

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

EFFETS DE LA DISPONIBILITÉ POTENTIELLE EN NIDS ET EN NOURRITURE SUR L'ABONDANCE
DU GRAND POLATOUCHE (*GLAUCOMYS SABRINUS*) EN FORÊT BORÉALE MIXTE DE L'EST DU
CANADA.

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉE DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
PAULINE PRIOL

AOUT 2013

DÉDICACE

À ma famille, Jessica et Pablo,
pour avoir rendu cette aventure grand froid et
rencontres fauniques incroyables possible,
ma plus sincère reconnaissance
pour votre soutien et votre enthousiasme à
toute épreuve!

AVANT-PROPOS

Conformément aux exigences du programme de maîtrise en biologie, ce mémoire comprend un article rédigé en anglais, portant sur une étude visant à déterminer l'importance des cavités sur l'abondance et la dynamique de population du Grand Polatouche en forêt boréale mixte, ainsi qu'une introduction et une conclusion générales. Cet article a été soumis au périodique scientifique *Methods in Ecology and Evolution*, dans le cadre des proceedings d'Euring (conférence de statistiques en écologie, s'étant déroulée début mai 2013 en Géorgie, USA) durant laquelle une affiche a été présentée.

Mes remerciements vont tout d'abord à Pierre Drapeau et Louis Imbeau mes directeurs, et notamment à Louis, pour sa disponibilité, son enthousiasme et sa confiance. Je tiens également à remercier chaleureusement Marc Mazerolle, fortement impliqué dans ce projet, pour sa disponibilité sans faille, ainsi que pour le partage de sa passion, qu'il aura su facilement me transmettre. A vous deux, je tiens surtout à vous dire combien j'ai apprécié travailler en votre compagnie, votre investissement et vos valeurs humaines constituent à mon sens les principales qualités de grands chercheurs, avec l'efficacité et l'ingéniosité. Grâce à vous, cette expérience très positive restera gravée dans ma mémoire, et qui sait me poussera peut être un jour à poursuivre dans la recherche! Merci également à Suzanne Brais, Pierre Cartier, Pascal Drouin, Nicole Fenton, Brian Harvey, Daniele Laporte et Marie-Hélène Longpré pour votre bonne humeur, votre professionnalisme et pour le côté Humain, Audacieux et Créatif. Je tiens également à remercier mes évaluateurs externes (M-A Villard et J-F Robitaille) pour la pertinence de leurs remarques.

Un grand merci également à toutes les personnes qui se sont investies avec passion dans ce projet, et notamment à Ariane Santamaria-Bouvier du Centre Québécois sur la Santé des Animaux Sauvages de la Faculté de médecine vétérinaire de l'Université de Montréal pour la formation à la manipulation et à l'anesthésie des polatouches, au Comité d'Éthique Animale pour l'intérêt et l'efficacité d'un travail bénévole bien réalisé, Pierre Fournier du Ministère des Ressources Naturelles pour la visite des sites et des nichoirs et pour tous les échanges,

Jessica Ramière pour son efficacité sans faille sur le terrain, son organisation et ses bonnes idées pratiques, Pauline Suffice et Benoit Tendeng pour le coup de main en période nocturne et Marion Ségué pour le dépannage occasionnel. Merci également à Caroline Trudeau sans qui ce projet n'aurait pu être possible.

Je tiens également à remercier tout particulièrement mes parents, pour le soutien moral et technique dans la mise en œuvre de cette aventure dans le grand nord.

Ce projet a été rendu possible grâce au support financier du Fonds de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et de la chaire industrielle CRNSG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable.

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|--|-------------|
| DEDICACE | ii |
| AVANT-PROPOS..... | iii |
| LISTE DES TABLEAUX..... | vi |
| LISTE DES FIGURES | VII |
| RÉSUMÉ | viii |
| I. INTRODUCTION GÉNÉRALE..... | 1 |
| CONTEXTE | 1 |
| PRÉSENTATION DU GRAND POLATOUCHE | 1 |
| OBJECTIFS DE RECHERCHE | 10 |
| II. ARTICLE | |
| USING <i>N</i>-MIXTURE MODELS TO TEST CAVITY LIMITATION ON NORTHERN FLYING SQUIRREL DEMOGRAPHIC PARAMETERS AFTER EXPERIMENTAL NEST BOX SUPPLEMENTATION..... | 11 |
| ABSTRACT..... | 13 |
| INTRODUCTION | 15 |
| METHODS..... | 16 |
| RESULTS | 22 |
| DISCUSSION | 28 |
| RECOMMENDATIONS FOR MANAGEMENT | 31 |
| ACKNOWLEDGEMENTS..... | 32 |
| REFERENCES | 33 |
| III. CONCLUSION GÉNÉRALE | 37 |
| COMPLÉMENT DE MAITRISE..... | 38 |
| PERSPECTIVES DE RECHERCHE | 38 |
| LISTE DES RÉFÉRENCES POUR L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALES | 40 |

LISTE DES TABLEAUX

| TABLEAUX | PAGE |
|---|------|
| 1. Modèles candidats N -mélangés à multiples saisons, construits à partir des données d'abondance de Grand Polatouche dans le nord-ouest du Québec, Canada, en 2008 et 2012. | 20 |
| 2. Résultats de la sélection de modèles présentant les cinq premiers modèles basés sur le critère d'Akaike (AICc), montrant la distance entre chaque modèle avec le meilleur modèle ($\Delta AICc$), le poids d'Akaike (ω_i) et le nombre de paramètres (K) pour les données d'abondance du Grand Polatouche dans le nord-ouest du Québec, Canada, en 2008 et 2012..... | 24 |
| 3. Estimés résultants de l'inférence multi-modèles pour l'abondance du Grand Polatouche en 2008 (λ), le taux de recrutement (γ), la survie apparente (ϵ) et la probabilité de détection (p) dans le nord-ouest du Québec, Canada, en 2008 et 2012. L'intervalle de confiance à 95% excluant zéro indique que la variable considérée présente un effet sur le paramètre d'intérêt..... | 24 |

LISTE DES FIGURES

| FIGURE | PAGE |
|---|------|
| 1a. Augmentation de l'abondance du Grand Polatouche en 2008 avec la surface terrière de conifères au nord-ouest du Québec, Canada. Les résultats sont basés sur les prédictions pondérées par les modèles. Les lignes pointillées indiquent l'intervalle de confiance à 95%..... | 25 |
| 1b. Diminution de l'abondance du Grand Polatouche en 2008 avec la surface terrière de chicots au nord-ouest du Québec, Canada. Les résultats sont basés sur les prédictions pondérées par les modèles. Les lignes pointillées indiquent l'intervalle de confiance à 95%..... | 26 |
| 2a. Variation de la probabilité de détection du Grand Polatouche en 2008 (ligne pleine) et en 2012 (ligne pointillée) en fonction des précipitations, dans le nord-ouest du Québec, Canada. Les résultats sont basés sur les prédictions pondérées par les modèles..... | 27 |
| 2b. Variation de la probabilité de détection du Grand Polatouche en 2008 (ligne pleine) et en 2012 (ligne pointillée) en fonction du Jour-Julien, dans le nord-ouest du Québec, Canada. Les résultats sont basés sur les prédictions pondérées par les modèles..... | 28 |

RÉSUMÉ

Le Grand Polatouche (*Glaucomys sabrinus*) est un rongeur arboricole et cavicole associé aux gros arbres et aux vieilles forêts non perturbées. Cette espèce est considérée non seulement comme une espèce clé des forêts de conifères, mais également comme une espèce indicatrice d'aménagement durable en Amérique du Nord. Les résultats d'une étude de 2008 ont cependant montré que la disponibilité en cavités ne semblait pas limiter la présence de l'espèce en forêt boréale québécoise. Nous avons donc réalisé une expérience dans laquelle nous avons ajouté des cavités artificielles (nichoirs) sur la moitié des sites étudiés en 2008 (n=56), afin de déterminer par piégeage, 4 ans plus tard, si la disponibilité de cette ressource influence l'abondance locale de l'espèce ainsi que la dynamique de ses populations. Nous supposons que 1) l'abondance initiale augmente selon la disponibilité potentielle en nourriture (mesurée par la surface terrière de conifères) et en cavités (mesurée par la surface terrière de chicots); 2) l'ajout de nichoirs aura une influence positive sur le taux de recrutement et la survie apparente des polatouches et que 3) l'effet de l'ajout de nichoirs dépendra de la disponibilité naturelle en nourriture et en cavités sur chaque site. En prenant en compte l'effet de l'année, des précipitations et de la hauteur des pièges sur la probabilité de détection, nous avons analysé les données selon des modèles N-mélangés (*N-mixture model*). L'abondance initiale est influencée par la disponibilité en nourriture mais pas par la disponibilité en cavités. De plus, ni l'ajout de nichoirs, ni les caractéristiques des sites n'expliquent l'abondance des populations de polatouches après l'ajout de nichoirs, bien que tous les sites non occupés en 2008 sauf un aient été colonisés en 2012. Nos résultats confirment l'aspect opportuniste de l'espèce et suggèrent que le Grand polatouche n'est peut être pas une bonne espèce indicatrice de vieilles forêts dans nos forêts boréales mixtes.

Mots-clés: modèles à multiples saisons; détection; dynamique de population; disponibilité des ressources; sélection d'habitat; *Glaucomys sabrinus*

I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Contexte

La diminution de superficie des vieilles forêts, de même que de la disponibilité en matière ligneuse morte et en arbres vivants de gros diamètres, tant à l'échelle des peuplements qu'à celle des paysages, est présentement considérée comme l'une des principales menaces pour la diversité biologique dans les forêts aménagées. La gestion forestière actuelle réalisée en forêt boréale, malgré l'implantation de l'aménagement écosystémique et de la certification environnementale, conduit pourtant encore à d'importantes modifications du paysage entraînant d'importantes perturbations pour les organismes vivants associés aux peuplements matures (Drapeau *et al.* 2009). Il est cependant difficile aujourd'hui, de définir si ces organismes sont capables de s'adapter aux modifications du paysage, ou s'ils dépendent des habitats résiduels laissés en place. La question se pose tout particulièrement pour les organismes dépendant prioritairement de structures typiques des forêts matures (gros arbres vivants ou morts ou débris ligneux) ainsi que pour toutes espèces associées à ces organismes. Le Grand Polatouche par exemple, espèce cavicole associée aux critères de vieilles forêts est une espèce de prédilection pour élucider l'importance des cavités et du bois mort et leurs utilisations spécifiques dans les forêts. Il a été ainsi étudié aux États-Unis (Californie, Dakota, Oregon, Wyoming) et au Canada (Colombie Britannique, Alberta, Ontario, Nouveau-Brunswick). Au Québec cependant, au sein d'une forêt plus mixte, présentant des caractéristiques bien différentes des forêts de l'ouest, cette espèce n'a été que peu étudiée (Côté & Ferron 2001 ; Trudeau *et al.* 2011; 2012).

Présentation du Grand Polatouche

Le Grand Polatouche (*Glaucomys sabrinus*) est un rongeur arboricole commun associé aux forêts boréales et montagnardes d'Amérique du Nord (Smith 2007). Son aire de répartition vaste, s'étend du sud des Appalaches dans l'Est aux montagnes Rocheuses et à la Sierra Nevada dans l'ouest Nord-Américain (Wells-Gosling & Heaney 1984). L'espèce est décrite comme une espèce à stratégie K, présentant une longévité relativement importante (>7 ans, Villa *et al.* 1999), un développement plutôt long et une importante survie juvénile (Wilson &

Bossert 1971), une reproduction saisonnière avec de petites portées (entre deux et quatre jeunes) (Reynolds *et al.* 1999 ; Villa *et al.* 1999), après une gestation relativement longue (37 à 42 jours) (Wells-Gosling & Heaney 1984 ; Wells-Gosling 1985) et une croissance densité-dépendante (Lehmkuhl *et al.* 2006). Le Grand Polatouche est considéré comme une espèce clé dans la partie nord-ouest pacifique de son aire de répartition en raison du fait qu'il constitue un lien important dans la chaîne trophique et dans la dynamique des forêts matures de conifères par la dissémination des graines (Wilson and Carey 1996 ; Carey 2000 ; Rosenberg *et al.* 2003 ; Smith *et al.* 2004). Il est également considéré comme indicateur d'aménagement durable en Amérique du Nord (Smith 2007, 2012 ; Holloway & Smith 2011) puisque la persistance de ses populations a une implication forte dans les processus écologiques fondamentaux de beaucoup de communautés forestières (Carey 2000). Il est ainsi, de par sa sensibilité aux modifications de son habitat, considéré comme reflétant l'état de santé de l'écosystème (Carey 2000 ; Smith 2012).

En raison de ce statut particulier, les études se sont multipliées dans différentes régions de son aire de répartition, focalisant sur les facteurs limitant l'extension ou le maintien de ses populations, et notamment la disponibilité en nourriture et en substrats propices à la reproduction (voir Smith 2007).

État des connaissances

Cycle annuel

Cette espèce, principalement nocturne est active tout au long de l'année (Mowrey & Zasada 1984). Les accouplements ont lieu de février à mai, la gestation d'avril à juin dure entre 37 et 42 jours (Muul 1969). Les portées sont souvent composées de 2 à 4 jeunes, les jeunes naissent généralement en mai ou juin et quittent le nid en septembre (Wells-Gosling & Heaney 1984 ; Vernes 2004). Un cas de portée double au sein d'une même année a été même documenté en Ontario (Patterson & Patterson 2010). S'ensuit la période de dispersion automnale et une résidence, au sein d'un domaine vital, en période hivernale.

