

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

ALIMENTATION, SÉLECTION D'HABITAT ET SUCCÈS REPRODUCTEUR DE LA
PETITE NYCTALE (*AEGOLIUS ACADICUS*) EN FORÊT BORÉALE MIXTE AU
QUÉBEC

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

JONATHAN GAGNON

MAI 2013

AVANT PROPOS

Ce mémoire, rédigé dans le cadre du programme de maîtrise en biologie, contient une introduction et une conclusion générale ainsi que deux articles rédigés en français. Le premier d'entre eux constitue le premier chapitre du mémoire et porte sur le régime alimentaire de la Petite Nyctale (*Aegolius acadicus*) en sapinière à bouleau blanc de l'ouest. Cet article sera soumis au périodique *Journal of Raptor Research* suite à sa traduction en anglais; Marion Séguy, Louis Imbeau et Marc J. Mazerolle en sont les coauteurs. Le deuxième chapitre porte sur la sélection d'habitats par la Petite Nyctale pour des fins de nidification et sur les variables influençant son succès reproducteur. Ce deuxième article sera soumis au périodique *Biological Conservation* suite à sa traduction en anglais; Louis Imbeau et Marc J. Mazerolle en sont les coauteurs.

Je tiens dans un premier temps à remercier sincèrement mon directeur de maîtrise M. Louis Imbeau qui, en 2005, m'a fait confiance une première fois lors de l'installation des tout premiers nichoirs. À ce moment, une passionnante aventure débutait. Notre implication commune s'est par la suite poursuivie en 2006 lors de très nombreuses journées et nuits de travail pour la capture des adultes et le suivi des nichoirs. C'est lors de cet été de terrain que Louis m'a permis d'améliorer mes connaissances en ornithologie en me transmettant une partie de son savoir. Depuis ce moment, nos discussions portent sans cesse entre la recherche (publication en parallèle de ma maîtrise sur le Grèbe Jougris dans le *Naturaliste Canadien*, hiver 2012), la Petite Nyctale et l'ornithologie en général. Finalement, en plus de sa confiance, Louis m'a offert sa patience et la chance de réaliser l'un des plus beaux projets de maîtrise ayant été offerts à l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue. Merci pour tout Louis, je te suis extrêmement redevable.

Je tiens aussi à remercier mon codirecteur, M. Marc J. Mazerolle qui m'a conseillé et éclairé au travers du monde des statistiques. Toutefois, l'apport de Marc à ce projet va bien

au-delà de ce simple aspect. En effet, ce dernier m'a supporté lors de mes travaux de rédaction et d'analyse et ses commentaires m'ont souvent permis de dédramatiser des situations que je jugeais critiques.

Il est aussi important de remercier toutes les personnes m'ayant aidé, et ce, sur différents aspects pendant le projet. Je pense entre autres à tous mes collègues de terrain, Anaïs Gasse, Anthony Danesin, Évan Hovington, Renée Roy, Dominique Fauteux et Amélie Drolet. Un merci particulier à Marion Séguy qui a, en plus des travaux sur le terrain, trié les ossements de 31 nids et participé à la rédaction de mon 1^{er} chapitre. Merci aussi à Mélanie Desrochers du Centre d'Étude de la Forêt pour son aide en géomatique. Merci aux vétérinaires et employés de la faculté de médecine vétérinaire de l'Université de Montréal à Saint-Hyacinthe pour la lecture des frottis sanguins, et plus particulièrement à Guylaine Séguin pour la formation et la camaraderie sur le terrain. Finalement, je ne peux terminer sans remercier ma famille, qui était toujours prête à me donner un coup de main sur le terrain quand la charge de travail devenait insupportable.

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

TABLE DES MATIÈRES

AVANT PROPOS	ii
LISTE DES FIGURES	viii
LISTE DES TABLEAUX.....	IX
RÉSUMÉ	XI
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1. Répercussions de la foresterie et de l'agriculture sur les espèces associées aux forêts âgées	1
1.2. Fragmentation et perte d'habitat	2
1.2.1 Effets sur la faune	2
1.2.2. Espèces spécialisées.....	3
1.3. Problématique	5
1.4. État général des connaissances sur la Petite Nyctale	5
1.4.1. Répartition	6
1.4.2. Sélection de l'habitat en période de reproduction.....	8
1.4.3 Habitudes alimentaires.....	8
1.4.4 Reproduction.....	10
1.4.5 Prédation.....	10
1.4.6. Effet de la perte et de la fragmentation des habitats sur le comportement de nidification.....	11
1.4.7. Effet de l'âge du mâle et des précipitations sur le succès de reproduction.....	12
1.5. Objectifs de l'étude	12

CHAPITRE I	
LES HABITUDES ALIMENTAIRES DE LA PETITE NYCTALE (<i>AEGOLIUS ACADICUS</i>) EN FORÊT BORÉALE MIXTE DE L'EST DU CANADA	16
2.1. Introduction.....	18
2.2. Méthodes.....	20
2.2.1. Aire d'étude	20
2.2.2. Description de la diète	21
2.2.2.1. Extraction et identification des restes osseux	21
2.2.2.2. Estimation de la biomasse	22
2.2.2.3. Biais de la méthode d'identification.....	23
2.2.3. Obtention des données de composition paysagère, de précipitations et d'âge des mâles.....	23
2.2.4. Traitement statistique.....	25
2.3. Résultats.....	27
2.4. Discussion	28
2.5. Remerciements.....	31
2.6 Références.....	32
CHAPITRE II	
EFFET DE LA PERTE ET DE LA FRAGMENTATION DE FORÊT ÂGÉE SUR LE SUCCÈS REPRODUCTEUR DE LA PETITE NYCTALE (<i>AEGOLIUS ACADICUS</i>) EN FORÊT BORÉALE MIXTE DE L'EST DU CANADA	53
3.1. Introduction.....	55
3.2. Matériel et méthode	58
3.2.1. Aire d'étude	58

3.2.2. Détermination de l'occupation des sites, de la taille de ponte et du succès reproducteur.....	59
3.2.3. Mesures de la condition physiologique des individus	59
3.2.4. Caractérisation de la composition et de la fragmentation du paysage à l'échelle des stations	61
3.2.5. Conditions météorologiques	63
3.3. Analyses statistiques	64
3.3.1. Occupation des sites	64
3.3.2. Taille de ponte	64
3.3.3. Prédation et réduction de nichée.....	65
3.3.4 Condition physiologique des individus et succès à l'envol	65
3.4. Résultats.....	67
3.4.1. Occupation des stations de nichoirs.....	67
3.4.2. Nombre d'œufs pondus.....	67
3.4.3. Prédation.....	68
3.4.4. Réduction de nichée.....	68
3.4.5. Condition physiologique des individus.....	69
3.4.6. Succès à l'envol	69
3.5. Discussion	70
3.6. Remerciements.....	74
3.7. Références	75
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	96
4.1. Alimentation	97

4.1.1. Sélection de proies	97
4.1.2. Variables influençant la quantité totale de proies et la sélection de proies.....	97
4.1.3. Effet des proies principales versus alternatives sur le succès reproducteur	98
4.2. Sélection d'habitat et succès reproducteur	98
4.2.1. Variables influençant l'occupation de sites de nidification	98
4.2.2. Conditions physiologiques des individus	99
4.2.3. Succès d'envol	99
4.3. Conclusion globale.....	100
BIBLIOGRAPHIE DE L'INTRODUCTION ET DE LA CONCLUSION GÉNÉRALES	103

LISTE DES FIGURES

Figure	Page	
1.1.	Localisation des 155 paires de nichoirs sur un territoire couvrant environ 10 000 km ² en Abitibi, Québec, Canada.....	47
1.2.	Variation du nombre de proies (a) et de la biomasse de proies (b) par nichoir selon les années à l'étude. En (c) variation des précipitations pendant la saison de croissance des oisillons.....	48
1.3.	Variation du nombre d'insectivores (a), du nombre de rongeurs (b), du nombre de <i>Dipodidae</i> (c) et du nombre d'oiseaux (d) dénombrés dans les restes des nichoirs en fonction des années.....	50
1.4.	Présentation en (a) de la probabilité d'envol des oisillons Petite Nyctale en fonction du nombre de rongeurs transportés au nichoir. Présentation de cette même probabilité en fonction du nombre de <i>Dipodidae</i> (b) et du nombre d'oiseaux (c) transportés au nichoir.....	51
2.1.	Localisation des 155 paires de nichoirs sur l'aire d'étude couvrant environ 10 000 km ² , Abitibi, Québec, Canada.....	91
2.2.	Nombre d'initiations de nidification de couples de Petites Nyctales au cours des six années de l'étude (2006-2011).....	92
2.3.	Relation en (a) entre le nombre d'œufs pondus et les précipitations. Relation en (b) entre le risque de prédation des œufs ou des oisillons en fonction de l'augmentation de la quantité de bordures forestières. Relation en (c) entre le nombre de jeunes morts au nichoir en fonction des précipitations. Relation en (d) entre la probabilité de présence de parasites sanguins dans les oisillons au nichoir en fonction du nombre d'oisillons éclos.....	93
2.4.	Relation entre la probabilité d'envol et les précipitations s'échelonnant de la ponte du premier œuf à l'envol du dernier oisillon pour chaque nichoir	95

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
1.1.	Modèles explicatifs comparés pour modéliser l’approvisionnement en nourriture transportée aux niohoirs (biomasse totale, nombre total de proies, nombre total de proies appartenant à divers groupes ou espèces-proies).....	38
1.2.	Modèles de succès d'envol par rapport aux nombre de proies transportées aux niohoirs	39
1.3.	Nombre de proies et biomasse (g) pour chacun des groupes de proies dans les 31 niohoirs étudiés	40
1.4.	Corrélations de Pearson entre les groupes de proies principales (rongeurs, <i>Dipodidae</i> , <i>Cricetidae</i> et <i>Neotominae</i>) et les possibles proies alternatives (oiseaux et insectivores).....	42
1.5.	Liste des quatre meilleurs modèles de variables influençant le nombre total de proies, la biomasse totale et le nombre de proies pour chaque espèce ou groupe de proies suite à l’identification d’ossements aux niohoirs entre 2006 et 2010 (aucune donnée en 2007) ainsi que les quatre meilleurs modèles de variables influençant le succès à l’envol	43
1.6.	Estimés (β) d’inférences multimodèles et erreurs-types inconditionnelles des variables apparaissant dans les modèles les plus parcimonieux ($\Delta_i < 4$) en lien avec l’approvisionnement de différents types de proies.....	45
1.7.	Comparaison de différentes compositions de proies à travers 5 études différentes sur la diète de la Petite Nyctale en période de nidification.....	46
2.1.	Modèles d’occupation de sites correspondant à des hypothèses selon lesquelles l’année (2006 à 2011) et/ou les caractéristiques d’habitat ont une influence sur celle-ci.....	83
2.2.	Modèles associés au nombre total d’œufs pondus correspondant à des hypothèses que l’année (2006 à 2011), des caractéristiques d’habitat ou que la quantité de précipitations au cours de la ponte puisse réguler la taille de celle-ci	84

2.3.	Modèles associés à la prédation des œufs ou des jeunes aux niohoirs ainsi qu'au phénomène de réduction de nichée.....	85
2.4.	Modèles candidats associés au taux de stress (mâle et oisillons, tel que mesuré par leur ratio H/L), à la présence de parasites sanguins (oisillons) ainsi qu'au succès à l'envol des oisillons	86
2.5.	Quatre meilleurs modèles pour les différentes variables réponses à partir des données de suivis de niohoirs utilisés par des Petites Nyctales en Abitibi, de 2005 à 2011.	88
2.6.	Présentation des estimés (β) d'inférences multimodèles et erreurs-types inconditionnelles pour les variables dont l'intervalle de confiance exclut 0, et ce, pour les modèles ayant une meilleure performance qu'un modèle nul et un Δ_i inférieurs à 3	90

RÉSUMÉ

La perte et la fragmentation des habitats sont des problématiques considérablement étudiées en écologie animale depuis plus d'une vingtaine d'années. Ces phénomènes ont des répercussions nombreuses tant au niveau des interactions fauniques que des processus de dispersion des organismes, ce qui peut influencer la pérennité des populations animales dans les paysages affectés. En Abitibi, la foresterie et l'agriculture ont fragmenté le paysage en différents massifs boisés créant ainsi une hétérogénéité du couvert forestier. Les seuils limites de tolérance des espèces plus spécialisées aux forêts matures et âgées, donc plus susceptibles d'être touchées négativement par la fragmentation ou la perte d'habitat de ces habitats, doivent être connus avant de mettre en péril les individus de ces espèces. La Petite Nyctale, un strigidé nocturne chassant en milieu forestier et nichant en cavités, fait partie des espèces susceptibles d'être fortement incommodées par la raréfaction et la fragmentation des forêts plus âgées. Ce projet de maîtrise vise à déterminer dans quelle mesure la Petite Nyctale est affectée par la perte et la fragmentation des habitats matures et âgés qui provient de la coupe forestière et de la déforestation à des fins agricoles. Nous avons tenté, dans un premier chapitre, de vérifier si la Petite-Nyctale est spécialisée dans la chasse d'une espèce de proie ou d'un groupe particulier de proies et si l'abondance de ces proies a une influence sur le succès reproducteur des couples nicheurs. Dans le deuxième chapitre, nous avons déterminé les types de paysages sélectionnés par les couples nicheurs pour l'initiation d'une nidification. En second lieu, nous avons vérifié si les différents degrés de perte et de fragmentation des habitats forestiers matures et âgés avaient une influence sur le succès reproducteur des couples et sur la condition physiologique des individus. Pour ce faire, nous avons récolté des données depuis 2006 à l'intérieur d'un réseau de 310 nichoirs où ceux-ci sont distribués en paires sur 155 stations. Ces données ont permis de conclure, dans un premier chapitre, que la quantité de proies transportées au nichoir varie selon les années dans notre aire d'étude, indiquant une possible cyclicité dans les populations de proies. Nous avons aussi observé que la Petite Nyctale chasse principalement les rongeurs forestiers alors que les oiseaux et les insectivores constituent des proies alternatives. Aussi, le succès reproducteur de la Petite Nyctale dans notre étude augmente avec le nombre de proies principales (rongeurs, *Dipodidae* et *Cricetidae*) transportées aux nichoirs, mais diminue avec l'augmentation du nombre d'oiseaux. Dans un deuxième chapitre, nous avons déterminé que l'année et non les variables de composition ou de fragmentation des habitats avaient une influence prépondérante sur les initiations de nichées. Néanmoins, l'augmentation du degré de fragmentation de l'habitat dans le domaine vital influence positivement le risque de prédation des œufs et des jeunes alors que l'augmentation des zones forestières a l'effet inverse. Aussi, nous avons déterminé que le niveau de stress (ratio Hétérophiles/Lymphocytes) chez les jeunes était influencé par l'année, plutôt que par les conditions de perte et de fragmentation des habitats forestiers. Nous concluons également que les précipitations influencent à la baisse le nombre d'œufs pondus ainsi que le nombre de jeunes qui s'envolent, et que les mâles plus âgés obtiennent un meilleur succès reproducteur que les mâles d'un an. Sans négliger l'importance potentielle des effets de perte et de fragmentation des habitats chez les rapaces chassant en milieu forestier, peu d'études similaires à la nôtre ont tenu compte de ces effets en intégrant d'autres causes connues pour

réduire le taux d'occupation ou de succès reproducteur des adultes. Ajouté au fait que la matrice demeure principalement forestière dans notre aire d'étude (40% de couvert forestier mature de 12 m et plus à l'échelle des domaines vitaux de l'espèce), nos conclusions invitent donc à relativiser les effets négatifs de la perte et de la fragmentation des habitats dans un contexte majoritairement forestier.

