively associated with these grids ($\beta_{TREES} = -0.0388$, CI = [-0.0583, -0.0193]). Red-backed vole abundance increased with the volume of late decay class stumps ($\beta_{STUMPS} = 0.0505$, CI = [0.0030, 0.0979]). Meadow vole abundance was positively associated with grids composed of high volumes of early decay class logs ($\beta_{ELDV} = 0.0048$, CI = [0.0001, 0.0094]) and their abundance increased with the volume of well decayed logs, especially in grids with a high live tree basal area ($\beta_{LDLV:TREES} = 0.0005$, CI = [<0.0001 , 0.0011]; Figure 4A). Southern bog lemmings ($\beta_{LDLV:TREES} = 0.0007$, CI = [-0.0014, -0.0001]) and masked shrews ($\beta_{LDLV:TREES} = 0.0029$, CI = [0.0049, 0.0010]; Figure 4B) were positively associated with well decayed logs in grids composed of a small live tree basal area. Deer mice were highly abundant in grids with high volumes of well decayed logs ($\beta_{EDLV} = 0.0098$, CI = [0.0027, 0.0170]).

1.4. Discussion

1.4.1. Boreal small mammal associations with CWD

In this study, our first hypothesis was that the abundance of small mammals depended on the amount and decay stage of CWD. Our first prediction (1), which stated a positive response of boreal small mammals to volumes of well decayed CWD in western Quebec boreal forests, was supported by showing increasing abundance for all five species that were sampled (*i.e.* red-backed voles, meadow voles, southern bog lemmings, deer mice, and masked shrews) considering both spatial scales. Our study extends the findings previously reported for a more limited number of species in the boreal forest of eastern North America (Pearce and Venier, 2005; Vanderwel *et al.*, 2010). Although our study was limited to summer periods of 2009 and 2010, associations between red-backed voles and CWD may have been even stronger during spring, as observed by Vanderwel *et al.*, (2010). The authors

showed stronger associations between red-backed voles and well decayed CWD in boreal forests of Ontario during spring than summer. The first surveys of our study (mid-June to mid-July) probably allowed us to detect strong resource associations. Small mammals that successfully overwintered were probably distributed in high quality sites (*i.e.* good cover against predators, abundant food) where high volumes of CWD were found.

Several small mammal species, such as southern red-backed voles, show important abundance fluctuations (Cheveau *et al.*, 2004) and this may affect their spatial distribution due to intra- and interspecific interactions. Indeed, resource availability is one factor explaining small mammal spatial distribution and the importance of this factor may vary with population densities (Turner and Iverson, 1973; Oatway and Morris, 2007; Morris and MacEachern, 2010). During our study, most small rodent abundances were higher during 2010 compared to 2009. We included year as a fixed-effect variable in every model and this allowed us to consider inter-annual abundance fluctuations. Although resource associations may have varied between summer 2009 and 2010 due to varying effects of intra- and interspecific interactions, our analyses show that effects of CWD were strong during both years of sampling.

We found that red-backed voles and meadow voles were positively associated with logs of early decay classes. Hard logs with branches may act as effective barriers against predators and Andruskiw *et al.* (2008) suggested that red-backed voles may reduce their visibility to avian predators by moving along CWD. Recently fallen logs may also be used by saproxylic insects and their associated predators (Vanderwel *et al.*, 2006; Jacobs *et al.*, 2007), which may attract small insectivores (*i.e.*, shrews) and certain occasional insect-eating rodents (*e.g.*, red-backed voles).

Although early decay class logs can provide good cover against predators, well decayed CWD may offer more fungi for food, humidity, and nesting sites for small mammals. Our results indicate that red-backed voles and deer mice were found in high abundance in sub-grids with high volumes of well decayed CWD. By effectively retaining humidity, this type of CWD may provide a good substrate for fungi growth (Amaranthus *et al.*, 1994; Clarkson and Mills, 1994) and favor fungivores, such as red-backed voles and deer

mice in coniferous forests (Claridge *et al.*, 1999; Orrock and Pagels, 2002). Hypogeous mycorrhizal fungi are the main fungi eaten by red-backed voles and deer mice in some regions (Ovaska and Herman, 1986; Gagne *et al.*, 1999; Orrock and Pagels, 2002). Other dead-wood inhabiting fungi found in our study area, such as *Fomitopsis* species, are also consumed by small rodents (Rhoades, 1986). Moreover, Lepidoptera insects, which are important food for shrews (Bellocq *et al.*, 1994), reproduce on *Fomitopsis pinicola* in other boreal regions (Jonsell *et al.*, 1999).

Humidity itself is a factor that may affect the use of well decayed logs by small mammals. In fact, most of our sampled species have high water needs which may explain their search for humid microhabitats (Getz, 1961a, b, 1968). Microhabitats composed of high volumes of woody debris, especially those that are well decayed, have the potential to offer moister conditions compared to open grounds (Brannon, 2000; Fraver *et al.*, 2002; Rittenhouse *et al.*, 2008). Chambers are components of these microhabitats and they are often found in large and well decayed logs (Maser *et al.*, 1979; Barry and Francq, 1980). Individuals using these chambers often benefit from moist environments and are further protected against predators by reducing their visibility.

Stumps in late decay classes were also important for red-backed voles and masked shrews, which corroborates the observations of Brannon (2000). According to previous studies (Gunderson, 1959; Yahner, 1983), red-backed voles can use these structures as nest sites and refuges in a variety of habitats. Shrews and other insectivores may also benefit from stumps as a source of saproxylic insects (Lassauce *et al.*, 2011).

1.4.2. CWD as a mitigating factor for tree removal

Our second prediction (2) stated that strong positive responses of small mammals to high volumes of CWD in all treatments, considering both spatial scales, may indicate that this resource may act as a mitigating factor for tree removal. This prediction was partly supported since meadow vole abundance was positively associated with CWD in controls, but not in harvested stands, as indicated by the interaction term between well decayed CWD volume and live tree basal area. Meadow voles were positively associated with high volumes of well decayed logs in controls alongside with early decay class logs. These sites may have been

important to meadow voles for cover and food normally offered by herbaceous cover, which was low in our study area and especially in controls due to heavy paludification in the Clay Belt region of eastern North America (Reich, 1981; Fenton *et al.*, 2009; Bescond, *et al.*, 2011).

In contrast with meadow voles, red-backed vole and deer mouse abundances were positively associated with well decayed CWD in all treatments and masked shrews as well as southern bog lemmings were associated with well decayed logs in more open sites. Soils of clearcuts are exposed to drier conditions because of extended exposure to sunlight. Small mammals that are found in clearcuts are exposed to high predation risk due to exposure to avian predators, but CWD might reduce this risk by providing visual protection against avian predators. By effectively retaining humidity, well decayed CWD may have provided a good substrate for fungi and good habitat for insects, which are food for small mammals (Amaranthus *et al.*, 1994; Clarkson and Mills, 1994; Claridge *et al.*, 1999). Moist environments are also very important for many species of small mammals (Getz, 1961a, b).

Small rodents are subject to spatial segregation due to direct resource use and density-dependent factors, such as interspecific competition. Red-backed voles have the potential to displace meadow voles and deer mice from forest habitats to more open ones, probably because of their competitive behavior (Morris and Grant, 1972; Crowell and Pimm, 1976; Merritt, 1981). In contrast, other studies reported that meadow voles and deer mice may also affect red-backed voles because of their competitive behaviors (Iverson and Turner, 1972; Lemaitre *et al.*, 2010). Such spatial dynamics over short distances were probably affecting the spatial distribution of small rodents in our sites. Although we cannot infer on which mechanism best explained the distribution of small mammals, our results suggest that red-backed vole, meadow vole, and deer mouse abundances were all positively associated with high volumes of CWD in controls, indicating potential co-existence. In this situation, microhabitat preferences of these three species may have been more important to explain spatial distribution than competitive interactions.

We did not observe a positive response of deer mice abundance to tree removal, a pattern reported in many studies (Carey and Johnson, 1995; Steventon *et al.*, 1998; Moses

and Boutin, 2001; Etcheverry *et al.*, 2005). This is contrary to results obtained by Sullivan *et al.* (2008) and Le Blanc *et al.* (2010) for this species regarding variable green-tree retention in partial cuts. The highest abundance of deer mice observed in our study was in partial cuts, which may indicate that fine-scale disturbances are the most beneficial for this species. We found that southern bog lemmings inhabit a broad spectrum of habitats and were not strongly affected by tree removal, which concurs with the observations of Kirkland (1977) and Linzey (1983). Nevertheless, CWD legacies, and probably other old growth forest features contributing to the complexity of the forest floor, may be beneficial for this species.

Red-backed voles are often less abundant in harvested stands (Fisher and Wilkinson, 2005), but predictions from our models indicate that patches of partial cuts with high volumes of well decayed CWD (11.4 m³ per 0.03 ha) have the potential to maintain numbers similar to those in unharvested controls (Figure 3.A.). This clearly indicates that the abundance of CWD in late decay classes can mitigate the impacts of tree removal. Thus, similar abundances of red-backed voles in harvested and uncut stands may occur due to the presence of abundant forest floor resources such as CWD, as reported in other studies (Potvin *et al.*, 1999; Etcheverry *et al.*, 2005; Klenner and Sullivan, 2009). In addition to volumes, the stage of decay is also important for assessing the responses of boreal small mammals to CWD. An important issue is that well decayed CWD are hardly found in stands that have been cut several times and in which no significant input of dead wood has been allowed for several silvicultural interventions. Thus, high volumes of CWD may have the potential of mitigating the impacts of tree removal but only if late decay classes are found in situ prior to harvesting.

1.4.3. The effects of scale on microhabitat associations

Our second hypothesis was that small mammal microhabitat associations may depend on the spatial scale. In accordance with our third prediction (3), red-backed vole, southern bog lemming, and deer mouse abundances were positively associated with microhabitat features at the fine-scale. However, we also found positive associations between well decayed CWD and abundances of meadow vole, deer mouse, southern bog lemming, and masked shrew at the stand-scale (*i.e.* between large trapping grids). Our results substantiate the existence of spatial structures at different scales for small mammals (Orrock *et al.*, 2000; Bowman *et al.*, 2001; Manning and Edge, 2004). Furthermore, the scales that we used

allowed us to assess the effects of CWD on spatial structures of small mammals inside the area of a regular home range for boreal small mammals and inside forest stands; which respectively relate to the second order and third order habitat selection described in Johnson (1980). Red-backed voles, deer mice, southern bog lemmings and masked shrews were all associated with microhabitat features mainly at the fine-scale (*i.e.*, inside their home range). High quality patches were probably hosting more individuals than low quality microhabitats by having high carrying capacities, which may have reduced the effects of competition due to abundant resources. As a result, it created a strong spatial structure inside our trapping grids (0.25 ha). Similarly, Thompson *et al.* (2009) reported that western red-backed vole core areas (*i.e.*, centers of activity in home ranges) included more CWD than their surroundings.

Red-backed vole abundance was positively associated with high volumes of CWD exclusively at the fine-scale. Interestingly, other studies also reported that red-backed voles, deer mice, and white-footed mice abundances did not change with CWD volumes between stands composed of similar residual live tree densities (Moses and Boutin, 2001; Etcheverry *et al.*, 2005; Leblanc *et al.*, 2010). Therefore, it is possible that red-backed voles were affected by a dynamic process caused by density-dependent factors such as extinction and recolonization at the stand-scale (Bowman *et al.*, 2001). Predation may have limited red-backed vole population growth in control stands with high volumes of CWD because American martens (*Martes americana*) have also been positively associated with CWD in the boreal forest (Godbout *et al.*, 2010). These factors could have prevented us from finding microhabitat associations of this species between trapping grids at the stand-scale. We also found that masked shrews, the most abundant species in our study area, were positively associated with well decayed stumps, shrubs, and trees exclusively at the fine-scale. This species has often been documented as a generalist because it can subsist in a large range of environmental and habitat conditions (Yahner, 1986; Pearce and Venier, 2005). However, our results suggest that masked shrews may be opportunistic and benefit from abundant stumps, shrubs, and trees in boreal forests when available without a strong impact at the population level.

We observed other relationships between boreal small mammal abundances and CWD volumes that depended on the spatial scale. Deer mice abundance was positively

associated with high volumes of well decayed CWD at fine- and stand-scales. Lee (2004) found that deer mice populations in sites with high volumes of CWD were more stable, had a higher survivorship, recruitment, and mean residency time than in sites with few CWD. These positive population dynamics probably led to high abundances locally and at larger spatial scales (Manning and Edge, 2004). Red-backed voles were positively associated with well decayed stumps exclusively at the stand-scale. To our knowledge, there is no previous study showing empirical evidence of the positive association of stumps with red-backed vole abundance. Our results suggest that these structures had a positive effect on red-backed vole abundance, probably because stumps were used as refuges against predators and nest sites (Gunderson, 1959; Merritt, 1981). Masked shrews on the other hand, were more abundant in stands with more well decayed logs than in those with fewer logs, but this pattern was restricted to clearcuts. Even though masked shrew abundance was associated with high CWD volumes at the fine-scale, the benefits CWD can provide such as humidity and cover against predators may have helped increase the quality and carrying capacity of the stand for shrews.

Meadow voles, for their part, were not associated with CWD at the fine-scale. Since meadow voles responded positively to CWD at the stand-scale, the lack of associations at the fine-scale that we observed may have been caused by several factors. An overriding regulatory factor (Krohne and Burgin, 1990), the lack of predation as well as other density-dependent factors such as intraspecific competition (Turner and Iverson, 1973; Oatway and Morris, 2007; Morris and MacEachern, 2010) may have had a significant impact on the local distribution of meadow voles.

1.5. Management implications

In this study, we found positive effects of CWD (logs and stumps) on red-backed voles and deer mice in clearcuts, partial cuts, and controls, with mean residual live tree basal areas of 1 m² ha⁻¹, 8 m² ha⁻¹, and 21 m² ha⁻¹, respectively. The abundance of red-backed voles in patches of partial cuts with high volumes (11 m³ per 0.03 ha) of CWD were comparable to the abundance in controls with low volumes of CWD. Interestingly, similar CWD volumes were recommended in Oregon as they indicated that 2 m³ per 0.01 ha were

maximizing deer mice survival in Douglas-fir forests (Manning and Edge, 2004). Red-backed voles have been previously identified as an indicator of sustainable forest management (Pearce and Venier, 2005) and should be considered while planning timber harvest.

Previous studies recommend uniformly distributed CWD (Carey and Johnson, 1995; Ucitel *et al.*, 2003). However, our results show strong positive microhabitat associations at the fine-scale indicating that patches (≥ 0.03 ha) of high quality microhabitats (*i.e.*, with ≥ 11 m³ of ≥ 9 cm diameter logs) should be regularly distributed over harvested stands. In order to maintain 30% of cover in managed stands, which has been suggested by Sullivan and Sullivan (2001) to maintain small mammal populations, patches should be larger instead of more numerous. Red-backed voles are rarely found near edges (Mills, 1995; Menzel *et al.*, 1999) and increasing the size of patches would reduce the perimeter to area ratio.

Our results indicate that most small mammals mainly responded to high volumes of well decayed CWD considering both spatial scales. Thus, our study supports the idea that in addition to volumes, the stage of decay is an important factor for assessing the responses of boreal small mammals to CWD. High volumes of well decayed CWD were found in our study area because our sites, prior to harvesting, were old-growth forests (>150 years). Thus, partial cuts should be employed in old forests where CWD cover a wide range of decay stages in situ. Finally, partial cuts retain more undisturbed forest floor microhabitat components as well as mature trees, ensuring a continuous input of snags and logs (Drapeau *et al.*, 2009). Based on what previous studies found and on our results (Sullivan and Sullivan, 2001; Pearce and Venier, 2005; Drapeau *et al.*, 2009), we suggest that partial cuts retaining 30% of above-ground cover (with live mature trees) should be employed for harvesting and regularly distributed patches (≥ 11.4 m³/ha in 0.03 ha) of high volumes of CWD should also be found throughout the stand. Patches of high CWD volumes may be found prior to harvest operations and should be avoided by machinery. Otherwise, new patches may be created with machinery by regularly leaving a small portion of felled trees on the forest floor in pre-defined areas of ≥ 0.03 ha.

1.6. Acknowledgements

We thank the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and the Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) for their financial support through a FQRNT grant (Work and collaborators) and a FQRNT-Équipe grant (Drapeau and collaborators). We are also very grateful for the academic, logistic, and technical support provided by the Centre for Forest Research and the NSERC-UQAT-UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management. This study would not have been possible without the contribution of R. Julien, D. Charron, H. Bescond, M.-H. Longpré, G. Brochu, F. Boucher-Boisclair, G. Duchesne, A. Ousmane-Dia, R. Elferjani, J. Arseneault, A. Yasuda and P. Fauteux. Special thanks to late A. Duchesne for his special contribution to the field work.

1.7. References

- Ahrenstorff, T., Sass, G., Helmus, M., 2009. The influence of littoral zone coarse woody habitat on home range size, spatial distribution, and feeding ecology of largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Hydrobiologia* 623, 223–233.
- Amaranthus, M., Trappe, J.M., Bednar, L., Arthur, D., 1994. Hypogeous fungal production in mature douglas-fir forest fragments and surrounding plantations and its relation to coarse woody debris and animal mycophagy. *Can. J. For. Res.* 24, 2157–2165.
- Barnum, S.A., Manville, C.J., Tester, J.R., Carmen, W.J., 1992. Path selection by *Peromyscus leucopus* in the presence and absence of vegetative cover. *J. Mammal.* 73, 797–801.
- Barry, R.E., Jr., Francq, E.N., 1980. Orientation to landmarks within the preferred habitat by *Peromyscus leucopus*. *J. Mammal.* 61, 292–303.
- Bates, D., Maechler, M., 2010. lme4: linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-37. URL <http://CRAN.R-project.org/package=lme4> (accessed April 2011).
- Belloq, M.I., Bendell, J.F., Innes, D.G.L., 1994. Diet of *Sorex cinereus*, the masked shrew, in relation to the abundance of Lepidoptera larvae in Northern Ontario. *Am. Midl. Nat.* 132, 68–73.
- Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S., Lecomte, N., 2007. Using knowledge of natural disturbance to inform sustainable forest management for the northern Clay Belt. *Forest Chron.* 83, 326–337.