Sélection de l'habitat

Le Grand Polatouche a longtemps été décrit comme un spécialiste des forêts matures de conifères présentant une connectivité importante, une abondance d'arbres à cavités et de débris ligneux au sol (Rosenberg & Anthony 1992 ; Witt 1992 ; Carey 1995 ; Carey *et al.* 1999 ; Holloway & Malcolm, 2006). Cependant, des études plus récentes, suggèrent que la densité de *G. sabrinus* ne varie pas entre des peuplements matures, résineux, mixtes et décidus, selon les régions (Pyare & Longland 2002 ; Wheatley *et al.* 2005 ; Weigl 2007). Le manque de corrélations significatives entre différentes variables d'habitat et l'occurrence de l'espèce (Patterson & Malcolm 2010 ; Trudeau *et al.* 2011) supporte également l'hypothèse selon laquelle le Grand Polatouche est capable d'occuper avec succès une grande variété d'habitats (Cotton and Parker 2000 ; Ransome & Sullivan 2003 ; Trudeau *et al.* 2012).

Alimentation

Le régime alimentaire du Grand Polatouche varie en fonction du type de peuplement (Pyare *et al.* 2002 ; Lehmkuhl *et al.* 2004 ; Holloway 2006 ; Weigl 2007), de la communauté animale présente (Carey *et al.* 1999 ; Holloway 2006) et de la saison (Currah *et al.* 2000 ; Mitchell 2001 ; Vernes *et al.* 2004). L'élément principal de son alimentation est constitué par une grande variété de champignons (hypogénés ou mycorrhiziens (truffes)) (Maser *et al.*, 1985, Hall 1991 ; Pyare *et al.* 2002). Les lichens arboricoles constituent également une ressource alimentaire importante surtout en hiver (Currah *et al.* 2000 ; Pyare *et al.* 2002). Quoiqu'il en soit *G. sabrinus* passe un temps considérable à s'alimenter sur le sol forestier (Pyare and Longland 2001, 2002) et la consommation de nombreux taxons de champignons et de lichens est nécessaire au maintien de ces animaux tout au long de l'année (Dubay *et al.* 2008).

Facteurs limitants

Selon Carey (2000) trois facteurs peuvent potentiellement limiter les populations : la prédation, la disponibilité en cavités et la nourriture. Concernant la prédation, *G. sabrinus* est la proie de nombreux prédateurs aviaires (notamment l'Effraie des clochers, *Tyto alba* ; la Chouette rayée, *Strix occidentalis* ; l'Autour des palombes *Accipiter gentilis* et la Buse à queue rousse, *Buteo jamaicensis*), ainsi que de mammifères (Martre d'Amérique, *Martes americana* ; Hermine, *Mustela erminea* ; Belette à longue queue, *Mustela frenata* ; Chat

domestique, *Felix catus* ; Loup gris, *Canis lupus* ; Lynx du Canada, *Lynx canadensis* ; le Renard roux, *Vulpes vulpes*) (Wells-Gosling & Heaney 1984 ; Wells-Gosling 1985 ; Carey *et al.* 1992 ; Wilson & Carey 1996). Certains auteurs ont même pu mettre en évidence un lien entre la densité de Martre d'Amérique et la densité de Grand Polatouche (Fryxell *et al.* 1999). La prédation semble plus importante en hiver, notamment par la Belette à longue queue et l'Hermine (Gerrow 1996 ; Wilson & Carey 1996), et surtout au niveau des nids souterrains et des nids en bas-étage qui sont les structures les plus utilisées en hiver et au début du printemps par les femelles (Trudeau *et al.* 2011).

Plusieurs études se sont intéressées à la disponibilité et à l'utilisation des nids par cet écureuil volant d'Amérique du Nord dans les habitats fréquentés. Une revue de plusieurs études réalisées à travers l'aire de répartition du Grand Polatouche révèle que les cavités ne sont pas les seules structures utilisées par *G. sabrinus* (moins de 60% des nids utilisés), mais qu'il utilise deux autres sortes de nids, les nids externes ou nids de branches et les nids souterrains (voir Smith 2007) lorsque les cavités les plus appropriées ne sont pas disponibles (Hackett & Pagel 2003). Les cavités peuvent être naturelles ou excavées, les nids externes construits dans des branches ou des balais de sorcières et les nids souterrains sont généralement localisés sous des racines ou des débris ligneux (Wells-Gosling & Heaney 1984 ; Wells-Gosling 1985 ; Gerrow 1996 ; Hackett & Pagel 2003 ; Trudeau *et al.* 2011). Peu importe la région ou le type de forêt, la sélection des nids par *G. sabrinus* s'effectue sur les arbres plus âgés (morts ou vivants), de plus grand diamètre, et les plus grands par rapport à l'ensemble des arbres disponibles du peuplement (Smith 2007 ; Pyare *et al.* 2010). L'utilisation des cavités semble varier considérablement à travers et à l'intérieur des régions et semble être influencée par des facteurs qui affectent la commodité des nids (Cotton & Parker 2000 ; Hackett & Pagel 2003 ; Meyer *et al.* 2005) ou la disponibilité de nids adéquats (Carey *et al.* 1997 ; Lehmkuhl *et al.* 2006). En Alaska, par exemple, les nids les plus utilisés sont les cavités (Bakker & Hastings 2002). Alors que peu de nids externes sont utilisés dans les Appalaches, dans la Sierra Nevada ou en Colombie britannique (Smith 2007), ils apparaissent plus souvent utilisés que les cavités dans les forêts boréales intérieures (Mowrey & Zasada 1984 ; Trudeau *et al.* 2011). Selon Holloway et Malcolm (2007a), les arbres feuillus à cavités représentent la majorité des nids utilisés lorsqu'ils sont disponibles et semblent ainsi constituer un élément

majeur dans la sélection des nids. En effet lorsque la disponibilité en cavités est importante, les Grands Polatouches utilisent peu ou pas de nids externes (Bakker & Hastings 2002), et les nids externes ne sont utilisés que lorsque les sites ne présentent qu'une faible abondance d'arbres feuillus (Holloway & Malcolm 2007a). *G. sabrinus* utilise en moyenne entre 3 et 4 nids (de 1 à 7) durant les différentes études, que ce soit en Colombie Britannique (Pyare *et al.* 2010), en Virginie (Hackett & Pagel 2003), en Ontario (Holloway & Malcolm 2007a) ou au Québec (Trudeau *et al.* 2011). Deux études, basées sur l'ajout de cavités artificielles en peuplement résineux montrent que l'addition de cavités n'augmente pas la densité des populations (Carey 2002; Ransome & Sullivan 2004), bien qu' Holloway (2006) ait montré que toutes les femelles gestantes utilisent les cavités pour l'élevage des jeunes. Quoi qu'il en soit la disponibilité en cavités apparait pour certains auteurs comme une ressource limitante pour le Grand Polatouche (Holloway & Smith 2011). Si la disponibilité en cavités vient à manquer, et que les femelles préfèrent réellement les cavités pour la mise-bas, cela pourrait réduire la densité de femelles reproductives dans un peuplement (Smith *et al.* 2004) et ainsi réduire le taux de croissance de la population (Smith & Person 2007), ce qui pourrait constituer, dans ce cas, un élément limitant majeur.

Finalement, selon plusieurs auteurs, la ressource alimentaire constitue le premier facteur limitant les populations de Grands polatouches (Ransome & Sullivan 1997, 2004). En effet, plusieurs études suggèrent que le comportement individuel et la démographie de la population sont étroitement liés à la ressource alimentaire de *G. sabrinus* à travers son aire de répartition (Smith 2007). Non seulement la densité de population semble corrélée à l'abondance de truffes et la survie à la biomasse de lichens mais la survie et le recrutement sont également directement liés à l'abondance de truffes et à la disponibilité en nourriture (Lehmkhul *et al.* 2006). De même, la probabilité de capture est corrélée à l'abondance de truffes (Amaranthus *et al.* 1994 ; Carey *et al.* 1999, 2002 ; Smith *et al.* 2000). De plus, il a été mis en évidence que l'abondance et la distribution des truffes influençaient également l'utilisation spatiale des individus (Meyer & North 2005 ; Meyer *et al.* 2005).

Certains auteurs semblent également s'accorder pour ajouter un autre facteur limitant l'espèce ; la compétition interspécifique. Il semblerait ainsi que le Petit Polatouche (*G. volans*), plus agressif, puisse entrer en compétition sur les cavités ou la nourriture dans la

partie sud de l'aire géographique du Grand Polatouche où les deux espèces sont présentes (Bowman *et al.* 2005 ; Meyer *et al.* 2005 ; Holloway 2006 ; Smith 2007 ; Weigl 2007). Ces deux écureuils sympatriques sont même capables d'hybridation (Garroway *et al.* 2010). En plus de la compétition, *G. volans* serait porteur d'un parasite létal pour le Grand Polatouche (Weigl *et al.* 1999 ; Weigl 2007) augmentant encore plus ses chances de supériorité. *G. volans* étant cependant absent de la région d'étude (Abitibi-Témiscamingue, Qc), il n'est pas une préoccupation dans ce projet.

L'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*), qui occupe une bonne portion de l'aire de distribution du Grand Polatouche, semble avoir les mêmes exigences en terme d'habitat (Holloway & Malcolm 2006) et partagerait plusieurs ressources avec *G. sabrinus* (Pyare & Longland 2001 ; Smith *et al.* 2003). Cependant, parmi les études incluant les deux espèces (Carey 1995 ; Carey *et al.* 1999 ; Holloway 2006 ; Holloway & Malcolm 2006 ; Ransome & Sullivan 2003, 2004 ; Ransome *et al.* 2004), peu mentionnent l'évidence de compétition entre les deux espèces. Ces deux écureuils pourraient cependant compétitionner pour les cavités, surtout lors de la mise bas, au printemps.

En conclusion, les facteurs limitant les populations de *G. sabrinus* sont complexes et varient en fonction de contextes spécifiques (Carey *et al.* 2002). Au sein de notre aire d'étude, la prédation, la disponibilité en cavités et en nourriture ainsi que la compétition par l'écureuil roux pourraient constituer les principaux facteurs limitants nous concernant pour ce projet.

Études de populations de Grand Polatouche

Les études effectuées par piégeage et radio-télémetrie afin de comprendre les facteurs agissant sur l'occurrence et l'abondance des populations ainsi que sur la sélection d'habitat par les individus se sont multipliées ces dernières décennies. Plusieurs d'entre elles nous fournissent des éléments d'information essentiels pour la pertinence de notre projet.

Probabilité de capture et densité de population

La probabilité de capture du Grand Polatouche dépend de la saison et des conditions météorologiques. Elle est plus importante en été (28.5%) et automne (25%) qu'en hiver (9.7%) et au printemps (9.6%) puisque les taux de capture sont directement corrélés à la

température maximale diurne et aux précipitations journalières (Vernes 2004 ; Trudeau *et al.* 2011). La probabilité de capture dépend également de l'effort de capture appliqué et de la région géographique. Les densités mesurées sont variables selon les études : 0.93 animaux ont été capturés pour 100 nuits-pièges en Ontario (Patterson & Malcolm 2010), 1.6/100 nuits-pièges en Alberta (Wheatley *et al.* 2005), et 2.95 animaux capturés pour 100 nuits-pièges au Québec (Trudeau *et al.* 2011).

Occurrence du Grand Polatouche

Ni l'abondance de débris ligneux grossiers tombés au sol, un élément qui favorise pourtant la croissance de champignons, ni l'abondance de sites potentiels de nidification, comme les chicots, ne semblent influencer l'occurrence du Grand Polatouche (Pyare & Longland 2002 ; Ritchie *et al.* 2009 ; Patterson & Malcolm 2010 ; Trudeau *et al.* 2011), bien que certains auteurs aient pu identifier une relation (Holloway 2006). L'occurrence semble plus liée à l'abondance de nourriture (Pyare & Longland 2002 ; Ransome & Sullivan 2004) et plus spécifiquement à l'abondance de truffes (Pyare & Longland 2002), champignons mycorrhiziens souterrains identifiés comme nourriture principale du Grand Polatouche (Maser *et al.* 1985 ; Currah *et al.* 2000). Ces champignons, et plus spécifiquement ceux qui produisent des truffes sont symbiotiques avec les racines de conifères et notamment d'Épinettes blanches (*Picea glauca*) et de Sapins baumiers (*Abies balsamea*) (Maser & Maser 1988), de sorte que les conifères peuvent être associés à la disponibilité potentielle de nourriture pour cette espèce (Pyare & Longland 2002). C'est ainsi que la présence de Grand Polatouche a été liée positivement aux structures résineuses (Swihart *et al.* 2007) et à la densité de larges épinettes (Holloway 2006). Dans le même esprit Ford *et al.* (2004) ont montré que *G. sabrinus*, dans la partie sud-est de son aire de répartition, avait plus de 90% de chance d'être présent dans les paysages forestiers où l'importance relative de conifères (spécialement les épinettes rouges) était supérieure à 50 %; cependant Ritchie *et al.* (2009) ont montré que le Grand Polatouche dans le Nouveau Brunswick est plus susceptible d'occuper de vieilles forêts mixtes et Trudeau *et al.* (2012) des forêts mixtes et décidues.