Mots clés : Petite Nyctale, fragmentation, perte d'habitat, succès reproducteur, alimentation, nichoirs, forêt boréale

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1. Répercussions de la foresterie et de l'agriculture sur les espèces associées aux forêts âgées

Diminuer l'écart entre les paysages forestiers aménagés et les paysages naturels est l'assise même de l'aménagement écosystémique en forêt boréale (Gauthier et al. 2008). L'enjeu d'aménagement le plus couramment identifié dans les paysages aménagés de ce biome est la modification de la structure d'âge du paysage forestier. Ce phénomène se traduit par une perte de forêts âgées au profit de forêts en régénération et de jeunes peuplements (Bergeron et al. 2002) qui peut affecter la diversité biologique associée à ce type d'habitat (Drapeau et al. 2000, 2003). Cette modification de la structure d'âge des peuplements forestiers à l'échelle des paysages amène également une réduction de la quantité d'arbres vivants de grands diamètres, ainsi que d'arbres morts sur pied (Fenton et al. 2008). En forêt boréale, la perte et la fragmentation progressives des habitats forestiers matures et âgés suscitent de nombreuses préoccupations pour les espèces associées à ces habitats ainsi qu'à ses attributs particuliers, tels les arbres morts et les arbres à cavités (Drapeau et al. 2009). En effet, en forêt boréale de l'est du Canada, les chicots et les gros arbres ayant des cavités fournissent des substrats d'alimentation, des sites de repos et des cavités de nidification à plus d'une cinquantaine d'espèces d'oiseaux et de mammifères (Darveau 2001; Cadieux 2011). Les cavités ont donc été reconnues comme une ressource critique au cœur d'un réseau complexe reliant les excavateurs primaires créant la ressource, à des excavateurs faibles et utilisateurs secondaires qui y nichent.

Afin de minimiser les effets de perte et de fragmentation des habitats sur les organismes les plus sensibles, notamment pour les espèces associées aux vieilles forêts utilisant des cavités, les aménagistes doivent de plus en plus prévoir la connectivité des vieilles forêts sur une longue période à l'échelle des unités d'aménagement forestier. Ils doivent, entre autres, assurer une dispersion des coupes à l'échelle du paysage afin de maintenir une matrice forestière (Imbeau et al. 2001; Harvey et al. 2008). De plus, il importe de choisir des arbres d'intérêt faunique à maintenir à une échelle plus locale en intégrant des stratégies de rétention variables sur les parterres de coupe. La rétention des arbres à cavités

ou susceptibles d'être utilisés à cet égard fait partie des intérêts fauniques pouvant être considérés dans ce type d'aménagement (Imbeau et al. 1999; Imbeau et Desrochers 2002).

À court terme, toute récolte forestière constitue une perte d'habitat nette temporaire pour une espèce associée spécifiquement au milieu forestier mature. Suite à la perte initiale d'habitat, les forêts résiduelles après coupe sont de moins grandes superficies, plus isolées les unes des autres et constituées d'une plus grande proportion de forêts en lisière de milieux ouverts. Ces effets résultent de la fragmentation du couvert forestier originel (Saunders, Hobbs et al. 1991). Cependant, il ne faut pas interpréter de manière identique la fragmentation de l'habitat et la perte nette de celui-ci. La perte des habitats se caractérise par la diminution de la quantité d'habitats sans nécessairement diminuer la connectivité structurelle ou fonctionnelle des paysages forestiers résiduels. De son côté, la fragmentation correspond à une possible augmentation du nombre de parcelles d'habitats résiduels, à la diminution de leur taille et à l'augmentation de la distance qui les sépare, donc à la diminution de leur connectivité fonctionnelle (Fahrig 2003). La fragmentation fait ainsi plutôt référence à la répartition spatiale dans le paysage de différents habitats résiduels qu'à une perte nette d'habitat.

1.2. Fragmentation et perte d'habitat

1.2.1 Effets sur la faune

Ceci étant dit, la perte et la fragmentation des habitats peuvent modifier divers processus liés à la dynamique des populations telles que la productivité, la prédation, la compétition et la dispersion des organismes (Bélisle et al. 2001; Chalfoun et al. 2002; Fahrig 2003; Stevens et al. 2004). Chez les oiseaux et les mammifères, certains travaux révèlent que la taille des populations animales décroît de façon proportionnelle à la perte d'habitats jusqu'à un seuil où seulement 10 à 30% d'habitats favorables persistent dans un paysage donné (Andrén 1994; Virgós 2001, Radford et al. 2005). En deçà de ce seuil, les effets de la fragmentation des habitats s'ajoutent à ceux de la perte nette des habitats. Ces phénomènes entraînent des déclin plus prononcés que ceux prévus par la perte d'habitat à elle seule, ce qui peut se traduire par la disparition d'espèces plus sensibles. On considère, dans ces

articles, que la problématique de fragmentation devient plus préoccupante lorsque la perte d'habitat dépasse un seuil de 30% d'habitat résiduel à l'échelle du paysage. Par exemple, à l'aide de simulations spatialement explicites, il a été démontré que les effets de la fragmentation deviennent plus importants sous un seuil de 20% de perte d'habitat (Fahrig 1997; Fahrig 1998) et plus récemment, une étude empirique a montrée que ce seuil préoccupant d'habitat associé à une diminution drastique de la richesse en espèces d'oiseaux forestiers australiens était de 10% (Radford et al. 2005). Toutefois, il faut garder en tête que ces seuils seront très variables entre les différents types d'organismes, ou même au sein de d'un même groupe d'organisme ou de la même espèce. Par exemple, ce seuil différera selon la capacité de dispersion ou la capacité de reproduction des organismes, alors que pour une espèce donnée, ce seuil, pourrait aussi varier selon la qualité de l'habitat résiduel (Swift et Hannon 2010).

Malgré tout, en forêt boréale, certains auteurs suggèrent une plus grande capacité d'adaptation des espèces animales face aux effets de configuration spatiale des habitats résiduels (Mönkkönen et Reunanen 1999). Il est toutefois à noter que le pourcentage de forêt et le type de matrice sont des variables corrélées dans cette ré-analyse, ce qui démontre encore une fois la difficulté à isoler les effets seuls de la fragmentation (Andrén 1999). Malgré tout, l'on constate que l'effet d'une perturbation à des fins de récolte forestière suivie du retour d'une régénération de la forêt n'aura pas les mêmes conséquences qu'une perturbation qui, à des fins agricoles, convertit l'usage des terres. Dans le premier cas, la perte d'habitat sera temporaire et sera aussi à la base d'un nouveau processus dynamique de changement et de possibilité d'habitats différents tout au long du retour vers le stade de forêt mature. Ceci diffère fortement de la perte permanente d'habitat qu'entraîne l'agriculture.

1.2.2. Espèces spécialisées

Certains organismes plus spécialisés seront inévitablement touchés par la perte et la fragmentation du couvert forestier (Mönkkönen et Welsh 1994; Imbeau et al. 2001). Selon Imbeau et al. (2001), les espèces d'oiseaux résidentes ou effectuant de courtes migrations sont plus sujettes aux menaces de la perte d'habitat et de fragmentation. De ces espèces, huit sont particulièrement sensibles aux menaces de la foresterie en forêt boréale coniférienne. Il s'agit de trois espèces excavatrices, soit le Pic à dos rayé (*Picoides dorsalis*), le Grand Pic

(*Dryocopus pileatus*) et le Pic à dos noir (*Picoides arcticus*), de quatre espèces utilisatrices secondaires de cavités, soit la Nyctale de Tengmalm (*Aegolius funereus*), la Mésange à tête brune (*Poecile Hudsonica*), le Petit Garrot (*Bucephala albeola*), le Garrot à œil d'or (*Bucephala clangula*) et finalement le Grimpereau brun (*Certhia americana*). Parmi les utilisateurs secondaires de cavités, la Petite Nyctale (*Aegolius acadicus*) est la seule espèce prédatrice dans la forêt boréale mixte de l'est de l'Amérique du Nord dont les activités de chasse se réalisent strictement en milieu forestier (Rasmussen et al. 2008). Cette espèce doit non seulement composer avec une rareté de cavités de grandes tailles nécessaires à sa nidification (Aitken et Martin 2007), un trait qui favoriserait sa sédentarité (Lundberg 1979), mais également avec une abondance variable de micromammifères en forêt boréale (Cheveau et al. 2004; Bowman et al. 2008). Cette problématique tend alors à favoriser son nomadisme entre différents lieux de nidification (Marks et Doremus 2000; Newton 2006).

En forêt boréale mixte de l'Ontario, l'analyse de l'abondance de mâles chanteurs et de celles des rongeurs à l'échelle régionale suggère que l'espèce se déplacerait d'année en année pour suivre les secteurs de haute abondance de Campagnols à dos roux de Gapper (*Myodes gapperi*) (Bowman et al. 2009), une proie évitant les secteurs en régénération (Crête et al. 1995; Simon et al. 1998). La productivité de la Petite Nyctale, telle que reflétée par le nombre de jeunes de l'année dans des stations de baguage lors de la migration automnale, serait aussi liée à l'abondance de ce rongeur lors de la période de nidification (Côté et al. 2007; Bowman et al. 2009). De plus, des études récentes sur une espèce de nyctale étroitement apparentée, la Nyctale de Tengmalm, réalisées grâce à des suivis à long terme d'occupation de nichoirs en Fenno-Scandinavie, ont démontré que le succès reproducteur de cette espèce (nombre de jeunes envolés) est négativement affecté par la perte d'habitat dans le paysage. Le taux de reproduction (nombre de jeunes produits et envolés) décroît en lien avec la proportion de coupes récentes et d'aires en régénération (Hakkarainen et al. 2003), tandis que le succès reproducteur mesuré sur plusieurs saisons (*c.-à-d.* le nombre de jeunes produits) s'accroît avec la proportion de vieilles forêts dans le domaine vital du couple nicheur (Laaksonen et al. 2004).

En Amérique du Nord, peu d'études à long terme ont été effectuées sur les strigidés nichant en cavités (Hayward et al. 1992), notamment en raison du faible nombre de

programmes de suivi de nichoirs par des ornithologues amateurs. Malgré cette lacune, nous savons que les strigidés forestiers nécessitant des cavités pour la nidification sont potentiellement sensibles à la perte et à la fragmentation des habitats forestiers (Hayward 1997; Hinam et St-Clair 2008).

1.3. Problématique

La plus grande cause de l'extension et de l'intensification de la fragmentation est l'utilisation de l'habitat par l'homme (Burgess et Sharpe 1981; Burton et al. 1999). En forêt boréale mixte, les activités forestières et agricoles sont responsables d'une très grande partie de la fragmentation de l'habitat forestier (Comission 2004; MRNFP 2004; MRNF 2011). À l'échelle du paysage, on assiste à une mosaïque de différents types de milieux boisés entrecoupés de milieux perturbés par des coupes forestières. Ces coupes laisseront place à différents habitats tels que des milieux en régénération, des cultures, des pâturages pour le bétail, des routes et des zones d'habitations. La perte d'habitats forestiers pourra alors avoir des impacts différents sur l'occupation d'un territoire pour certaines espèces associés aux forêts matures (St-Laurent et al. 2009). Aussi, la répartition des habitats forestiers en plus de l'intensité de la perte et de la fragmentation d'habitat forestiers diffère d'un paysage à l'autre (MRNF 2011).

Bien que le seuil limite de perte d'habitat pour l'occupation soit une donnée importante pour différentes espèces d'oiseaux (Andrén 1994), la réussite de la nidification revêt une importance encore plus grande. En effet, la pérennité d'une espèce d'oiseau comme la Petite Nyctale ne dépend pas seulement de l'occupation du territoire, mais aussi d'une quantité suffisante d'habitat forestier pouvant permettre un meilleur succès de nidification. Certains travaux réalisés sur le Grimpereau brun ont d'ailleurs démontré que la quantité d'habitats permettant la présence de couples nicheurs peut être inférieure à celle permettant un bon succès reproducteur (Poulin et al. 2008).