- Bergeron, Y., Gauthier, S., Leduc, A., Harvey, B., 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fenn.* 36, 81–95.
- Bescond, H., Fenton, N.J., Bergeron, Y., 2011. Partial harvests in the boreal forest: response of the understory vegetation five years after harvest. *For. Chron.* 87, 86–98.
- Beyer, H.L., 2006. Hawth's analysis tools for ArcGIS v3.27. URL: <http://www.spatial ecology.com/htools> (accessed April 2011).
- Blomquist, S.M., Hunter, M.L., 2010. A multi-scale assessment of amphibian habitat selection: wood frog response to timber harvesting. *Ecoscience* 17, 251–264.
- Botting, R.S., DeLong, C., 2009. Macrolichen and bryophyte responses to coarse woody debris characteristics in sub-boreal spruce forest. *For. Ecol. Manage.* 258, S85–S94.
- Bouchard, M., 2008. La sylviculture dans un contexte d'aménagement écosystémique en forêt boréale et en forêt mixte, in: Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y. (Eds.), *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec, Québec, pp. 335–359.
- Bowman, J., Forbes, G.J., Dilworth, T.G., 2001. The spatial component of variation in small-mammal abundance measured at three scales. *Can. J. Zool.* 79, 137–144.
- Bowman, J.C., Sleep, D., Forbes, G.J., Edwards, M., 2000. The association of small mammals with coarse woody debris at log and stand-scales. *For. Ecol. Manage.* 129, 119–124.
- Brannon, M.P., 2000. Niche relationships of two syntopic species of shrews, *Sorex fumeus* and *S. cinereus*, in the southern appalachian mountains. *J. Mammal.* 81, 1053–1061.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd edition, Springer, New York.
- Butts, S.R., McComb, W.C., 2000. Associations of forest-floor vertebrates with coarse woody debris in managed forests of western Oregon. *J. Wildl. Manage.* 64, 95–104.
- Carey, A.B., Johnson, M.L., 1995. Small mammals in managed, naturally young, and old-growth forests. *Ecol. Appl.* 5, 336–352.
- Cheveau, M., Drapeau, P., Imbeau, L., Bergeron, Y., 2004. Owl winter irruptions as an indicator of small mammal population cycles in the boreal forest of eastern North America. *Oikos* 107, 190–198.
- Claridge, A.W., Trappe, J.M., Cork, S.J., Claridge, D.L., 1999. Mycophagy by small mammals in the coniferous forests of North America: nutritional value of sporocarps

- of *Rhizopogon vinicolor*, a common hypogeous fungus. *J. Comp. Physiol.* 169, 172–178.
- Clarkson, D.A., Mills, L.S., 1994. Hypogeous sporocarps in forest remnants and clearcuts in southwest Oregon. *Northwest Sci.* 68, 259–265.
- Crowell, K.L., Pimm, S.L., 1976. Competition and niche shifts of mice introduced onto small islands. *Oikos* 27, 251–258.
- Davis, J.C., Castleberry, S.B., Kilgo, J.C., 2010. Influence of coarse woody debris on the soricid community in southeastern Coastal Plain pine stands. *J. Mammal.* 91, 993–999.
- Drapeau, P., Nappi, A., Imbeau, L., Saint-Germain, M., 2009. Standing deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: managing for snag dynamics. *Forest Chron.* 85, 227–234.
- Drickamer, L.C., Paine, C.R., 1992. Sex, age, nest construction and trap mortality for six species of rodents. *Am. Midl. Nat.* 128, 360–365.
- ESRI, 2006. ArcMap 9.2. Environment System Research Institute Inc., Redlands, CA, USA. URL: <http://www.esri.com/> (accessed April 2011).
- Etcheverry, P., Ouellet, J.P., Crete, M., 2005. Response of small mammals to clear-cutting and precommercial thinning in mixed forests of southeastern Quebec. *Can. J. For. Res.* 35, 2813–2822.
- Fenton, N., Bescond, H., Imbeau, L., Boudreault, C., Drapeau, P., Bergeron, Y., 2009. Silvicultural and ecological evaluation of partial harvest in the boreal forest on the claybelt, Québec, in: Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y. (Eds.), *Ecosystem management in the boreal forest*. Presses de l'Université du Québec, Québec, pp. 373–393.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S., Bergeron, Y., 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: potential factors and management implications. *For. Ecol. Manage.* 213, 151–159.
- Fisher, J.T., Wilkinson, L., 2005. The response of mammals to forest fire and timber harvest in the North American boreal forest. *Mamm. Rev.* 35, 51–81.
- Fraver, S., Ringvall, A., Jonsson, B.G., 2007. Refining volume estimates of down woody debris. *Can. J. For. Res.* 37, 627–633.
- Fraver, S., Wagner, R.G., Day, M., 2002. Dynamics of coarse woody debris following gap harvesting in the Acadian forest of central Maine, USA. *Can. J. For. Res.* 32, 2094–2105.

- Fuller, A.K., Harrison, D.J., Lachowski, H.J., 2004. Stand-scale effects of partial harvesting and clearcutting on small mammals and forest structure. *For. Ecol. Manage.* 191, 373–386.
- Gagne, N., Belanger, L., Huot, J., 1999. Comparative responses of small mammals, vegetation, and food sources to natural regeneration and conifer release treatments in boreal balsam fir stands of Quebec. *Can. J. For. Res.* 29, 1128–1140.
- Gauthier, S., De Grandpré, L., Bergeron, Y., 2000. Differences in forest composition in two boreal forest ecoregions of Quebec. *J. Veg. Sci.* 11, 781–790.
- Getz, L.L., 1961a. Factors influencing the local distribution of *Microtus* and *Synaptomys* in Southern Michigan. *Ecology* 42, 110–119.
- Getz, L.L., 1961b. Factors influencing the local distribution of shrews. *Am. Midl. Nat.* 65, 67–88.
- Getz, L.L., 1968. Influence of water balance and microclimate on the local distribution of the redback vole and white-footed mouse. *Ecology* 49, 276–286.
- Godbout, G., Ouellet, J.P., 2010. Fine-scale habitat selection of american marten at the southern fringe of the boreal forest. *Ecoscience* 17, 175–185.
- Gunderson, H.L., 1959. Red-backed vole habitat studies in Central Minnesota. *J. Mammal.* 40, 405–412.
- Hautala, H., Jalonen, J., Laaka-Lindberg, S., Vanha-Majamaa, I., 2004. Impacts of retention felling on coarse woody debris (CWD) in mature boreal spruce forests in Finland. *Biodivers. Conserv.* 13, 1541–1554.
- Hayes, J.P., Cross, S.P., 1987. Characteristics of logs used by western red-backed voles, *Clethrionomys californicus*, and deer mice, *Peromyscus maniculatus*. *Can. Field-Nat.* 101, 543–546.
- Hjalten, J., Stenbacka, F., Andersson, J., 2010. Saproxylic beetle assemblages on low stumps, high stumps and logs: Implications for environmental effects of stump harvesting. *For. Ecol. Manage.* 260, 1149–1155.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical J.* 50, 346–363.
- Imbeau, L., Desrochers, A., 2002. Foraging ecology and use of drumming trees by three-toed woodpeckers. *J. Wildl. Manage.* 66, 222–231.
- Iverson, S.L., Turner, B.N., 1972. Winter coexistence of *Clethrionomys gapperi* and *Microtus pennsylvanicus* in a Grassland Habitat. *Am. Midl. Nat.* 88, 440–445.

- Jacobs, J.M., Spence, J.R., Langor, D.W., 2007. Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles. *Agric. For. Entomol.* 9, 3–16.
- Johnson, D.H., 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61, 65–71.
- Jonsell, M., Nordlander, G., Jonsson, M., 1999. Colonization patterns of insects breeding in wood-decaying fungi. *J. Insect Conserv.* 3, 145–161.
- Kaminski, J.A., Davis, M.L., Kelly, M., Keyser, P.D., 2007. Disturbance effects on small mammal species in a managed Appalachian forest. *Am. Midl. Nat.* 157, 385–397.
- Kirkland, G.L., 1977. Responses of small mammals to the clearcutting of Northern Appalachian forests. *J. Mammal.* 58, 600–609.
- Klenner, W., Sullivan, T.P., 2009. Partial and clearcut harvesting of dry Douglas-fir forests: implications for small mammal communities. *For. Ecol. Manage.* 257, 1078–1086.
- Krohne, D.T., Burgin, A.B., 1990. The scale of demographic heterogeneity in a population of *Peromyscus leucopus*. *Oecologia* 82, 97–101.
- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecol. Indicators* 11, 1027–1039.
- Le Blanc, M.L., Fortin, D., Darveau, M., Ruel, J.C., 2010. Short term response of small mammals and forest birds to silvicultural practices differing in tree retention in irregular boreal forests. *Ecoscience* 17, 334–342.
- Lee, S.D., 2004. Population dynamics and demography of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in heterogeneous habitat: role of coarse woody debris. *Polish J. Ecol.* 52, 55–62.
- Lemaitre, J., Fortin, D., Morris, D.W., Darveau, M., 2010. Deer mice mediate red-backed vole behaviour and abundance along a gradient of habitat alteration. *Evol. Ecol. Res.* 12, 203–216.
- Linzey, A.V., 1983. *Synaptomys cooperi*. *Mammalian Species*, 1–5.
- Loeb, S.C., 1999. Responses of small mammals to coarse woody debris in a southeastern pine forest. *J. Mammal.* 80, 460–471.
- Lupien, G., 2001. Recueil photographique des caractéristiques morphologiques servant à l'identification des micromammifères du Québec: volume I - insectivores. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Jonquière.

- Lupien, G., 2002. Recueil photographique des caractéristiques morphologiques servant à l'identification des micromammifères du Québec: volume II - rongeurs. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Jonquière.
- Manning, J.A., Edge, W.D., 2004. Small mammal survival and downed wood at multiple scales in managed forests. *J. Mammal.* 85, 87–96.
- Martin, K., Aitken, K.E.H., Wiebe, K.L., 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. *Condor* 106, 5–19.
- Maser, C., Anderson, R.G., Cromack, J., K., Williams, J.T., Martin, R.E., 1979. Dead and down woody material, in: Thomas, J.W. (Ed.), *Wildlife habitats in managed forests, the Blue Mountains of Oregon and Washington*. USDA Agricultural Handbook, pp. 78–95.
- Mazerolle, M.J., 2006. Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia* 27, 169–180.
- Mazerolle, M.J., 2010. AICcmodavg: model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 1.13. URL <http://CRAN.R-project.org/package=AICcmodavg> (accessed April 2011).
- Mazerolle, M.J., Bailey, L.L., Kendall, W.L., Royle, J.A., Converse, S.J., Nichols, J.D., 2007. Making great leaps forward: accounting for detectability in herpetological field studies. *J. Herpetol.* 41, 672–689.
- McCay, T.S., Komoroski, M.J., 2004. Demographic responses of shrews to removal of coarse woody debris in a managed pine forest. *For. Ecol. Manage.* 189, 387–395.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1989. *Generalized linear models*, 2nd edition. Chapman and Hall, New York.
- Menzel, M.A., Ford, W.M., Laerm, J., Krishon, D., 1999. Forest to wildlife opening: habitat gradient analysis among small mammals in the southern Appalachians. *For. Ecol. Manage.* 114, 227–232.
- Merritt, J.F., 1981. *Clethrionomys gapperi*. *Mammalian Species*, 1–9.
- Mills, L.S., 1995. Edge effects and isolation: red-backed voles on forest remnants. *Conserv. Biol.* 9, 395–403.
- Morris, D.W., MacEachern, J.T., 2010. Active density-dependent habitat selection in a controlled population of small mammals. *Ecology* 91, 3131–3137.

- Morris, R.D., Grant, P.R., 1972. Experimental studies of competitive interaction in a two-species system. IV. *Microtus* and *Clethrionomys* species in a single enclosure. *J. Anim. Ecol.* 41, 275–290.
- Moseley, K.R., Owens, A.K., Castleberry, S.B., Ford, W.M., Kilgo, J.C., McCay, T.S., 2008. Soricid response to coarse woody debris manipulations in Coastal Plain loblolly pine forests. *For. Ecol. Manage.* 255, 2306–2311.
- Moses, R.A., Boutin, S., 2001. The influence of clear-cut logging and residual leave material on small mammal populations in aspen-dominated boreal mixedwoods. *Can. J. For. Res.* 31, 483–495.
- Nelson, L., Jr., Clark, F.W., 1973. Correction for sprung traps in catch/effort calculations of trapping results. *J. Mammal.* 54, 295–298.
- Oatway, M.L., Morris, D.W., 2007. Do animals select habitat at small or large scales? an experiment with meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Can. J. Zool.* 85, 479–487.
- Orrock, J.L., Pagels, J.F., 2002. Fungus consumption by the southern red-backed vole (*Clethrionomys gapperi*) in the Southern Appalachians. *Am. Midl. Nat.* 147, 413–418.
- Orrock, J.L., Pagels, J.F., McShea, W.J., Harper, E.K., 2000. Predicting presence and abundance of a small mammal species: the effect of scale and resolution. *Ecol. Appl.* 10, 1356–1366.
- Ovaska, K., Herman, T.B., 1986. Fungal consumption by six species of small mammals in Nova Scotia. *J. Mammal.* 67, 208–211.
- Pearce, J., Venier, L., 2005. Small mammals as bioindicators of sustainable boreal forest management. *For. Ecol. Manage.* 208, 153–175.
- Pedlar, J.H., Pearce, J.L., Venier, L.A., McKenney, D.W., 2002. Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada. *For. Ecol. Manage.* 158, 189–194.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., 2011. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-98. <http://CRAN.R-project.org/package=nlme> (accessed April 2011).
- Potvin, F., Courtois, R., Belanger, L., 1999. Short-term response of wildlife to clear-cutting in Quebec boreal forest: multiscale effects and management implications. *Can. J. For. Res.* 29, 1120–1127.

- R Development Core Team, 2010. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/> (accessed April 2011).
- Rambo, T.R., Muir, P.S., 1998. Bryophyte species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *Bryologist* 101, 366–376.
- Reich, L.M., 1981. *Microtus pennsylvanicus*. *Mammalian Species* 159, 1–8.
- Rhoades, F., 1986. Small mammal mycophagy near woody debris accumulations in the Stehekin River Valley, Washington. *Northwest Sci.* 60, 150–153.
- Ribble, D.O., Wurtz, A.E., McConnell, E.K., Buegge, J.J., Welch, K.C., Jr., 2002. A comparison of home ranges of two species of *Peromyscus* using trapping and radiotelemetry data. *J. Mammal.* 83, 260–266.
- Rittenhouse, T.A.G., Harper, E.B., Rehard, L.R., Semlitsch, R.D., 2008. The role of microhabitats in the desiccation and survival of anurans in recently harvested oak–hickory forest. *Copeia* 2008, 807–814.
- Royle, J.A., 2004. N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics* 60, 108–115.
- Steventon, J.D., MacKenzie, K.L., Mahon, T.E., 1998. Response of small mammals and birds to partial cutting and clearcutting in northwest British Columbia. *Forest Chron.* 74, 703–713.
- Sullivan, T.P., Sullivan, D.S., 2001. Influence of variable retention harvests on forest ecosystems. II. diversity and population dynamics of small mammals. *J. Appl. Ecol.* 38, 1234–1252.
- Sullivan, T.P., Sullivan, D.S., Lindgren, P.M.F., 2008. Influence of variable retention harvests on forest ecosystems: plant and mammal responses up to 8 years post-harvest. *For. Ecol. Manage.* 254, 239–254.
- Tallmon, D., Mills, L.S., 1994. Use of logs within home ranges of california red-backed voles on a remnant of forest. *J. Mammal.* 75, 97–101.
- Thompson, R.L., Chambers, C.L., McComb, B.C., 2009. Home range and habitat of western red-backed voles in the Oregon Cascades. *Northwest Sci.* 83, 46–56.
- Turner, B.N., Iverson, S.L., 1973. The annual cycle of aggression in male *Microtus pennsylvanicus*, and its relation to population parameters. *Ecology* 54, 967–981.
- Ucitel, D., Christian, D.P., Graham, J.M., 2003. Vole use of coarse woody debris and implications for habitat and fuel management. *J. Wildl. Manage.* 67, 65–72.

- Urban, N.A., Swihart, R.K., 2011. Small mammal responses to forest management for oak regeneration in southern Indiana. *For. Ecol. Manage.* 261, 353–361.
- Vanderwel, M.C., Malcolm, J.R., Caspersen, J.P., Newman, M.A., 2010. Fine-scale habitat associations of red-backed voles in boreal mixedwood stands. *J. Wildl. Manage.* 74, 1492–1501.
- Vanderwel, M.C., Malcolm, J.R., Smith, S.A., Islam, N., 2006. Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. *For. Ecol. Manage.* 225, 190–199.
- Vanderwel, M.C., Mills, S.C., Malcolm, J.R., 2009. Effects of partial harvesting on vertebrate species associated with late-successional forests in Ontario's boreal region. *Forest Chron.* 85, 91–104.
- Virkalla, R., Toivonen, H., 1999. Maintaining biological diversity in Finnish forests. Finnish Environment Institute, Helsinki.
- Whitaker, J., J. O., 2004. *Sorex cinereus*. *Mammalian Species*, 1–9.
- Yahner, R.H., 1983. Small mammals in farmstead shelterbelts: habitat correlates of seasonal abundance and community structure. *J. Wildl. Manage.* 47, 74–84.
- Yahner, R.H., 1986. Microhabitat use by small mammals in even-aged forest stands. *Am. Midl. Nat.* 115, 174–180.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science+Business Media, New York.
- Zwolak, R., 2009. A meta-analysis of the effects of wildfire, clearcutting, and partial harvest on the abundance of North American small mammals. *For. Ecol. Manage.* 258, 539–545.
- Zwolak, R., Foresman, K.R., 2008. Deer mouse demography in burned and unburned forest: no evidence for source-sink dynamics. *Can. J. Zool.* 86, 83–91.