Abondance du Grand Polatouche

Plusieurs études conduites à travers son aire de répartition ont établi un lien direct entre la densité des populations et plusieurs caractéristiques typiques des forêts matures incluant le diamètre des arbres (Smith *et al.* 2004 ; Gomez *et al.* 2005 ; Holloway 2006 ; Lehmkuhl *et al.* 2006), la hauteur des arbres (Wheatley *et al.* 2005), la présence de larges chicots (Carey *et al.* 1999 ; Smith *et al.* 2004 ; Holloway & Malcolm 2006) ou de débris ligneux (Carey *et al.* 1999 ; Smith *et al.* 2004), et l'abondance de truffes (Ransome & Sullivan 2004 ; Gomez *et al.* 2005 ; Lehmkuhl *et al.* 2006). Le pourcentage de recouvrement de la canopée a également été rapporté comme étant corrélé à la densité du Grand Polatouche (Lehmkuhl *et al.* 2006). Cependant, la densité d'épinettes (ou la surface terrière d'épinettes) semble le meilleur facteur de prévision de l'abondance du Grand Polatouche (tout comme pour l'occurrence), comme l'indiquent plusieurs études en forêt boréale et dans le sud-est des Appalaches (Cotton & Parker 2000 ; Loeb *et al.* 2000 ; Ford *et al.* 2004 ; Holloway 2006). La densité de *G. sabrinus* a été corrélée avec la surface terrière d'épinettes et d'arbres décidus (Holloway & Malcolm 2006), de même qu'elle apparaît inversement corrélée avec la distance à la plus proche forêt de conifères (Odom *et al.* 2001 ; Menzel *et al.* 2006) ou forêts mixtes épinettes-feuillus (Menzel *et al.* 2006).

L'abondance de débris ligneux au sol a été également rapportée dans plusieurs études comme étant une variable prévisionnelle significative des densités de *G. sabrinus* (Carey *et al.* 1997 ; Hackett & Pagels 2003 ; Holloway & Malcolm 2006), où dans un cas 77% de la variation dans la densité des populations était expliquée par le volume de débris ligneux tombés au sol (Smith *et al.* 2004). Finalement, l'abondance de Grand Polatouche est également significativement réduite par les interventions forestières qui modifient la structure et rajeunissent les peuplements (Holloway & Smith 2011).

Domaine vitaux et capacités de déplacements

Généralement les domaines vitaux décrits dans la littérature sont inférieurs à 5 ha pour les femelles *G. sabrinus* et inférieures à 10 ha pour les mâles (Gerrow 1996 ; Cotton & Parker 2000 ; Holloway & Malcolm 2007b ; Smith 2007), excepté en hiver où ils peuvent être plus grands (Menzel *et al.* 2006). Les différences de taille peuvent être observées entre les sexes,

en relation aux mouvements associés à l'alimentation ou à la reproduction (Smith 2007). La taille du domaine vital peut être influencée également par la saison (Weigl *et al.* 1999) et par le type de forêt (Smith *et al.* 2003 ; Holloway 2006 ; Lehmkuhl *et al.* 2006 ; Menzel *et al.* 2006).

Les noyaux du domaine vital dans les forêts de l'est et centrales, apparaissent centrés sur les parcelles de nourriture (champignons hypogés) ou sur les aires d'alimentation, plus que sur les nids (Holloway 2006 ; Menzel *et al.* 2006) qui se retrouvent souvent en marge du domaine vital (Holloway & Malcolm 2007b). Ces résultats suggèrent que *G. sabrinus* sélectionne certainement les sites de repos ou les nids en tenant compte de la disponibilité des ressources alimentaires proches (Weigl *et al.* 1999 ; Hackett & Pagels 2003 ; Menzel *et al.* 2004). De même la proximité à une source d'eau permanente est une variable significativement corrélée aux sites de nidification, autant dans les forêts de conifères de l'ouest (Meyer *et al.* 2005) que dans les forêts mixtes des Appalaches (Hackett & Pagels 2003). Dans les forêts résineuses de l'Ontario central, les noyaux d'activité se concentraient au niveau de fortes densités d'épinettes et d'arbres sénescents > 25 cm de diamètre à hauteur de poitrine (Holloway & Malcolm 2007b) dans des secteurs caractérisés par un important sous-étage, une faible aire basale, constituée de larges arbres sénescents et de larges conifères, apportant nourriture et protection contre les prédateurs (Holloway & Malcolm 2007b).

Pas ou peu d'information sur la capacité de dispersion de *G. sabrinus* n'est disponible dans la littérature. Nous savons cependant que la distance moyenne maximale parcourue est à peu près la même peu importe le type d'habitat, le sexe de l'animal, avec des distances journalières variant de 60 à 150 m (Smith *et al.* 2003). Certains auteurs (Pyare *et al.* 2010) mentionnent des différences selon le sexe et l'âge, avec des juvéniles se déplaçant plus que les adultes et les mâles plus que les femelles. Les mouvements, la taille du domaine vital et l'utilisation de l'espace semblent influencés principalement par la disponibilité en nourriture (Smith *et al.* 2003 ; Holloway 2006 ; Menzel *et al.* 2006) et notamment la distribution des truffes (Gomez *et al.* 2005 ; Pyare & Longland 2002) qui représentent des paramètres importants de dynamique de populations comme le montraient également les études sur l'occurrence et l'abondance de l'espèce.

Objectifs de recherche

Malgré une forte association du Grand Polatouche aux cavités et un statut avéré d'indicateur d'aménagement durable, il est toutefois possible que son niveau de spécialisation envers les attributs de vieilles forêts soit variable au sein de sa très large aire de répartition, ce qui expliquerait en partie les résultats en apparence contradictoires. Dans un tel cas, le statut d'« espèce indicatrice » conféré au Grand Polatouche ne pourrait pas être généralisé à l'ensemble de son aire de répartition. Afin de vérifier l'importance de la disponibilité en cavités et en nourriture sur l'abondance et la dynamique de populations d'écureuils volants, notre principal objectif dans ce travail, nous avons testé les effets d'un ajout contrôlé de cavités, en forêt boréale mixte de l'est du Québec.

Notre étude consiste en la poursuite des travaux de Caroline Trudeau (Trudeau 2010 ; Trudeau *et al.* 2011) à savoir la capture de Grands Polatouches dans des forêts feuillues dont 50% des sites ont été additionnés de cavités artificielles (nichoirs), afin de déterminer si l'abondance initiale, la survie apparente ou le taux de recrutement, à chaque site, sont liés à la disponibilité en cavités. L'addition de nichoirs artificiels permet ici de modifier expérimentalement et de manière contrôlée le nombre de cavités disponibles et de cette façon de tester de manière plus robuste, l'influence de cette variable sur les populations de Grands Polatouches. Le protocole suit les mêmes procédés et les mêmes efforts que le piégeage effectué en 2008 (8 pièges*3 nuits*2 sessions entre septembre et novembre), dont les données constituent l'état d'occupation initial des sites avant l'addition artificielle de cavités. Quelques variables d'habitat supplémentaires indiquées dans la littérature comme déterminantes pour l'espèce ont également été prises en compte sur les différents sites en 2012, comme la surface terrière de résineux (mesure de disponibilité potentielle en nourriture) et la surface terrière de chicots (mesure de disponibilité potentielle en cavités). Les variables auparavant testées en 2008 qui n'avaient montré aucun effet sur la présence/absence de l'espèce n'ont cependant pas été testées à nouveau en 2012 (débris ligneux, couvert latéral).

II. ARTICLE

USING *N*-MIXTURE MODELS TO TEST CAVITY LIMITATION ON NORTHERN FLYING SQUIRREL
DEMOGRAPHIC PARAMETERS AFTER EXPERIMENTAL NEST BOX SUPPLEMENTATION.

Using *N*-mixture models to test cavity limitation on northern flying squirrel demographic parameters after experimental nest box supplementation.

Pauline Priol^{1,2}, Marc J. Mazerolle², Louis Imbeau^{1,2}, Pierre Drapeau³, Caroline Trudeau⁴, Jessica Ramiere^{1,2}

1. *Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en Aménagement Forestier Durable, Institut de recherche sur les Forêts*, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, QC, Canada, J9X5E4.
2. *Centre d'étude de la forêt*, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boul. de l'Université, Rouyn-Noranda, QC, Canada, J9X5E4.
3. *Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en Aménagement Forestier Durable, Département des Sciences Biologiques*, Université du Québec à Montréal, P.O Box 8888, Succursale Centre-ville, QC, Canada, H3C 3P8.
4. *Ministère des Ressources naturelles, Direction générale de l'Abitibi-Témiscamingue*, 70 avenue Québec, Rouyn-Noranda, QC, Canada, J9X 6R1.

Pauline Priol (corresponding author)

Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en Aménagement Forestier Durable

Institut de recherche sur les Forêts

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

445, boul. de l'Université

Rouyn-Noranda (Québec) J9X 5E4

Canada

Phone number: (819) 764-9839

E-mail: pauline.priol@uqat.ca

Abstract

1. *N*-mixture models have been recently developed to estimate demographic parameters of unmarked individuals while accounting for imperfect detection.

2. We propose an application of the Dail and Madsen (2011: *Biometrics*, **67**, 577-587) open model in a before-after control-impact design (BACI) to test the hypothesis of cavity limitation of a secondary cavity user, the northern flying squirrel, using experimental nest box supplementation on 50% of 56 trapping sites. Our main purpose was to verify the impact of an increase in cavity availability on flying squirrel population dynamics in deciduous stands in northwestern Québec.

3. Average recruitment rate was 6 individuals per site after 4 years. Nevertheless, we found no effect of cavity supplementation on apparent survival and recruitment rates of flying squirrels. Initial abundance in 2008 was positively affected by conifer basal area (indirect measure of food availability) and negatively affected by snag basal area (indirect measure of natural cavity availability).

4. Northern flying squirrel population dynamics are not influenced by cavity availability at our deciduous sites. We suggest that this species should not be considered an indicator of old forest attributes in our study area, mainly because of wide population fluctuations across years.

5. *N*-mixture models can be particularly useful to evaluate management effects on animal populations, especially for species that are difficult to detect.

Résumé

1. Les modèles *N*-mélangés ont récemment été développés pour estimer les paramètres démographiques des populations, à partir d'individus non marqués, tout en prenant en compte une probabilité de détection inférieure à 1.

2. Nous proposons dans cet article, une application du modèle pour population ouverte de Dail and Madsen (2011: *Biometrics*, **67**, 577-587) au sein d'un protocole "before-after control-impact (BACI)" afin de tester l'hypothèse d'une limitation en cavité pour une espèce utilisatrice de cavités, le Grand Polatouche ; en utilisant une addition expérimentale de nichoirs sur 50% de nos 56 sites. Le principal objectif était de vérifier l'impact d'un accroissement de la disponibilité en cavités sur la dynamique des populations de Grands Polatouches en forêt décidue du nord-est du Québec.

3. Le taux de recrutement moyen était de 6 animaux par site après 4 ans. Néanmoins, nous n'avons trouvé aucun effet de l'addition de nichoirs sur les taux de survie apparente ou de recrutement des écureuils volants. L'abondance initiale en 2008 était positivement affectée par la surface terrière de conifères (mesure indirecte de disponibilité potentielle en nourriture) et négativement affectée par la surface terrière de chicots (mesure indirecte de la disponibilité potentielle naturelle de cavités).

4. La dynamique des populations de Grand Polatouche n'était pas influencée par la disponibilité en cavités sur nos sites feuillus. Nous suggérons que cette espèce ne peut être considérée comme indicatrice de vieilles forêts dans notre aire d'étude principalement en raison d'importantes fluctuations annuelles d'abondance.

5. Les modèles N -mélangés peuvent être particulièrement utiles pour évaluer les effets d'aménagements sur les populations animales, et plus spécifiquement sur les espèces difficiles à détecter.

Key-words

Abundance, apparent survival, BACI design, *Glaucomys sabrinus*, habitat selection, recruitment, snags, tree cavities

Introduction

Understanding how environmental variables affect spatial or temporal variation in species abundance is one of the main goals of ecological research. Indeed, accurately estimating presence or abundance of a species is usually the most important information required to evaluate the conservation status of a site or to assess the efficiency of management actions (Heink & Kowarik 2010). As recent statistical advances have shown for several species that analyzing count data without accounting for detection probability leads to biased abundance and trend estimates (Royle & Nichols 2003; Kéry, Royle & Schmid 2005; Kéry *et al.* 2009), most monitoring programs now need to go beyond the use of observed counts as a proxy for true population size (Royle 2004; Royle, Dawson & Bates 2004; Royle, Nichols & Kéry 2005). Recently-developed analytical approaches now enable the estimation of demographic parameters from unmarked individuals (Royle 2004; Dail & Madsen 2011). Such models use count data collected at a number of visits in a given season from a suite of sites, in order to follow temporal variations in population size. Such methods show promise in ecology, wildlife management and conservation biology, especially when a species constitutes a key element of an ecosystem or is considered to be an ecological indicator. In this paper, we focus on such a species, the northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*), which is of particular interest in North American forest management. The species is considered an ecological indicator of mature and uncut forests, as well as of boreal forest ecosystem health (Smith 2007, 2012; Holloway & Smith 2011).

According to recent studies, the occurrence, the abundance and the persistence of the northern flying squirrel are mostly explained by two key attributes of landscape composition: food and cavity availability. First, food resources constitute a limiting factor for populations of *G. sabrinus* throughout its range (Ransome & Sullivan 2004; Lehmkuhl *et al.* 2006; Smith 2007). Conifer trees are known to provide an important source of food through seeds and mycorrhizal fungi (Holloway & Malcolm 2006), the most common elements in the diet of *G. sabrinus* (Currah *et al.* 2000; Pyare & Longland 2002; Meyer, North & Kelt 2005). As a result, population parameters of this species are often related to the availability of conifer trees (Cotton & Parker 2000; Lehmkuhl *et al.* 2004; Holloway & Malcolm 2006). Second, tree cavities in the form of dens or nest sites are often found in large-diameter trees or snags

of old forests (Holloway & Malcolm 2007; Smith 2007; Pyare, Smith & Shanley 2010). These cavities constitute the most reliable predictors of microhabitat use and population density of northern flying squirrels in a wide range of habitat types (Smith, Gende & Nichols 2004; Holloway & Smith 2011; Smith 2012).