1.4. État général des connaissances sur la Petite Nyctale

Les sections qui suivent visent à dresser une synthèse des principaux constats concernant la distribution, la sélection de l'habitat, les méthodes de chasse du mâle,

l'appariement et la reproduction, le régime alimentaire, ainsi que les effets de la perte et de la fragmentation des habitats chez la Petite Nyctale en période de reproduction.

1.4.1. Répartition

La Petite Nyctale n'est retrouvée qu'en Amérique du Nord (voir figure 1) (Johnson et Anderson. 2003). Au Canada, l'aire de répartition, à l'intérieur des forêts de conifères nordiques (zone boréale) et des forêts décidues, s'étend de l'océan Pacifique à l'Atlantique, soit sur toutes les provinces canadiennes à l'exception de Terre-Neuve. Cependant, la Petite Nyctale limite généralement son territoire nordique de nidification à la moitié méridionale de ces provinces (Rasmussen et al. 2008). Aux États-Unis, elle niche dans les états du Dakota, du Minnesota, du Wisconsin, du Massachusetts, de New York, du New Jersey, de Pennsylvanie, du Maryland, du Connecticut, et du Maine. Malgré tous les travaux de recensement, plusieurs incertitudes demeurent quant à la répartition géographique exacte des aires de nidification ou d'hivernage de la Petite Nyctale en raison de comportements nocturnes très discrets. À titre d'exemple, en 1996, pour le Québec méridional, l'Atlas des oiseaux nicheurs du Québec excluait l'Abitibi dans les régions où nichait la Petite Nyctale (Côté et Bombardier 1996). Toutefois, l'aire de répartition de cette espèce est aujourd'hui mieux connue. En effet, en plus des travaux réalisés en région, des travaux récents ont démontré que sa distribution nordique atteindrait le 50^e parallèle dans les régions du Québec et de l'Ontario (Buidin et al. 2006) et jusqu'au 54^e parallèle au Manitoba (Manitoba Avian Record Committee 2003).

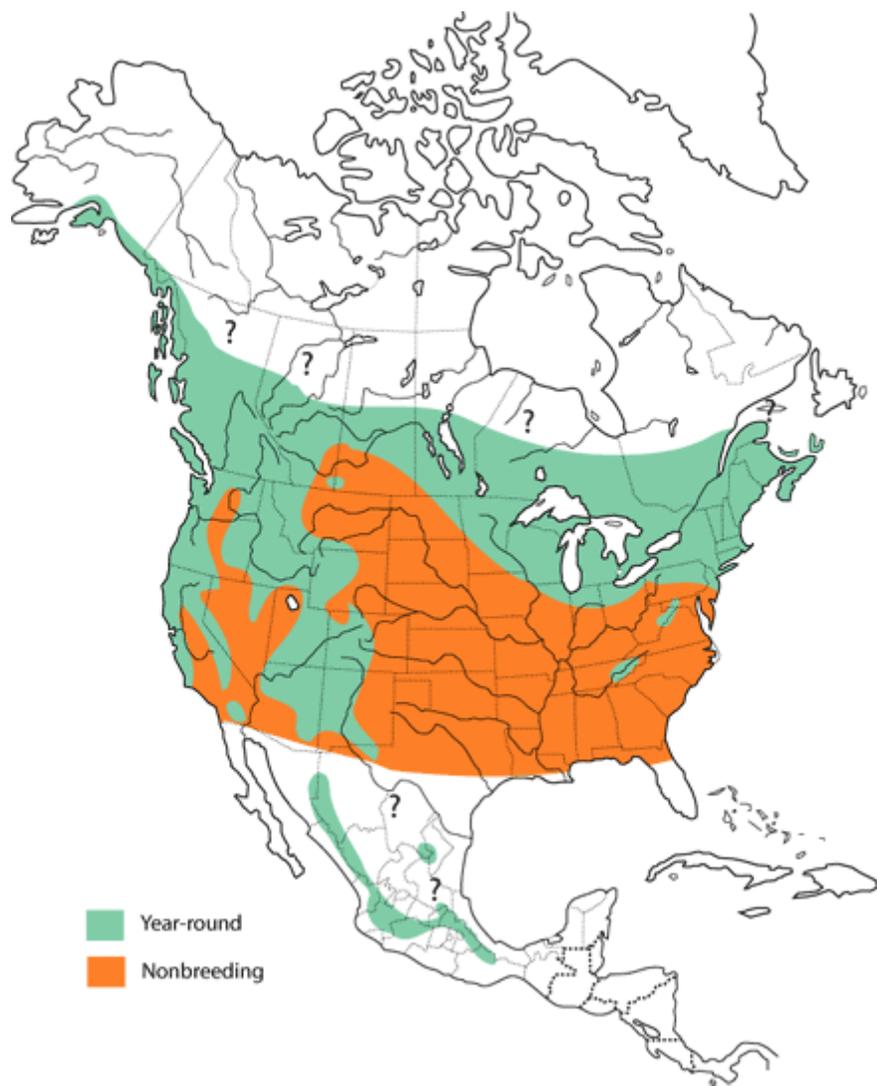


Figure 1 : Distribution de la Petite Nyctale (*Aegolius acadicus*). Les limites de nidification (“ Year-round ”) et des zones d’hivernage (“ Nonbreeding ”) sont délimitées avec une certaine marge d’erreur étant donné le manque d’informations et la variabilité connue entre les années (Rasmussen et al. 2008).

1.4.2. Sélection de l'habitat en période de reproduction

Bien que la femelle puisse participer quelque peu à la collecte de proies à la fin de l'incubation, le mâle demeure pratiquement le seul pourvoyeur de nourriture lors de la nidification (Cannings 1993). Pour cette raison, il semble pertinent d'étudier le comportement de chasse du mâle afin d'évaluer le succès reproducteur du couple. Puisque la chasse est indispensable à la réussite de la nichée, l'étude de la nidification devra inclure des caractéristiques propres aux mâles et à leur environnement de chasse. Puisque cette chasse se déroule en milieu forestier, il faudra caractériser les besoins primaires du mâle en termes de caractéristiques du couvert (hétérogénéité, densité, hauteur et étendue).

La chasse se réalise de perchoir en perchoir. Ce comportement oblige ainsi les individus à chasser dans un habitat forestier. Bien que les couples nicheurs puissent s'adapter à plusieurs types d'habitats, les forêts de conifères abriteraient les plus fortes densités d'individus (Cannings 1993; Brinker et al. 1997; Rasmussen et al. 2008). Ce type de forêt serait encore plus utilisé lorsqu'il est limitrophe à un milieu humide (Krahe 2001). Malgré tout, la Petite Nyctale rechercherait une certaine quantité de feuillus à l'intérieur du paysage afin d'utiliser les cavités naturelles provenant de la dégradation des arbres (ex: bris de branche, création d'une cavité par action des champignons etc...) ou creusées par les pics, nécessaires à sa nidification (Marks et Doremus 2000; Krahe 2001). La Petite Nyctale utilise aussi les cavités excavées par les pics (Cannings 1993) avec une préférence pour les cavités de Pic chevelu (*Picoides villosus*), de Pic flamboyant (*Colaptes auratus*) et de Grand Pic (Thomas, Anderson et al. 1979; Cannings 1993). Dans le même ordre d'idée, une récente étude abitibienne démontre qu'en forêt boréale, la Petite Nyctale recherche préférentiellement les cavités de Grand Pic excavées dans des Peupliers faux-tremble (*Populus tremuloïdes*) de grande dimension (Cadieux 2011).

1.4.3 Habitudes alimentaires

La présence de mâles chanteurs est généralement corrélée positivement avec l'abondance de micromammifères (Marks et Doremus 2000; Krahe 2001; Bowman et al. 2009). Cette relation sous-entend que la Petite Nyctale est une espèce nomade qui se déplace selon l'abondance de ses proies (Marks et Doremus 2000; Krahe 2001;

Bowman et al. 2009). Sous nos latitudes, une grande proportion de sa chasse nocturne vise à capturer des micromammifères tels que le Campagnol à dos roux de Gapper (*Myodes gapperi*), la Souris sylvestre (*Peromyscus maniculatus*), la Souris sauteuse des bois (*Napaeozapus insignis*), la Souris sauteuse des champs (*Zapus hudsonius*), le Campagnol des champs (*Microtus pennsylvanicus*), le Campagnol des rochers (*Microtus chrotorrhinus*), le Phénacomys d'Ungava (*Phenacomys intermedius*), le Campagnol-lemming de Cooper (*Synaptomys cooperi*), la Musaraigne cendrée (*Sorex cinereus*), la Musaraigne fuligineuse (*Sorex fumeus*), la Musaraigne nordique (*Sorex arcticus*), la Musaraigne palustre (*Sorex palustris*), la Musaraigne pygmée (*Sorex hoyi*) et la Grande musaraigne (*Blarina brevicauda*) (Boula 1982; Grove 1985; Cannings 1987; Sealy 1999; Marks et Doremus 2000). Certains autres mammifères tels que de jeunes Tamias rayés (*Tamias striatus*), des jeunes Écureuils roux (*Tamiasciurus hudsonicus*), ainsi que le Condylure étoilé (*Condylura cristata*) peuvent aussi être chassés à l'occasion par la Petite Nyctale (Whalen et al. 2000).

Bien que les micromammifères constituent ses proies principales, les oiseaux font aussi partie du régime alimentaire de la Petite Nyctale. Certains passereaux tels que des parulidés, des embérizidés et des turdidés sont mentionnés dans la littérature (Boula 1982; Cannings 1987; Sealy 1999). Finalement, les invertébrés et amphibiens peuvent aussi faire partie de son régime alimentaire (Hobson et Sealy 1991). Certains auteurs mentionnent la possibilité de chasse d'orthoptères (Boula 1982; Swengel et Swengel 1992), alors que Whalen et al. (2000) ont observé la chasse de lépidoptères. Finalement, une dernière étude mentionne la présence de restes d'anoures à l'intérieur de nichoirs utilisés par la Nyctale de Tengmalm, une espèce étroitement apparentée à la Petite Nyctale (Maisonneuve 2006).

Malgré cette grande diversité de proies potentiellement chassées par la Petite Nyctale, Bowman, Badzinski et al. (2009) affirment que la Petite Nyctale est spécialisée dans la chasse du Campagnol à dos roux de Gapper. En effet, selon ces auteurs, 55% du taux de variation du nombre d'individus de Petite Nyctale dans le centre de l'Ontario s'expliquerait par l'abondance du Campagnol à dos roux de Gapper, alors que seulement 3% serait expliqué par les variations de la Souris sylvestre. Les autres proies potentielles ont simplement été écartées de leurs analyses en raison d'une trop faible abondance dans les indices d'abondances annuels (captures vivantes à l'aide de pièges Sherman).

1.4.4 Reproduction

Au moment de la reproduction, le mâle chante à proximité d'une cavité disponible afin d'attirer une femelle (Cannings 1993). Lorsque cette dernière répond à l'appel du mâle, celui-ci lui présente la cavité disponible qu'il compte utiliser pour la nidification (Krahe 2001). La femelle, une fois installée, peut demeurer quelques jours dans la cavité avant de pondre un premier œuf (Cannings 1993; Barb 1995). Bien que les couples de Petites Nyctales soient habituellement monogames, il arrive que les mâles puissent subvenir aux besoins de deux, voire même trois nichées si la densité de proies le permet (Marks et al 1989). La femelle pourrait quant à elle entamer une deuxième nichée advenant le cas que la première périsse assez tôt en saison (Cannings 1993). La couvaison, qui s'échelonne sur environ 28 jours, débute après la ponte du premier œuf permettant ainsi une éclosion asynchrone des oisillons. Pour cette raison, les oisillons de la nichée seront de tailles différentes tout au long de la saison de croissance (Cannings 1993). Cette caractéristique faciliterait une réduction de nichée par cannibalisme entre oisillons, les plus gros des oisillons dévorant le plus petit, lorsque la nourriture vient à manquer (Lack 1947).

1.4.5 Prédation

Les adultes et les jeunes ayant quitté le nid peuvent être capturés par des Strigidés de plus grande taille tels que le Grand-duc d'Amérique (*Bubo virginianus*), le Hibou moyen-duc (*Asio otus*) ou la Chouette rayée (*Strix varia*) (Cannings 1993). Au niveau du nid (œufs et oisillons), les prédateurs possibles doivent avoir la capacité de monter aux arbres. Bien que la littérature ne cite pas de prédateurs particuliers reliés à la Petite Nyctale, il nous est possible de dresser une liste potentielle selon le comportement de certains d'entre eux. En effet, le Pékan (*Martes Pennanti*), la Martre d'Amérique (*Martes americana*), le Vison d'Amérique (*Neovison vison*), l'Hermine (*Mustela erminea*), la Belette à longue queue (*Mustela frenata*), la Belette pygmée (*Mustela nivalis*), l'Écureuil roux (*Sciurus vulgaris*), le Grand Polatouche (*Glaucomys sabrinus*) et le Raton laveur (*Procyon lotor*) sont des prédateurs avec la capacité de grimper aux arbres se nourrissant parfois d'œufs et d'oisillons (Beaudin et Quintin 1983). Aussi, Cannings (1987) mentionne la possibilité qu'un couple de Pics flamboyants ait jeté des jeunes Petites Nyctales d'un nichoir afin de s'y installer. Finalement, le Mésangeai du

Canada (*Perisoreus canadensis*) pourrait aussi être un prédateur d'œufs et de jeunes oisillons (Boulet et al. 2000).