Table 1. Candidate generalized linear mixed models with Poisson distribution used to model small mammal abundance. Models are built with the following measured variables: early decay class log volume (EDLV), late decay class log volume (LDLV), late decay class stumps basal area (STUMPS), live tree basal area (TREES) and relative cover occupied by shrubs (SHRUBS). Note that K denotes the number of parameters in the model: models at the fine-scale had 3 random effects (block, grid within block, and sub-grid within grid within block), whereas those at the stand-scale had one parameter less (no random effect for sub-grid).

Model	Parameters	$K_{\text{fine-scale}} \mid K_{\text{stand-scale}}$
A	EDLV + LDLV	8 7
B	EDLV + LDLV + STUMPS	9 8
C	STUMPS	7 6
D	EDLV + TREES + EDLV:TREES	9 8
E	LDLV + TREES + LDLV:TREES	9 8
F	TREES + SHRUBS	8 7
Global 1	EDLV + LDLV + STUMPS + TREES + SHRUBS + EDLV:TREES	12 11
Global 2	EDLV + LDLV + STUMPS + TREES + SHRUBS + LDLV:TREES	12 11

Table 2. Multiple comparison tests (Tukey HSD) on microhabitat characteristics measured in the three treatments. All linear mixed-effects models included random effects that consisted of block, treatment nested in block, grid nested in treatment nested in block, and sub-grid nested in grid nested in treatment nested in block. Acronyms are as follows: early decay class log volume (EDLV), late decay class log volume (LDLV), late decay class stumps basal area (STUMPS), live tree basal area (TREES) and relative cover occupied by shrubs (SHRUBS). All parameters, except SHRUBS, were log-transformed to linearize the relationship.

Response variable	Clearcut		Partial cut		Control	
	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE
EDLV (m ³ /ha)	103.62 ^a	10.94	110.60 ^a	9.92	107.33 ^a	13.97
LDLV (m ³ /ha)	80.23 ^a	11.19	108.57 ^a	16.18	70.46 ^a	11.74
STUMPS (m ² /ha)	8.29 ^a	0.90	8.37 ^a	1.04	5.49 ^a	0.53
TREES (m ² /ha)	1.36 ^a	0.44	7.54 ^b	1.41	20.72 ^c	1.83
SHRUBS (relative cover)	0.37 ^a	0.04	0.36 ^a	0.04	0.37 ^a	0.03

Table 3. Four top-ranked generalized linear mixed models with Poisson distribution of fine and stand-scale microhabitat associations for each of the five small mammal species. Model names refer to those described in Table 1.

Species	Fine-scale					Stand-scale				
	Model	K_i	$AICc_i$	Δ_i	w_i	Model	K_i	$AICc_i$	Δ_i	w_i
Red-backed voles	Global 1	12	1129.98	0.00	0.44	Global 1	11	453.14	0.00	0.64
	Global 2	12	1130.17	0.19	0.40	D	8	455.76	2.61	0.17
	E	9	1133.31	3.33	0.08	Global 2	11	456.55	3.40	0.12
	D	9	1133.47	3.49	0.08	E	8	457.85	4.71	0.06
Meadow voles	E	9	914.42	0.00	0.39	D	8	407.62	0.00	0.69
	F	8	914.68	0.27	0.34	E	8	410.53	2.91	0.16
	D	9	916.70	2.28	0.12	Global 1	11	412.47	4.85	0.06
	Global 2	12	917.32	2.91	0.09	Global 2	11	412.94	5.32	0.05
Deer mice	E	9	471.00	0.00	0.29	E	8	275.53	0.00	0.41
	Global 2	12	471.42	0.41	0.24	A	7	276.75	1.23	0.22
	B	9	471.53	0.53	0.22	Global 2	11	277.79	2.26	0.13
	A	8	471.93	0.93	0.18	B	8	277.85	2.33	0.13
Southern bog lemmings	E	9	390.84	0.00	0.54	E	8	208.94	0.00	0.40
	Global 2	12	393.39	2.56	0.15	C	6	209.47	0.53	0.31
	C	7	394.03	3.19	0.11	A	7	212.02	3.08	0.09
	D	9	394.98	4.15	0.07	F	7	212.67	3.74	0.06
Masked shrews	F	8	1315.14	0.00	0.43	E	8	513.17	0.00	0.57
	Global 1	12	1315.42	0.28	0.38	C	6	514.74	1.57	0.26
	Global 2	12	1316.88	1.74	0.18	Global 2	11	517.31	4.14	0.07
	C	7	1323.42	8.28	0.01	B	8	518.49	5.32	0.04

Table 4. Model averaged estimates (β) of explanatory variables at the fine-scale with their respective unconditional standard errors ($\pm$ SE) for each sampled species. Estimates in bold indicate that the 95% CI interval did not include 0, indicating strong effects. Species followed by a * indicate that live tree basal area was log-transformed to linearize the relationship.

Species	Scale	Microhabitat variable						
		EDLV $\beta (\pm \text{SE})$	LDLV $\beta (\pm \text{SE})$	STUMPS $\beta (\pm \text{SE})$	TREES $\beta (\pm \text{SE})$	SHRUBS $\beta (\pm \text{SE})$	EDLV:TREES $\beta (\pm \text{SE})$	LDLV:TREES $\beta (\pm \text{SE})$
Red-backed vole*	Fine	0.0018 $\pm$ 0.0007	0.0017 $\pm$ 0.0007	0.0102 $\pm$ 0.0107	0.4624 $\pm$ 0.0645	0.3411 $\pm$ 0.2740	0.0002 $\pm$ 0.0005	0.0000 $\pm$ 0.0006
	Stand	0.0022 $\pm$ 0.0016	-0.0001 $\pm$ 0.0013	0.0579 $\pm$ 0.0220	0.4950 $\pm$ 0.0832	0.6170 $\pm$ 0.6026	0.0023 $\pm$ 0.0012	-0.0015 $\pm$ 0.0180
Meadow vole	Fine	0.0002 $\pm$ 0.0011	-0.0026 $\pm$ 0.0014	0.0264 $\pm$ 0.0169	-0.0462 $\pm$ 0.0088	-0.2495 $\pm$ 0.3703	0.0000 $\pm$ 0.0004	0.0001 $\pm$ 0.0002
	Stand	0.0048 $\pm$ 0.0024	-0.0022 $\pm$ 0.0022	0.0035 $\pm$ 0.0316	-0.0388 $\pm$ 0.0100	0.1989 $\pm$ 0.7846	0.0004 $\pm$ 0.0001	0.0005 $\pm$ 0.0003
Southern bog lemming	Fine	-0.0024 $\pm$ 0.0018	0.0012 $\pm$ 0.0018	0.0294 $\pm$ 0.0225	0.0209 $\pm$ 0.0112	0.4961 $\pm$ 0.6222	0.0002 $\pm$ 0.0001	-0.0006 $\pm$ 0.0002
	Stand	0.0026 $\pm$ 0.0030	0.0003 $\pm$ 0.0026	0.0488 $\pm$ 0.0322	0.0181 $\pm$ 0.0128	0.4737 $\pm$ 0.9890	0.0004 $\pm$ 0.0002	-0.0007 $\pm$ 0.0003
Deer mouse	Fine	0.0022 $\pm$ 0.0019	0.0053 $\pm$ 0.0020	0.0518 $\pm$ 0.0290	-0.0178 $\pm$ 0.0183	-0.9177 $\pm$ 0.8125	-0.0001 $\pm$ 0.0002	0.0005 $\pm$ 0.0003
	Stand	0.0008 $\pm$ 0.0530	0.0099 $\pm$ 0.0036	0.0751 $\pm$ 0.0622	-0.0229 $\pm$ 0.0217	-2.7741 $\pm$ 1.6859	-0.0002 $\pm$ 0.0003	0.0006 $\pm$ 0.0005
Masked shrew*	Fine	-0.0003 $\pm$ 0.0006	0.0000 $\pm$ 0.0006	0.0202 $\pm$ 0.0087	0.1039 $\pm$ 0.0458	0.7730 $\pm$ 0.2163	0.0006 $\pm$ 0.0005	-0.0001 $\pm$ 0.0005
	Stand	0.0000 $\pm$ 0.0012	-0.0004 $\pm$ 0.0011	0.0269 $\pm$ 0.0142	0.0383 $\pm$ 0.0541	0.3769 $\pm$ 0.3805	-0.0002 $\pm$ 0.0010	-0.0029 $\pm$ 0.0010

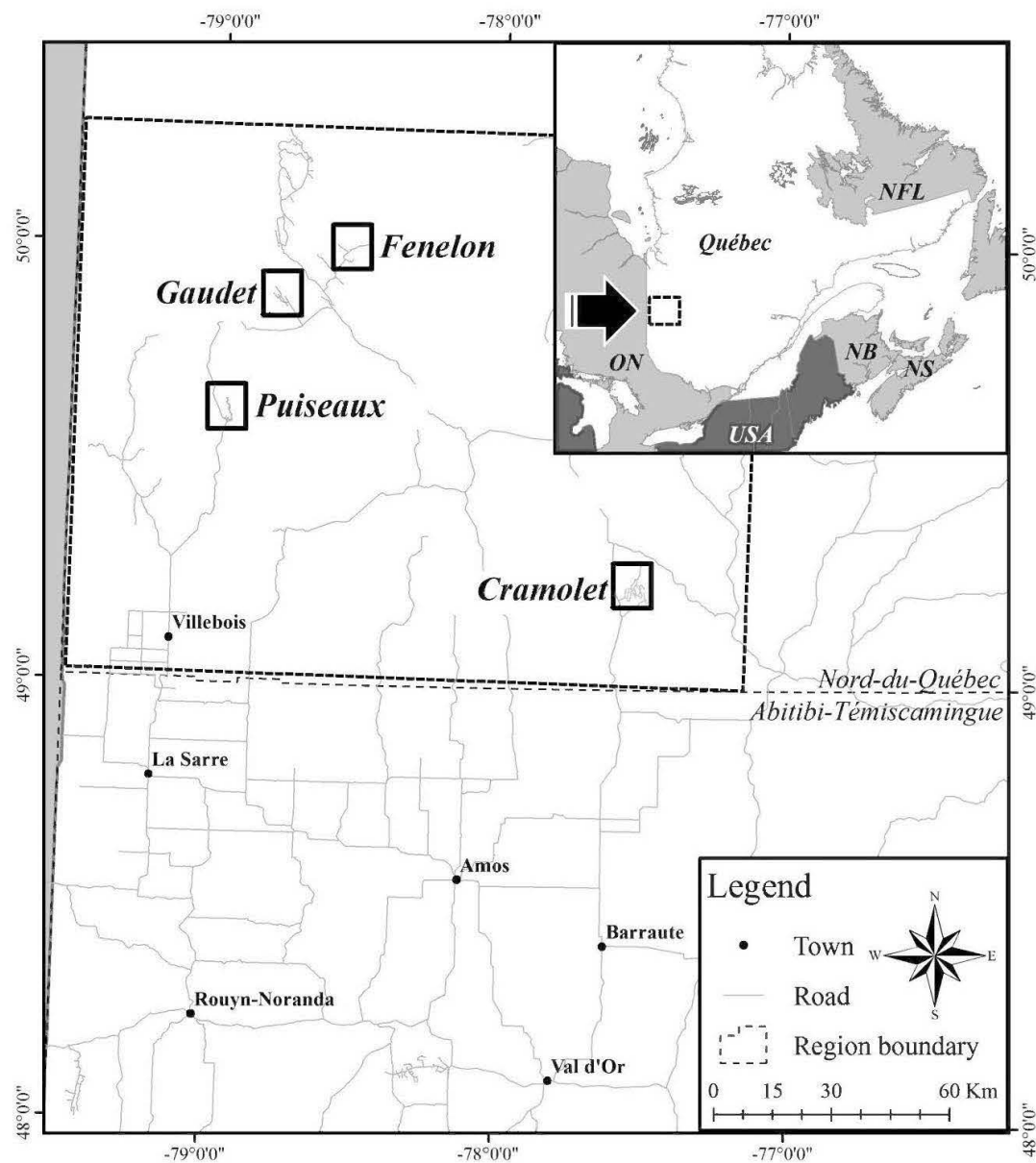


Fig. 1. Location of the study area in the Nord-du-Québec administrative region, Québec, Canada.

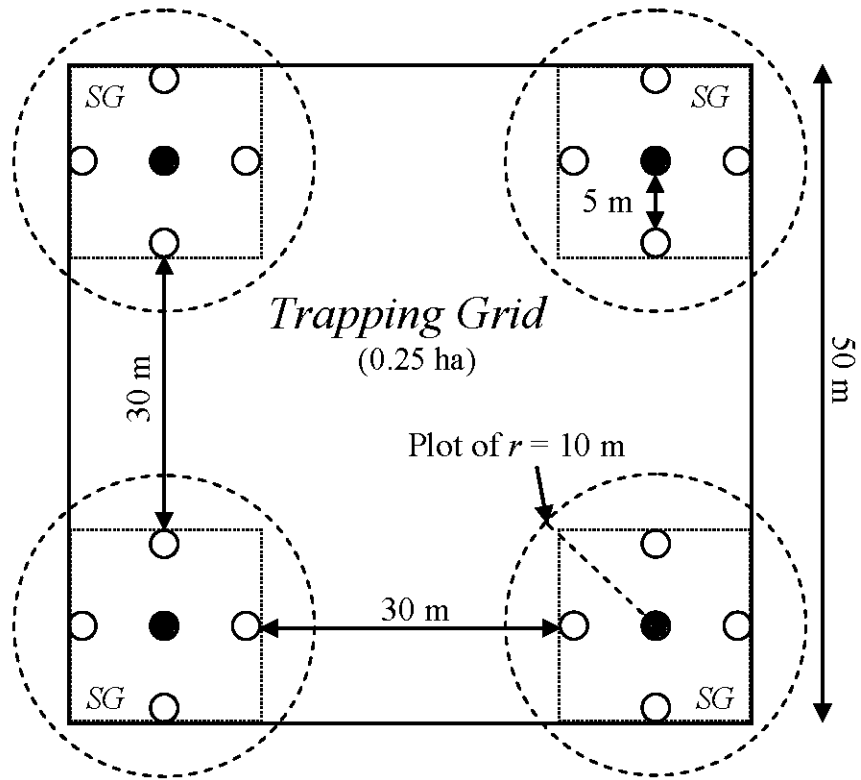


Fig. 2. Representation of one spatially independent grid divided into four sub-grids (SG). Empty circles () represent one Sherman trap, filled circles () represent one Sherman trap and one pitfall trap, dotted circles represent plots in which microhabitat was characterized. Sub-grids (dotted squares) and grids (large square) are also shown.

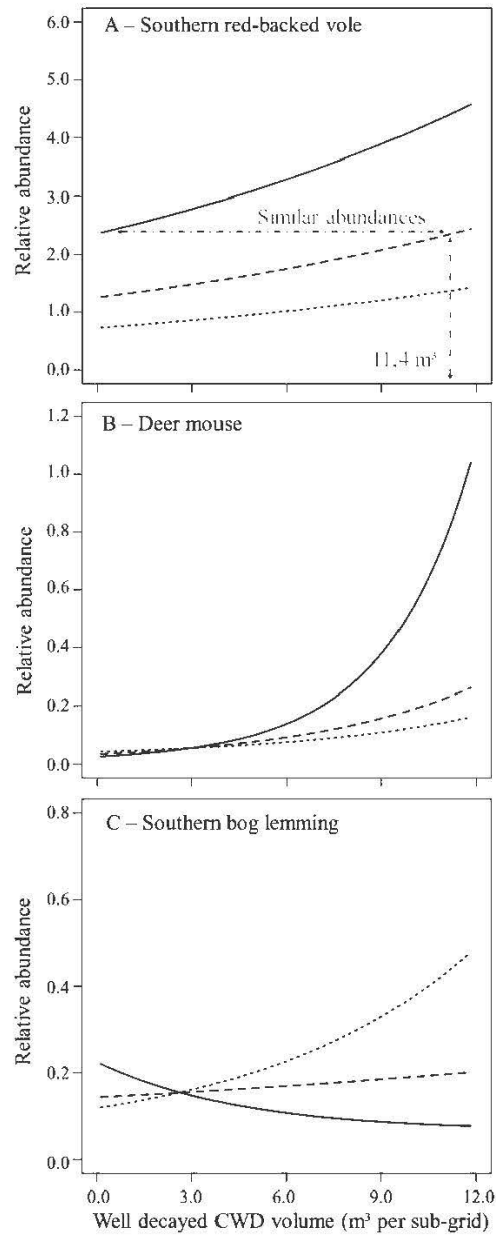


Fig. 3. Model-based predictions of relative abundances at the sub-grid-level (100 trap-nights; fine-scale analyses) of red-backed voles (A), deer mice (B), and southern bog lemmings (C) on a late decay class log volume gradient in clearcuts, partial cuts and controls. Patches of partial cuts composed of high volumes of well decayed logs presented similar abundances of red-backed voles compared to patches of controls (uncut) with few logs. For southern bog lemmings (B), the effects of well decayed log volumes differ between treatments.

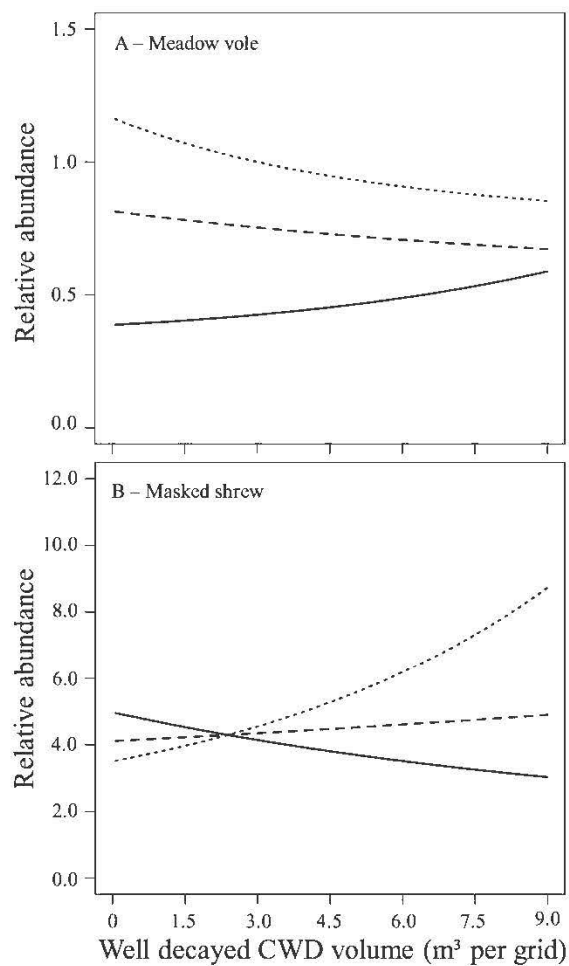


Fig. 4. Model-based predictions of relative abundances at the grid-level (100 trap-nights; stand-scale analyses) of meadow voles (A) and masked shrews (B) on a late decay class log volume gradient in clearcuts, partial cuts and controls. Effects of well decayed CWD on meadow vole and masked shrew abundances differ between treatments.