Recent studies using capture-mark-recapture (Lehmkuhl *et al.* 2006) and occupancy models (Trudeau *et al.* 2011) accounting for imperfect detectability suggest that highest northern flying squirrel population densities are not always linked to older stands, especially in mixed-wood forests. Given such a lack of consensus between observational studies not explicitly estimating detection probability and those that estimate this nuisance parameter, our main objective was to evaluate, through experimental supplementation of cavities between two sampling seasons (2008 and 2012), the effect of cavity availability on population dynamics of northern flying squirrels. We hypothesized that (1) initial squirrel abundance (2008) increases with conifer basal area (indirect measure of food availability - surrogate of seeds and mychorrhizal fungi) and snag basal area (indirect measure of natural cavity availability); (2) recruitment rate and apparent survival increase with the addition of artificial cavities, particularly where natural tree cavities and food availability is low (interactive effect of nest box addition x snag basal area, and nest box addition x conifer basal area).

Methods

Study area and trapping design

We conducted our study in northwestern Quebec, in the vicinity of Rouyn-Noranda (48°18'N, 79°05'W) between 2008 and 2012. We selected 56 sites along a gradient of stand age (20-80 yrs) and cavity availability in even-aged deciduous stands. Trembling aspen (*Populus tremuloides*) was the dominant tree species accompanied by white birch (*Betula papyrifera*), white and black spruce (*Picea glauca*, *P. mariana*), balsam fir (*Abies balsamea*) and jack pine (*Pinus banksiana*). All sites were adjacent to an access road, were uniform within a 100 m buffer zone from first trap, and were separated by at least 400 m from each other to ensure their statistical independence and avoid pseudo-replication.

Each site was first sampled in 2008 and again in 2012 using 8 trapping stations, established along an 80 m linear transect perpendicular to the road (see Trudeau *et al.* 2011 for additional

details). Stations were separated from each other by 10 m. For each of the two sampling years, we conducted two trapping periods of 3 consecutive nights between September and December (i.e., for a total of 48 trap-nights per site per year). Traps consisted of single Tomahawk live traps (Model 201; Tomahawk Live Trap Co., Tomahawk, WI), baited with apple wedges and peanut butter. We attached traps to the trunk of trees, alternating between 1.5 m and 4 m above ground level along the 80 m transect. To verify the effect of trap height on capture success, we reversed the height attribution at the second trapping period. Metal ear tags were used as a marking method on flying squirrel in 2008 (Model No.1; National Band and Tag Co., Newport, KY). However, we preferred the use of pit-tags in 2012 (HPT9 Biomark, Idaho, USA), mainly to minimize risks of ear injuries. Trapping and all animal manipulation followed the guidelines of the Canadian Council on Animal Care (permits # 2004-03-01 and # 2012-03-07).

Nest box addition

In December 2010, half of our sites (29 out of 56) were supplemented with artificial nest boxes (Junco Technologies Inc.) to increase cavity availability (3 of the 59 sites sampled in 2008 were lost following clearcut-logging). On each of the 29 sites, we installed 6 artificial boxes 10 m from the transect, at a height of 4 m. Three nest boxes were placed to the left of trapping stations number 2, 4 and 6, whereas three others were to the right of stations 3, 5 and 7. Nest boxes dimensions were 19 x 19 x 32 cm. To reproduce heterogeneity in cavity opening, half of the nest boxes had an entrance of 3.81 cm in diameter and the other half, an entrance of 5.08 cm. We visited nest boxes four times in total after their installation in December 2010, during the daytime each spring and fall thereafter: spring 2011 and 2012 (end of May and beginning of June, reproduction period) and during fall 2011 and 2012 (end of November and beginning of December, juvenile dispersion period). On each visit, we inspected the boxes for northern flying squirrels and other cavity users. We noted presence of individuals and use of boxes for reproduction during the spring period.

Environmental variables

We characterized habitat variables known to be important predictors of occurrence, density and nest site selection of *Glaucomys sabrinus*. We considered conifer tree abundance as a measure of potential availability of food (Cotton & Parker 2000; Holloway & Malcolm

2006), and snag abundance as a surrogate of tree cavity availability (Smith 2007; Pyare, Smith & Shanley 2010). Following Patterson and Malcolm (2010), we quantified these attributes in 2012, at each trapping site based on basal area (m^2/ha): basal area of living coniferous trees (>10 cm diameter at breast height) and basal area of large snags (>20 cm diameter at breast height). Basal area was measured from 3 prism sweeps (basal area factor 2) per site at trap stations number 2, 5 and 8. We also summed the total precipitations for each visit (i.e. 3 days of trapping) as an explanatory variable. All data were downloaded from the Environment Canada website (Environment Canada 2012), from the closest meteorological station located in Val-d'Or (48°03'N, 77°47'W).

Statistical analysis

Multiple-season abundance modeling

All squirrels, adults and juveniles were included in analysis. Count data were modelled using multiple season N -mixture models (Dail & Madsen 2011). Royle (2004) developed single season N -mixture models that enabled the estimation of population size at site i (N_i) and individual detectability (p) from unmarked individuals in a population closed to mortality, recruitment and emigration. He assumed that n_{it} , the number of detected individuals at site i on visit t , is the result of a binomial process, $n_{it} \sim \text{Binomial}(N_i, p_t)$, where p_t is the probability of detecting an individual on visit t , and the size parameter N_i corresponds to population size at site i and follows a Poisson distribution. The multiple seasons N -mixture model is a generalization of the single season N -mixture model. It relaxes the closure assumption and adds parameters describing population change between seasons. Specifically, it includes parameters of population state (abundance, λ) and vital rates (recruitment rate, γ ; apparent survival, ω), as well as the observation process underlying data collection, namely, imperfect detectability (p).

Our models assumed that (1) there is no change in abundance at the sample sites between the first and last visit in a given season; (2) covariates account for detection heterogeneity; (3) detections within each site are independent across visits; (4) abundance can be modelled by our covariates with an appropriate distribution model (e.g., Poisson, negative binomial, zero-inflated Poisson). Estimates of population size at each time period can be derived from these

parameters using a recursive equation of the type $N_{it} = N_{i,t-1}\omega^{t-1} + \gamma(1 - \omega^{t-1})(1 - \omega)$ (Dail & Madsen 2011). In our case, we considered each period of 3 consecutive nights of trapping as a visit in a given season, and tabulated the number of unique individuals during each visit. We also assumed that sites were independent, which was plausible as no marked individuals moved between sites during our study. We centered all environmental variables prior to analysis. We computed the Pearson product moment correlation (r) among variables and did not include variables with a $|r| > 0.7$ in the same model. We included basal areas of snags and conifers in the same model as they were not correlated ($r = 0.02$).

Biological hypotheses

We expected that potential availability of cavity or food, or both, would influence initial abundance of flying squirrels in 2008 [λ (Snag), or λ (Conifer) or λ (Snag+Conifer)]. We used the addition of artificial cavities (which increased cavity availability on 50% of our sites) as a covariate on recruitment rate. As we predicted that the effect of adding nest boxes would depend on the natural availability of cavities or food at our sites, we also considered an interactive effect of the addition of nest boxes and the availability of cavities or food in the models [γ (Boxes), γ (Boxes*Snag) or γ (Boxes*Conifer)].

Trudeau *et al.* (2011) reported precipitation and trap height as candidate predictors of detection probability. We also suspected a year effect on probability of detection. Finally, we considered Julian day to account for variation in detectability across the season. We developed models with additive and interactive effects of trap height, weather conditions, and years. Specifically, we considered the following scenarios on detectability [p(Year+Height+Prec+Jday), p(Prec+Jday+Year*Height), (Year*Prec+Year*Jday+height) or p(Year*Prec+Year*Jday+Year*Height)].

In this study, all sites occupied in 2008 were also occupied in 2012. As variables on apparent survival introduced convergence issues, to simplify our models we considered the probability of apparent survival (1- deaths and emigrations) constant. As the number of parameters in our models was relatively high in comparison with the number of sites, we were not able to use an all-combinations selection strategy as recommended by Doherty, White & Burnham (2010). To avoid over-parameterizing models, we investigated the effect of the variables of

interest on a given state or vital rate parameter while holding the others constant (Table 1). Our candidate model set included a null model, for a total of 29 models that should influence the abundance of the first season, the recruitment rate, and detection probability. We ran each model set with the Poisson distribution on abundance and the zero-inflated Poisson distribution.

We obtained maximum likelihood estimates of the parameters using the unmarked package (Fiske *et al.* 2012) in R version 2.15.3 (R Development Core Team 2011). We assessed the goodness of fit of the top-ranked models with a parametric bootstrap approach using the chi-square as a test statistic with 5000 bootstrap samples. We compared models using the second-order Akaike information criterion (AICc) (Burnham & Anderson 2002, Mazerolle 2013). We used the entire model set to draw our inferences by computing model-averaged parameter estimates and predicted values along with their unconditional standard errors (Mazerolle 2013).

Table 1. Candidate multiple season N -mixture models for the northern flying squirrel data in northwestern Québec, Canada, during 2008 and 2012.

| Models | Description |
|---|--|
| 1. $\lambda(.) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Year}+\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Height})$ | Null model with additive effects on p |
| 2. $\lambda(.) \gamma(\text{Boxes}) \varepsilon(.) p(\text{Year}+\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Height})$ | Effect of boxes on recruitment rate with additive effects on p |
| 3. $\lambda(.) \gamma(\text{Boxes}*\text{Snag}) \varepsilon(.) p(\text{Year}+\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Height})$ | Interactive effects of boxes and cavity availability on recruitment rate with additive effects on p |
| 4. $\lambda(.) \gamma(\text{Boxes}*\text{Conifer}) \varepsilon(.) p(\text{Year}+\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Height})$ | Interactive effects of boxes and food availability on recruitment rate with additive effects on p |
| 5. $\lambda(.) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Null model with interactive effects of year on p |
| 6. $\lambda(.) \gamma(\text{Boxes}) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Effect of boxes on recruitment rate with interactive effects of year on p |
| 7. $\lambda(.) \gamma(\text{Boxes}*\text{Snag}) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Interactive effects of boxes and cavity availability on recruitment rate with interactive effects of year on p |
| 8. $\lambda(.) \gamma(\text{Boxes}*\text{Conifer}) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Interactive effects of boxes and food availability on recruitment rate with interactive effects of year on p |

| | |
|---|--|
| 9. $\lambda(.) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Null model with interactive effects of year and height on p |
| 10. $\lambda(.) \gamma(\text{Boxes}) \varepsilon(.) p(\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Effect of boxes on recruitment rate with interactive effects of year and height on p |
| 11. $\lambda(.) \gamma(\text{Boxes}*\text{Snag}) \varepsilon(.) p(\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Interactive effects of boxes and cavity availability on recruitment rate with interactive effects of year and height on p |
| 12. $\lambda(.) \gamma(\text{Boxes}*\text{Conifer}) \varepsilon(.) p(\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Interactive effects of boxes and food availability on recruitment rate with interactive effects of year and height on p |
| 13. $\lambda(.) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{Height})$ | Null model with interactive effects of year and height on p |
| 14. $\lambda(.) \gamma(\text{Boxes}) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{Height})$ | Effect of boxes on recruitment rate with interactive effects of year and weather on p |
| 15. $\lambda(.) \gamma(\text{Boxes}*\text{Snag}) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{Height})$ | Interactive effects of boxes and cavity availability on recruitment rate with interactive effects of year and weather on p |
| 16. $\lambda(.) \gamma(\text{Boxes}*\text{Conifer}) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{Height})$ | Interactive effects of boxes and food availability on recruitment rate with interactive effects of year and weather on p |
| 17. $\lambda(\text{Snag}) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Year}+\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Height})$ | Effect of cavity availability on initial abundance with additive effects on p |
| 18. $\lambda(\text{Conifer}) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Year}+\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Height})$ | Effect of food availability on initial abundance with additive effects on p |
| 19. $\lambda(\text{Snag}+\text{Conifer}) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Year}+\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Height})$ | Effect of cavity and food availability on initial abundance with additive effects on p |
| 20. $\lambda(\text{Snag}) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Effect of cavity availability on initial abundance with interactive effects of year and height on p |
| 21. $\lambda(\text{Conifer}) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Effect of food availability on initial abundance with interactive effects of year on p |
| 22. $\lambda(\text{Snag}+\text{Conifer}) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Effect of cavity and food availability on initial abundance with interactive effects of year on p |
| 23. $\lambda(\text{Snag}) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Effect of cavity availability on initial abundance with interactive effects of year and height on p |
| 24. $\lambda(\text{Conifer}) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Effect of food availability on initial abundance with interactive effects of year and height on p |
| 25. $\lambda(\text{Snag}+\text{Conifer}) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Prec}+\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | Effect of cavity and food availability on initial abundance with interactive effects of year and |

| | |
|---|---|
| | weather on p |
| 26. $\lambda(\text{Snag}) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{height})$ | Effect on cavity availability on initial abundance with interactive effects of year and weather on p |
| 27. $\lambda(\text{Conifer}) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{height})$ | Effect of food availability on initial abundance with interactive effects of year and weather on p |
| 28. $\lambda(\text{Snag}+\text{Conifer}) \gamma(.) \varepsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{height})$ | Effect of cavity and food availability on initial abundance with interactive effects of year and weather on p |
| 29. $\lambda(.) \gamma(.) \varepsilon(.) p(.)$ | Null model |

Abundance modeling for separate years

The top-ranking N -mixture models had marginal fit (see results). To further investigate on the robustness of our results, we tested our hypotheses on each season separately using single season N -mixture models (Royle 2004). We tested the effect of potential availability of cavity or food or both on northern flying squirrel abundance in 2008 (i.e., before nest box addition). Conversely, we tested the effect of the addition of artificial cavities, alone or in interaction with variables representing availability of cavities or food, on northern flying squirrel abundance in 2012 (i.e., after nest box addition). Julian day, trap-height and precipitation were tested on detection probabilities for each year. We formulated a total of 8 models for 2008 and 10 for 2012. As above, models were fit with maximum likelihood and compared using AICc (Burnham & Anderson 2002). We used the same parametric bootstrap approach with 5000 samples to assess model fit.