1.4.6. Effet de la perte et de la fragmentation des habitats sur le comportement de nidification

Une étude réalisée en Alberta a permis de démontrer que, bien que corrélé positivement avec les habitats forestiers, la présence de mâles chanteurs est détectée dans des habitats avec aussi peu que 16% de couvert forestier. Une étude en Estrie a pour sa part démontré que la probabilité de détection des mâles chanteurs était de 50% pour un habitat résiduel de 25% du couvert forestier d'origine et de 100% pour seulement 30% de couvert résiduel (Perreault 2010). La Petite Nyctale serait ainsi un strigidé avec une forte tolérance à la perte d'habitat, devant le Grand-duc d'Amérique qui requiert de 36% à 65% de couvert forestier dans le paysage et devant la Chouette rayée qui requiert 66% de couvert et plus (Grossman et al. 2008). La proportion de couvert forestier ne semble pas influencer le choix des sites de nidification par la Petite Nyctale. Cette capacité pour la Petite Nyctale de nicher dans des îlots forestiers de moins grande taille ou à l'intérieur de paysages plus fragmentés a aussi été démontrée en Alberta par Hinam et St-Clair (2008).

Ces travaux ont de plus permis de démontrer que le mâle nicheur utiliserait un domaine vital autour du nichoir variant de 11,7 ha (190 m de rayon) à 137 ha (660 m de rayon; moy = 89,4 ha \pm 40,2) et passerait de 1 à 60 min sur un perchoir à l'affût d'une proie. Le temps passé au même perchoir augmente significativement avec la distance au nid (Charnov 1976; Hinam et St-Clair 2008). Le mâle peut prendre plus de 100 minutes entre chaque passage au nid avec une moyenne de 22,7 min \pm 17,8 min (Hinam et St-Clair 2008). Toujours selon ces mêmes auteurs, la distance séparant la parcelle boisée voisine à celle utilisée pour la nidification n'influence pas le nombre de mouvements à l'intérieur d'une parcelle boisée donnée. Cependant l'augmentation de la taille de la parcelle augmente le nombre de déplacements dans cette même parcelle (Hinam et St-Clair 2008). Parallèlement, le temps moyen passé par un mâle sur un perchoir diminue significativement dans un paysage avec un grand couvert forestier, l'oiseau se déplaçant plus pour une période de temps donné, demeure ainsi moins longtemps au même endroit. Aussi, un îlot boisé de plus forte taille offre plus de micromammifères (Mills 1995; Sunde et Redpath 2006). En effet, les mâles vivant

dans des milieux aux grands massifs boisés transportent plus de nourriture au nid que les mâles nichant dans des milieux plus fragmentés (Hinam et St. Clair 2008). Ainsi, le taux d'approvisionnement est positivement corrélé à l'augmentation du couvert forestier, mais diminue avec l'augmentation de la distance à la prochaine parcelle d'habitat. Finalement, l'augmentation du taux de fragmentation du paysage a un effet direct sur l'état de santé du mâle (Hinam et St-Clair 2008). En effet, pour certains oiseaux, de plus grands déplacements sont responsables de l'augmentation du stress d'approvisionnement, augmentent les risques de prédation et demandent un plus grand investissement énergétique. Ces déplacements pourraient ainsi réduire la condition physique des individus (Mönkkönen et Welsh 1994; Bélisle 2005; Grossman et al. 2008).

Une partie de la thèse de Hinam (2007), se consacre exclusivement sur la qualité de l'état de santé des jeunes Petites Nyctales ainsi que sur le succès à l'envol par rapport au nombre d'œufs pondus. L'auteure conclut que dans les paysages contenant moins de couvert forestier, le mâle transporte moins de nourriture pour nourrir les jeunes, et ce manque de nourriture affaiblit la nichée en diminuant le taux de croissance des jeunes et l'augmentation du ratio hétérophiles/lymphocytes (H/L), représentatif d'une augmentation du niveau de stress (Gross et Siegel 1983; Love et al. 2003; Davis et al. 2008). L'affaiblissement des oisillons génère alors du cannibalisme entre les jeunes, un phénomène nommé réduction de nichée. La réduction de nichée se solde par un moins grand nombre d'oisillons à l'envol et, par conséquent, en une diminution du succès reproducteur du couple (Hinam 2007).

1.4.7. Effet de l'âge du mâle et des précipitations sur le succès de reproduction

Certaines études finlandaises sur la Nyctale de Tengmalm ont démontré que le succès reproducteur des couples où les mâles étaient à leur première saison de nidification était moindre que le succès des couples où les mâles étaient plus âgés (Korpimäki, 1988). Cette différence dans le succès reproducteur serait rattachée au succès de chasse des mâles, les mâles plus jeunes étant moins performants que les mâles plus âgés. Il fut aussi démontré en Finlande que l'âge des mâles Nyctales de Tengmalm a une influence sur la date d'initiation de nichée (Laaksonen et al. 2002). Il a été observé dans cette même étude que les mâles plus vieux produisent plus de jeunes que les mâles d'un an.

Ces effets de l'âge du mâle pourraient toutefois être masqués par les effets de l'environnement, tel que la quantité de nourriture disponible. En effet, lors des années où les rongeurs sont abondants, l'effet de l'âge du mâle serait atténué. Cette quantité de nourriture disponible peut être liée aux variations intrinsèques aux espèces de proies colonisant l'environnement (Cheveau et al. 2004; Bowman et al. 2008), ou encore, être reliée aux conditions atmosphériques telles que les précipitations. En effet, il a été démontré lors d'études sur différentes espèces de rapaces telles que la Crécerelle d'Amérique (*Falco sparverius*), la Chouette tachetée (*Strix occidentalis*), ou encore la Buse variable (*Buteo buteo*) et le Faucon Crécerelle (*Falco tinnunculus*) en Europe, que les précipitations avaient un effet négatif sur le nombre de proies qui sont transportées au nid (Kostrzewa et Kostrzewa 1990; Dawson et Bortolotti 2000; North et al. 2000). Ce nombre de proies à la baisse a inévitablement un effet sur le succès reproducteur de l'oiseau étudié.

1.5. Objectifs de l'étude

Les objectifs généraux de ce projet visent à déterminer si la fragmentation ou la perte d'habitat auront un effet sur le succès reproducteur de la Petite Nyctale. De telles analyses de productivité sont encore relativement rares, mais celles publiées indiquent dans certains cas que les seuils d'habitats propices assurant l'occurrence d'une espèce sont bien inférieurs à ceux nécessaires pour assurer une nidification adéquate (Bütler et al. 2004; Hinam et St-Clair 2008; Poulin et al. 2008). Ainsi, bien que certaines études montrent que le mâle chanteur puisse être détecté dans des habitats très fragmentés, d'autres déterminent que le succès des mâles nichant dans ces habitats perturbés sera diminué. Aussi, certaines études ont trouvé que la Petite Nyctale serait possiblement spécialisée dans la capture d'une proie principale, comme le Campagnol à dos roux de Gapper. À cet effet, une étude récente indique toutefois que le type de méthode de capture peut sous-estimer la présence de certains groupes de proies. En effet, selon Jung et Powell (2011), pour réaliser une bonne description des populations de micromammifères dans un secteur donné, il faut utiliser différents types de trappes. Par exemple, ces auteurs ont observé que les captures vivantes à l'aide de pièges Sherman sous-estimaient l'effectif réel des populations de Souris-sauteuses des champs (Jung et Powell 2011). Les résultats de Bowman et al. (2009) pourraient donc être biaisés par une

mauvaise représentativité des proies disponibles. De plus, la probabilité de capture à l'aide de pièges est inférieure à 1 pour plusieurs petits mammifères en plus de différer d'une espèce à l'autre (Nichols 1986). Les études qui n'estiment pas explicitement la probabilité de capture sous-estiment les effectifs en plus d'invalider les comparaisons entre les espèces (Williams et al. 2002). Il apparaît ainsi important de bien documenter l'alimentation de la Petite Nyctale en sapinière et son degré de spécialisation en période de nidification. Ainsi donc, dans le premier chapitre, nous vérifions s'il existe une réelle sélection de proies en sapinière à bouleau blanc de l'ouest et nous déterminons les éléments du paysage qui peuvent influencer cette sélection. Nous voulons de plus vérifier si certaines proies ou certains groupes de proies ont une influence particulière sur le succès à l'envol des oisillons. Toutefois, nous tenons à considérer certaines variables autres que l'habitat, telle que la l'année reflétant les fluctuations dans les populations de micromammifères, ou encore les précipitations qui peuvent, entre autres, influencer le succès de chasse des mâles (Kostrzewa et Kostrzewa 1990, North et al. 2000).

Dans le deuxième chapitre de ce mémoire, nous vérifierons si la perte et la fragmentation des habitats forestiers affectent négativement l'occupation des sites forestiers par la Petite Nyctale. En raison de la perte d'arbres de taille suffisante à la création de cavités et des effets de la fragmentation sur la Petite Nyctale décrits par Hinam et St-Clair (2008), nous prévoyons que la probabilité d'occupation des sites de nidification par cette espèce sera affectée négativement par la proportion d'habitats suboptimaux (coupes forestières, friches, champs agricoles) dans des rayons correspondant à la superficie des domaines vitaux pour cette espèce. Ensuite, nous vérifierons si le succès reproducteur des couples nicheurs (*c.-à-d.* : le nombre d'œufs pondus, le nombre d'oisillons retrouvés morts au nichoir et le nombre d'entre eux qui se sont envolés) est influencé par la diminution du couvert forestier et de son degré de fragmentation. En effet, selon Hinam et St-Clair (2008), des parcelles trop petites sont responsables d'une diminution du succès de chasse du mâle. Celui-ci transporte moins de nourriture au nichoir, ce qui ralentit la croissance des jeunes et peut réduire le nombre de jeunes à l'envol. De plus, le manque de nourriture peut occasionner des infanticides de la part de femelles rapaces dans le but de se nourrir elles-mêmes ou d'éviter d'avoir à nourrir trop de jeunes (Mock et Forbes 1995). S'il ne s'agit pas d'une influence relative à l'habitat, quelles sont les variables influençant ce succès reproducteur? De plus, nous voulons tester la

possibilité que la femelle régule à la baisse le nombre d'œufs pondus dans les milieux suboptimaux. Est-il possible que l'énergie accumulée par la femelle avant la ponte ait un effet sur le nombre d'œufs qui seront pondus? Ces hypothèses ont été testées lors de travaux sur le Faucon crécerelle (Daan et al. 1990) et sur la Nyctale de Tengmalm (Hörnfeldt et Eklund 1989). Aussi, une augmentation de la perte d'habitat et de la fragmentation devrait avoir un effet positif sur le taux de prédation des œufs et des jeunes (Andrén 1992; Mönkkönen et Welsh 1994; Andrén 1995; Dijak et Thompson 2000).

Finalement, nous prévoyons que les oisillons et les mâles nicheurs évoluant dans des sites plus perturbés par la fragmentation et la perte d'habitat seront plus stressés que ceux évoluant dans des habitats moins fragmentés et avec une plus grande proportion de couvert forestier. En effet, les adultes, tout comme les jeunes, devraient présenter certaines particularités au niveau du taux de leucocytes dans leur sang, plus particulièrement au niveau des hétérophiles (granulocyte neutrophile) et des lymphocytes (agranulocytes) (Tatora et al. 2010). Le ratio hétérophiles/lymphocytes (H/L) est utilisé comme indicateur de stress, car il augmente avec l'accroissement du niveau de celui-ci (Gross et Siegel 1983; Horak et al. 1998). Ce ratio correspond au nombre de leucocytes de types hétérophiles sur le nombre de leucocytes de type lymphocytes comptés sur 100 cellules ou 1 ml de sang total. C'est un indicateur de stress à long terme très robuste car il présente une variabilité très faible et n'est pas sensible au stress induit par les manipulations nécessaires à la prise de sang. Il sera utilisé préférentiellement à différentes hormones en raison de sa stabilité malgré les stress de captures et de manipulations (Davis et al. 2008). De plus, nous prévoyons que le nombre de parasites sanguins augmente dans les milieux perturbés en raison du manque attendu de ressources alimentaires (Dawson et Bortolotti 2000). De plus, nous savons que les parasites sanguins présents chez les nyctales sont vectorisés par des insectes piqueurs (p. ex. *Leucocytozon*, *Haemoproteus*) (Leppert et al. 2008) et que leur répartition est affectée par la disponibilité de milieux hydriques et humides nécessaires à leur reproduction (Borror et Withe 1991).

CHAPITRE I

LES HABITUDES ALIMENTAIRES DE LA PETITE NYCTALE (*AEGOLIUS ACADICUS*) EN FORÊT BORÉALE MIXTE DE L'EST DU CANADA

Résumé

Plusieurs espèces de strigidés ont une bonne capacité de dispersion et se déplacent de façon nomade afin de suivre l'abondance locale de leurs proies principales plutôt que d'avoir recours à des proies alternatives. La Petite Nyctale (*Aegolius acadicus*) chasse particulièrement en milieu forestier mais son niveau de spécialisation alimentaire en période de reproduction est peu connu, particulièrement dans l'est de son aire de répartition. À l'intérieur d'un réseau de 310 nichoirs établi en Abitibi (Québec), nous avons récolté le contenu de 31 nichoirs occupés par cette espèce entre 2006 et 2010. Les caractéristiques de composition et de fragmentation des habitats ont été mesurées à l'échelle du domaine vital de chasse du mâle. Un total de 2657 proies a été identifié soit à l'espèce, au genre ou au groupe de proies à l'aide de leurs restes osseux. Nos résultats démontrent que la quantité et la biomasse de proies transportées aux nichoirs varient principalement en fonction des années. Les analyses liées à la composition des habitats corroborent l'hypothèse que la Petite Nyctale chasse principalement en milieu forestier, et que son niveau de spécialisation se limite au groupe des rongeurs. Le succès reproducteur a augmenté avec le nombre de proies principales transportées au nichoir (rongeurs, *Dipodidae* et *Cricetidae*), mais a diminué avec l'augmentation du nombre d'oiseaux qui constitueraient le principal groupe de proies alternatives. Nous concluons que le nomadisme de la Petite Nyctale pourrait être en partie expliqué par des fluctuations d'abondance propres à l'ensemble des rongeurs ou à certaines espèces numériquement dominantes au sein de ce groupe.