APPENDICE A

CLÉS D'IDENTIFICATION DES MICROMAMMIFÈRES BORÉAUX DU QUÉBEC : APPLICATION À DES SPÉCIMENS VIVANTS AINSI QU'À DES RESTES OSSEUX

Clés d'identification des micromammifères boréaux du Québec :

Application à des spécimens vivants ainsi qu'à des restes osseux

Dominique Fauteux (Auteur de correspondance) est biologiste et étudiant (M. Sc.) à l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, membre du Centre d'étude de la forêt et membre de la Chaire industrielle en aménagement forestier durable.

Courriel : dominique.fauteux2@uqat.ca

Gilles Lupien est technicien de la faune au Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, Direction de l'Expertise sur la faune et ses habitats à Jonquière, Qc.

Courriel : gilles.lupien@mrnf.qc.ca

Jonathan Gagnon est biologiste et étudiant (M. Sc.) à l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, membre du Centre d'étude de la forêt et membre de la Chaire industrielle en aménagement forestier durable.

Courriel : jonathan.gagnon2@uqat.ca

Marion Séguy est biologiste (M. Sc.) et travaille présentement pour le Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive à Montpellier, France.

Courriel : marion.seg@live.fr

Louis Imbeau est biologiste (Ph. D.), chercheur et professeur à l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue. Il est également membre régulier du Centre d'étude de la forêt et de la Chaire industrielle en aménagement forestier durable.

Courriel : louis.imbeau@uqat.ca

Résumé

Selon les méthodes actuelles, les identifications fiables des micromammifères doivent se faire à l'aide de caractéristiques morphologiques crâniennes (*e.g.* forme des dents et de la voûte palatine). Toutefois, certaines situations, telles que l'identification des spécimens vivants ou des restes osseux, ne permettent pas l'utilisation de ces critères. En premier lieu, nous proposons une clé d'identification (C1) des micromammifères boréaux adaptée aux captures vivantes utilisant des critères secondaires déjà documentés, en plus de quelques-uns moins répandus, permettant l'identification de spécimens même dans des conditions où ceux-ci sont mouillés et sales. Lors d'un test d'efficacité, les identifications étaient précises et exactes pour la plupart des spécimens, notamment pour les campagnols à dos roux de Gapper (*Myodes gapperi*) et les campagnols des champs (*Microtus pennsylvanicus*). En deuxième lieu, nous présentons une clé (C2) permettant l'identification des micromammifères à partir des restes osseux. Cette dernière a été principalement adaptée pour l'analyse des habitudes alimentaires de rapaces. Enfin, une étude portant sur les habitudes alimentaires de la petite nyctale (*Aegolius acadicus*) est illustrée afin de mettre en évidence l'utilisation de la deuxième clé d'identification grâce aux restes osseux de petits mammifères retrouvés dans 31 nids.

Mots clés

Micromammifères; clé d'identification; restes osseux; spécimens vivants.

A.1. Introduction

Procéder à l'identification des micromammifères peut parfois s'avérer difficile lorsque certains critères sont peu visibles, inaccessibles ou totalement absents (*i.e.* spécimens incomplets). En effet, ces identifications manquent de précision (*e.g.* identification limitée au genre plutôt qu'à l'espèce) et peuvent causer des problèmes d'estimations démographiques lorsqu'elles sont inexactes. À ce niveau, des identifications inexactes confondant deux espèces ayant une histoire naturelle opposée peuvent grandement affecter les inférences écologiques. Par exemple, la fourrure ne permet pas toujours de distinguer les campagnols à dos roux de Gapper (*Myodes gapperi*) des campagnols des champs (*Microtus pennsylvanicus*) : deux espèces ayant des réactions opposées face aux perturbations naturelles et anthropiques (Reich, 1991; Merritt, 1981). À moins de recourir systématiquement à des pièges à capture mortelle, la récurrence de ce type d'erreur en présence de conditions difficiles (*i.e.* spécimens mouillés et sales) peut avoir un impact majeur sur les interprétations finales.

D'autre part, plusieurs problèmes d'identification peuvent survenir lorsqu'elles sont menées sur les individus où certaines parties de leur anatomie sont manquantes, tels que ceux ayant été en partie consommés par les prédateurs (Buidin et collab. 2007). L'absence de membres importants pour l'identification, tels que la tête et/ou la queue, oblige l'intervenant à utiliser les critères restants, limitant ainsi la précision des identifications. Il est aussi possible de découvrir, dans les nids de prédateurs aviaires, des restes osseux de petits rongeurs. Cependant, ces restes ont aussi la particularité d'être incomplets et à notre connaissance, il n'existe aucune clé spécialisée pour faciliter les identifications en présence de ces types de situations.

Dans ce document, nous présentons deux situations générales pouvant causer des problèmes d'estimation et d'inférences dues aux erreurs d'identification des micromammifères. Ensuite, deux clés d'identification permettant de remédier en partie à ces problèmes sont proposées à la fin de ce document. La première clé (C1) propose des critères spécifiques pour limiter certains problèmes dus aux identifications des spécimens vivants alors que la deuxième (C2) s'applique à l'échantillonnage de spécimens incomplets. L'application de cette deuxième clé est présentée à l'aide d'un exemple d'étude des habitudes

alimentaires de la petite nyctale en Abitibi (*Aegolius acadicus*). Les clés proposées dans ce document se limitent aux études menées dans le secteur délimité sur la carte présentée en Figure 1. L'aire de validité a été construite selon les aires de répartition des espèces incluses et exclues des clés selon Desrosiers et collab. (2002).

A.1.1. Identification des micromammifères vivants

Selon Lupien (2002), il est parfois très difficile d'identifier plusieurs espèces de façon fiable sans utiliser les caractéristiques morphologiques crâniennes. Pour cette raison, il est souvent recommandé de procéder à des captures mortelles, car elles sont les seules méthodes permettant l'utilisation de ces caractères morphologiques. Toutefois, il n'est pas toujours idéal de procéder avec ce type de capture pour des raisons écologiques, statistiques et éthiques. Au niveau écologique, il est parfois important de ne pas affecter la dynamique des populations afin d'estimer certains paramètres tels que la survie, l'immigration et l'émigration. Plusieurs analyses statistiques, telles que les analyses de captures-marquages-recaptures (Amstrup *et al.*, 2005) et d'occupation (MacKenzie *et al.*, 2006), supposent que les populations sont fermées (*i.e.* absence de mortalités et d'immigration/émigration) à l'intérieur d'une certaine période temporelle. Enfin, les comités d'éthique animale, œuvrant au sein de la plupart des institutions scientifiques et universitaires, recommandent souvent des interventions qui évitent la mise à mort des animaux.

Afin de remédier à ce problème, nous avons construit une première (C1) clé adaptée aux identifications effectuées sur des spécimens vivants. La clé d'identification a été construite en se basant sur les critères déjà mentionnés dans les clés du Québec (Maisonneuve et collab., 1997; Lupien, 2000; 2002) et de l'ouest canadien (Nagorsen, 2002), en plus de quelques ajouts. Nous proposons un nouveau critère secondaire pouvant distinguer efficacement les campagnols à dos roux de Gapper des campagnols des champs. Celui-ci consiste en la présence de poils blancs abondants situés sur le dessus des pattes postérieures des campagnols à dos roux de Gapper et qui longent les pattes au-delà des griffes, alors que ces poils sont pratiquement absents chez les campagnols des champs (Fig. 2). Le phénacomys (*Phenacomys intermedius*) possède lui aussi beaucoup de ces poils (Fig. 3). Cependant, il est préférable de le distinguer des autres espèces selon sa fourrure dorsale et ventrale ainsi que la forme de sa queue.

A.1.2. Identification des micromammifères selon les restes osseux

L'identification des micromammifères se fait généralement avec des spécimens complets et/ou peu dégradés. Les échantillonnages menés à l'aide de pièges mortels conservent généralement la plupart des caractéristiques morphologiques externes et crâniennes. Les recueils photographiques pour les identifications des micromammifères publiés par Lupien (2001; 2002) peuvent alors être utilisés sur ces spécimens. Certaines caractéristiques morphologiques crâniennes telles que la forme de la voûte palatine, la forme des dents, les foramens mandibulaires ainsi que la taille générale du crâne sont tous des critères efficaces. Il est donc, dans la plupart des cas, possible de distinguer les micromammifères grâce aux crânes complets. Toutefois, lorsqu'un micromammifère est consommé par un prédateur, il est très rare de retrouver les crânes intacts et leur reconstitution peut s'avérer impossible. Plusieurs des caractéristiques mentionnées précédemment sont alors perdues et les clés d'identifications existantes deviennent inutilisables.

Cette situation s'est produite lors d'une étude portant sur les habitudes alimentaires de la petite nyctale en forêt boréale aménagée et fragmentée par l'agriculture (Séguy, 2010; Séguy et collab. en prép.). En effet, en récupérant les restes osseux retrouvés dans les nids abandonnés par les nyctales suite à l'envol des juvéniles, des milliers de parties crâniennes de micromammifères ont été triées. Nous avons étudié chacun des restants osseux afin de déterminer ceux étant les plus utiles pour l'identification de la majorité des espèces. Une mandibule (gauche ou droite) inférieure munie d'au moins une dent s'est avérée utile pour identifier la majorité des espèces. En ce qui concerne les souris, l'utilisation d'une mâchoire inférieure permettait de distinguer les souris du genre *Peromyscus* des autres espèces. Toutefois, il était nécessaire d'utiliser le maxillaire pour distinguer les souris sauteuses des champs (*Zapus hudsonicus*) des souris sauteuses des bois (*Napaeozapus insignis*). Pour les musaraignes, l'utilisation d'une mandibule inférieure (gauche ou droite) munie des dents a permis la distinction des grandes musaraignes (*Blarina brevicauda*), des musaraignes arctiques (*Sorex arcticus*) et des musaraignes palustres (*Sorex palustris*). La mandibule ne permet cependant pas de différencier les musaraignes cendrées (*Sorex cinereus*) des musaraignes pygmées (*Sorex hoyi*).

La deuxième clé (C2) que nous présentons dans ce document est un outil complémentaire aux clés d'identification canadiennes déjà disponibles (van Zyll de Jong, 1983; Maisonneuve et collab., 1997; Lupien, 2001; 2002; Nagorsen, 2002). La clé d'identification des micromammifères incomplets vise plus particulièrement à distinguer les micromammifères partiellement consommés par un prédateur étant ainsi dépourvus de certaines caractéristiques utilisées par les clés d'identification conventionnelles. De plus, la clé se base principalement sur l'utilisation exclusive de la mandibule gauche ou droite, ce qui permet la comptabilisation minimale des individus. Nous désirons mettre en évidence la réintégration d'une caractéristique dentaire absente dans plusieurs clés d'identification que nous avons consultées : la structure radiculaire ou aradiculaire des molaires. En effet, chez le genre *Myodes* et *Phenacomys*, les dents sont radiculaires (*i.e.* croissance définie) alors que chez le genre *Microtus* et *Synaptomys*, les dents sont aradiculaires (*i.e.* croissance non-définie) (Lowe, 1971; Phillips et Oxberry, 1972).

A.2. Application des clés

A.2.1. Clé d'identification des micromammifères vivants (C1)

A.2.1.1. Test d'efficacité

Afin de calculer la fréquence de succès au niveau des identifications, nous avons assumé que : (1) l'identificateur possède une bonne connaissance des critères morphologiques déjà documentés pouvant distinguer chacune des espèces, (2) l'identificateur a une certaine expérience acquise en laboratoire et (3) les espèces échantillonnées se trouvent dans la clé d'identification des petits rongeurs vivants. Nous avons calculé les taux de succès d'identification de la clé en comparant les identifications faites selon les caractères morphologiques crâniens et dentaires avec celles faites à l'aide des caractéristiques morphologiques externes décrites dans la clé (C1).

La première identification se faisait à l'aide des caractéristiques morphologiques externes alors que l'individu n'était pas encore disséqué. Nous considérons que ce type d'identification était représentatif d'une identification sur le terrain à l'aide de spécimens

vivants. La deuxième se faisait ensuite selon les caractères morphologiques crâniens et dentaires en laboratoire, suite à la dissection du spécimen. La première identification était notée comme un succès lorsqu'elle concordait avec la deuxième identification qui, elle, était considérée comme étant exacte. Nous avons considéré que le campagnol-lemming boréal (*Synaptomys borealis*) était extrêmement rare dans notre aire d'étude et c'est pour cela qu'en cas de doute, un individu du genre *Synaptomys* était assigné comme campagnol-lemming de Cooper (*Synaptomys cooperi*). À noter que la clé n'a pas été testée pour les musaraignes car, à notre connaissance, il n'existe pas encore de protocole fiable pour la capture vivante de ce groupe d'espèces.

La taille de l'échantillon provenant de notre aire d'étude en Jamésie correspond à l'identification de 219 campagnols à dos roux de Gapper, 114 campagnols des champs, 44 campagnols-lemmings (*Synaptomys spp.*), 1 campagnol des rochers (*M. chrotorrhimus*), 7 phénacomys, 8 souris du genre *Peromyscus*, 1 souris sauteuse des bois et 2 souris sauteuse des champs. D'autres spécimens provenant du Saguenay-Lac-St-Jean dont 133 campagnols à dos roux de Gapper, 10 campagnols des champs, 10 campagnols-lemmings, 9 campagnols des rochers, 7 phénacomys, 6 souris du genre *Peromyscus*, 6 souris communes (*Mus musculus*), 5 souris sauteuses des bois ainsi que 3 souris sauteuses des champs ont été identifiés. Tous les individus identifiés provenaient d'échantillons archivés et, lors du test, aucun indice provenant d'identifications antérieures n'était disponible pour l'identificateur.

A.2.1.2. Résultats

Les résultats des identifications sont résumés dans le Tableau 1. Aucune erreur d'identification ne s'est produite pour les *Section A* et *C* : les erreurs se sont produites uniquement dans la *Section D*, au niveau des campagnols et des campagnols-lemmings.

En ce qui concerne les identifications des espèces, 343 des 352 campagnols à dos roux de Gapper (97,5%) ont été identifiés correctement. Pour les campagnols des champs, 93,5% des identifications ont été justes (116/124 spécimens). Les campagnols-lemmings de Cooper ont été identifiés avec un pourcentage de succès de 95,9% (47/49 spécimens). Les campagnols-lemmings boréaux ont toutefois été difficilement identifiés avec un pourcentage de succès de 20% (1/5 spécimens). Nous avons identifié correctement 12 des 15 phénacomys

(80%) et, enfin, 8 des 10 (80%) campagnols des rochers ont été identifiés avec succès. Toutes les souris ont été identifiées correctement (100%).

A.2.1.3. Discussion

Les résultats de ce test démontrent que la clé d'identification des micromammifères vivants est très fiable pour certaines espèces alors que pour d'autres, la prudence est de mise. La clé a été efficace pour identifier les campagnols à dos roux de Gapper, les campagnols des champs et les souris du genre *Peromyscus* avec un taux de succès supérieur à 90%. Ces trois espèces font généralement l'objet de la plupart des études menées sur les populations des micromammifères en forêt boréale car elles sont souvent abondantes. De plus, ces espèces sont souvent utilisées comme indicatrices d'aménagement forestier durable car elles répondent différemment aux perturbations naturelles et anthropiques (Pearce et Venier, 2005). Nous estimons donc que les identifications des campagnols à dos roux de Gapper et des campagnols des champs vivants peuvent donc être faites de façon fiable à l'aide de notre clé sans causer d'erreurs majeures lors des estimations démographiques.

Lors du processus d'identification, les poils blancs au dessus des griffes des pattes postérieures des campagnols à dos roux de Gapper se sont avérés très utiles afin de confirmer les identifications d'individus sales et mouillés (étape 15). Ce critère a été testé sur les 352 campagnols à dos roux de Gapper et les 124 campagnols des champs disponibles pour cette étude et seuls quelques individus (< 5) ne respectaient pas ce critère. Cette pilosité fut donc très utile, surtout lorsqu'il était difficile de distinguer la ligne démarquée sur le dos des campagnols à dos roux de Gapper. Cette situation se produit généralement lorsque les spécimens sont mouillés, ce qui nous oblige à nous tourner vers les critères secondaires (*i.e.* couleur de la queue, couleur de la fourrure ventrale, longueur des oreilles, etc.). Ces critères secondaires ne sont toutefois pas infaillibles et il est souvent nécessaire d'en vérifier plusieurs pour établir une identification avec un bon niveau de confiance. Les poils au dessus des griffes des pattes postérieures constituent donc un critère secondaire fiable permettant la séparation des campagnols à dos roux de Gapper et des campagnols des champs en situation où les spécimens sont détrempés ou sales.