Results

The full data set consisted of 383 captures (98 for 2008 and 285 for 2012) over 5370 trap-nights (48 trap-nights/site/years). Seventy-nine unique squirrels were captured in 2008 and 219 in 2012. We captured squirrels at least once on 33 sites (59%) in 2008 and on 55 sites (98%) in 2012. All sites occupied in 2008 were also occupied in 2012 and no extinctions between 2008 and 2012 were observed. Only one site remained unoccupied in both years (2008 and 2012). We captured between 0 and 7 unique squirrels per site in 2008 (mean of 1.4) and between 0 and 8 (mean of 3.9) in 2012.

Sites ranged between 7 and 63 m²/ha in total basal area (mean = 24 m²/ha). Mean basal area of snags was 3.4 m²/ha (range 0 - 13) while mean basal area of conifers was 1.4 m²/ha (range 0 - 6). During autumn trapping, the mean total precipitation for the first visit was 6.2 mm (range 0 - 16.5 mm) in 2008 and 5.4 mm (range 0.4 - 18.5 mm) in 2012. For the second visit, the mean total precipitation was 7.3 mm (range 1.0 - 13.5 mm) in 2008 and 12.2 mm (range 0 - 42.7 mm) in 2012.

Nest box visits

Use of artificial nest boxes increased gradually after their installation in December 2010. Only 2% of boxes contained nest materials added by squirrels (northern flying squirrels or red squirrels) on the first spring; 26% during the first fall, 36% during the second spring and 52% during the second fall (after 2 years). In 174 nest boxes, we counted from 3 to 27 adult northern flying squirrels depending on the year and season. Some of these boxes were used by adult female northern flying squirrels (up to nine) with young, or by adult female red squirrels (maximum 2 observations). Nest boxes were used in all of the 29 sites where they were added.

Model selection

Based on the parametric bootstrap, the zero-inflated Poisson distribution provided a considerably more parsimonious description of the data ($P = 0.04$) than a Poisson distribution ($P < 0.0002$), and the former was therefore used for inference. Two models had most of the support, with a combined Akaike weight of 0.84 (Table 2). These models considered an effect of conifer basal area (availability of food) and snag basal area (availability of cavities) on initial abundance, no effect of nest box supplementation and surrogates of food or cavity on recruitment rate, and included interactive effects of weather and year on detection probability.

Table 2. Top five multiple season N -mixture models based on the second-order Akaike information criterion (AICc), showing the distance between each model and the top-ranked model (Δ AICc), Akaike weights (ω_i) and number of estimated parameters (K) on the northern flying squirrel data in northwestern Québec, Canada, during 2008 and 2012.

| Models | K | AICc | Δ AICc | ω_i |
|--|----|---------|---------------|------------|
| $\lambda(\text{Snag}+\text{Conifer}) \gamma(.) \epsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{height})$ | 13 | 1048.07 | 0.00 | 0.43 |
| $\lambda(\text{Snag}) \gamma(.) \epsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{height})$ | 12 | 1048.16 | 0.08 | 0.41 |
| $\lambda(\text{Snag}) \gamma(.) \epsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | 13 | 1051.50 | 3.42 | 0.08 |
| $\lambda(\text{Snag}+\text{Conifer}) \gamma(.) \epsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{Year}*\text{Height})$ | 15 | 1051.56 | 3.49 | 0.07 |
| $\lambda(.) \gamma(.) \epsilon(.) p(\text{Year}*\text{Prec}+\text{Year}*\text{Jday}+\text{height})$ | 11 | 1057.30 | 9.23 | 0.00 |

Dynamic parameters

As expected, flying squirrel abundance in 2008 increased with food availability (conifer basal area, Table 3). Nevertheless, the biological effect was weak, with predicted squirrel abundance changing from 3 (95% CI: 1, 7) to 5 (95% CI: 1, 11) individuals when conifer basal area increased from 0 to 6 m²/ha (Fig. 1a). However, and contrary to our expectations, abundance decreased with the potential availability of cavities (basal area of snags, Table 3), reaching no more than 1 or 2 animals in stands with the highest snag availability (Fig. 1b).

Table 3. Model-averaged parameter estimates for northern flying squirrel abundance in 2008 (λ), recruitment rate (γ) apparent survival (ϵ) and detection probability (p) in northwestern Quebec, Canada, during 2008 and 2012. A 95% unconditional confidence interval excluding 0 indicates that the variable has an effect on a parameter.

| Parameter | Estimate | SE | Lower 95% CL | Upper 95% CL |
|---|----------|------|--------------|--------------|
| Initial Abundance (λ) | | | | |
| Cavity availability | -0.19 | 0.06 | -0.30 | -0.08 |
| Food availability | 0.15 | 0.08 | 0.00 | 0.30 |
| Detection probability (p) | | | | |
| Height | -0.24 | 0.13 | -0.50 | 0.02 |

| | | | | |
|--------------------|-------|------|-------|-------|
| Precipitation | -0.07 | 0.02 | -0.11 | -0.02 |
| Year | 0.84 | 0.82 | -0.76 | 2.43 |
| Julian Day | -0.02 | 0.01 | -0.03 | -0.01 |
| Year*Precipitation | 0.07 | 0.02 | 0.02 | 0.11 |
| Year*Height | 0.07 | 0.25 | -0.43 | 0.57 |
| Year*Julian Day | 0.03 | 0.01 | 0.01 | 0.04 |

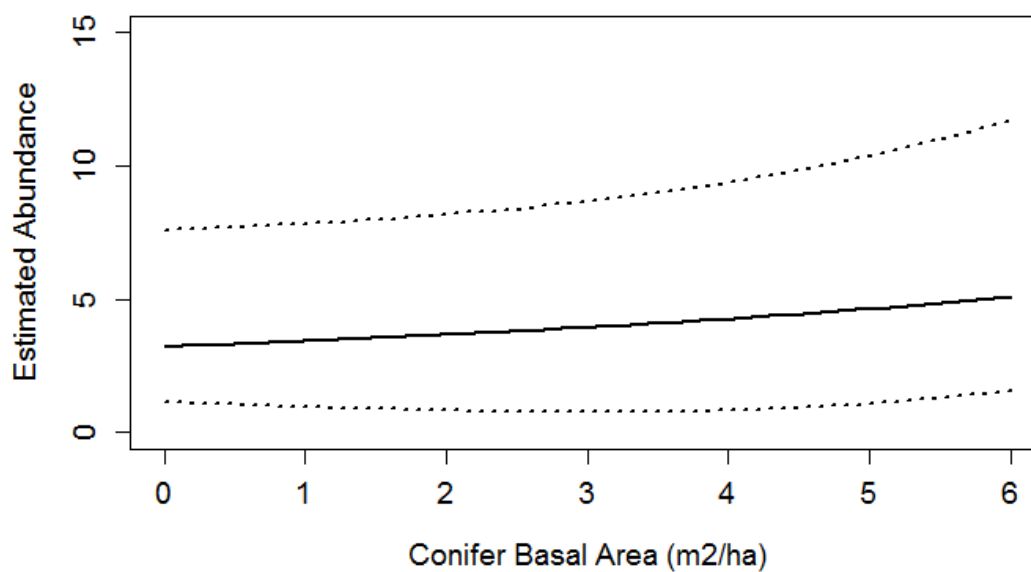


Figure 1a. Increasing abundance of northern flying squirrels in 2008 with the basal area of conifers in northwestern Québec, Canada. Results are based on model-averaged predictions \pm 95% confidence limits (dotted lines).

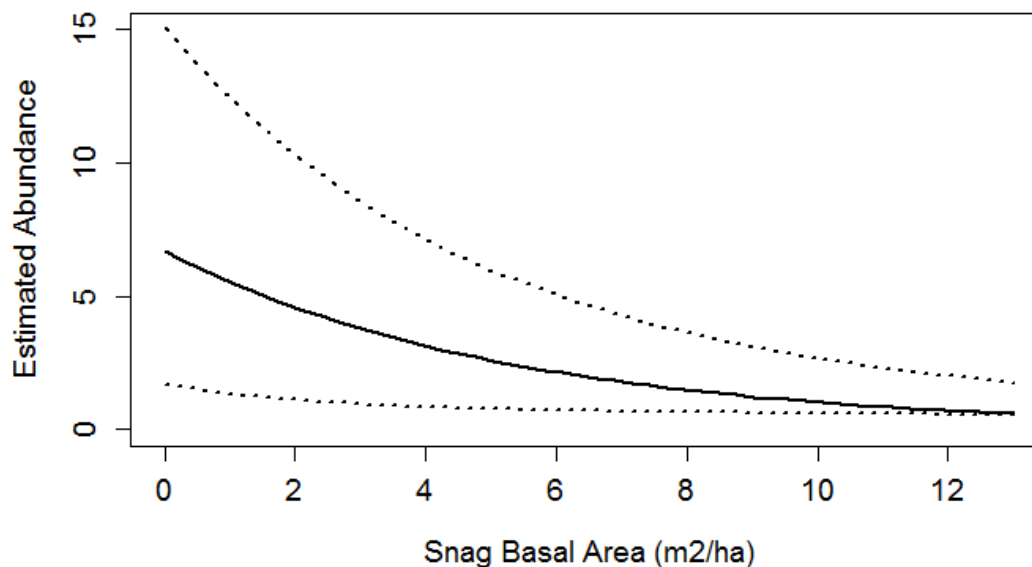


Figure 1b. Decreasing abundance of northern flying squirrels in 2008 with the basal area of snags in northwestern Québec, Canada. Results are based on model-averaged predictions \pm 95% confidence limits (dotted lines).

Recruitment rate between 2008 and 2012 did not vary with either the addition of artificial cavities, nor with natural availability of food (coniferous basal area) or cavities (snag basal area) at our sites. Recruitment rate was around 6 individuals per site (95% CI: 3, 12) after 4 years. All sites not occupied in 2008 were colonized in 2012 except one. The latter was not supplemented with nest boxes and presented a total basal area of 20 m²/ha and basal area of snags and conifers close to 2 m²/ha each. Very few northern flying squirrels marked in 2008 were recaptured in 2012 (only 2.5%). Apparent individual survival rate between 2008 and 2012 was considered constant in our models, estimated at 0.15 (95% CI: 0.008, 0.80).

Detection probability

Detection probability of individuals averaged 0.158 and ranged between 0.035 and 0.275 depending on sites. The probability of detection varied with precipitation and Julian day only in some years with a more negative effect of these variables in 2008 than in 2012 (Fig. 2a, 2b). Detection probability did not vary with trap height in either year (Table 3).

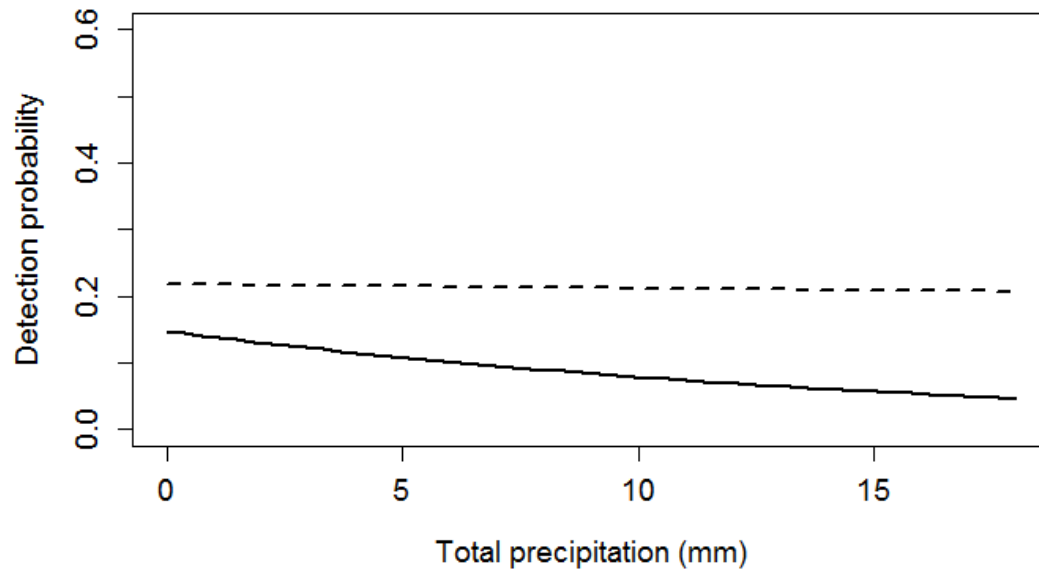


Figure 2a. Variation in detection probability of northern flying squirrels in 2008 (solid line) and 2012 (dashed line) with precipitation, in northwestern Québec, Canada. Results are based on model-averaged predictions.