Mots clés : Petite Nyctale, proies principales, proies alternatives, diète, micromammifères, rongeurs, succès reproducteur, nichoirs

2.1. Introduction

Dans une dynamique prédateurs-proies, tout prédateur peut être catégorisé le long d'un gradient entre deux extrêmes allant de prédateur spécialiste à prédateur généraliste. L'hypothèse de l'utilisation de proies alternatives suggère que des prédateurs non-spécialistes peuvent alterner d'une proie principale à une proie secondaire dans l'éventualité où une proie principale se raréfie (Lack 1954). En contrepartie, chez les prédateurs spécialistes, il existe peu ou pas de proies alternatives. Par conséquent, l'abondance de ce type de prédateur et de sa proie principale peut fluctuer de façon cyclique, particulièrement si le prédateur est sédentaire (Hanski et al. 1991). Plusieurs espèces de rapaces et de hiboux, comme la Nyctale de Tengmalm (*Aegolius funereus*), la Chouette épervière (*Surnia ulula*), le Hibou moyen-duc (*Asio Otus*) et le Hibou des marais (*Asio flammeus*), peuvent être considérées comme étant des prédateurs spécialistes de petits mammifères (Hayward et Hayward 1993, Marks et al. 1994, Duncan et Duncan 1998, Wiggins et al. 2006). Ces prédateurs ont une bonne capacité de dispersion et ont l'opportunité de se déplacer de façon nomade, afin de suivre l'abondance locale de leurs proies principales plutôt que d'avoir recours à des proies alternatives (Korpimäki 1985, Korpimäki et al. 1987).

La Petite Nyctale (*Aegolius acadicus*) est une espèce de la famille des strigidés dont les activités de chasse se déroulent en très grande partie en milieu forestier (Rasmussen et al. 2008). Son succès reproducteur est plus faible dans les sites de nidification ayant une plus forte proportion de milieux ouverts (Hinam et St-Clair 2008). En toutes saisons, son régime alimentaire est constitué essentiellement de micromammifères, où son niveau de spécialisation semble se limiter aux rongeurs. En effet, en période migratoire ou hivernale, ceux-ci composent de 84 à 98% de son régime alimentaire (Errington 1932, Grove 1985, Swengel et Swengel 1992, Holt et Leroux 1996). En période de reproduction, la même prépondérance de consommation de rongeurs est aussi rapportée, soit de 92 à 100% de sa diète selon les régions (Boula 1982, Cannings 1987, Marks et Doremus 1988, Rains 1997). Bien que nous retrouvions principalement des rongeurs de la famille des *Cricetidae* dans la diète de la Petite Nyctale, la proportion des différents genres au sein de ce groupe varie d'une étude à l'autre (Swengel et Swengel 1992, Holt et Leroux 1996, Rains 1997). On considère donc généralement que la Petite Nyctale chasse de façon opportuniste les différentes espèces de rongeurs présentes selon les habitats disponibles dans son aire de répartition (Swengel et Swengel 1992).

Chez plusieurs espèces, la rareté de sites de nidification qui accroît la compétition intraspécifique favorise généralement la sédentarité ou la philopatrie (Lundberg 1979), tandis que la variabilité annuelle des ressources alimentaires favorise généralement la dispersion ou le nomadisme d'une saison de reproduction à la suivante (Newton 2006). La stratégie de reproduction de la Petite Nyctale est donc soumise à des pressions opposées puisque celle-ci doit 1) composer avec une rareté de cavités de grande taille nécessaires à sa nidification (Aitken et Martin 2007), un trait qui devrait contribuer à favoriser sa sédentarité, et 2) une forte variabilité annuelle de proies au cours de saisons de reproduction successives (Fryxell et al. 1998, Cheveau et al. 2004, Bowman et al. 2008), un trait qui favoriserait son nomadisme. Au cours des dernières années, plusieurs études ont mis l'accent sur le caractère nomade plutôt que sédentaire de l'espèce : l'abondance locale annuelle de mâles chanteurs est généralement corrélée positivement avec l'abondance locale des rongeurs en Ontario (Marks et Doremus 2000, Krahe 2001, Bowman et al. 2009), ainsi qu'à celle des petits mammifères au Manitoba (Duncan et al. 2009). En Idaho, le nombre de couples nicheurs dans un réseau de nichoirs est aussi associé à l'abondance locale de micromammifères, et la fidélité au site de nidification est apparemment très faible (Marks et Doremus 2000). Dans le nord-est du Québec, le nombre de jeunes en migration automnale à la station migratoire de Tadoussac est corrélé positivement à l'abondance régionale de rongeurs au cours de la saison de nidification précédente (Côté et al. 2007). Pris globalement, ces résultats suggèrent fortement que l'espèce évite les années avec un faible succès de reproduction en se déplaçant pour suivre l'abondance de ses proies principales.

Dans le nord-est de l'aire de répartition de la Petite Nyctale, le Campagnol à dos roux de Gapper (*Myodes gapperi*) est l'espèce de rongeur dominante dont l'abondance semble influencer de façon prépondérante l'abondance de mâles chanteurs ou le nombre de juvéniles dénombrés en migration automnale (Côté et al. 2007, Bowman et al. 2009). Toutefois, nous ne disposons actuellement d'aucune étude du régime alimentaire de l'espèce en période de nidification dans cette région pour appuyer cette hypothèse de spécialisation. De plus, les techniques de captures utilisées pour documenter la disponibilité de petits mammifères dans les études citées précédemment peuvent sous-estimer l'abondance de certains groupes de rongeurs, plus particulièrement ceux appartenant à la famille des *Dipodidae* (McComb et al. 1991, Jung et Powell 2011). En plus des rongeurs, la Petite Nyctale peut chasser des petits mammifères insectivores, des oiseaux, et même des insectes et des amphibiens (Boula 1982,

Grove 1985, Marks et Doremus 1988, Hobson et Sealy 1991, Swengel et Swengel 1992, Rains 1997, Marks et Doremus 2000, North et al. 2000). Chez la Nyctale de Tengmalm, espèce étroitement apparentée, le recours à ces groupes de proies alternatives s'observe surtout lors d'années avec faible abondance de rongeurs (Korpimäki 1988). Ces proies alternatives seraient de plus faible qualité pour l'élevage des jeunes, en raison d'une plus faible biomasse ou d'une moins grande vulnérabilité face à la prédation.

L'objectif principal de la présente étude est d'abord de documenter le régime alimentaire de la Petite Nyctale et son degré de spécialisation en période de nidification dans le nord-est de son aire de répartition. Nous visons de plus à déterminer l'influence des fluctuations de proies à travers le temps et des conditions environnementales locales sur les différents types de proies apportées aux jeunes, en tenant en compte que les précipitations peuvent contribuer à réduire le succès de chasse des mâles (Kostrzewa et Kostrzewa 1990, North et al. 2000), et que les mâles plus âgés pourraient avoir un succès de chasse plus élevé que les mâles d'un an (Korpimäki, 1988; Laaksonen et al. 2002). Toutefois, étant donné que nous ne disposons pas d'informations sur l'abondance des proies disponibles à travers le temps sur le territoire d'étude, nous utilisons la variable « année » pour refléter cette possible fluctuation de la disponibilité de proies. En émettant l'hypothèse que les rongeurs seraient la proie préférentielle de l'espèce et que les autres groupes tels les insectivores ou les oiseaux seraient des proies alternatives, nous prévoyons que le succès à l'envol des jeunes sera positivement lié à l'abondance des proies principales. En contrepartie, nous prévoyons que les proies alternatives auront un effet négligeable, voire négatif sur le succès à l'envol des jeunes s'ils sont négativement corrélés à l'abondance des proies principales.

2.2. Méthodes

2.2.1. Aire d'étude

Afin de tester ces hypothèses, nous disposons d'un réseau de 310 nichoirs, établis en paires sur 155 stations réparties sur 10 000 km² en forêt boréale (sapinière à bouleau blanc de l'ouest du Québec, Canada, 48°59' – 47°59'). Conçus spécifiquement pour la Petite Nyctale, les dimensions de chaque nichoir sont de 19,8 x 19,8 cm pour la base et 44 cm pour la hauteur, le diamètre de l'entrée étant de 8,2 cm. Les nichoirs sont installés en paire afin de permettre aux Petites Nyctales d'utiliser une station malgré le fait qu'un nichoir soit occupé

par un autre animal ou non disponible suite à un bris. De plus, les nichoirs au sein de ces paires sont espacés de moins de 50 m et installés à 4 m de hauteur face au sud. Le premier tiers du réseau fut installé pendant l'hiver 2005 (janvier - février), le reste au courant de l'été de la même année. Les stations sont situées à une distance minimale de 3 km les unes des autres et se trouvent dans une variété d'habitats forestiers mixtes, résineux, feuillus, ou perturbés par les activités forestières, ainsi qu'à proximité des terres agricoles et de milieux urbanisés.

2.2.2. Description de la Diète

2.2.2.1. Extraction et identification des restes osseux

Parmi les nombreuses techniques d'étude de l'alimentation décrites, l'étude des pelotes de régurgitation se prête bien aux strigidés (Hanski et al. 1991) dont les restes osseux peuvent être correctement identifiés et quantifiés (Errington 1930). Avec le suivi de la nidification de la Petite Nyctale sur le réseau de nichoirs de 2006 à 2010, 31 fonds de nichoirs ont été récupérés pour l'étude de l'alimentation, sur un total de 35 nidifications complétées (c.-à-d. 14/16 pour 2006 ; 0/2 pour 2007 ; 6/6 pour 2008 ; 6/6 pour 2009 ; 5/5 pour 2010). Compte tenu de l'hétérogénéité des matériaux contenus dans ces nichoirs, nous avons choisi d'extraire les restes osseux progressivement à l'œil nu. Ainsi, de nombreux ossements de vertébrés ont pu être recueillis pour être identifiés. Malgré une possible consommation d'invertébrés, très peu de restes chitineux ont été retrouvés et ces quelques restes étaient très difficilement identifiables.

La meilleure façon de quantifier des proies identifiées est d'utiliser une partie unique, commune à toutes les espèces et suffisamment différenciable. Les auteurs s'entendent sur l'utilisation des parties crâniennes (Errington 1930, Merritt 1981, Desrosiers et al. 2002). Ainsi, d'après des critères morphologiques dentaires décrits par Lupien (2001, 2002), nous avons pu identifier à l'espèce la quasi-totalité des rongeurs et déterminer des groupes de taille pour les micromammifères insectivores. Les restes d'oiseaux recueillis ne pouvant généralement pas être identifiés à l'espèce, ceux-ci ont été groupés par taille et forme de bec pour les regrouper au niveau de la famille (Sibley 2000). Pour le groupe des rongeurs, seules les deux espèces du genre *Microtus* présentes dans notre aire d'étude (Campagnol des champs, *Microtus pennsylvanicus* et Campagnol des rochers, *M. chrotorrhinus*) n'ont pas pu être différenciées. Pour ce faire, il aurait fallu posséder à la fois les maxillaires supérieurs et

inférieurs de chaque individu. Le maxillaire inférieur permettant de différencier les *Microtus sp.* des autres groupes de rongeurs et le maxillaire supérieur permettant de différencier le Campagnol des rochers du Campagnol des champs (Lupien 2002). Cependant, compte tenu de la très faible abondance de Campagnols des rochers dans notre aire d'étude, soit pour un rapport de 1,1% (Desrosiers et al. 2002), nous considérons que le groupe *Microtus sp.* se compose fort probablement en grande majorité de Campagnols des champs. D'après le guide de Lupien (2002), le Campagnol à dos roux de Gapper peut également être confondu avec ces deux dernières espèces. Or, nous avons utilisé les molaires inférieures pour distinguer *M. pennsylvanicus* et *M. chrotorrhinus* de *M. gapperi*. En effet, les molaires des genres *Myodes* et *Phenacomys* se développent avec l'âge sous forme racinaire, alors que les dents des autres campagnols se développent de manière tubulaire (Lowe 1971, Merrit 1981, McAllister et Hoffmann 1988). Ensuite, pour les deux espèces de *Dipodidae*, soit la Souris sauteuse des champs (*Zapus hudsonicus*) et la Souris sauteuse des bois (*Napaeozapus insignis*), nous avons utilisé les maxillaires supérieures (Lupien 2002). Enfin, des mâchoires identifiées comme rongeurs ont été recueillies sans molaires, et n'étaient pas identifiables à l'espèce. Nous avons créé une catégorie « rongeurs non identifiés » regroupant ces derniers pour ne pas sous-estimer le groupe des rongeurs.

Dans le groupe des insectivores, seules la Grande musaraigne (*Blarina brevicauda*) et la Musaraigne arctique (*Sorex arcticus*) pouvaient être identifiées à l'espèce avec les mâchoires inférieures. Nous avons donc préféré utiliser des classes de taille pour représenter ce groupe (Beaudin et Quintin 1983). Pour ce faire, les Musaraignes cendrées (*Sorex cinereus*) et pygmées (*Sorex hoyi*) ont été regroupées dans le groupe des petites musaraignes (4 g en poids moyen), les Musaraignes arctiques, fuligineuses (*Sorex fumeus*) et palustres (*Sorex palustris*) (entre 8 et 13 g en poids moyen) forment le groupe des musaraignes moyennes. Finalement, la Grande Musaraigne (19,3 g en moyenne) forme son propre groupe.

2.2.2.2. Estimation de la biomasse

Étant donné que le nombre de proies apportées aux nichoirs n'est pas nécessairement un bon indicateur de la biomasse totale disponible pour les jeunes, nous avons complété les analyses du nombre de proies par une estimation de leur biomasse en utilisant les poids moyens des différentes espèces (Whitaker 1972, Whitaker et Wrigley 1972, Reich 1981, Gilbert et Krebs 1991, Sibley 2000, Desrosiers et al. 2002). Cependant, certains

micromammifères n'ayant pu être identifiés, nous avons choisi d'estimer la biomasse totale que représente ces proies d'après les proportions des espèces préalablement identifiées.