Pour ce qui est des autres espèces moins abondantes, la clé d'identification des micromammifères vivants s'est révélée fiable malgré l'occurrence de quelques erreurs. En effet, près de 80% des campagnols des rochers et des phénacomys ont été correctement identifiés. En ce qui concerne les campagnols des rochers, les erreurs étaient causées par le masquage des poils jaune-orange près du museau par l'humidité. Les erreurs d'identification au niveau des phénacomys ont été partiellement causées par un doute au niveau de la fourrure dorsale. En effet, les phénacomys secs présentent généralement un poil dorsal fin et dense d'un brun relativement pâle. Cependant, nos spécimens étant pour la plupart morts suite à la noyade dans les pièges-fosses ou décongelés à plusieurs reprises, ces caractéristiques étaient difficiles à observer en raison du pelage mouillé. Cet état de fait a donc diminué la qualité de nos identifications. De plus, il est généralement utile de vérifier le critère de la queue en cure-dent (voir en C1). Nous croyons donc fermement qu'en présence de phénacomys secs le pourcentage de succès au niveau des identifications est supérieur à celui présenté dans notre étude.

Enfin, les campagnols-lemmings de Cooper ont été correctement identifiés pour la grande majorité. Toutefois, il est à noter que la majeure partie des campagnols-lemmings que nous avons identifiés (44/54) provenaient d'un secteur hors de la distribution connue du campagnol-lemming boréal. Nous considérons donc que le taux de succès d'identification des campagnols-lemmings de Cooper est un artefact dans cet article. Il est extrêmement difficile de distinguer les deux espèces du genre *Synaptomys* avec les critères morphologiques externes sans que les spécimens soient des femelles enceintes et allaitantes (*i.e.* dont les mamelles sont visibles). Dans les secteurs où les distributions géographiques des deux espèces se chevauchent, nous proposons de procéder à des identifications faites uniquement en laboratoire (*i.e.* captures mortelles) avec les caractéristiques morphologiques crâniennes. Les captures vivantes des campagnols-lemmings devraient donc toujours être accompagnées de captures mortelles afin de valider les identifications à l'espèce. Lors d'une étude connexe (Fauteux et collab. en éval.), les identifications de spécimens capturés mortellement de façon accidentelle ont permis la confirmation de la capture quasi-exclusive de campagnols-lemmings de Cooper (un seul campagnol-lemming sur 36 était un campagnol-lemming

boréal). L'assignation des spécimens au genre *Synaptomys* est également une alternative intéressante afin d'éviter les erreurs d'associations.

A.2.1.4. Recommandations pour accroître l'exactitude des identifications

Comme mentionné plus haut, dans certaines situations précises, l'identification des micromammifères vivants peut parfois être difficile. En s'inspirant de notre expérience, nous proposons donc trois principales recommandations qui permettront aux intervenants d'éviter certaines erreurs communes :

- a. *Lorsqu'un individu est mouillé et/ou sale, le risque qu'une identification soit erronée augmente si tous les critères ne sont pas utilisés.* C'est ce que nous avons observé lors de notre test et la grande majorité des erreurs, exceptées pour les campagnols-lemmings, auraient probablement pu être évitées si le spécimen avait été sec. Une fourrure mouillée et/ou sale perd ses caractéristiques discriminantes, telles que la ligne normalement bien délimitée pour le campagnol à dos roux de Gapper et la couleur plus pâle et la texture du poil des phénacomys. Il est donc essentiel de vérifier toutes les autres caractéristiques de façon exhaustive afin de procéder à une identification définitive.
- b. *Porter attention aux identifications répétitives et en série, où la vérification de certains critères peut être omise.* Cette situation s'est probablement déjà produite pour tous les intervenants d'expérience car les identifications d'une grande quantité de micromammifères peuvent mener à des conclusions hâtives. Par exemple, lorsque 99% d'un échantillon de plusieurs centaines de petits rongeurs est constitué de trois espèces (ce qui se produit souvent en forêt boréale avec les campagnols à dos roux de Gapper, les campagnols des champs et les souris du genre *Peromyscus*), certains réflexes sont adoptés et l'omission de la vérification de plusieurs critères importants pour des espèces plus rares (*e.g.* campagnols des rochers, phénacomys) peuvent se produire. Un rappel régulier devrait être fait pour s'assurer que tous les intervenants utilisent tous les critères disponibles.

c. *Lorsque possible, conjuguez identification terrain avec identification en laboratoire.* La nécessité de piéger les micromammifères sur de grandes distances et de façon de plus en plus exhaustives, pour des raisons écologiques et statistiques, limitent souvent la fréquence de vérification des pièges. Ce manque de ressource logistique cause souvent des mortalités accidentelles. Identifier ces spécimens morts avec les caractéristiques morphologiques crâniennes peut donc, en partie, faire honneur à ces sacrifices. Procéder à une contre-expertise lors d'une période de formation initiale peut aussi s'avérer révélatrice. La conservation de spécimens doit aussi être envisagée afin d'aider à la formation préliminaire de nouveaux intervenants.

A.2.2. Clé d'identification des micromammifères incomplets (C2)

Nous avons appliqué la clé d'identification des micromammifères incomplets (C2) lors d'une étude visant à déterminer les habitudes alimentaires de la petite nyctale (Séguy, 2010). Pour établir les habitudes alimentaires du petit rapace, 31 nids récupérés à la suite de l'envol des juvéniles ont été lavés et soumis à l'extraction des restes osseux des proies. Le tri des restes osseux s'est fait progressivement et à l'œil nu, ce qui a permis de séparer les os des micromammifères des autres proies.

Un total de 1796 petits rongeurs et 772 insectivores ont été identifiés parmi les 31 nids. De ces nombres, 69% des petits rongeurs ont été identifiés à l'espèce ou au genre (pour les *Microtus*). En ce qui concerne les musaraignes, la clé d'identification utilisée par les auteurs de l'étude limitait les identifications à 3 groupes : les petites musaraignes d'une masse moyenne de 4 g (*i.e.* musaraigne cendrée et pygmée), les musaraignes d'une masse moyenne de 8 à 13 g (*i.e.* musaraigne arctique, fuligineuse et palustre) ainsi que la grande musaraigne (masse moyenne de 19 g). Un critère supplémentaire inclus dans la clé en C2 (présence d'un foramen postmandibulaire) permet maintenant de distinguer les musaraignes arctiques et les musaraignes palustres des autres espèces. Nous avons également intégré la longueur de la rangée dentaire (LRD) afin de distinguer les musaraignes pygmées des musaraignes cendrées et fuligineuses (Figure 8). Cette mesure peut également être utile afin de séparer les grandes musaraignes des petites. Malgré un échantillon faible pour la majorité des espèces, la variabilité de la LRD, étant une caractéristique osseuse, est très faible entre les

adultes (Tableau 2). Toutefois, nous recommandons d'utiliser ce critère pour différencier les musaraignes pygmées des autres espèces.

L'utilisation d'une moitié de mandibule (gauche ou droite) inférieure a permis l'identification du nombre minimum de proies consommées par les petites nyctales. Pour une unité d'échantillonnage, soit un nid de petite nyctale, il était essentiel d'utiliser exclusivement la même moitié de la mandibule pour tous les individus afin d'éviter de les compter deux fois. La clé préliminaire de celle présentée en B a également permis l'identification de la majorité des mandibules à l'espèce ou au genre.

La clé d'identification des micromammifères incomplets expose des critères utiles afin d'identifier les petits rongeurs et les insectivores en paysage boréal. De plus, cette clé démontre qu'il est possible d'identifier la plupart des dipodidés et des cricétiés du Québec avec seulement une mandibule (gauche ou droite) inférieure munie des dents. Enfin, cette dernière clé permet de séparer plusieurs espèces de musaraignes. L'identification des restes osseux dans des nids de prédateurs aviaires est utilisé comme exemple d'application mais il est possible de l'utiliser en d'autres circonstances où les restes osseux sont relativement bien conservés.

A.3. Conclusion

Deux nouvelles clés adaptées à deux situations différentes sont maintenant disponibles pour les intervenants voulant procéder à l'identification des micromammifères. La clé présentée en C1 permet d'identifier de façon fiable la plupart des espèces retrouvées en forêt boréale. Toutefois, nous reconnaissons qu'il n'est pas toujours évident d'identifier les espèces plus rares lorsque les spécimens sont vivants et mouillés et/ou sales. Il est donc important que les intervenants s'assurent d'utiliser un maximum de critères afin de converger les identifications vers une conclusion précise et exacte. Nous avons également présenté une deuxième clé en C2 permettant l'identification de la grande majorité des micromammifères de la forêt boréale avec seulement une mandibule (gauche ou droite) inférieure munie des

dents. Cette clé a été plus particulièrement conçue pour identifier les restes osseux retrouvés dans les nids des prédateurs (*e.g.* rapaces).

A.4. C1 : Clé d'identification des micromammifères vivants

Section A. Micromammifères

- 1a. Incisives massives, pavillon des oreilles visibles, museau grossier; 2
- 1b. Petites incisives et présence de dents carnassières, pavillon des oreilles pratiquement invisible, museau fin et allongé; 3
- 2a. Oreilles plus grandes que la longueur du poil, queue aussi ou plus longue que le corps, grands yeux globuleux; 7
- 2b. Oreilles plus petites souvent cachées dans le poil, queue plus courte que le corps, petits yeux; 11

Section B. Musaraignes

- 3a. Longueur de la queue < 40% de la longueur tête-corps;
.....Grande musaraigne (*Blarina brevicauda*)
- 3b. Longueur de la queue égale ou supérieure à celle du corps; 4
- 4a. Queue très longue ([61-89] mm), franges blanches rigides entre les doigts des pattes;
..... Musaraigne palustre (*Sorex palustris*)
- 4b. Longueur inférieure à 61 mm; 5
- 5a. Fourrure tricolore; Musaraigne arctique (*Sorex arcticus*)
- 5b. Fourrure bicolore; 6
- 6a. Renflement important de la queue près du postérieur, petite musaraigne (< 10 g) d'apparence robuste; Musaraigne fuligineuse (*Sorex fumeus*)
- 6b. Très petite musaraigne (≤ 8 g; femelles enceintes incluses), pas de renflement de la queue; Musaraigne cendrée (*Sorex cinereus*) ou Musaraigne pygmée (*Sorex hoyi*)

Section C. Souris et rats

- 7a. Grand rongeur ≥ 100 g, fourrure rude, queue épaisse;
 Rat surmulot (*Rattus norvegicus*)
- 7b. Petit rongeur < 40 g, fourrure fine et douce, queue fine; 8
- 8a. Apparence d'un petit kangourou (pattes arrières massives), longueur de la queue 1,5x celle du corps, fourrure tricolore; 9
- 8b. Longueur de la queue égale à celle du corps, fourrure bicolore; 10
- 9a. Bout de la queue blanc; Souris sauteuse des bois (*Napaeozapus insignis*)
- 9b. Bout de la queue noir; Souris sauteuse des champs (*Zapus hudsonicus*)
- 10a. Queue écailleuse et peu velue; Souris commune (*Mus musculus*)
- 10b. Queue velue; Souris sylvestre ou à pattes blanches (*Peromyscus sp.*)
- Section D. Campagnols et campagnols-lemmings*
- 11a. Queue ne dépassant pas les pattes postérieures; 12
- 11b. Queue dépassant aisément celle des pattes postérieures; 13
- 12a. Six mamelles, pas de touffe de poils roux à la base des oreilles;
 Campagnol-lemming de Cooper (*Synaptomys cooperi*)
- 12b. Huit mamelles, touffe de poils roux à la base des oreilles;
 Campagnol-lemming boréal (*Synaptomys borealis*)
- 13a. Queue en cure-dent peu velue; pas d'élargissement à la base de la queue; fourrure épaisse et d'un brun pâle, pattes très velues et blanches;
 Phénacomys (*Phénacomys intermedius*)
- 13b. Queue velue avec élargissement à la base près du postérieur, fourrure dorsale foncée;
 14
- 14a. Ligne dorsale rousse ou foncée (Fig. 4) bien délimitée si la fourrure est sèche; queue velue bicolore dont le côté plus pâle (ventral) domine souvent le côté foncé (dorsal); fourrure

ventrale tirant sur le brun pâle; présence de poils blancs abondants au dessus des orteils des pattes arrières; oreilles dépassant souvent la longueur du poil;

.....Campagnol à dos roux de Gapper (*Myodes gapperi*)

14b. Pas de ligne dorsale, queue peu velue dont le côté foncé (dorsal) domine souvent le côté pâle (ventral); fourrure ventrale grise argentée; absence de poils blancs au dessus des griffes des pattes arrières; oreilles dépassant rarement la longueur du poil;

..... 15

15a. Bout du museau de couleur orangée;

.....Campagnol des rochers (*Microtus chrotorrhinus*)

15b. Bout du museau de la même couleur que la fourrure dorsale;

.....Campagnol des champs (*Microtus pennsylvanicus*)

A.5. C2 : Clé d'identification des micromammifères selon les restes osseux (C2)

Toutes les caractéristiques sont celles de la mandibule sauf lorsque qu'une autre partie morphologique est **précisée**.

Section A. Micromammifères

- 1b. Molaires broyeuses (Fig. 5); 2
- 1a. Dents carnassières (Fig. 5); 3
- 2a. Molaires plutôt carrées et arrondies (Fig. 6); 7
- 2b. Molaires plutôt rectangulaires munies de saillies bien définies (Fig. 6); 11

Section B. Musaraignes

- 3a. Trou mentonnier situé à la hauteur du protoconide de la M1 ou antérieurement, incisive inférieure ne se prolongeant pas plus loin que les prémolaires (Fig. 7); 4
- 3b. Trou mentonnier situé à la hauteur de l'hypoconide de la M1, incisive inférieure se prolongeant jusqu'à la M1 (Fig. 7); Grande musaraigne (*Blarina brevicauda*)
- 4a. Longueur de la rangée dentaire $\geq 7,5$ mm (Fig. 8); 5
- 4b. Longueur de la rangée dentaire $< 7,5$ mm (Fig. 8); 6
- 5a. Foramen postmandibulaire présent (Fig. 9); Musaraigne arctique (*Sorex arcticus*)
- 5b. Foramen postmandibulaire absent (Fig. 9); Musaraigne palustre (*Sorex palustris*)
- 6b. Longueur de la rangée dentaire $\geq 6,5$ mm (Fig. 8);
..... Musaraigne fuligineuse (*Sorex fumeus*), Musaraigne cendrée (*Sorex cinereus*)
- 6a. Longueur de la rangée dentaire $< 6,5$ mm (Fig. 8);
..... Musaraigne pygmée (*Sorex hoyi*)

Section C. Souris

- 7a. Mandibule massive; Rat surmulot (*Rattus norvegicus*)

7b. Mandibule fine;	8
8a. Molaires munies de deux rangées de cuspides;	9
8b. Molaires plates à motifs complexes (Fig. 10);	10
9a. Présence d'une prémolaire;	Souris commune (<i>Mus musculus</i>)
9b. Absence de prémolaire;	Souris sylvestre ou à pattes blanches (<i>Peromyscus sp.</i>)
10a. <u>Maxillaire</u> pourvue d'une prémolaire (Fig. 11);	Souris sauteuse des champs (<i>Zapus hudsonicus</i>)
10b. <u>Maxillaire</u> dépourvue d'une prémolaire;	Souris sauteuse des bois (<i>Napaeozapus insignis</i>)
 <i>Section D. Campagnols et campagnols-lemmings</i>	
11a. Dents radiculaires (Fig 12-14);	12
11b. Dents aradiculaires (Fig. 12; 15);	13
12a. Saillies intérieures et extérieures de tailles similaires (Fig. 16);	Campagnol à dos roux de Gapper (<i>Myodes gapperi</i>)
12b. Saillies intérieures profondes (Fig. 16);	Phénacomys (<i>Phenacomys intermedius</i>)
13a. Saillies intérieures et extérieures de tailles similaires (Fig. 17);	<i>Microtus spp.</i>
13b. Saillies intérieures profondes (Fig. 17);	14
14a. Un triangle externe d'email par molaire (Fig. 18);	Campagnol-lemming de Cooper (<i>Synaptomys cooperi</i>)
14b. Pas de triangle d'email externe (Fig. 18);	Campagnol-lemming boréal (<i>Synaptomys borealis</i>)

A.6. Bibliographie

- Amstrup, S.C., T.L. McDonald et B.F.J. Manly, 2005. Handbook of capture-recapture analysis. Princeton University Press, Princeton, 313 p.
- Buidin, C., Y. Rochepault et J.-P.L. Savard, 2007. Régime alimentaire de la nyctale de tengmalm en Minganie durant la nidification. *Naturaliste Canadien*, 131 : 28-33
- Carleton, J.P. et B. Oxberry, 1972. Comparative histology of molar dentitions of *Microtus* and *Clethrionomys*, with comments on dental evolution in microtine rodents. *Journal of Mammalogy*, 53 (1) : 1-20.
- Desrosiers, N., R. Morin et J. Jutras, 2002. Atlas des micromammifères du Québec. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction du développement de la faune, Québec, 92 p.
- Linzey, A.V., 1983. *Synaptomys cooperi*. *Mammalian Species*, 210 : 1-5.
- Lowe, V.P., 1971. Root development of molar teeth in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Journal of Animal Ecology*, 40 (1) : 49-61.
- Lupien, G., 2001. Recueil photographique des caractéristiques morphologiques servant à l'identification des micromammifères du Québec : Volume I - Insectivores. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Jonquière, 23 p.
- Lupien, G., 2002. Recueil photographique des caractéristiques morphologiques servant à l'identification des micromammifères du Québec : Volume II - Rongeurs. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Jonquière, 26 p.
- MacKenzie, D.I., J.D. Nichols, J.A. Royle, K.H. Pollock, L.L. Bailey et J.E. Hines, 2006. Occupancy estimation and modeling : inferring patterns and dynamics of species occurrence. Elsevier Academic Press, Burlington, 324 p.
- Maisonnette, C., R. Mc Nicoll, S. St-Onge et A. Desrosiers, 1997. Clé d'identification des micromammifères du Québec. Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec, Direction de la faune et des habitats, Service de la faune terrestre, Québec, 17 p.
- Merritt, J.F., 1981. *Clethrionomys gapperi*. *Mammalian Species*, 146 : 1-9.
- Nagorsen, D.W., 2002. An identification manual to the small mammals of British Columbia. Ministry of Sustainable Resource Management, British Columbia, 165 p.
- Pearce, J., Venier, L., 2005. Small mammals as bioindicators of sustainable boreal forest management. *Forest Ecology and Management*. 208, 153-175.
- Reich, L.M., 1981. *Microtus pennsylvanicus*. *Mammalian Species*, 159 : 1-8.