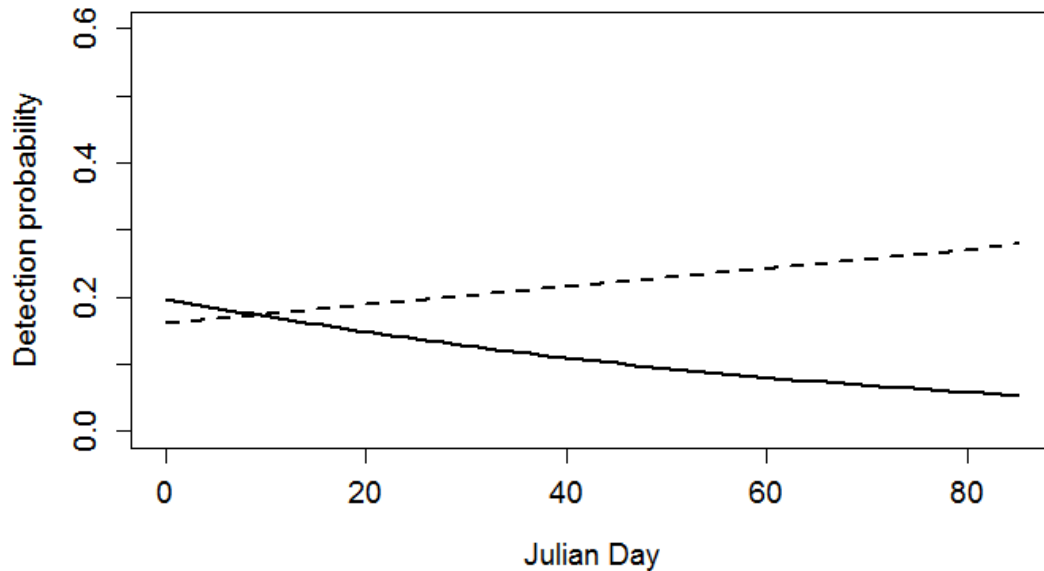


Figure 2b. Variation in detection probability of northern flying squirrels in 2008 (solid line) and 2012 (dashed line) depending on Julian Day, in northwestern Québec, Canada. Results are based on model-averaged predictions.

Goodness of fit tests and comparison with single season models

To further investigate the validity of our conclusions, we fitted single season N -mixture models separately on each year. These led to conclusions very similar to the ones from the Dail-Madsen models. Specifically, northern flying squirrel abundance in 2008 decreased with the basal area of snags (model-averaged beta estimate \pm unconditional SE: -0.194 ± 0.055) and increased with basal area of conifers (0.144 ± 0.078). Abundance in 2012 was not affected by nest box supplementation or with any other habitat variable. Single season N -mixture models with the zero-inflated Poisson distribution fit the data well ($P = 0.57$ and $P = 0.56$ in 2008 and 2012, respectively).

Discussion

The main goal of this study was to quantify the importance of cavities for adult northern flying squirrel in boreal mixed wood forests, based on an experimental supplementation of nest boxes in a before-after control-impact (BACI) design. If northern flying squirrel

densities were linked to forest composition (food availability) and limited by snag density (Smith 2007, 2012), we expected that the addition of artificial cavities would positively influence squirrel abundance in the years following supplementation. Three key results emerge from our study. First, initial abundance decreased with an increase in snag basal area (potential availability of cavities), but increased with conifer basal area (potential availability of food). Second, recruitment and survival rates do not vary with cavity supplementation. Third, the probability of detection varies with precipitation according to year and to the advancement in the season (Julian day).

Habitat selection and relationship with nest-box supplementation

In contrast with our predictions, *Glaucomys sabrinus* apparently does not select deciduous forests with high snag densities. In fact, several of our sites with high snag densities were not occupied even at low squirrel density in 2008. The species abundance was greatest in deciduous-dominated forests with high conifer basal area. Our results corroborate studies conducted in mixed or in deciduous forests which also found an association of flying squirrels with conifers (Wheatley *et al.* 2005; Ritchie *et al.* 2009; Patterson & Malcolm 2010). However, our results are also generally in opposition with the importance of snags on squirrel abundance or site occupancy in coniferous forest (Carey 1995; Holloway *et al.* 2012; Shanley, Pyare & Smith 2013), despite a few exceptions (Pyare & Longland 2002; Ransome & Sullivan 2002; Smith, Gende & Nichols 2004).

Our results do not support the claim that the northern flying squirrel is a cavity-dependent species. Indeed, it is known to use other types of nests, such as external leaf nests (dreys) and subterranean structures (Bakker & Hastings 2002; Holloway & Malcolm 2007), especially in fall and winter in deciduous forests (Trudeau *et al.* 2011). Moreover, this animal is particularly sociable, can share its dens with several of its conspecifics avoiding competition for this resource (Wells-Gosling 1984; Cotton & Parker 2000). Increasing cavity availability does not increase northern flying squirrel population abundance as shown by nest box supplementation experiments conducted in coniferous (Carey 2002; Ransome & Sullivan 2004) or deciduous sites (this study). Based on our own results and on the available literature, we conclude that there is no evidence for cavity availability as a limiting factor for northern flying squirrels in boreal mixed or boreal deciduous eastern forests.

Studies spanning over more than a year report annual variation in flying squirrel densities (Smith & Nichols 2003; Gomez, Anthony & Hayes 2005). Cyclicity in its population dynamics has been suggested (Fryxell *et al.* 1998) and some have observed density-dependent recruitment (Lehmkuhl *et al.* 2006). Between-year variations in population levels could lead to different conclusions on the habitat selection of flying squirrels. We found a weak effect of basal conifer area on squirrel abundance in 2008, when density was low. Squirrel abundance increased by a factor of 3 in 2012 and individuals were captured at all sites, regardless of forest composition or nest box supplementation. These results suggest a density-dependent selection pattern, in which the northern flying squirrel is more selective at low densities, but occupies all available deciduous habitat types at higher densities, as observed for other mammals (Mobæk *et al.* 2009; Shenbrot *et al.* 2010; Ale *et al.* 2011).

Based on these results, *Glaucomys sabrinus* is either opportunistic in terms of its diet, consuming insects, plant material and lichens (Lehmkuhl *et al.* 2004; Wheatley 2007), or is a specialist that moves to find its preferred food when occupying low quality sites (Lehmkuhl *et al.* 2006). To further investigate on the potential variations of the flying squirrel diet and habitat quality, a project has been initiated to identify food items from DNA extracted from the feces of captured individuals.

The apparent survival probability of individuals for the 4-year interval between sampling seasons was 0.15. This value is consistent with the low number of northern flying squirrels marked in 2008 that were recaptured in 2012. Assuming constant survival across years, the annual apparent survival would be 0.63 (i.e., $0.63^4 = 0.15$), which is similar to the 0.50 reported by Lehmkuhl *et al.* (2006) obtained from capture-mark-recapture. These survival probability estimates suggest population turnover within a 4-5 year interval, agreeing with Fryxell *et al.* (1998). The number of individuals captured per 100 trap-nights was exceptionally high for our sites as compared to other studies, especially in 2012 (8.14 in comparison to 2.95 in 2008). Our capture rate was more than four times higher than in other studies: 1.6/100 trap-nights (Wheatley *et al.* 2005), 2.14/100 trap-nights (Lehmkuhl *et al.* 2006) or 0.93/100 trap-nights (Patterson & Malcolm 2010). The high recruitment rate from 2008 to 2012 suggests an exponential increase with a good juvenile production between the

two trapping seasons, where 60% of squirrels captured in 2012 were juveniles, slightly more than observed by Lehmkuhl *et al.* in 2006 (52%).

Detection probability

The detection probability of individuals was relatively low in our case ($p = 0.16$), but very similar to other studies ($p = 0.18$ for Hammond & Anthony 2006, 0.14 for Lehmkuhl *et al.* 2006). In their occupancy analysis, Trudeau *et al.* (2011) observed a lower detection probability in high traps than low traps. However, we found no effect of trap height on squirrel individual capture. These discrepancies might stem from the different state variable analyzed (occupancy vs abundance). Nevertheless, we suggest that the manipulation of trap height, costly in time and logistics in case of high traps, can be abandoned in future studies as it did not translate into a greater capture probability in both types of analyses.

Precipitation and Julian day negatively affected detection probabilities in 2008 owing to lower flying squirrel activity (Trudeau *et al.* 2011). However, both precipitation and Julian day effects varied with the year, the effects being weaker during the season with higher squirrel density. It is difficult to standardize a trapping study for weather effects when trapping at several sites, along with numerous other factors potentially influencing detectability. In our study area, constant detectability across sites and visits was an unrealistic assumption. Indeed, the model with constant detection had virtually no support in comparison to the others, and this is a result often observed for mammals and other taxa (Nichols *et al.* 1983; Mazerolle *et al.* 2007; Williams *et al.* 2002). This highlights the importance of estimating detectability in order to obtain meaningful state variables and vital rates, as it renders possible the comparison across sites and studies.

Recommendations for management

The lack of transferability of indicator species to other landscapes, ecosystems, or over time is one of the most recurrent problems with the indicator species approach (Lindenmayer & Likens 2011). Results of our study and variations in patterns of the northern flying squirrel habitat selection across habitat types and over time suggest that inter-regional extrapolation is unjustified. Conclusions arising from western coniferous forests are not directly transferable to deciduous or mixed forests: our results show that the northern flying squirrel is not a good

indicator of specific attributes of old forests, at least in the northeastern part of its range. An alternative would be the direct measurement of particular attributes of management interest such as large trees and snags, which are easier to count than flying squirrels (Smith, Gende & Nichols 2005).

Our approach based on multiple season N -mixture models is relatively straightforward to implement and can be incorporated into studies spanning several seasons to estimate demographic parameters. These models are particularly well suited for before-after control-impact design studies and could be used in the case of classical environmental impact studies or to evaluate the effect of management initiatives on animal and plant populations. Although single season N -mixture models we ran separately for each year fit well, multiple seasons N -mixture models have the advantage of including dynamic parameters to describe changes in abundance across seasons.

Acknowledgements

We thank D. Fauteux and P. Fournier for realizing the nest-box supplementation in the field, A. Santamaria-Bouvier and S. Lair (UQAM) for field training on manipulation of squirrels and use of anesthetics; B. Tendeng, P. Suffice and M. Seguy for their assistance in the field. Funding was provided by the Fonds de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) through the FQRNT research team program (P. Drapeau and collaborators), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) Discovery grant program (to P. Drapeau and to L. Imbeau, respectively), an NSERC Collaborative Research and Development Grant, in partnership with Tembec and Eacom Industries, and a graduate studies scholarship to C. Trudeau. We also thank numerous private landowners who granted access to their properties. Access to high performance computing clusters to conduct simulations was granted by Compute Canada and Calcul Québec.

References

- Ale, S.B., Morris, D.W., Dupuch, A. & Moore, D.E. (2011) Habitat selection and the scale of ghostly coexistence among Arctic rodents. *Oikos*, **120**, 1191-1200.
- Bakker, V.J. & Hastings, K. (2002) Den trees used by northern flying squirrels (*Glaucomys sabrinus*) in southeastern Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, **80**, 1623-1633.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New-York, USA.
- Carey, A.B. (1995) Sciurids in Pacific Northwest managed and old-growth forests. *Ecological applications*, **5**, 648-661.
- Carey, A.B. (2002) Response of northern flying squirrels to supplementary dens. *Wildlife Society Bulletin*, **30**, 547-556.
- Cotton, L.C. & Parker, K.L. (2000) Winter habitat and nest trees used by northern flying squirrels in subboreal forests. *Journal of Mammalogy*, **81**, 1071-1086.
- Currah, R.S., Smreciu, E.A., Lehesvirta, T., Niemi, M. & Larsen, K.W. (2000) Fungi in the winter diets of northern flying squirrels and red squirrels in the boreal mixedwood forest of northeastern Alberta. *Canadian Journal of Botany*, **78**, 1514-1520.
- Dail, D. & Madsen, L. (2011) Models for estimating abundance from repeated counts of an open metapopulations. *Biometrics*, **67**, 577-587.
- Doherty, P.F., White, G.C. & Burnham, K.P. (2010) Comparison of model building and selection strategies. *Journal Ornithology*.
- Fiske, I.J., Chandler, R.B., Miller, D., Royle, A.J. & Kery, M. (2012) Models for data from unmarked animals. *R Package Unmarked*, pp. 125p.
- Fryxell, J.M., Falls, B.J., Falls, A.E. & Brooks, R.J. (1998) Long-term dynamics of small mammal populations in Ontario. *Ecology*, **79**, 213-225.
- Gomez, D.M., Anthony, R.G. & Hayes, J.P. (2005) Influence of thinning of Douglas-fir forests on population parameters and diet of northern flying squirrels. *Journal of Wildlife Management*, **69**, 1670-1682.
- Hammond, E.L. & Anthony, R.G. (2006) Mark-recapture estimates of population parameters for selected species of small mammals. *Journal of Mammalogy*, **87**, 618-627.
- Heink, U. & Kowarik, I. (2010) What are indicators? On the definition of indicators in ecology and environmental planning. *Biological Indicators*, **10**, 584-593.