2.2.2.3. Biais de la méthode d'identification

Certains aspects de la méthode d'estimation de la diète de la Petite Nyctale en période de reproduction introduisent des biais dans l'estimation du nombre de proies, non seulement dus aux proies non identifiées, mais aussi à certaines mœurs de l'espèce. En effet, il a été observé que les mâles, qui sont les principaux pourvoyeurs de nourriture en période de nidification, peuvent parfois consommer la tête de leurs proies pour leurs propres besoins (Cannings 1993). Chez la Nyctale de Tengmalm, un comportement similaire s'observe surtout chez les proies de plus grande taille, ce qui peut conduire à une surestimation du nombre d'insectivores dans la diète en utilisant uniquement les restes osseux contenus dans des nichoirs (Zarybnicka et al. 2011). Afin de tenter de quantifier l'importance de ce biais, nous avons identifié les proies fraîches laissées en réserve dans les nichoirs lors de l'incubation à l'aide d'une moyenne de 14,7 (± 4) visites par nichoir, à compter de l'année 2008. La proportion des rongeurs et des insectivores a ainsi pu être estimée dans les proies fraîches ainsi que dans les restes osseux. La femelle débarrasse généralement son nid des restes alimentaires jusqu'à ce qu'elle quitte le nichoir (Cannings 1993), en général une quinzaine de jours précédant l'envol du dernier jeune. Les restes retrouvés au nichoir contiennent donc les deux dernières semaines d'occupation avant l'envol des jeunes, alors que les proies en réserve pour un même nichoir ont été obtenues à partir de la période d'incubation, soit de deux à six semaines plus tôt.

2.2.3. Obtention des données de composition paysagère, de précipitations et d'âge des mâles

Selon Hinam et St-Clair (2008), les domaines vitaux des mâles Petites Nyctales ont des superficies pouvant aller jusqu'à 137 ha, ce qui correspond à un rayon de 660 m autour des nichoirs. Pour chaque nichoir occupé, les données environnementales des domaines vitaux ont donc été extraites en utilisant ce rayon depuis les feuillets géomatisés du 4^e inventaire décennal du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF). L'extraction a été effectuée à l'aide du logiciel de traitement géomatique ArcGis® (ESRI 2011). Afin de repérer les habitats forestiers susceptibles d'être utilisés par la Petite Nyctale selon la littérature, nous avons extrait toutes les forêts composées de feuillus de 7 m et plus

(mixtes et feuillues) que nous avons regroupées sous l'appellation « forêts feuillues ». Le même regroupement a été effectué sur les forêts résineuses de 7 m et plus (mixtes et résineux) que nous avons regroupé sous l'appellation « forêts résineuses ». Ces regroupements permettent de tester si un type d'habitat forestier particulier est associé à un meilleur succès de chasse pour différentes espèces-proies. Par exemple, le regroupement de forêts résineuses est représentatif des habitats de fin de succession connus pour être les plus propices à la présence de Campagnol à dos roux de Gapper (Crête et al. 1995). Le seuil de 7 m et plus a quant à lui été utilisé pour distinguer les stades forestiers les plus aptes à la chasse des mâles, comparativement à des jeunes forêts en régénération. Nous avons également regroupé tous les types de forêts (mixtes, feuillues et résineuses) de 7 m et plus sous l'appellation « forêts ».

Nous avons créé deux catégories pour représenter les différentes catégories de milieux ouverts. Pour ce faire, les milieux de coupes forestières avec une régénération de moins de 2 m de hauteur ont été jumelés aux milieux agricoles et regroupés dans la catégorie « milieux ouverts anthropiques ». Les autres types de milieux ouverts ont été regroupés sous l'appellation « milieux ouverts naturels » et contiennent les dénudés humides, dénudés secs et zones inondables. Ces habitats peuvent abriter une population de proies différentes de celles rencontrées en milieux forestiers (Reich 1981, Crête et al. 1995, Desrosiers et al. 2002). Afin de quantifier le niveau de fragmentation des habitats et la possible utilisation de lisières forestières pour la chasse, nous avons également considéré la somme des longueurs des bordures boisées longeant les milieux ouverts. Puisque certains sites ont été soumis à des perturbations anthropiques pendant l'étude et que l'année de ces interventions est connue, nous avons tenu compte des changements dans les caractéristiques d'habitat autour des stations de nichoirs en calculant les variables d'habitats de façon annuelle. Nous avons utilisé les informations du 4^e inventaire décennal pour déterminer le type de peuplement présent avant chaque intervention.

La quantité de pluie en mm tombée durant la période d'élevage des jeunes, c.-à-d. entre la date d'éclosion du premier oisillon et l'envol du dernier, a été obtenue à partir des données disponibles à la station météo de Rouyn-Noranda (MétéoMédia 2012). Afin d'obtenir l'âge des mâles nicheurs, la capture de ceux-ci s'effectuait lorsque la femelle avait quitté le nichoir, soit lorsque le plus vieux des oisillons était âgé en moyenne de 21.5 jours selon nos observations. La capture du mâle adulte s'effectuait pendant la nuit lors d'un des

passages de celui-ci au nichoir pour nourrir les oisillons. La technique de capture consistait à installer un faux nichoir, dépourvu du mur du fond, sur la façade du nichoir occupé (Saurola 1987). L'entrée du nichoir véritable était bloquée par une grille moustiquaire. Une trappe installée dans le faux nichoir (<http://www.vanerttraps.com/starling.htm>) se refermait après le passage du mâle. Cette méthode a permis de minimiser le dérangement et les risques de blessures sur les jeunes. L'âge de ces mâles nicheurs a été déterminé grâce au patron de mue de leurs plumes de vol (Pyle 1997). Nous avons ainsi pu distinguer les adultes d'un an alors à leur première saison de nidification, de tous ceux plus âgés dans les analyses subséquentes.

2.2.4. Traitement Statistique

Afin de vérifier s'il existe une différence entre les proportions de rongeurs et d'insectivores transportés aux nichoirs identifiés à l'aide de restes osseux et ceux identifiés en réserve plus tôt en saison dans ces mêmes nichoirs, des test-*t* appariés ont été réalisés. Ces analyses sont basées sur 15 nichoirs où les identifications des proies existent à la fois pour les ossements et pour les proies en réserve entre 2008 et 2010. En raison du fait faible nombre de nichoirs où ces deux types d'informations étaient disponibles, nous n'avons pas tenu compte de l'année dans ces analyses.

Toutes les analyses subséquentes utilisent les résultats de la diète estimée avec les restes osseux correspondant aux proies amenées lors de la période d'élevage des jeunes. Des corrélations de Pearson ont d'abord été utilisées pour mesurer le degré d'association entre le nombre de proies principales (rongeurs) et de possibles proies alternatives (insectivores et oiseaux), en utilisant les nombres d'individus rapportés à chaque nichoir. Des régressions linéaires ont été utilisées afin de tester quels paramètres influencent 1) la quantité totale de proies chassées, 2) la biomasse de celles-ci ou encore 3) l'abondance d'espèces-proies spécifiques (Tableau 1). Ces modèles correspondent aux hypothèses que l'approvisionnement peut varier en fonction 1) des habitats de chasse disponibles dans le domaine vital du mâle (rayon de 660 m ; Hinam et St. Clair 2008), 2) d'effets annuels liés à une variabilité de disponibilité du nombre de proies (Fryxell et al. 1998, Cheveau et al. 2004, Bowman et al. 2008), 3) des précipitations totales connues pour réduire le succès de chasse des rapaces (Kostrzewa et Kostrzewa 1990, North et al. 2000), ainsi que 4) l'âge du mâle (Korpimäki, 1988; Laaksonen et al. 2002). Dans ces analyses, l'année a été traitée comme une variable catégorique constituée des années 2006, 2008, 2009 et 2010, avec 2006 comme année de

référence. La quantité de pluie en mm tombée durant la période d'élevage des jeunes, c.-à-d. entre la date d'éclosion du premier oisillon et l'envol du dernier, a été ajoutée à tous les modèles, afin de pouvoir mieux évaluer les poids réel des modèles de disponibilité d'habitats comparativement à ceux incorporant uniquement une variabilité annuelle.

Afin de tester l'influence du type de proie transportée au nichoir sur le succès à l'envol des jeunes, nous avons utilisé des modèles de régressions logistiques où chaque oisillon a été considéré soit : envolé (1) ou mort (0). Pour cette analyse, un effet aléatoire a été ajouté à la variable nichoir grâce à la fonction `glmer()` du package R LME4 (Bates et Maechler 2009), afin de tenir compte de la non-indépendance des jeunes dans un même nichoir. Nous avons utilisé le nombre total de proies ainsi que la biomasse totale des proies comme variables explicatives. Nous avons également inclus des modèles avec l'effet du nombre de proies pour les rongeurs, *Dipodidae*, et *Cricetidae*, considérés comme groupes de proies principales. D'autres modèles ont considéré l'effet du nombre d'insectivores et du nombre d'oiseaux comme des proies alternatives, ainsi que certaines espèces particulières (Tableau 2).

Pour chacune des variables réponses mentionnées plus haut, les différents modèles candidats ont été comparés selon le critère d'information d'Akaike corrigé pour de petits échantillons (AICc) (Anderson et Burnham 2002, Anderson 2008). Nous avons estimé les corrélations entre les variables explicatives numériques à l'aide du coefficient de corrélation de Pearson. Nous avons évité d'inclure dans un même modèle des variables explicatives fortement corrélées entre elles ($r \geq 0,7$). Pour les modèles de régressions linéaires, la normalité de la distribution des résidus ainsi que l'homogénéité des variances ont été testées graphiquement, et dans le cas où elles ne respectaient pas les suppositions, les variables réponses ont été transformées (transformation logarithmique). Dans les cas où plusieurs modèles candidats étaient plausibles, les estimés pondérés des variables ont été obtenus par inférence multi-modèles (Burnham et Anderson 2002). Ces estimés et leurs intervalles de confiance inconditionnels ont été calculés à l'aide du package AICcmodavg (Mazerolle 2012). Les variables pour lesquelles les intervalles de confiance à 95% excluaient 0 ont été considérées comme ayant un effet sur la variable réponse.

2.3. Résultats

Un total de 2 657 proies ont pu être comptabilisées à partir des restes osseux des 31 nichoirs analysés, dont près de 80% ont pu être identifiées à l'espèce (pour les rongeurs) ou à un groupe d'espèces (oiseaux et insectivores ; Tableau 3). Sur les 15 nichoirs où les proies en réserve ont été dénombrées lors de l'incubation (soit à partir de 2008), 381 proies ont pu être identifiées. Une plus forte proportion d'insectivores a été obtenue avec les restes osseux (40%) qu'avec les proies fraîches (24% ; test-*t* apparié unilatéral = 3,74, *df* = 14 , *P* = 0,001). À l'opposé, une plus faible proportion de rongeurs a été observée dans les restes osseux (53% vs. 73%, test-*t* apparié unilatéral = -5,49, *df* = 14, *P* < 0,001).

En termes de biomasse, les rongeurs comptaient pour 88,4 % des proies transportées dans les restes osseux, les espèces de *Microtus sp.* représentaient une proportion près de quatre fois supérieure à celle du Campagnol à dos roux de Gapper. Un peu plus du quart de la biomasse était constituée par des rongeurs appartenant au groupe des *Dipodidae*. Bien que 29% des proies identifiées étaient des insectivores, ils ne représentaient que 8,7% de la biomasse totale. La majorité des oiseaux identifiés étaient de faible taille et appartenaient aux groupes des embérizidés ou des parulidés, représentant seulement 2,8% de la biomasse totale. Le nombre d'oiseaux rapportés aux nichoirs était négativement associé au nombre de proies des différents groupes de proies principales, c.-à-d. les rongeurs, *Dipodidae*, et *Cricetidae* (Tableau 4). Néanmoins, le nombre d'insectivores était positivement associé au nombre d'oiseaux (*r* = 0,484, *P* < 0,001).

D'une façon globale, les meilleurs modèles contiennent généralement un effet de l'année et il y a peu de support en faveur des modèles qui incluent des variables de composition des habitats (Tableau 5). L'âge du mâle ne s'est pas révélé être un facteur déterminant pour aucun des groupes de proies, tandis que l'effet négatif des précipitations n'est apparent que pour le groupe des insectivores (Tableau 6). L'année 2008 fut moins productive que 2006 en nombre de proies ainsi qu'en biomasse (Fig. 2, Tableau 6). Les années 2009 et 2010 ont eu un effet positif sur le nombre d'insectivores transportés aux nichoirs alors que 2008 fut défavorable aux rongeurs (Fig. 4, Tableau 6). Le nombre d'oiseaux chassés pour les années 2008 et 2009 était supérieur à 2006, correspondant aux creux de rongeurs (Fig. 3, Tableau 6). Quant aux variables de composition des habitats à l'intérieur du domaine vital du mâle, peu de variables se sont révélées avoir des effets importants, à l'exception de la superficie forestière résineuse ou superficie forestière totale

qui affecte positivement la quantité de Souris sauteuse des bois rapportée aux nichoirs (Tableau 6).

Sur les 31 nichoirs analysés, une moyenne de 4,2 ($\pm 1,12$) oisillons ont éclos, avec un succès à l'envol de 78%. L'analyse de l'effet du nombre de proies transportées sur le succès à l'envol des jeunes nous donne une information complémentaire quant à l'identification des proies principales versus alternatives. Les meilleurs modèles obtenus contiennent le nombre de rongeurs (Tableau 5), qui ont un effet positif marqué sur le succès à l'envol ($\beta = 0,06$, $\pm SE = 0,02$, Fig. 3). Les *Dipodidae* et les insectivores ont également un effet positif sur le succès d'envol ($\beta = 0,110$, $\pm SE = 0,05$ pour les *Dipodidae* et $\beta = 0,046$, $\pm SE = 0,023$ pour les insectivores), bien que leur effet soit généralement moins marqué que pour les rongeurs (Fig. 3; Tableau 5). Les oiseaux, quant à eux, représentent le seul groupe ayant un effet négatif sur le succès à l'envol des jeunes ($\beta = -0,27$, $\pm SE = 0,12$, Fig. 3).