- Séguy, M, 2010. Les habitudes alimentaires de la Petite Nyctale (*Aegolius acadicus*) en sapinière à bouleau blanc du Québec. Mémoire de fin de stage pour l'obtention du Master pro « Expertise Ecologique et Gestion de la Biodiversité ». Université Paul Cézanne, Marseille, 55 p.
- van Zyll de Jong, C.G., 1983. Traité des mammifères du Canada. 1. Les marsupiaux et les insectivores. Musée national des sciences naturelles. Ottawa, 217 p.

Tableau 1. Résultats de l'évaluation de la clé d'identification des micromammifères vivants.

Espèce réelle	n_{tot}	$ID_{\text{correcte}}(n)$	$ID_{\text{incorrecte}}(n)$	$ID_{\text{incorrecte}}(\text{espèce})$	Cause de l'erreur
C. à dos roux de Gapper	352	343	8	C. des champs	- Ligne rousse invisible (spécimen mouillé), pattes sales (Étape 14)
			1	Phénacomys	- Spécimen mouillé, queue paraissait comme un cure-dent (Étape 13)
C. des champs	124	116	8	C. à dos roux de Gapper	- Spécimens mouillés et/ou sales (Étape 14)
Phénacomys	15	12	2	C. à dos roux de Gapper	- Spécimens mouillés, queue longue et base semblait élargie (Étape 13)
			1	C. des champs	- Spécimen mouillé, fourrure semblait foncée (Étape 13)
C. des rochers	10	8	2	C. des champs	- Couleur des poils autour du museau similaires au reste du corps, spécimens mouillés (Étape 15)
C.-l. de Cooper	49	47	1	Phénacomys	- Queue dépassant légèrement les pattes postérieures (Étape 11)
			1	C.-l. boréal	- Erreur de l'observateur au niveau du nombre de mamelles (Étape 12)
C.-l. boréal	5	1	4	C.-l. de Cooper	- C.-l. mâles ou femelles non-gestantes difficilement distinguables, spécimens mouillés (Étape 12)
<i>Peromyscus spp.</i>	14	14	0	N/D	N/D
S. s. des bois	6	6	0	N/D	N/D
S. s. des champs	5	5	0	N/D	N/D
S. commune	6	6	0	N/D	N/D

Tableau 2. Mesures moyennes des longueurs de la rangée dentaire (LRD) des musaraignes.

Espèce	Moy. LRD (mm)	Écart type	Minimum	Maximum	<i>n</i>_{tot}
M. pygmée	5,99	0,09	5,8	6,2	5
M. cendrée	6,77	0,16	6,5	7,0	6
M. fuligineuse	7,13	0,12	7,0	7,3	2
M. arctique	7,88	0,19	7,5	8,0	4
M. palustre	8,18	0,05	8,1	8,2	1

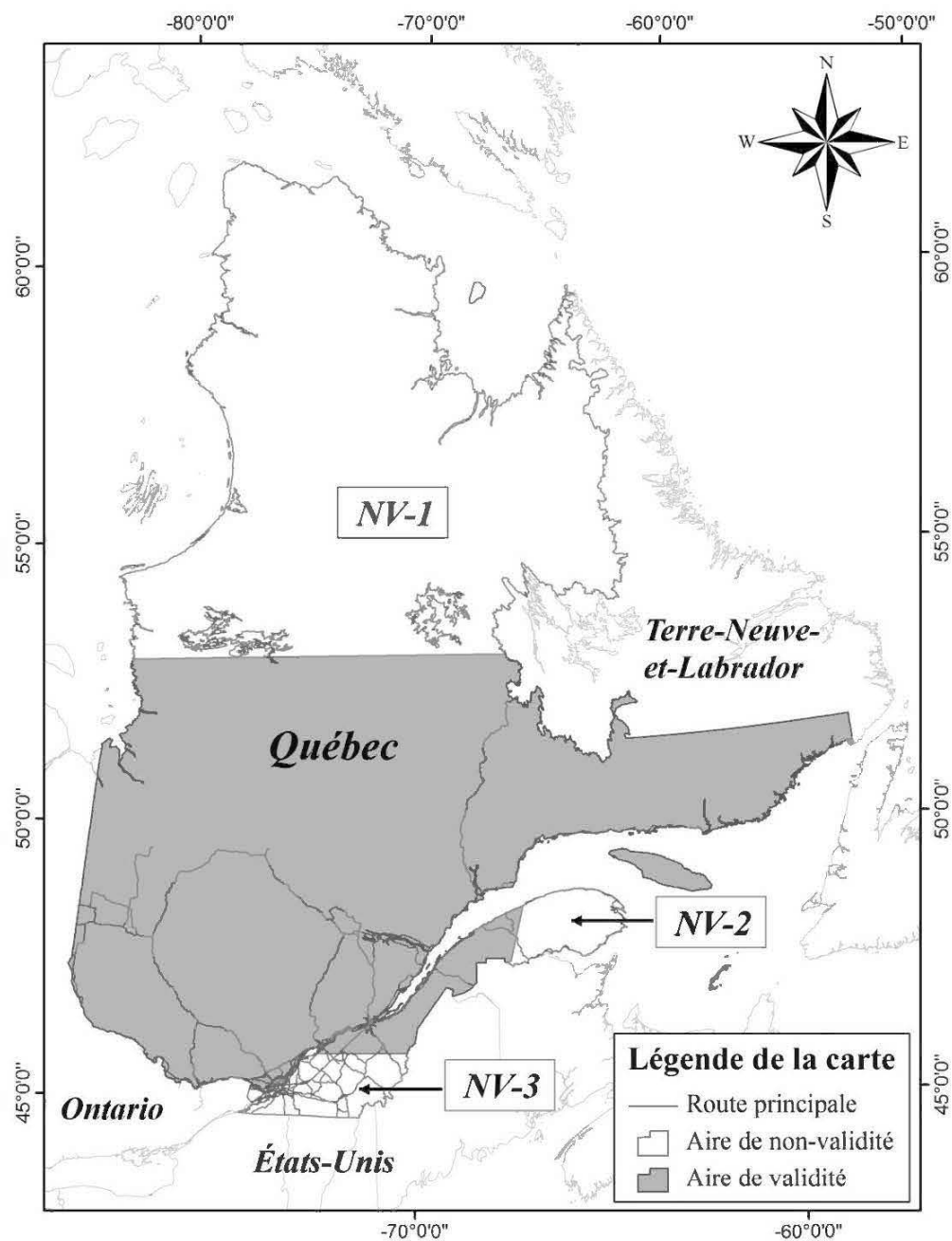


Figure 1. Aire de validité des deux clés d'identifications présentées au Québec. Les secteurs de non-validité représentent respectivement les régions où il y a présence de lemmings d'Ungava (NV-1), de musaraigne de Gaspé (NV-2) et de campagnols sylvestres (NV-3).



Figure. 2. Patte arrière d'un campagnol à dos roux de Gapper (Gauche) et une patte arrière d'un campagnol des champs (Droite).



Figure. 3. Patte arrière d'un phénacomys.



Figure 4. Campagnols à dos roux de Gapper présentant une fourrure dorsale de couleur différente : la forme rousse à gauche et la forme sombre à droite. Les campagnols à dos roux de Gapper de forme sombre sont particulièrement difficiles à identifier lorsque les spécimens sont mouillés car ils ressemblent davantage aux autres espèces de campagnols que ceux de forme rousse.

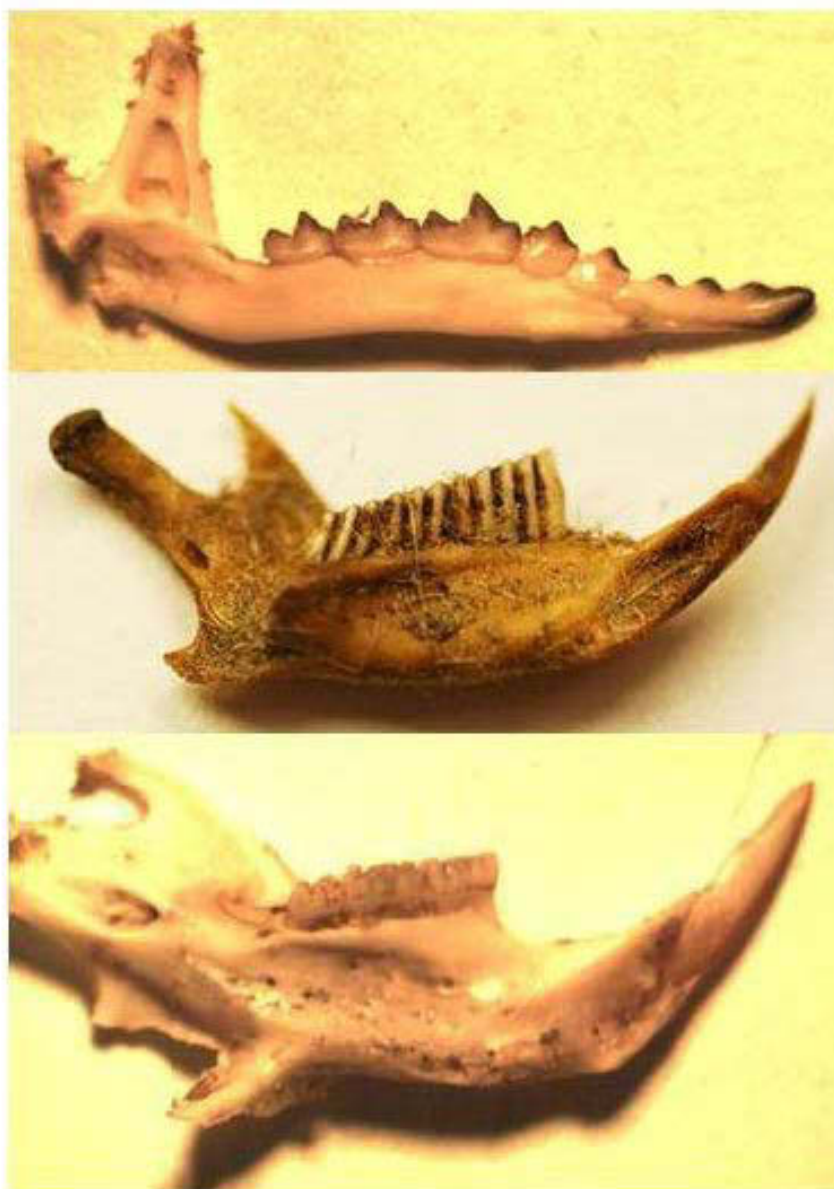


Figure 5. Forme de la rangée dentaire des musaraignes (haut), des campagnols (centre) et des souris (bas).



Figure 6. Forme dentaire des campagnols (haut), des souris du genre *Peromyscus* (centre) et des souris sauteuses (bas).

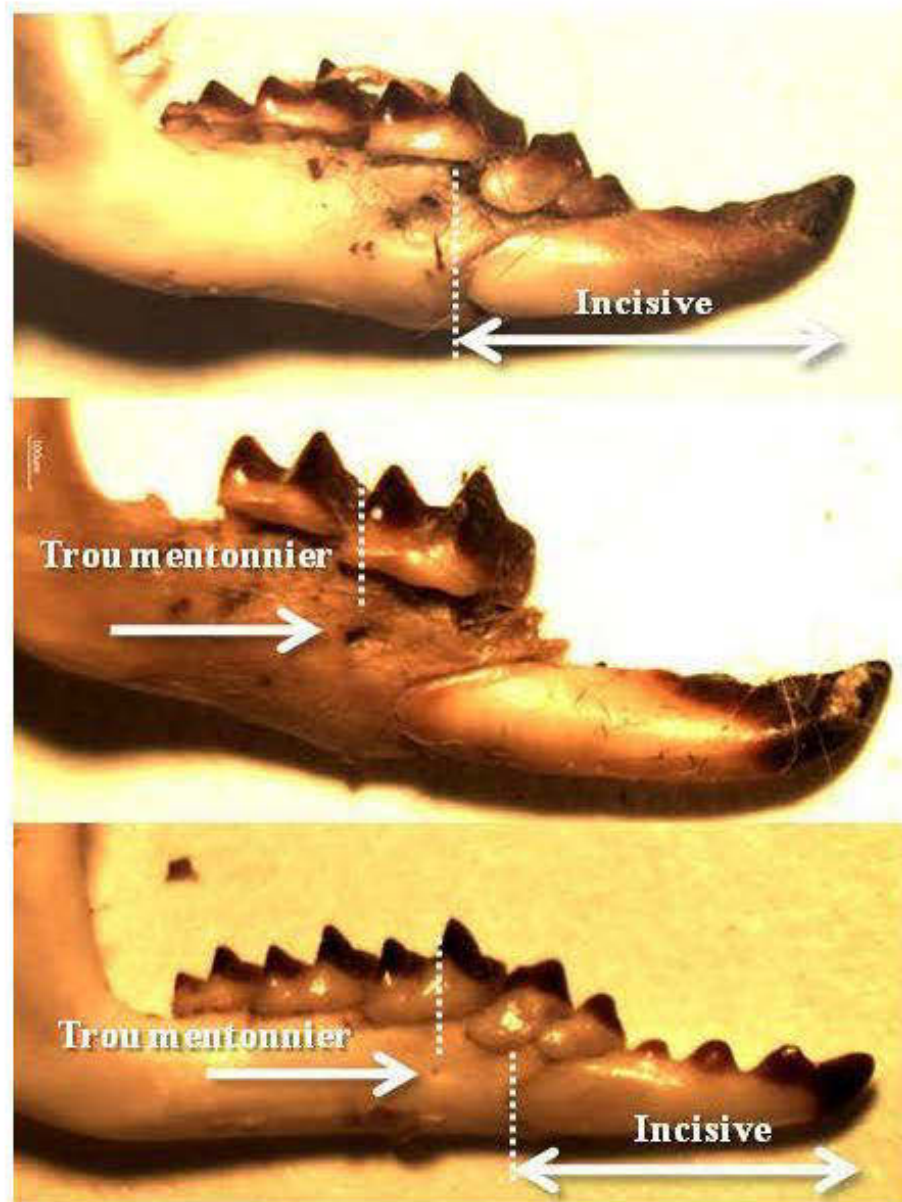


Figure 7. Position de l'incisive (haut) et du trou mentonnier (centre) de la grande musaraigne comparativement aux autres musaraignes inscrites dans la clé (bas).

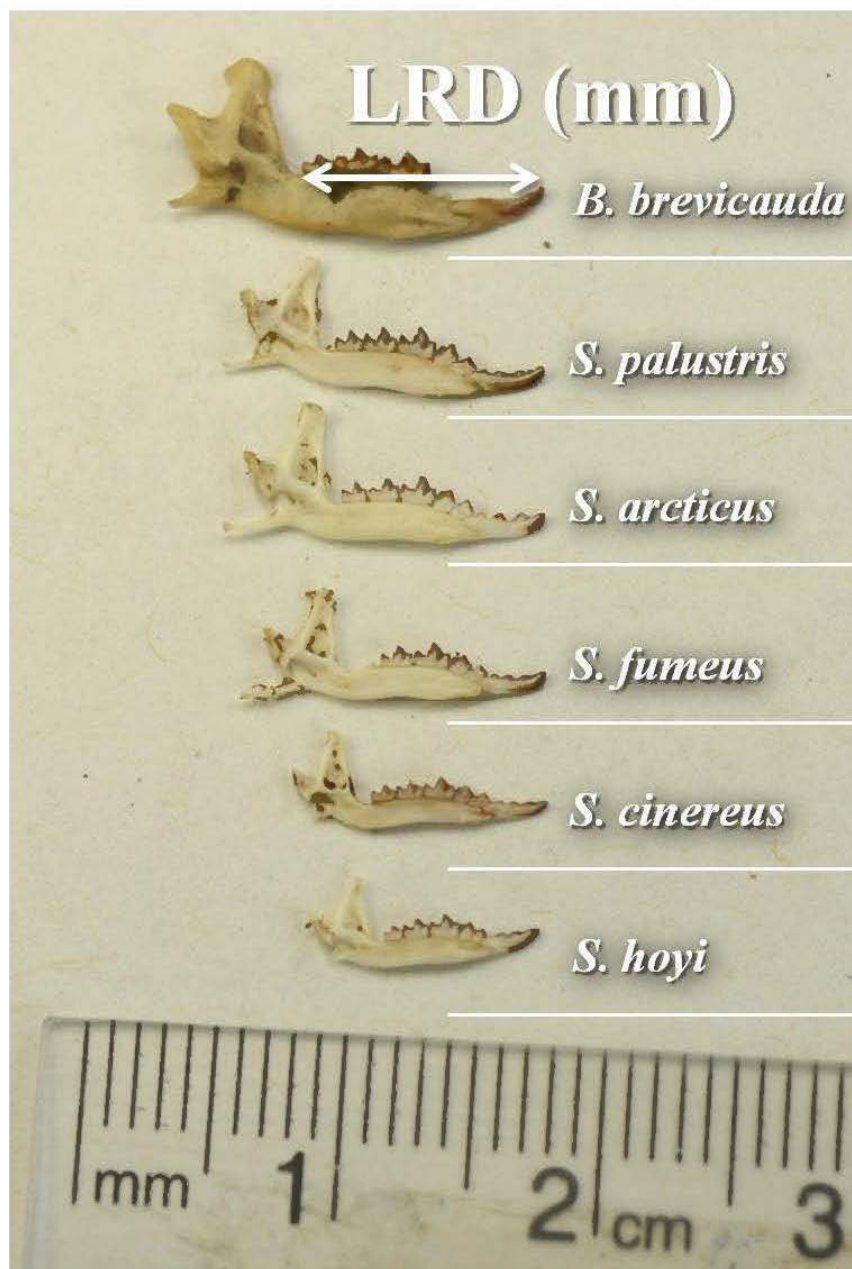


Figure 8. Longueur de la rangée dentaire (LRD) de la mandibule de six espèces de musaraignes.