- Holloway, G.L. & Malcolm, J.R. (2006) Sciurid habitat relationships in forests managed under selection and shelterwood silviculture in Ontario. *Journal of Wildlife Management*, **70**, 1735-1745.
- Holloway, G.L. & Malcolm, J.R. (2007) Nest-Tree Use by Northern and Southern Flying Squirrels in Central Ontario. *Journal of Mammalogy*, **88**, 226-233.
- Holloway, G.L. & Smith, W.P. (2011) A meta-analysis of forest age and structure effects on northern flying squirrel densities. *The Journal of Wildlife Management*, **75**, 668-674.
- Holloway, G.L., Smith, W.P., Halpern, C.B., Gitzen, R.A., Maguire, C.C. & West, S.D. (2012) Influence of forest structure and experimental green-tree retention on northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*) abundance. *Forest Ecology and Management*, **285**, 187-194.
- Kéry, M., Royle, J. A., & Schmid, H. (2005) Modeling avian abundance from replicated counts using binomial mixture models. *Ecological Applications*, **15**, 1450-1461.
- Kéry, M., Dorazio, R. M., Soldaat, L., van Strien, A., Zuiderwijk, A., & Royle, J. A. (2009) Trend estimation in populations with imperfect detection. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 1163-1172.
- Lehmkuhl, J.F., Gould, L.E., Cazares, E. & Hosford, D.R. (2004) Truffle abundance and mycophagy by northern flying squirrels in eastern Washington forests. *Forest Ecology and Management*, **200**, 49-65.
- Lehmkuhl, J.F., Kistler, K.D., Begley, J.S. & Boulanger, J. (2006) Demography of northern flying squirrels informs ecosystem management of western interior forests. *Ecological Applications*, **16**, 584-600.
- Lindenmayer, D.B. & Likens, G.E. (2011) Direct measurement versus surrogate indicator species for evaluating environmental change and biodiversity loss. *Ecosystems*, **14**, 47-59.
- Mazerolle, M.J. (2013) AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 1.29. <http://CRAN.R-project.org/package=AICcmodavg>.
- Mazerolle, M.J., Bailey, L.R., Kendall, W.L., Royle, A.J., Converse, S.J. & Nichols, J.D. (2007) Making great leaps forward: accounting for detectability in herpetological field studies. *Journal of Herpetology*, **41**, 672-689.
- Meyer, M.D., North, M.P. & Kelt, D.A. (2005) Fungi in the diets of northern flying squirrels and lodgepole chipmunks in the Sierra Nevada. *Canadian Journal of Zoology*, **83**, 1581-1589.

- Mobæk, R., Mysterud, A., Loe, L.E., Holand, Ø. & Austrheim, G. (2009) Density dependent and temporal variability in habitat selection by a large herbivore; an experimental approach. *Oikos*, **118**, 209-218.
- Nichols, J.D. & Pollock, K.H. (1983) Estimation methodology in contemporary small mammal capture-recapture studies. *Journal of Mammalogy*, **64**, 253-260.
- Patterson, J.E.H. & Malcolm, J.R. (2010) Landscape structure and local habitat characteristics as correlates of *Glaucomys sabrinus* and *Tamiasciurus hudsonicus* occurrence. *Journal of Mammalogy*, **91**, 642-653.
- Pyare, S. & Longland, W.S. (2002) Interrelationships among northern flying squirrels, truffles, and microhabitat structure in Sierra Nevada old-growth habitat. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**, 1016-1024.
- Pyare, S., Smith, W.P. & Shanley, C.S. (2010) Den use and selection by northern flying squirrel in fragmented landscapes. *Journal of Mammalogy*, **91**, 886-896.
- R Development Core Team (2011) *R: A language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. URL <http://www.R-project.org>.
- Ransome, D.B. & Sullivan, T.P. (2002) Short-term population dynamics of *Glaucomys sabrinus* and *Tamiasciurus douglasii* in commercially thinned and unthinned stands of coastal coniferous forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**, 2043-2050.
- Ransome, D.B. & Sullivan, C.A. (2004) Effects of food and den-site supplementation on populations of *Glaucomys sabrinus* and *Tamiasciurus douglasii*. *Journal of Mammalogy*, **85**, 206-215.
- Ritchie, L.E., Betts, M.G., Forbes, G.J. & Vernes, K. (2009) Effects of landscape composition and configuration on northern flying squirrels in a forest mosaic. *Forest Ecology and Management*, **257**, 1920-1929.
- Royle, A.J. (2004) N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics*, **60**, 108-115.
- Royle, A.J. & Nichols, J.D. (2003) Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology*, **84**, 777-790.
- Royle, A.J., Dawson, D.K. & Bates, S. (2004) Modeling abundance effects in distance sampling. *Ecology*, **85**, 1591-1597.
- Royle, A.J., Nichols, J.D. & Kéry, M. (2005) Modelling occurrence and abundance of species when detection is imperfect. *Oikos*, **110**, 353-359

- Shanley, C.S., Pyare, S. & Smith, W.P. (2013) Response of an ecological indicator to landscape composition and structure: Implications for functional units of temperate rainforest ecosystems. *Ecological Indicators*, **24**, 68-74.
- Shenbrot, G., Krasnov, B. & Burdelov, S. (2010) Long-term study of population dynamics and habitat selection of rodents in the Negev Desert. *Journal of Mammalogy*, **91**, 776-786.
- Smith, W.P. (2007) Ecology of *Glaucomys sabrinus*: Habitat, demography and community relations. *Journal of Mammalogy*, **88**, 862-881.
- Smith, W.P. (2012) Sentinels of ecological processes: the case of the northern flying squirrel. *Bioscience*, **62**, 950-961.
- Smith, W.P. & Nichols, J.V. (2003) Demography of the Prince of Wales flying squirrel, an endemic of southeastern Alaska temperate rain forest. *Journal of Mammalogy*, **84**, 1044-1058.
- Smith, W.P., Gende, S.M. & Nichols, J.V. (2004) Ecological correlates of flying squirrel microhabitat use and density in temperate rainforests of southeastern Alaska. *Journal of Mammalogy*, **85**, 663-674.
- Smith, W.P., Gende, S.M. & Nichols, J.V. (2005) The northern flying squirrel as an indicator species of temperate rain forest: test of an hypothesis. *Ecological Applications*, **15**, 689-700.
- Trudeau, C., Imbeau, L., Drapeau, P. & Mazerolle, M.J. (2011) Site occupancy and cavity use by the northern flying squirrel in the boreal forest. *Journal of Wildlife Management*, **75**, 1646-1656.
- Wells-Gosling, N. (1984) *Glaucomys sabrinus*. *Mammalian Species*, **229**, 1-8.
- Wheatley, M. (2007) Fungi summer diets of northern flying squirrels (*Glaucomys sabrinus*) within managed forests of western Alberta, Canada. *Northwest Science*, **81**, 265-274.
- Wheatley, M., Fisher, J.T., Larsen, K., Litke, J. & Boutin, S. (2005) Using GIS to relate small mammal abundance and landscape structure at multiple spatial extents: the northern flying squirrel in Alberta, Canada. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 577-586.
- Williams, B.K., Nichols, J.D. & Conroy, M.J. (2002) *Analysis and management of animal populations*. Academic Press, New York, USA.

III. CONCLUSION GENERALE

Ce projet visait à vérifier l'importance des cavités pour le Grand Polatouche, de manière robuste en considérant l'abondance des populations sur plusieurs années. Ce travail fait suite aux résultats d'une étude réalisée en 2008 au Québec (Trudeau *et al.* 2011; 2012), basée sur l'occurrence de l'espèce, qui suggérait, contrairement à une partie importante de la littérature, que la disponibilité en cavités n'était peut être pas un facteur limitant en forêt décidue.

Les trois résultats clés de notre étude montrent que :

- premièrement l'abondance initiale en 2008 augmente avec la disponibilité en nourriture (surface terrière en conifères), mais de manière moins importante qu'attendue, et qu'elle diminue avec la disponibilité en cavités (surface terrière en chicots) montrant ainsi un patron d'utilisation de l'habitat différent que celui décrit en forêt résineuse;
- Deuxièmement, ni la survie apparente ni le taux de recrutement ne sont influencés par la composition du paysage à l'échelle du peuplement, qu'il s'agisse de la disponibilité naturelle des sites en nourriture ou en cavités ou de l'addition artificielle de cavités;
- Troisièmement que la probabilité de détection, relativement faible, varie selon l'année, les précipitations et l'avancement dans la saison, mais que cette influence dépend de la densité des populations.

En effet nos travaux montrent que la sélection d'habitat semble densité-dépendante, c'est-à-dire beaucoup plus liée à la fluctuation de l'abondance des populations qu'aux caractéristiques des sites, avec une sélection accrue pour les meilleurs sites en situation de faible densité. Ainsi, les interprétations des analyses pourraient conduire à des conclusions différentes selon l'année d'étude considérée. Ce qui signifie que, non seulement il paraît essentiel de considérer la détection dans les analyses d'occurrence ou d'abondance, puisque le piégeage ne conduit pas forcément à une image parfaite de la réalité; mais également qu'il est essentiel, lorsqu'on étudie des populations animales sauvages, de suivre les variations interannuelles sur plusieurs années, sans quoi il est difficile de tirer des conclusions fiables.

Les prochaines études devraient donc considérer les variations annuelles de densités auxquelles sont soumises les populations, afin de mieux comprendre les causes de telles fluctuations. Quelques soient les raisons de ces fluctuations, météorologiques, alimentaires intra ou interspécifiques, nos conclusions nous permettent d'affirmer que le Grand Polatouche n'est pas un indicateur de vieilles forêts au sein de notre aire d'étude, et ne peut donc pas être utilisé comme indicateur d'aménagement durable en forêt boréale mixte du nord du Québec.

Complément de maîtrise

D'autres analyses sont actuellement en cours, suite à la récolte de données supplémentaires réalisée au sein de ma maîtrise, et devraient faire l'objet de prochains travaux bien qu'ils ne soient pas intégrés dans ce manuscrit :

- une étude sur l'occurrence et la co-occurrence du Grand Polatouche et de l'Écureuil roux en période printanière, sur une gamme de site allant de résineux à feuillus et de jeunes à matures, devrait nous renseigner sur la compétition éventuelle pour les cavités des deux espèces en période de mise bas et d'élevage des jeunes;
- Un suivi télémétrique réalisé sur 19 femelles polatouches au printemps 2012 devrait nous renseigner sur l'utilisation et la sélection de nids en période de mise bas et d'élevage des jeunes, période cruciale du cycle annuel de l'espèce;
- La récolte de fèces réalisée au sein de ce projet ainsi que l'analyse génétique de leur contenu (V. Cloutier étudiante en thèse sur la mycophagie sous la direction d'A. Desrochers, Université Laval) devraient permettre de déterminer de façon précise le régime alimentaire des polatouches au sein de notre aire d'étude et donc d'affiner nos analyses afin de mieux comprendre la répartition et la densité des populations sur nos différents sites.

Perspectives de recherche

D'autres questions, faisant suite à ce projet restent en suspens et pourraient faire l'objet d'études complémentaires en forêt boréale :

- Un suivi moyen terme de capture-marquage-recapture, réalisé sur plusieurs années, pourrait permettre de confirmer l'existence d'un cycle de densité chez cette espèce.
- Un suivi parallèle du contenu de fèces sur plusieurs années permettrait également de tester les causes alimentaires d'un tel cycle.
- Un suivi parallèle d'abondance de populations des principaux prédateurs (Hermine *Mustela erminea* et Belette à longue queue *Mustela frenata*) permettrait de mettre en évidence les relations interspécifiques prédateur-proie en forêt boréale et d'établir le taux de mortalité et de recrutement annuel de chaque espèce.

LISTE DES RÉFÉRENCES POUR L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALES

- Amaranthus, M.P., Parrish, D.S. & Perry, D.A. (1994) *Decaying logs as moisture reservoirs after drought and wildfire*. Pp 191-194 in Stewardship of soil, air, and water resources: proceedings of Watershed 89 (Alexander E., ed.). United States Department of Agriculture, Forest Service, Juneau, Alaska.
- Bakker, V.J. & Hastings, K. (2002) Den trees used by northern flying squirrels (*Glaucomys sabrinus*) in southeastern Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, **80**, 1623-1633.
- Bowman, J., Holloway, G.L., Malcolm, J.R., Middel, K.R. & Wilson, P.J. (2005) Northern range boundary dynamics of southern flying squirrels: evidence of an energetic bottleneck. *Canadian Journal of Zoology*, **83**, 1486-1494.
- Carey, A.B. (1995) Sciurids in Pacific Northwest managed and old growth forest. *Ecological Applications*, **5**, 648-661.
- Carey, A.B. (2000) *Ecology of the Northern flying squirrels: implications for ecosystem management in the Pacific Northwest, USA*. Pp 45-66 in Biology of gliding mammals (Goldingay R.L. and Scheibe J.S., eds.). Filander Verlag, Furth, Germany.
- Carey, A.B., Horton, S.P. & Biswell, B.L. (1992) Northern spotted owls: influence of prey base and landscape character. *Ecological Monographs*, **62**, 223-250.
- Carey, A.B., Wilson, T.M., Maguire, C.C. & Biswell, B.L. (1997) Dens of northern flying squirrels in the Pacific Northwest. *Journal of Wildlife Management*, **61**, 684-699.
- Carey, A.B., Kershner, J., Biswell, B. & Dominguez de Toledo, L. (1999) Ecological scale and forest development: squirrels, dietary fungi, and vascular plants in managed and unmanaged forest. *Wildlife Monographs*, **142**, 1-71.
- Carey, A.B., Colgan, W., Trappe, J.M. & Molina, R. (2002) Effects of forest management on truffle abundance and squirrel diet. *Northwest Science*, **76**, 148-157.
- Côté, M. & Ferron, J. (2001) Short-term use of different residual forest structures by three sciurid species in a clear-cut boreal landscape. *Canadian Journal of Forest Research*, **31**, 1805-1815.
- Cotton, C.L. & Parker, K.L. (2000) Winter habitat and nest trees used by northern flying squirrels in sub-boreal forests. *Journal of Mammalogy*, **81**, 1071-1086.
- Currah, R. S., Smreciu, E.A., Lehesvirta, T., Niemi, M. & Larsen, K.W. (2000) Fungi in the winter diets of northern flying squirrels and red squirrels in the boreal mixedwood forest of northeastern Alberta. *Canadian Journal of Botany*, **78**, 1514-1520.