2.4 Discussion

Peu d'études ont documenté le régime alimentaire de la Petite Nyctale en période de nidification. Puisque celles-ci ont toutes été réalisées dans l'ouest de son aire de répartition (Tableau 7), nos travaux apportent des informations originales sur la diète de cette espèce pour l'est du Canada. Tout comme dans les travaux antérieurs, nos résultats corroborent que son alimentation en période de reproduction est principalement composée de petits mammifères (de 94,7% à 100% selon les études), et que les rongeurs sont prépondérants comparativement aux insectivores. Néanmoins, notre étude diffère de façon importante au niveau de la proportion d'insectivores. En effet, alors que les autres études ont des proportions se situant entre 0,1 et 2,58% du total de proies identifiées, nous nous situons plutôt à 29%, soit 11 fois plus que l'étude comparable avec le plus haut taux d'insectivores. Nos comparaisons entre proies en réserve et restes osseux sont compatibles avec une surestimation des insectivores avec l'utilisation exclusive de restes osseux (Zarybnicka et al. 2011). Néanmoins, les proportions d'insectivores observées dans les proies en réserve sont également beaucoup plus élevées que dans ces études antérieures, elles aussi réalisées en partie suite à l'identification de proies par les ossements contenus dans des nichoirs ou dans des pelotes de régurgitation retrouvées à proximité des nichoirs (Tableau 7).

Bien que l'analyse de la composition des proies en fonction de la composition des domaines vitaux des mâles ait rarement révélé des effets importants, les résultats obtenus demeurent compatibles avec une stratégie de chasse se faisant particulièrement en milieu forestier (Rasmussen et al. 2008). En effet, parmi le groupe des rongeurs, nos résultats se distinguent par une faible proportion de *Neotominae* et une forte proportion de *Dipodidae*, ce qui peut s'expliquer par la présence de deux espèces de ce groupe dans les milieux forestiers de notre aire d'étude. Dans le cas de la Souris sauteuse des bois, nos analyses statistiques ont permis de montrer que leur nombre total rapporté aux nichoirs est positivement affecté par la quantité de forêt à l'échelle du domaine vital du mâle. Quant à la Souris sauteuse des champs, sa présence dans le régime alimentaire peut s'expliquer par le fait que cette espèce peut constituer jusqu'à près de 20% des captures de micromammifères, et ce, même dans des forêts d'intérieur (Jung et Powell 2011). À l'opposé, la faible présence de la Souris sylvestre, la seule représentante des *Neotominae* dans notre aire d'étude, peut s'expliquer par sa forte préférence à utiliser les milieux ouverts ou des milieux perturbés comme les coupes forestières avec beaucoup de débris ligneux au sol (Fauteux et al. 2012) au détriment des sites forestiers (Crête et al. 1995, Richardson 2010). Les *Dipodidae* constituaient le quart de la biomasse totale rapportée aux nichoirs. Ce résultat indique que l'abondance locale des espèces appartenant à ce groupe, tout comme celle des *Cricetidae*, peut influencer la sélection des sites de nidification par la Petite Nyctale dans l'est de son aire de répartition.

Parmi les modèles candidats d'approvisionnement aux nichoirs, les modèles incorporant l'année avaient généralement le plus de poids (Tableau 5). Bien que nous nous attendions, en tenant compte de la littérature disponible, que les précipitations aient un effet négatif sur l'approvisionnement en proies au nichoir (biomasse et nombre de proies), nos analyses montrent un tel effet uniquement chez le groupe des insectivores (Figs. 2 et 3; Tableau 6). De même, aucun effet statistiquement important n'a été obtenu en lien avec l'âge du mâle. Ces résultats et la forte variation annuelle du nombre de couples nicheurs sont compatibles avec une forte variabilité annuelle de l'abondance de proies, ce qui semble être le cas dans la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord (Fryxell et al. 1998, Cheveau et al. 2004). Néanmoins, ces résultats sur l'importance relative de l'année et des précipitations doivent être considérés avec certaines précautions car nous ne disposons pas de données sur la disponibilité des proies dans notre aire d'étude, et 2010 est l'année avec le plus grand nombre de proies et la plus grande quantité de biomasse transportées au nid, mais est aussi

l'année avec les plus faibles précipitations lors de notre étude. Ainsi, la variable année inclus inévitablement une partie de la variabilité liée aux conditions météorologiques tout comme les fluctuations annuelles des populations de micromammifères, ce qui peut expliquer pourquoi cette variable est souvent la plus influente dans nos modèles.

L'une de nos hypothèses stipulait que les rongeurs constituent le groupe de proies principales. Celle-ci est supportée par les résultats démontrant la prépondérance de ce groupe dans le spectre alimentaire ainsi que l'effet positif du nombre de rongeurs apportés aux nichoirs quant au succès à l'envol des oisillons. À l'opposé, le groupe des oiseaux constitue une très faible proportion des proies identifiées et leur augmentation correspond à une baisse du succès à l'envol des oisillons. Le fait que leur abondance soit corrélée négativement à celle des rongeurs renforce l'hypothèse qu'il s'agisse bien de proies alternatives. Quant aux insectivores, l'augmentation de leur nombre transporté aux nichoirs était associée à une augmentation du succès à l'envol des oisillons. Il s'agit du seul groupe dont l'abondance était corrélée positivement à celle des oiseaux. De plus, leur faible biomasse entraîne des bénéfices moindres pour une même distance de transport par le mâle. Ces résultats démontrent une forte similarité avec le comportement de quête alimentaire de la Nyctale de Tengmalm (*Aegolius funereus*), qui s'approvisionne elle aussi principalement en rongeurs (Korpimäki 1988). Les musaraignes et les passereaux sont des proies alternatives, utilisées principalement lorsque l'abondance de rongeurs devient plus faible (Zarybnicka et al. 2009).

Nos conclusions sur le degré de spécialisation alimentaire de la Petite Nyctale penchent en faveur d'une espèce opportuniste quant aux espèces de micromammifères chassées principalement en milieu forestier lors de la reproduction. Qui plus est, nous avons été en mesure de démontrer que l'inclusion d'une plus grande quantité d'oiseaux dans le spectre alimentaire de la Petite Nyctale est synonyme d'un mauvais succès reproducteur. Enfin, le nombre de rongeurs étant fortement influencé par l'année, un éventuel nomadisme de la Petite Nyctale (Marks et Doremus 2000, Bowman et al. 2009) pourrait être en partie expliqué par des fluctuations d'abondance propres à l'ensemble des rongeurs (Cheveau et al. 2004, Bowman et al. 2008), ou à certaines espèces numériquement dominantes au sein de ce groupe.

2.5 Remerciements

Ce projet a été financé par le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie (CRSNG), Tembec, les MRC de l'Abitibi-Ouest, de Rouyn-Noranda et de l'Abitibi ainsi que la fondation de la faune du Québec. Le Centre d'étude de la forêt (CEF) et la Chaire industrielle CRSNG UQAT-UQAM en aménagement forestier durable ont assuré un soutien technique inestimable. Nous tenons aussi à remercier tous les propriétaires privés nous ayant permis d'utiliser leurs terres boisées. Sans leurs accords, tout ceci n'aurait pas été possible. Anaïs Gasse, Anthony Danesin, Evan Hovington, Renée Roy et Amélie Drolet ont participé aux travaux de terrain.

2.6 Références

- Aitken, K. E. H. et K. Martin (2007). "The importance of excavators in hole-nesting communities: Availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada." Journal of Ornithology **148**: S425-S434.
- Anderson, D. R. (2008). Model based inference in the life sciences: A primer on evidence. New-York.
- Anderson, D. R. et K. P. Burnham (2002). "Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods." The Journal of Wildlife Management **66**(3): 912-918.
- Bates, D. et M. Maechler (2009). lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-32. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Beaudin, L. et M. Quintin (1983). "Guide des mammifères terrestres du Québec, de l'Ontario et des Maritimes." Waterloo (Québec).
- Boula, K. M. (1982). "Food habits and roost-sites of Northern Saw-whet Owls in Northeastern Oregon." The Murrelet **63**(3): 92-93.
- Bowman, J., D. S. Badzinski et R. J. Brooks (2009). "The numerical response of breeding Northern Saw-whet Owls *Aegolius acadicus* suggest nomadism." Journal of Ornithology doi: **10.1007/s10336-009-0482-3**.
- Bowman, J., R. D. Phoenix, A. Sugar, F. N. Dawson et G. Holborn (2008). "Spatial and temporal dynamics of small mammals at a regional scale in Canadian boreal forest." Journal of Mammalogy **82**(2): 381-387.
- Burnham, K. P. et D. R. Anderson (2002). "Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach 2nd edn." Springer, New York.
- Cannings, R. J. (1987). "Biology and conservation of northern forest owl." USDA Forest Service General Technical Report **RM-142**.
- Cannings, R. J. (1993). "Northern Saw-whet Owl." Birds of North America (42): 1-20.
- Cheveau, M., P. Drapeau, L. Imbeau et Y. Bergeron (2004). "Owl winter irruptions as an indicator of small mammal population cycles in the boreal forest of eastern North America." Oikos **107**: 190-198.

- Côté, M., J. Ibarzabal, M.-H. St-Laurent, J. Ferron et R. Gagnon (2007). "Age-dependent response of migrant and resident *Aegolius* owls species to small rodent population fluctuations in the eastern Canadian boreal forest." Journal of Raptor Research **41**(1): 16-25.
- Crête, M., B. Drolet, J. Huot, M.-J. Fortin et G. J. Doucet (1995). "Chronoséquence après feu de la diversité de mammifères et d'oiseaux au nord de la forêt boréale québécoise." Ottawa, ON, CANADA, National Research Council of Canada.
- Dawson, R. D. et G. R. Bortolotti (2000). "Reproductive success of American Kestrels: The role of prey abundance and weather." The Condor **102**(4): 814-822.
- Desrosiers, N., J. Jutras et R. Morin (2002). Atlas des micromammifères du Québec. Québec, Direction du développement de la faune.
- Duncan, J. R. et P. A. Duncan (1998). "Northern Hawk Owl (*Surnia ulula*) ." The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/356>.
- Duncan, J. R., S. R. Swengel et A. B. Swengel (2009). "Correlations of Northern Saw-Whet Owl *Aegolius acadicus* calling indices from surveys in Southern Wisconsin, USA, with owl and small mammal surveys in Manitoba, Canada, 1986–2006." Ardea **97**(4): 489-496.
- Errington, P. L. (1930). "The pellet analysis method of raptor food habits study." The Condor **32**(6): 292-296.
- Errington, P. L. (1932). "Food habits of southern Wisconsin raptors." The Condor **Vol. 34, No. 4**: 176-186.
- ESRI (2011). ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fauteux, D., L. Imbeau, P. Drapeau et M. J. Mazerolle (2012). "Small mammal responses to coarse woody debris distribution at different spatial scales in managed and unmanaged boreal forests." Forest Ecology and Management **266**: 194-205.
- Fryxell, J. M., J. B. Falls, E. A. Falls et R. J. Brooks (1998). "Long-term dynamics of small-mammal populations in Ontario." Ecology **79**(1): 213-225.

- Gilbert, B. S. et C. J. Krebs (1991). "Population dynamics of *Clethrionomys* and *Peromyscus* in southwestern Yukon 1973-1989." Holarctic Ecology **14**(4): 250-259.
- Grove, R. A. (1985). "Northern Saw-Whet Owl winter food and roosting habits in North-Central Washington." The Murrelet **66**(1): 21-24.
- Hanski, I., L. Hansson et H. Henttonen (1991). "Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle." Journal of Animal Ecology **60**(1): 353-367.
- Hayward, G. D. et P. H. Hayward (1993). "Boreal Owl (*Aegolius funereus*)." The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/063>."
- Hinam, H. L. et C. C. St-Clair (2008). "High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of Northern saw-whet owls." Biological Conservation **141**(2): 524-535.
- Hobson, K. A. et S. G. Sealy (1991). "Marine protein contributions to the diet of northern saw-whet owls on the queen-charlotte-islands - a stable-isotope approach." Auk **108**(2): 437-440.
- Holt, D. W. et L. A. Leroux (1996). "Diets of Northern Pygmy-Owls and Northern Saw-Whet Owls in West-Central Montana." The Wilson Bulletin **108**(1): 123-128.
- Jung, T. S. et T. Powell (2011). "Spatial distribution of meadow jumping mice (*Zapus hudsonius*) in logged boreal forest of northwestern Canada." Mammalian Biology **76**(6): 678-682.
- Korpimäki, E. (1985). "Rapid tracking of microtine populations by their avian predators: possible evidence for stabilizing predation." Oikos **45**(2): 281-284.
- Korpimäki, E. (1988). "Diet of breeding Tengmalm's Owls *Aegolius funereus*: long-term changes and year-to-year variation under cyclic food conditions." Ornis Fennica **65**: 21-30.
- Korpimäki, E., M. Lagerström et P. Saurola (1987). "Field evidence for nomadism in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*." Ornis Scandinavica **18**(1): 1-4.