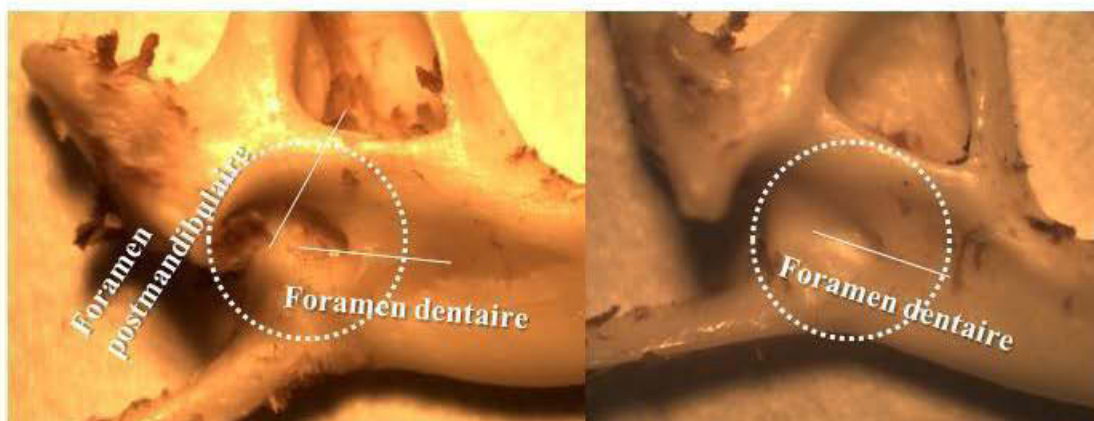


Figure 9. Foramen dentaire et postmandibulaire de la musaraigne arctique (gauche) ainsi que le foramen dentaire de la musaraigne fuligineuse (droite).



Figure 10. Forme dentaire des souris du genre *Peromyscus* (haut) et des souris sauteuses (bas).

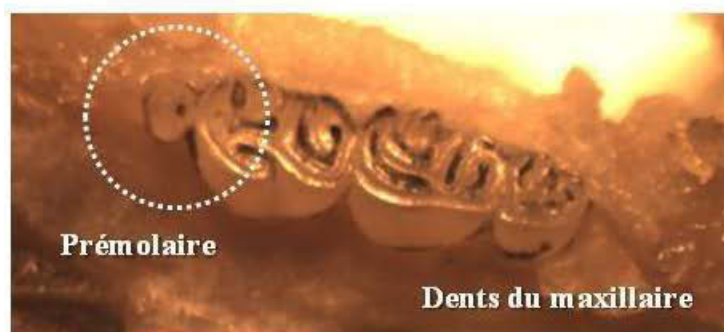


Figure 11. Prémolaire du maxillaire d'une souris sauteuse des champs.



Figure 12. Une molaire radiculaire (gauche) et une molaire aradiculaire (droite).



Figure 13. De gauche à droite : développement temporel des molaires radiculaires chez les campagnols à dos roux de Gapper et les phénacomys.



Figure 14. Bases des dents radiculaires lorsque les racines ne sont pas encore développées (gauche) et lorsqu'elles le sont (droite).



Figure 15. Bases des dents aradiculaires.



Figure 16. Rangées dentaires d'un campagnol à dos roux de Gapper (haut) et d'un phénacomys (bas). Le côté extérieur de la mandibule est vers le **haut**.

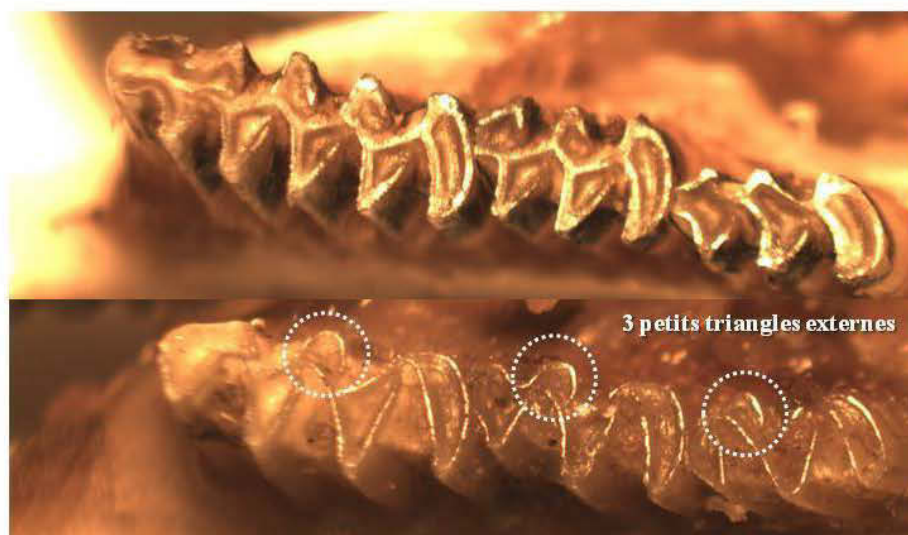


Figure 17. Rangées dentaires d'un campagnol des champs (haut) et d'un campagnol-lemming de Cooper (bas). Le côté extérieur de la mandibule est vers le haut.

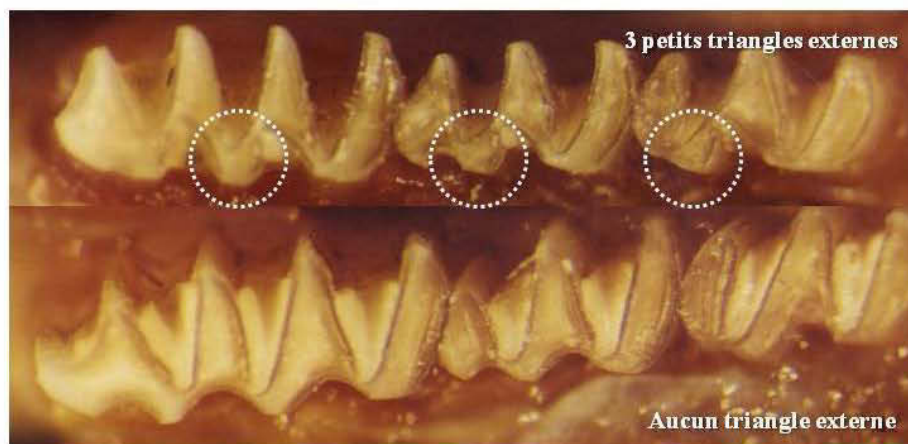


Figure 18. Rangées dentaires d'un campagnol-lemming de Cooper (haut) et d'un campagnol-lemming boréal (bas). Le côté extérieur de la mandibule est vers le bas (Photos : Gilles Lupien).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le but principal de cette étude était de déterminer si l'abondance des micromammifères dépend de la distribution des DLG, une forme de bois mort, dans les forêts de pessières à mousses aménagées de l'ouest du Québec. Les résultats montrent que la majorité des micromammifères boréaux utilisent les DLG de façon spécifique à l'espèce (chapitre 1). Le campagnol à dos roux de Gapper, le campagnol des champs, le campagnol-lemming de Cooper, la souris sylvestre et la musaraigne cendrée sont cinq espèces qui ont été retrouvées en plus grande abondance dans les sites avec un grand volume de DLG, comparativement aux sites avec peu de DLG.

Effet de mitigation des DLG en forêt boréale aménagée

Les coupes forestières ont souvent été associées à des impacts négatifs sur la faune terrestre car la récolte des arbres matures cause d'importants changements au niveau abiotique et biotique dans les peuplements forestiers. Les résultats présentés dans le chapitre 1 montrent clairement que non seulement la récolte des arbres matures a un effet négatif sur les micromammifères associés aux vieilles forêts (*i.e.* campagnol à dos roux de Gapper), mais que ces populations sont également dépendantes des modifications apportées au niveau du sol forestier. Les DLG représentent une composante importante du sol forestier et ils offrent plusieurs avantages aux micromammifères dont de l'humidité, des opportunités de nidification, un couvert de protection contre les prédateurs et une source de nourriture (*e.g.* champignons, insectes, mousses). Le bois mort au sol et laissé après la récolte forestière s'est avéré crucial pour le maintien des populations des micromammifères associés aux vieilles forêts. En effet, les campagnols à dos roux de Gapper ont été capturés en abondances similaires dans les parcelles de coupes partielles caractérisées par de grands volumes de DLG dégradés (11,4 m³ par 0,03 ha) comparativement aux parcelles des sites témoins caractérisés par de faibles volumes. D'autre part, les campagnols-lemmings de Cooper et les musaraignes cendrées ont répondu de façon positive aux volumes de DLG dégradés, principalement dans les parcelles de coupes totales. Le bois mort au sol semble donc avoir un effet «tampon» qui compense pour les impacts négatifs associés à la récolte des arbres matures vivants.

Les résultats du chapitre 1 mettent également en évidence que l'état de dégradation des DLG est une caractéristique discriminée par les micromammifères. Le campagnol à dos roux de Gapper, le campagnol-lemming de Cooper, la souris sylvestre ainsi que la musaraigne cendrée ont été retrouvées en plus grande abondance dans les sites avec de grands volumes de DLG dégradés. Ces réponses démographiques montrent que les DLG dégradés offrent probablement plus d'avantages aux micromammifères (*e.g.* humidité, nourriture). Il est donc essentiel de considérer l'état de dégradation des DLG après coupe lors de la planification de l'aménagement forestier pour le maintien et le renouvellement du bois mort. Dans le cas de notre site d'étude, les coupes ont été faites dans des forêts matures où peu de perturbations antérieures se sont produites : de grands volumes de DLG dégradés s'étaient donc accumulés avec le temps. Toutefois, des peuplements qui subissent une courte rotation de coupes n'ont fort probablement pas les volumes de DLG dégradés retrouvés dans nos sites. Ainsi, déterminer les densités (en volume surfacique) des DLG dégradés dans un peuplement est essentiel afin d'aménager les forêts pour le maintien des micromammifères. Les coupes partielles s'avèrent également intéressantes pour assurer un apport futur régulier de bois mort provenant des arbres matures laissés *in situ*.

Utilisation des DLG à plusieurs échelles spatiales

Les analyses faites à deux échelles spatiales se sont avérées très importantes afin de détecter les relations entre l'abondance des micromammifères et les volumes de DLG. Les analyses à fine échelle et à l'échelle du peuplement ont permis certaines inférences au niveau de la dynamique des populations que nous avons étudiées. Pour la majorité des espèces, l'utilisation des microhabitats a été détectée principalement à fine échelle: ce qui indique que les individus sont affectés de façon positive par les DLG. Toutefois, les campagnols des champs ont démontré une réponse positive aux volumes de DLG à une échelle plus grossière (peuplement) : ce qui suggère que les populations sont affectées par les DLG. Tel que vu au chapitre 1, ces effets liés aux différentes échelles spatiales indiquent donc que des effets de densité sont associés à l'utilisation des microhabitats par les micromammifères. Notre étude corrobore ce que plusieurs autres études ont montré (Krohne et Burgin, 1990; Bowman *et al.*, 2001; Oatway et Morris, 2007;

Davis *et al.*, 2010) : les interactions intra- et inter-espèces peuvent modifier la distribution spatiale des micromammifères indépendamment des ressources clés.

Améliorations potentielles au niveau du protocole expérimental

Quelques limites ont été identifiées au niveau de cette étude. Le nombre limité de sites d'échantillonnage s'est avéré problématique lors des analyses statistiques (chapitre 1). En effet, l'utilisation de modèles linéaires généralisés à effets mixtes requiert l'intégration de plusieurs paramètres liés aux effets aléatoires. Nous avons 48 sites de piégeage considérés indépendants grâce à une structure nichée des données et cela a probablement causé des imprécisions au niveau des estimations et des erreurs types. Certains modèles contenaient jusqu'à 12 variables. Toutefois, ces problèmes n'étaient pas majeurs et les analyses ont été complétées avec succès. Un plus grand échantillonnage aurait toutefois aidé à préciser les intervalles de confiances et à augmenter la confiance liée aux inférences.

L'utilisation de la fréquence de capture comme estimation d'abondance des micromammifères sous-tend plusieurs suppositions qui ne sont généralement pas toujours respectées. Par exemple, nous supposons que la probabilité de capturer (détecter) une espèce est la même pour toutes, à tout moment et ce, partout. Cependant, la température, les précipitations, le jour julien ainsi que d'autres facteurs peuvent influencer le comportement de chacun des individus et cela peut modifier grandement la fréquence de capture des micromammifères (Royle, 2004; Mazerolle *et al.*, 2007). Afin de remédier partiellement à ce problème, nous avons utilisé un système de piégeage niché et des modèles qui comprenaient des effets aléatoires adaptés afin de réduire les variations dues à l'espace. De plus, nous avons piégé les micromammifères dans les trois traitements forestiers de façon simultanée pour réduire la pseudoréplication temporelle.

En ce qui concerne les clés d'identification, les échantillons de certaines espèces étaient faibles et cela réduit la confiance des critères élaborés pour celles-ci. Il aurait été intéressant d'utiliser des spécimens capturés sur le territoire québécois lors d'études précédentes. Toutefois, la croissance définie des os pour les musaraignes rendent certains critères fiables malgré le faible échantillon, tel que la longueur de la rangée dentaire. Il serait intéressant de vérifier la fiabilité de ces critères avec d'autres spécimens lors d'études subséquentes à celle-ci.

Quelques pistes intéressantes pourraient être considérées afin de poursuivre l'étude des relations entre les DLG, les micromammifères et l'aménagement forestier. Il aurait été intéressant d'échantillonner les micromammifères pendant les autres saisons (*i.e.* automne, hiver et printemps). En effet, l'utilisation de pièges *Sherman* à capture vivante combinée à plusieurs visites journalières permettent un échantillonnage hivernal avec un nombre de mortalités restreint (Merritt, 1986). L'utilisation de tubes munis de rubans adhésifs permet également d'échantillonner les micromammifères en période de froid extrême avec un minimum de mortalité (Schwingel et Norment, 2010). Le froid, l'accumulation de neige et la perte du couvert végétal changent certaines habitudes d'alimentation de plusieurs micromammifères. Par exemple, les campagnols-lemmings de Cooper mangent des mousses principalement en hiver (Linzey, 1983). Les DLG offrent un habitat intéressant pour une grande diversité de mousses (J. Arseneault, *commentaire personnel*). Il serait donc possible que l'utilisation des DLG par les campagnols-lemmings de Cooper soit accentuée en hiver pour se nourrir. Les insectivores pourraient accentuer leur utilisation des DLG en hiver et profiter des larves xylophages en dormance. En plus de l'hiver, le printemps serait également une saison intéressante pour étudier l'utilisation des microhabitats par les micromammifères. Vanderwel *et al.* (2010) ont démontré que les campagnols à dos roux de Gapper discriminent les sites avec beaucoup de DLG des sites avec peu de DLG de façon beaucoup plus forte pendant la période printanière.

Avantages liés à l'utilisation des nouvelles clés d'identification

La méthode employée pour identifier les micromammifères est souvent négligée par plusieurs chercheurs et l'omission de leur description pose parfois des problèmes au niveau de la fiabilité des résultats (Gilles Lupien, *commentaire personnel*). Les micromammifères vivants sont particulièrement difficiles à identifier en raison de la ressemblance morphologique des différentes espèces retrouvées en forêt boréale. De plus, il est parfois impossible de distinguer certains critères d'identification importants lorsque les spécimens sont sales et/ou mouillés. La clé d'identification des micromammifères vivants (C1) présentée en C1 peut être utilisée afin d'utiliser un maximum de critères utiles lorsque les spécimens sont difficiles à distinguer. La fiabilité des identifications de certaines espèces est alors augmentée (taux de succès de plus de 90%). Dans certains cas, lorsque les micromammifères ont été victimes de prédation, la clé

d'identification des restes osseux (C2) est idéale pour identifier les micromammifères. Grâce à cette clé, il ne suffit que d'une moitié de la mandibule du spécimen pour identifier la majorité des espèces. Cette clé, qui utilise des critères déjà documentés, est, à notre connaissance, une première en Amérique du Nord. Sa plus grande utilité sera de faciliter le travail de plusieurs chercheurs visant à identifier des restes osseux dans des nids de prédateurs aviaires.

Enfin, le bois mort au sol est un attribut essentiel pour la faune et la flore, dont les micromammifères. Cette ressource offre de l'humidité, de la nourriture, des opportunités de nidification et un couvert de protection contre les prédateurs. Par conséquent, le campagnol à dos roux de Gapper, une espèce souvent associée aux forêts âgées, profite de ce bois mort au sol de moins en moins abondant dans les paysages aménagés dépourvus de forêts âgées. D'autres espèces de micromammifères, telles que la souris sylvestre et le campagnols-lemming de Cooper sont également plus abondantes dans des coupes forestières où un grand volume de DLG dégradés est maintenu. Les micromammifères exercent plusieurs rôles écologiques dans un vaste éventail d'écosystèmes. En ayant une meilleure connaissance de leur utilisation des microhabitats, il est plus facile d'aménager le territoire afin d'assurer le maintien de leurs populations dans des paysages affectés par des perturbations anthropiques. Non seulement les micromammifères tireraient avantage du maintien de bois mort, mais d'autres espèces appartenant à plusieurs niveaux trophiques seraient également affectées de façon positive.

BIBLIOGRAPHIE POUR L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALES

- Amaranthus, M., Trappe, J.M., Bednar, L., Arthur, D., 1994. Hypogeous fungal production in mature douglas-fir forest fragments and surrounding plantations and its relation to coarse woody debris and animal mycophagy. *Can. J. For. Res.* 24, 2157-2165.
- Assemblée nationale du Québec, 2005. Projet de loi n° 71: Loi modifiant la Loi sur les forêts et d'autres dispositions législatives en matière forestière. Assemblée Nationale du Québec, Québec.
- Barnum, S.A., Manville, C.J., Tester, J.R., Carmen, W.J., 1992. Path selection by *Peromyscus leucopus* in the presence and absence of vegetative cover. *J. Mammal.* 73, 797-801.
- Barry, R.E., Jr., Francq, E.N., 1980. Orientation to landmarks within the preferred habitat by *Peromyscus leucopus*. *J. Mammal.* 61, 292-303.
- Base de données nationale sur les forêts, 2011. Superficie récoltée par tenure, par méthode de récolte et par province ou territoire. Conseil canadien des ministres des forêts, URL : http://nfdp.ccfm.org/data/compendium/html/comp_62f.html (visité en Août 2011).
- Beneski, J.T., Stinson, D.W., 1987. *Sorex palustris*. *Mammalian Species* 296, 1-6.
- Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S., Lecomte, N., 2007. Using knowledge of natural disturbance to inform sustainable forest management for the northern Clay Belt. *Forest Chron.* 83, 326-337.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P., Lesieur, D., 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Can. J. For. Res.* 31, 384-391.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Leduc, A., Harvey, B., 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fenn.* 36, 81-95.
- Bergeron, Y., Harvey, B., 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *For. Ecol. Manage.* 92, 235-242.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., Gauthier, S., 1999. Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: stand- and forest-level considerations. *Forest Chron.* 75, 49-54.
- Bouchard, M., 2008. La sylviculture dans un contexte d'aménagement écosystémique en forêt boréale et en forêt mixte. In: Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y. (Eds.), *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec, Québec, pp. 335-359.

- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., 2009. Logging history (1820-2000) of a heavily exploited southern boreal forest landscape: insights from sunken logs and forestry maps. *For. Ecol. Manage.* 258, 1359-1368.
- Bowman, J., Forbes, G.J., Dilworth, T.G., 2001. The spatial component of variation in small-mammal abundance measured at three scales. *Can. J. Zool.* 79, 137-144.
- Bowman, J.C., Sleep, D., Forbes, G.J., Edwards, M., 2000. The association of small mammals with coarse woody debris at log and stand scales. *For. Ecol. Manage.* 129, 119-124.
- Brannon, M.P., 2000. Niche relationships of two syntopic species of shrews, *Sorex fumeus* and *S. cinereus*, in the southern appalachian mountains. *J. Mammal.* 81, 1053-1061.
- Bury, R.B., Corn, P.S., 1987. Evaluation of pitfall trapping in northwestern forests: trap arrays with drift fences. *J. Wildl. Manage.* 51, 112-119.
- Butts, S.R., McComb, W.C., 2000. Associations of forest-floor vertebrates with coarse woody debris in managed forests of western Oregon. *J. Wildl. Manage.* 64, 95-104.
- Carey, A.B., Johnson, M.L., 1995. Small mammals in managed, naturally young, and old-growth forests. *Ecol. Appl.* 5, 336-352.
- Cheveau, M., 2003. Dynamique naturelle des petits mammifères et effets des coupes partielles sur la structure de leurs populations en forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord. In: Université du Québec à Montréal, Montréal, p. 98.
- Claridge, A.W., Trappe, J.M., Cork, S.J., Claridge, D.L., 1999. Mycophagy by small mammals in the coniferous forests of North America: nutritional value of sporocarps of *Rhizopogon vinicolor*, a common hypogeous fungus. *Journal of Comparative Physiology* 169, 172-178.
- Clarkson, D.A., Mills, L.S., 1994. Hypogeous sporocarps in forest remnants and clearcuts in southwest Oregon. *Northwest Sci.* 68, 259-265.
- Coulombe, G., Huot, J., Arseneault, J., Baucé, E., Bernard, J.T., Bouchard, A., Liboiron, M.A., Szaraz, G., 2004. Rapport de la commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. Bibliothèque nationale du Québec, Québec.
- Conseil canadien des ministres des forêts. 2009. Termes – terminologie de la sylviculture au Canada (BDNF). Consulté le 25 mai 2010. http://nfdp.ccfm.org/terms/terms_f.php?letter=c, [En ligne].
- Crête, M., Drolet, B., Huot, J., Fortin, M.J., Doucet, G.J., 1995. Chronoséquence après feu de la diversité de mammifères et d'oiseaux au nord de la forêt boréale québécoise. *Canadian Journal of Forest Research* 25, 1509-1518.
- Davis, J.C., Castleberry, S.B., Kilgo, J.C., 2010. Influence of coarse woody debris on the soricid community in southeastern Coastal Plain pine stands. *J. Mammal.* 91, 993-999.

- Etcheverry, P., Ouellet, J.P., Crete, M., 2005. Response of small mammals to clear-cutting and precommercial thinning in mixed forests of southeastern Quebec. *Can. J. For. Res.* 35, 2813-2822.
- Fisher, J.T., Wilkinson, L., 2005. The response of mammals to forest fire and timber harvest in the North American boreal forest. *Mamm. Rev.* 35, 51-81.
- Fitzgerald, V.J., Wolff, J.O., 1988. Behavioral responses of escaping *Peromyscus leucopus* to wet and dry substrata. *J. Mammal.* 69, 825-828.
- Ford, W.M., Rodrigue, J.L., 2001. Soricid abundance in partial overstory removal harvests in riparian areas in an industrial forest landscape of the central Appalachians. *For. Ecol. Manage.* 152, 159-168.
- Fraver, S., Wagner, R.G., Day, M., 2002. Dynamics of coarse woody debris following gap harvesting in the Acadian forest of central Maine, USA. *Can. J. For. Res.* 32, 2094-2105.
- Fuller, A.K., Harrison, D.J., Lachowski, H.J., 2004. Stand scale effects of partial harvesting and clearcutting on small mammals and forest structure. *For. Ecol. Manage.* 191, 373-386.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y., 2008. *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec, Québec.
- Getz, L.L., 1961a. Factors influencing the local distribution of *Microtus* and *Synaptomys* in Southern Michigan. *Ecology* 42, 110-119.
- Getz, L.L., 1961b. Factors influencing the local distribution of shrews. *Am. Midl. Nat.* 65, 67-88.
- Getz, L.L., 1968. Influence of water balance and microclimate on the local distribution of the redback vole and white-footed mouse. *Ecology* 49, 276-286.
- Gitzen, R.A., West, S.D., Maguire, C.C., Manning, T., Halpern, C.B., 2007. Response of terrestrial small mammals to varying amounts and patterns of green-tree retention in Pacific Northwest forests. *For. Ecol. Manage.* 251, 142-155.
- Goodburn, J.M., Lorimer, C.G., 1998. Cavity trees and coarse woody debris in old-growth and managed northern hardwood forests in Wisconsin and Michigan. *Canadian Journal of Forest Research* 28, 427-438.
- Greenberg, C.H., 2002. Response of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) to coarse woody debris and microsite use in southern Appalachian treefall gaps. *For. Ecol. Manage.* 164, 57-66.
- Hanski, I., Hansson, L., Henttonen, H., 1991. Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *J. Anim. Ecol.* 60, 353-367.

- Hanski, I., Parviainen, P., 1985. Cocoon predation by small mammals, and pine sawfly population dynamics. *Oikos* 45, 125-136.
- Hautala, H., Jalonen, J., Laaka-Lindberg, S., Vanha-Majamaa, I., 2004. Impacts of retention felling on coarse woody debris (CWD) in mature boreal spruce forests in Finland. *Biodivers. Conserv.* 13, 1541-1554.
- Hayes, J.P., Cross, S.P., 1987. Characteristics of logs used by western red-backed voles, *Clethrionomys californicus*, and deer mice, *Peromyscus maniculatus*. *Can. Field-Nat.* 101, 543-546.
- Homyack, J.A., Harrison, D.J., Krohn, W.B., 2005. Long-term effects of precommercial thinning on small mammals in northern Maine. *For. Ecol. Manage.* 205, 43-57.
- Imbeau, L., Monkkonen, M., Desrochers, A., 2001. Long-term effects of forestry on birds of the eastern Canadian boreal forests: a comparison with Fennoscandia. *Conserv. Biol.* 15, 1151-1162.
- Jacobs, K.M., Luoma, D.L., 2008. Small mammal mycophagy response to variations in green-tree retention. *J. Wildl. Manage.* 72, 1747-1755.
- Jenkins, M.A., Webster, C.R., Parker, G.R., Spetich, M.A., 2004. Coarse woody debris in managed central hardwood forests of Indiana, USA. *For. Sci.* 50, 781-792.
- Kaminski, J.A., Davis, M.L., Kelly, M., Keyser, P.D., 2007. Disturbance effects on small mammal species in a managed Appalachian forest. *Am. Midl. Nat.* 157, 385-397.
- Kirkland, G.L., 1977. Responses of small mammals to the clearcutting of Northern Appalachian forests. *J. Mammal.* 58, 600-609.
- Kirkland, G.L., 1990. Patterns of initial small mammal community change after clearcutting of temperate North American forests. *Oikos* 59, 313-320.
- Klenner, W., Sullivan, T.P., 2009. Partial and clearcut harvesting of dry Douglas-fir forests: implications for small mammal communities. *For. Ecol. Manage.* 257, 1078-1086.
- Krohne, D.T., Burgin, A.B., 1990. The scale of demographic heterogeneity in a population of *Peromyscus leucopus*. *Oecologia* 82, 97-101.
- Le Blanc, M.L., Fortin, D., Darveau, M., Ruel, J.C., 2010. Short term response of small mammals and forest birds to silvicultural practices differing in tree retention in irregular boreal forests. *Ecoscience* 17, 334-342.
- Linzey, A.V., 1983. *Synaptomys cooperi*. *Mammalian Species*, 1-5.
- Loeb, S.C., 1999. Responses of small mammals to coarse woody debris in a southeastern pine forest. *J. Mammal.* 80, 460-471.

- Lupien, G., 2001. Recueil photographique des caractéristiques morphologiques servant à l'identification des micromammifères du Québec: volume I - insectivores. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Jonquière.
- Lupien, G., 2002. Recueil photographique des caractéristiques morphologiques servant à l'identification des micromammifères du Québec: volume II - rongeurs. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Jonquière.
- Maidens, D.A., Menzel, M.A., Laerm, J., 1998. Notes on the effect of size and level of decay of coarse woody debris on relative abundance of shrews and salamanders in the southern Appalachian Mountains. *Georgia J. Sci.* 56, 226-233.
- Maisonneuve, C., Mc Nicoll, R., St-Onge, S., Desrosiers, A., 1997. Clé d'identification des micromammifères du Québec. Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec, Québec.
- Manning, J.A., Edge, W.D., 2004. Small mammal survival and downed wood at multiple scales in managed forests. *J. Mammal.* 85, 87-96.
- Maser, C., Anderson, R.G., Cromack, J., K., Williams, J.T., Martin, R.E., 1979. Dead and down woody material. In: Thomas, J.W. (Ed.), *Wildlife habitats in managed forests, the Blue Mountains of Oregon and Washington*. USDA Agricultural Handbook, pp. 78-95.
- Maser, C., Trappe, J.M., Nussbaum, R.A., 1978. Fungal-small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forests. *Ecology* 59, 799-809.
- Mazerolle, M.J., Bailey, L.L., Kendall, W.L., Royle, J.A., Converse, S.J., Nichols, J.D., 2007. Making great leaps forward: accounting for detectability in herpetological field studies. *J. Herpetol.* 41, 672-689.
- McCay, T.S., Komoroski, M.J., 2004. Demographic responses of shrews to removal of coarse woody debris in a managed pine forest. *For. Ecol. Manage.* 189, 387-395.
- McDonough, T.J., Rexstad, E., 2005. Short-term demographic response of the red-backed vole to spruce beetle infestations in Alaska. *J. Wildl. Manage.* 69, 246-254.
- Merritt, J.F., 1981. *Clethrionomys gapperi*. *Mammalian Species*, 1-9.
- Merritt, J.F., 1986. Winter survival adaptations of the short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*) in an Appalachian Montane Forest. *J. Mammal.* 67, 450-464.
- Meyer, M.D., North, M.P., Kelt, D.A., 2005. Short-term effects of fire and forest thinning on truffle abundance and consumption by *Neotamias speciosus* in the Sierra Nevada of California. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 1061-1070.
- Mills, L.S., 1995. Edge effects and isolation: red-backed voles on forest remnants. *Conserv. Biol.* 9, 395-403.

- Morris, D.W., MacEachern, J.T., 2010. Active density-dependent habitat selection in a controlled population of small mammals. *Ecology* 91, 3131-3137.
- Moseley, K.R., Owens, A.K., Castleberry, S.B., Ford, W.M., Kilgo, J.C., McCay, T.S., 2008. Soricid response to coarse woody debris manipulations in Coastal Plain loblolly pine forests. *For. Ecol. Manage.* 255, 2306-2311.
- Moses, R.A., Boutin, S., 2001. The influence of clear-cut logging and residual leave material on small mammal populations in aspen-dominated boreal mixedwoods. *Can. J. For. Res.* 31, 483-495.
- Nagorsen, D.W., 2002. An identification manual to the small mammals of British Columbia. Ministry of Sustainable Resource Management, British Columbia.
- Oatway, M.L., Morris, D.W., 2007. Do animals select habitat at small or large scales? an experiment with meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Can. J. Zool.* 85, 479-487.
- Olszewski, J.L., 1968. Role of uprooted trees in the movements of rodents in forests. *Oikos* 19, 99-104.
- Orrock, J.L., Pagels, J.F., 2002. Fungus consumption by the southern red-backed vole (*Clethrionomys gapperi*) in the Southern Appalachians. *Am. Midl. Nat.* 147, 413-418.
- Orrock, J.L., Pagels, J.F., 2003. Tree communities, microhabitat characteristics, and small mammals associated with the endangered rock vole, *Microtus chrotorrhinus*, in Virginia. *Southeast. Nat.* 2, 547-558.
- Ovaska, K., Herman, T.B., 1986. Fungal consumption by six species of small mammals in Nova Scotia. *J. Mammal.* 67, 208-211.
- Pearce, J., Venier, L., 2005. Small mammals as bioindicators of sustainable boreal forest management. *For. Ecol. Manage.* 208, 153-175.
- Pedlar, J.H., Pearce, J.L., Venier, L.A., McKenney, D.W., 2002. Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada. *For. Ecol. Manage.* 158, 189-194.
- Pusenius, J., Schmidt, K.A., 2002. The effects of habitat manipulation on population distribution and foraging behavior in meadow voles. *Oikos* 98, 251-262.
- Pyare, S., Longland, W.S., 2001. Patterns of ectomycorrhizal-fungi consumption by small mammals in remnant old-growth forests of the sierra nevada. *J. Mammal.* 82, 681-689.
- Rhoades, F., 1986. Small mammal mycophagy near woody debris accumulations in the Stehekin River Valley, Washington. *Northwest Sci.* 60, 150-153.
- Roche, B.E., Schulte-Hostedde, A.I., Brooks, R.J., 1999. Route choice by deer mice (*Peromyscus maniculatus*): reducing the risk of auditory detection by predators. *Am. Midl. Nat.* 142, 194-197.

- Royle, J.A., 2004. N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics* 60, 108-115.
- Schwingel, H., Norment, C., 2010. Use of hair tubes to detect small-mammal winter activity in a northern forest habitat. *Northeast. Nat.* 17: 531-540
- Simon, N.P.P., Stratton, C.B., Forbes, G.J., Schwab, F.E., 2002. Similarity of small mammal abundance in post-fire and clearcut forests. *For. Ecol. Manage.* 165, 163-172.
- St-Laurent, M.H., Ferron, J., Haché, S., Gagnon, R., 2008. Planning timber harvest of residual forest stands without compromising bird and small mammal communities in boreal landscapes. *For. Ecol. Manage.* 254, 261-275.
- Stapanian, M.A., Sundberg, S.D., Baumgardner, G.A., Liston, A., 2004. Alien plant species composition and associations with anthropogenic disturbance in North American forests. *Plant Ecol.* 139, 49-62.
- Stevenson, J.D., MacKenzie, K.L., Mahon, T.E., 1998. Response of small mammals and birds to partial cutting and clearcutting in northwest British Columbia. *Forest Chron.* 74, 703-713.
- Sturtevant, B.R., Bissonette, J.A., Long, J.N., Roberts, D.W., 1997. Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. *For. Ecol. Manage.* 254, 261-275.
- Sullivan, T.P., Sullivan, D.S., 2001. Influence of variable retention harvests on forest ecosystems. II. diversity and population dynamics of small mammals. *J. Appl. Ecol.* 38, 1234-1252.
- Sullivan, T.P., Sullivan, D.S., Lindgren, P.M.F., 2008. Influence of variable retention harvests on forest ecosystems: plant and mammal responses up to 8 years post-harvest. *For. Ecol. Manage.* 254, 239-254.
- Terwilliger, J., Pastor, J., 1999. Small mammals, ectomycorrhizae, and conifer succession in beaver meadows. *Oikos* 85, 83-94.
- Thomas, S.L., Wagner, R.G., Halteman, W.A., 2009. Influence of harvest gaps and coarse woody material on click beetles (Coleoptera: Elateridae) in Maine's Acadian forest. *Biodivers. Conserv.* 18, 2405-2419.
- Thompson, R.L., Chambers, C.L., McComb, B.C., 2009. Home range and habitat of western red-backed voles in the Oregon Cascades. *Northwest Sci.* 83, 46-56.
- Ucitel, D., Christian, D.P., Graham, J.M., 2003. Vole use of coarse woody debris and implications for habitat and fuel management. *J. Wildl. Manage.* 67, 65-72.
- van Zyll de Jong, C.G., 1983. *Traité des mammifères du Canada. 1. Les marsupiaux et les insectivores.* Musée national des sciences naturelles, Ottawa.

- Vanderwel, M.C., Malcolm, J.R., Caspersen, J.P., Newman, M.A., 2010. Fine-scale habitat associations of red-backed voles in boreal mixedwood stands. *J. Wildl. Manage.* 74, 1492-1501.
- Vanderwel, M.C., Malcolm, J.R., Smith, S.A., Islam, N., 2006. Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. *For. Ecol. Manage.* 225, 190-199.
- Vanderwel, M.C., Mills, S.C., Malcolm, J.R., 2009. Effects of partial harvesting on vertebrate species associated with late-successional forests in Ontario's boreal region. *Forest Chron.* 85, 91-104.
- Virkalla, R., Toivonen, H., 1999. Maintaining biological diversity in Finnish forests. Finnish Environment Institute, Helsinki.
- Zwolak, R., 2009. A meta-analysis of the effects of wildfire, clearcutting, and partial harvest on the abundance of North American small mammals. *For. Ecol. Manage.* 258, 539-545.