- 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. *The Forestry Chronicle*, **85**, 227-234.
- Dubay, S.A., Hayward, G.D. & Martinez del Rio, C. (2008) Nutritional value and diet preference of arboreal lichens and hypogeous fungi for small mammals in the Rocky Mountains. *Canadian Journal of Zoology*, **86**, 851–862.
- Ford, W.M., Stephenson, S.L., Menzel, J.M., Black, D.R. & Edwards, J.W. (2004) Habitat characteristics of the endangered Virginia northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus fuscus*) in the central Appalachian Mountains. *American Midland Naturalist*, **152**, 430-438.
- Fryxell, J.M., Falls, J.B., Falls, E.A., Brookks, R.J., Dix, L. & Strickland, M.A. (1999) Density dependence, prey dependence and population dynamics of martens in Ontario. *Ecology*, **80**, 1311-1321.
- Garroway, C.J., Bowman, J., Cascaden, T.J., Holloway, G.L., Mahan, C.G., Malcolm, J.R., Steele, M.A., Turner, G. & Wilson, P.J. (2010) Climate change induced hybridization in flying squirrels. *Global Change Biology*, **16**, 113-121.
- Gerrow, J. S. (1996) *Home range, habitat use, nesting ecology and diet of the northern flying squirrel in southern New Brunswick*. Thesis, Acadia University, Wolfville, Canada.
- Gomez, D.M., Anthony, R.G. & Hayes, J.P. (2005) Influence of thinning of Douglas-fir forests on population parameters and diet of northern flying squirrels. *Journal of Wildlife Management*, **69**, 1670-1682.
- Hackett, H.D. & Pagels, J.F. (2003) Nest site characteristics of the endangered northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus coloratus*) in Southwest Virginia. *American Midland Naturalist*, **150**, 321-331.
- Hall, D.S. (1991) Diet of the northern flying Squirrel at sagehen Creek, California. *Journal of Mammalogy*, **72**, 615-617
- Holloway, G. (2006) *Flying squirrel (Glaucomys sabrinus and G. volans) habitat use and ecology in landscapes managed with partial harvesting silviculture in central Ontario*. Ph.D. dissertation, University of Toronto, Toronto, Ontario, Canada.
- Holloway, G. L. & Malcolm, J.R. (2006) Sciurid habitat relationships in forests managed under selection and shelterwood silviculture in Ontario. *Journal of Wildlife Management*, **70**, 1735–1745.
- Holloway, G. L. & Malcolm, J.R. (2007a) Nest-tree use by northern and southern flying squirrels in central Ontario. *Journal of Mammalogy*, **88**, 226–233.

- Holloway, G. L. & Malcolm, J.R. (2007b) Northern and southern flying squirrels use of space within home ranges in central Ontario. *Forest Ecology and Management*, **242**, 747-755.
- Holloway, G.L. & Smith, W.P. (2011) A meta-analysis of forest age and structure effects on northern flying squirrel densities. *Journal of Wildlife Management*, **75**, 668-674.
- Lehmkuhl, J.F., Gould, L.E., Cazares, E. & Hosford, D.R. (2004) Truffle abundance and mycophagy by northern flying squirrels in eastern Washington forests. *Forest Ecology and Management*, **200**, 49-65
- Lehmuhl, J.F., Kistler, K.D., Begley, J.S. & Boulanger, J. (2006) Demography of northern flying squirrels informs ecosystem management of western interior forests. *Ecological Applications*, **16**, 584-600.
- Loeb, S.C., Tainter, F.H. & Cazares, E. (2000) Habitat associations of hypogeous fungi in the southern Appalachians: implications for the northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus coloratus*). *American Midland Naturalist*, **144**, 286-296.
- Maser, C. & Maser, Z. (1988) Interactions among squirrels, mycorrhizal fungi, and coniferous forest in Oregon. *Great Basin Nat.*, **48**, 358-369.
- Maser, Z., Maser, C. & Trappe, J.M. (1985) Food habits of the northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*) in Oregon. *Canadian Journal of Zoology*, **63**, 1084-1088.
- Menzel, J.M., Ford, W.M., Edwards, J.W. & Ceperley, L.J. (2006) *A habitat model for Virginia northern flying squirrel (Glaucomys sabrinus fuscus) in the central Appalachian Mountains*. United States Department of Agriculture, Forest Service Research Paper NE, **729**, 1-14.
- Meyer, M.D. & North, M.P. (2005) Truffle abundance in riparian and upland mixed-conifer forest of California's southern Sierra Nevada. *Canadian Journal of Botany*, **83**, 1015-1020.
- Meyer, M.D., Kelt, D.A. & North, M.P. (2005) Nest trees of northern flying squirrels in the Sierra Nevada. *Journal of Mammalogy*, **86**, 275-280.
- Mitchell, D. (2001) Spring and fall diet of the endangered West Virginia northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus fuscus*). *American Midland Naturalist*, **146**, 439-443.
- Mowrey, R.A. & Zasada, J.C. (1984) *Den use and movements of northern flying squirrels in interior Alaska and implications for forest management*. Pp 351-356 in Fish and Wildlife relationships in old-growth forests. Proceedings of a symposium held in Juneau, Alaska, April 12-15, 1982 (Meehan W.R., Merrell T.R. and Hanleys T.A., eds.). American Institute of Fishery Research Biologists, Morehead City, North Carolina.

- Muul, I. (1969) Mating behavior, gestation period and development of *Glaucomys sabrinus*. *Journal of Mammalogy*, **50**, 121.
- Odom, R.H., Ford, W.M., Edwards, J.W., Stihler, C.W. & Menzel, J.M. (2001) Developing a habitat model for the endangered Virginia northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus fuscus*) in the Allegheny Mountains of West Virginia. *Biological Conservation*, **99**, 245-252.
- Patterson, J.E.H. & Malcolm, J.R. (2010) Landscape structure and local habitat characteristics as correlates of *Glaucomys sabrinus* and *Tamiasciurus hudsonicus* occurrence. *Journal of Mammalogy*, **91**, 642-653.
- Patterson, J.E.H. & Patterson, S.J. (2010) Multiple annual litters in *Glaucomys sabrinus* (Northern Flying Squirrel). *Northeastern Naturalist*, **17**, 167-169.
- Pyare, S. & Longland, W.S. (2001) Mechanism of truffle detection by northern flying squirrel. *Canadian Journal of Zoology*, **79**, 1007-1015.
- Pyare, S. & Longland, W.S. (2002) Interrelationships among northern flying squirrels, truffles, and microhabitat structure in Sierra Nevada old-growth habitat. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**, 1016-1024.
- Pyare, S., Smith, W.P. & Shanley, C.S. (2010) Den use selection by northern flying squirrels in fragmented landscapes. *Journal of Mammalogy*, **91**, 886-896.
- Pyare, S., Smith, W.P., Nicholls, J.V. & Cook, J.A. (2002) Diets of northern flying squirrels, *Glaucomys sabrinus*, in southeast Alaska. *Canadian Field-Naturalist*, **116**, 98-103.
- Ransome, D.B. & Sullivan, T.P. (1997) Food limitation and habitat preference of *Glaucomys sabrinus* and *Tamiasciurus*. *Journal of Mammalogy*, **78**, 538-549.
- Ransome, D.B. & Sullivan, T.P. (2003) Population dynamics of *Glaucomys sabrinus* and *Tamiasciurus douglasii* in old-growth and second-growth stands of coastal coniferous forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **33**, 587-596.
- Ransome, D.B. & Sullivan, T.P. (2004) Effects of food and den-site supplementation on populations of *Glaucomys sabrinus* and *Tamiasciurus douglasii*. *Journal of Mammalogy*, **85**, 206-215.
- Ransome, D.B., Lindgren, P.M.F., Sullivan, D.S. & Sullivan, T.P. (2004) Long-term responses of ecosystem components to stand thinning in young lodgepole pine forest. Population dynamics of northern flying squirrels and red squirrels. *Forest Ecology and Management*, **202**, 355-367.
- Reynolds, R. J., Pagels, J. F. & Fies, M. L. (1999) *Demography of northern flying squirrels in Virginia*. Proceedings of the Annual Conference of Southeast Association of Fish and Wildlife Agencies, **53**, 340-349.

- Ritchie, L.E., Betts, M.G., Forbes, G. & Vernes, K. (2009) Effects of landscape composition and configuration on northern flying squirrels in a forest mosaic. *Forest Ecology and Management*, **257**, 1920-1929.
- Rosenberg, D.K. & Anthony, R.G. (1992) Characteristics of northern flying squirrel populations in young, second and old growth forests in western Oregon. *Canadian Journal of Zoology*, **70**, 161-166.
- Rosenberg, D.K., Swindle, K.A. & Anthony, R.G. (2003) Influence of prey abundance on northern spotted owl reproductive success in western Oregon. *Canadian Journal of Zoology*, **81**, 1715-1725.
- Smith, W.P. (2007) Ecology of *Glaucomys sabrinus*: habitat, demography, and community relations. *Journal of Mammalogy*, **88**, 862-881.
- Smith, W.P. (2012) Sentinels of ecological processes: the case of the northern flying squirrel. *Bioscience*, **62**, 950-961.
- Smith, W.P. & Person, D.K. (2007) Estimated persistence of northern flying squirrel populations in temperate rain forest fragments of Southeast Alaska. *Biological Conservation*, **137**, 626-636.
- Smith, W.P., Gende, S.M. & Nichols, J.V. (2004) Ecological correlates of flying squirrel microhabitat use and density in temperate rain forest of southeastern Alaska. *Journal of Mammalogy*, **85**, 663-674.
- Smith, J.E., Molina, R., Huso, M.M.P. & Larsen, M.J. (2000) Occurrence of *Piloderma fallax* in young, rotation age, and old-growth stands of Douglas-fir (*Speudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. *Canadian Journal of Botany*, **78**, 995-1001.
- Smith, W.P., Anthony, R.G., Waters, J.R., Dodd, N.L. & Zabel, C.J. (2003) *Ecology and conservation of arboreal rodents of the pacific Northwest*. Pp. 157-206 in *Mammal community dynamics in western coniferous forests: management and conservation* (Zabel C.J. and Anthony R.G., eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Swihart, R.K., Goheen, J.R., Schnellker, S.A. & Rizkalla, C.E. (2007) Testing the generality of patch and landscape-level predictors of tree squirrel occurrence at a regional scale. *Journal of Mammalogy*, **88**, 564-572.
- Trudeau, C. (2010) Détermination de l'importance des cavités en période hivernale et utilisation de l'habitat par le Grand Polatouche (*Glaucomys sabrinus*) en forêt boréale mixte de l'est du Canada. Mémoire de maîtrise en biologie, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 79p.

- Trudeau, C., Imbeau, L., Drapeau, P. & Mazerolle, M.J. (2011) Site occupancy and cavity use by the northern flying squirrel in the boreal forest. *Journal of Wildlife Management*, **75**, 1646-1656.
- Trudeau, C., Imbeau, L., Drapeau, P. & Mazerolle, M.J. (2012) Winter site occupancy patterns of the northern flying squirrel in boreal mixed wood forests. *Mammalian Biology*, **77**, 258-263.
- Vernes, K. (2004) Breeding Biology and seasonal capture success of northern flying squirrels (*Glaucomys sabrinus*) and red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*) in Southern New Brunswick. *Northeastern Naturalist*, **11**, 123-137.
- Vernes, K., Blois, S. & Barlocher, F. (2004) Seasonal and yearly changes in consumption of hypogeous fungi by northern flying squirrels and red squirrels in old-growth forest, New Brunswick. *Canadian Journal of Zoology*, **82**, 110-117.
- Villa, L.J., Carey, A.B., Wilson, T.M. & Glos, K.E. (1999) *Maturation and reproduction of northern flying squirrels in Pacific Northwest forests*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-444. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 59p.
- Weigl, P. D. (2007) The northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*): a conservation challenge. *Journal of Mammalogy*, **88**, 897-907.
- Weigl, P.D., Knowles, T.W. & Boynton, A.C. (1999) *The distribution and ecology of the northern flying squirrel, Glaucomys sabrinus coloratus, in the southern Appalachians*. North Carolina Wildlife Resources Commission, Nongame and Endangered Wildlife Program, Raleigh.
- Wells-Gosling, N. (1985) *Flying squirrels*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 128 p.
- Wells-Gosling, N. & Heaney, L.R. (1984) *Glaucomys sabrinus*. *Mammalian Species*, **229**, 1-8.
- Wheatley, M., Fisher, J.T., Larsen, K.L., Litke, J. & Boutin, S. (2005) Using GIS to relate small mammal abundance and landscape structure at multiple spatial extents: the northern flying squirrel in Alberta, Canada. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 577-586.
- Wilson, E.O. & Bossert, W.H. (1971) *A primer of population biology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc. 192 p.
- Wilson, T.M. & Carey, A.B. (1996) Observations of weasels in second-growth Douglas-fir forests in the Puget Trough, Washington, *Northwestern Naturalist*, **77**, 35-39.
- Witt, J.W. (1992) Home range and density estimates for the northern flying squirrel, *Glaucomys sabrinus*, in western Oregon. *Journal of Mammalogy*, **73**, 921-929.