- Kostrzewa, A. et R. Kostrzewa (1990). "The relationship of spring and summer weather with density and breeding performance of the buzzard *buteo-buteo*, goshawk *accipiter-gentilis* and kestrel *falco-tinnunculus*." Ibis **132**(4): 550-559.
- Krahe, R. (2001). "Saw-whet owl (*Aegolius acadicus*) and the queen charlotte owl project (q.C.O.P.)." Society for the Conservation of Owls Annual Report 2001.
- Lack, D. (1954). "The natural regulation of animal numbers." London : Oxford University Press.
- Lowe, V. P. W. (1971). "Root development of molar teeth in the Bank Vole (*Clethrionomys glareolus*)." Journal of Animal Ecology **40**(1): 49-61.
- Lundberg, A. (1979). "Residency, migration and a compromise: adaptations to nest-site scarcity and food specialization in three fennoscandian owl species." Oecologia **41**: 273-281.
- Lupien, G. (2002). "Receuil photographique des caractéristiques morphologiques servant à l'identification des micromammifères du Québec, Rongeurs." Direction de l'aménagement de la faune **2**: 28.
- Marks, J. S. et J. H. Doremus (1988). "Breeding-season diet of Northern Saw-whet Owls in Southwestern Idaho." The Wilson Bulletin **100**(4): 690-694.
- Marks, J. S. et J. H. Doremus (2000). "Are Northern Saw-Whet Owls, nomadic?" Journal of Raptor Research **34**(4): 299-304.
- Marks, J. S., D. L. Evans et D. W. Holt (1994). "Long-eared Owl (*Asio otus*)." The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/133>.
- Mazerolle, M. J. (2012). AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 1.26.
- McAllister, J. A. et R. S. Hoffmann (1988). "*Phenacomys intermedius*." Mammalian Species(305): 1-8.

- McComb, W. C., R. G. Anthony et K. McGarigal (1991). "Differential vulnerability of small mammals and amphibians to 2 trap types and 2 trap baits in pacific-northwest forests." Northwest Science **65**(3): 109-115.
- Merrit, J. F. (1981). "*Clethrionomys gapperi*." Mammalian Species(146): 1-9.
- MétéoMédia. (2012). Retrieved 15 janvier, 2012, from <http://www.meteomedia.com/>.
- North, M., G. Steger, R. Denton, G. Eberlein, T. Munton et K. Johnson (2000). "Association of weather and nest-site structure with reproductive success in California spotted owls." Journal of Wildlife Management **64**(3): 797-807.
- Pyle, P. (1997). "Identification guide to North American birds, Part 1." Slate Creek Press.
- Rains, C. (1997). "Comparison of food habits of the Northern Saw-whet Owl (*Aegolius acadicus*) and the Western Screech-owl (*Otus kennicottii*) in Southwestern Idaho." Duncan, James R.; Johnson, David H.; Nicholls, Thomas H., eds. Biology and conservation of owls of the Northern Hemisphere: 2nd International symposium. Gen. Tech. Rep. NC-190. St. Paul, MN: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station: 339-346.
- Rasmussen, J. L., S. G. Sealy et R. J. Cannings (2008). "Northern Saw-whet Owl (*Aegolius acadicus*) ." The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/042doi:10.2173/bna.42>.
- Reich, L. M. (1981). "*Microtus pennsylvanicus*." Mammalian Species(159): 1-8.
- Richardson, M. L. (2010). "Effects of grassland succession on communities of small mammals in Illinois, USA." Biologia **65**(2): 344-348.
- Saurola, P. (1987). "Mate and nest-site fidelity in ural and tawny owls". In: Nero, R.W., Clark, R.J., Knapton, R.J., Hamre, R.H. (Eds.), Biology and Conservation of Northern Forest Owls. USDA Forest Service. General Technical Report RM-142, pp 81-86.

- Sibley, D. A. (2000). Sibley Guide to Birds. New York, Alfred A. Knopf.
- Swengel, S. R. et A. B. Swengel (1992). "Diet of Northern Saw-Whet Owls in Southern Wisconsin." The Condor **94**(3): 707-711.
- Whitaker, J. O. (1972). "*Zapus hudsonius*." Mammalian Species(11): 1-7.
- Whitaker, J. O. et E. W. Wrigley (1972). "*Napaeozapus insignis*." Mammalian Species(14): 1-6.
- Wiggins, D. A., H. D. W. et L. S. M. (2006). "Short-eared Owl (*Asio flammeus*) ." The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/062>.
- Zarybnicka, M., J. Riegert et K. St'astny (2011). "Diet composition in the Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*: a comparison of camera surveillance and pellet analysis." Ornis Fennica **88**(3): 147-153.
- Zarybnicka, M., O. Sedlacek et E. Korpimaki (2009). "Do Tengmalm's Owls alter parental feeding effort under varying conditions of main prey availability?" Journal of Ornithology **150**(1): 231-237.

Tableau 1. Modèles explicatifs comparés pour modéliser l’approvisionnement en nourriture transportée aux nichoirs (biomasse totale, nombre total de proies, nombre total de proies appartenant à divers groupes ou espèces-proies¹). Ces modèles correspondent aux hypothèses que l’approvisionnement peut varier en fonction 1) des habitats de chasse disponibles dans le domaine vital du mâle (rayon de 660 m à partir des nichoirs), 2) d’effets annuels liés à une variabilité de la disponibilité du nombre de proies, 3) des précipitations totales pouvant contribuer à réduire le succès de chasse et 4) de l’âge du mâle (première année de nidification ou deuxième année et plus).

MODÈLES	VARIABLES	K
FFM	Forêts feuillues 7m et mixtes 7m + Précipitations	4
FRM	Forêts résineuses 7m et mixtes 7m + Précipitations	4
FOR	Forêts 7 m + Précipitations	4
AAC	Additions des surfaces agricoles et coupées + Précipitations	4
MHU	Milieus humides + Précipitations	4
BFO	Bordures forestières + Précipitations	4
AN	Année (2006-2008-2009-2010) + Précipitations	6
PRÉ	Précipitations	3
AM	Âge du mâle	3
NUL	Modèle nul	2

¹Les groupes ou espèces-proies utilisées dans ces analyses sont : les *Dipodidae*, les *Cricetidae*, les *Neotominae* (composés uniquement de la Souris sylvestre), les *Microtus sp.*, le Campagnol lemming de Cooper, la Souris sauteuse des champs, la Souris sauteuse des bois, le Campagnol des bruyères (*Phenacomys intermedius*), les rongeurs (*Dipodidae* et *Cricetidae*), ainsi que les insectivores et les oiseaux.

Tableau 2. Modèles de succès d'envol par rapport aux nombre de proies transportées aux nichoirs. Ces modèles permettent de tester l'échelle taxonomique (groupe ou espèce) des proies ayant le plus d'influence sur le succès à l'envol des jeunes.

MODÈLES	VARIABLES	K
RON	Rongeurs	3
INS	Insectivores	3
CRI	Cricetidae	3
DIP	Dipodidae	3
OIS	Oiseaux	3
NEO	Neotominae	3
CDR	Campagnol à dos roux de Gapper	3
MIC	Microtus sp.	3
CDIO	Cricetidae + dipodidae + insectivores + oiseaux	6

Tableau 3. Nombre de proies et biomasse (g) pour chacun des groupes de proies dans les 31 nichoirs étudiés. Les colonnes % présentent les proportions qu'occupent chacune des catégories de proies. Le groupe *Microtus sp.* regroupe le Campagnol des champs et le Campagnol des rochers. Il est à noter que nous considérons que ce groupe est en majorité composé de Campagnol des champs.

PROIES	NOMBRE	%	BIOMASSE	%
Mammifères				
Rongeurs				
Souris sauteuse des champs	212	8,0	8738	14,4
Souris sauteuse des bois	153	5,8	7428	12,3
Dipodidae non identifiés	309	11,6	-	-
Souris sylvestre	40	1,5	974	1,6
<i>Microtus sp.</i>	476	17,9	24034	39,7
Campagnol lemming de Cooper	127	4,8	4235	7,0
Campagnol à dos roux de Gapper	190	7,2	6284	10,4
Campagnol phénacomys	38	1,4	1834	3,0
Rongeurs non identifiés	251	9,4	-	-
Insectivores				
Musaraignes cendrées et pygmées	424	16,0	1442	2,4
Musaraignes arctiques, fuligineuses et palustres	305	11,5	2989	4,9
Grande musaraigne	43	1,6	830	1,4
Oiseaux				
Type embéridés	63	2,4	1386	2,3

Type parulidés	23	0,9	230	0,4
Type turdidés	3	0,1	90	0,1
Total de proies	2657	100,0	60492,0	100,0

Tableau 4 : Corrélations de Pearson entre les groupes de proies principales (rongeurs, *Dipodidae*, *Cricetidae* et *Neotominae*) et les possibles proies alternatives (oiseaux et insectivores). Les ** signifient que la corrélation est significative à un seuil de 0,01 et * signifie que la corrélation est significative à un seuil de 0,05.

PROIES	CORRÉLATIONS	
	Insectivores	Oiseaux
Rongeurs	0,21*	-0,36**
Dipodidae	0,36**	-0,24**
Cricetidae	0,06	-0,29**
Neotominae	-0,04	-0,22*
Insectivores	/	0,48**

Tableau 5. Liste des quatre meilleurs modèles de variables influençant le nombre total de proies, la biomasse totale et le nombre de proies pour chaque espèce ou groupe de proies suite à l'identification d'ossements aux nichoirs entre 2006 et 2010 (aucune donnée en 2007) ainsi que les quatre meilleurs modèles de variables influençant le succès à l'envol.

GROUPE OU ESPÈCE	MODÈLE	K	AICc	Δ AICc	W	GROUPE OU ESPÈCE	MODÈLE	K	AICc	Δ AICc	W
Nombre de proies	AN	6	44,62	0	0,78	Oiseaux	AM	3	65,45	0	0,74
	AM	3	48,88	4,26	0,09		AN	6	67,69	2,24	0,24
	PRÉ	3	50,68	6,06	0,04		NUL	2	75,13	9,78	0,01
	FRM	4	52,27	7,65	0,02		FFM	4	76,23	10,78	0
Biomasse	AN	6	53,31	0	0,92	Microtus sp,	AN	6	72,2	0	0,98
	AM	3	59,82	6,51	0,04		AM	3	79,69	7,49	0,02
	AAC	4	62,47	9,16	0,01		NUL	2	87,74	15,54	0
	FOR	4	62,74	9,42	0,01		PRÉ	3	89,02	16,83	0
Rongeurs	AN	6	54,84	0	0,97	C. à dos roux	AM	3	54,54	0	0,97
	AM	3	64,04	9,20	0,01		FOR	4	63,87	9,33	0,01
	AAC	4	64,81	9,97	0,01		AAC	4	64,33	9,79	0,01
	FOR	4	65,98	11,14	0		NUL	2	64,98	10,44	0,01
Insectivores	AN	6	56,47	0	0,95	S. sauteuse champs	AM	3	68,42	0	0,96
	AM	3	62,26	5,79	0,05		AN	6	76,18	7,76	0,02
	NUL	2	71,18	14,71	0		NUL	2	77,99	9,57	0,01
	PRÉ	3	72,77	16,3	0		PRÉ	3	80,41	11,99	0
Cricetidae	AM	3	64,80	0	0,59	S. sauteuse bois	AM	3	72,16	0	0,43
	AN	6	66,32	1,52	0,27		FOR	4	73,14	0,98	0,26

	AAC	4	69,48	4,68	0,06		FRM	4	76,5	1,34	0,22
	FOR	4	70,13	5,33	0,04		AAC	4	76,84	4,68	0,04
Dipodidae	AM	3	67,02	0	0,61	C. lemming Cooper	AM	3	66,53	0	0,91
	MHU	4	70,71	3,69	0,10		AN	6	73,22	6,69	0,03
	AN	6	71,66	4,64	0,06		FOR	4	73,63	7,11	0,03
	PRÉ	3	71,71	4,69	0,06		AAC	4	74,32	7,79	0,02
Neotominae	AM	3	55,82	0	0,97	Succès à l'envol	CDIO	6	79,49	0	0,54
	NUL	2	63,8	7,98	0,02		RON	3	80,08	0,59	0,40
	PRÉ	3	66,14	10,32	0,01		DIP	3	83,97	4,48	0,06
	FFM	4	67,9	12,09	0		OIS	3	83,82	10,33	0

Tableau 6. Estimés (β) d'inférences multimodèles et erreurs-types inconditionnelles des variables apparaissant dans les modèles les plus parcimonieux ($\Delta_i < 4$) en lien avec l'approvisionnement de différents types de proies. Les estimés en gras indiquent les variables dont l'intervalle de confiance à 95% exclut 0.

PROIES	VARIABLES															
	PRÉ		AN						FRM		FOR		MHU		AM	
			2008		2009		2010									
	β	\pm SE	β	\pm SE	β	\pm SE	β	\pm SE	β	\pm SE	β	\pm SE	β	\pm SE	β	\pm SE
Nb proies	0,003	0,002	-0,5	0,22	0,37	0,23	0,34	0,23	/	/	/	/	/	/	/	/
Biomasse	-0,002	0,002	-1,01	0,25	-0,01	0,27	0,22	0,27	/	/	/	/	/	/	/	/
Rongeurs	0	0	-1,22	0,26	-0,37	0,28	0,31	0,27	/	/	/	/	/	/	/	/
Insectivores	-0,005	0,002	0,5	0,27	1,49	0,29	0,72	0,28	/	/	/	/	/	/	/	/
Cricetidae	0	0	-1,25	0,31	-0,34	0,34	0,04	0,33	/	/	/	/	/	/	-0,11	0,3
Dipodidae	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	0,03	0,01	-0,04	0,32
Neotominae	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	0,1	0,26
Oiseaux	-0,002	0,003	1,23	0,32	1,24	0,35	0,23	0,34	/	/	/	/	/	/	-0,42	0,31
Microtus sp,	0	0,002	-1,85	0,34	-0,15	0,37	-0,27	0,36	/	/	/	/	/	/	/	/
CDR	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	0,03	0,25
SSC	0	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	-0,16	0,33
SSB	/	/	/	/	/	/	/	/	0,01	0,00	0,02	0,01	/	/	0,1	0,35
CL	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	0,43	0,31

Tableau 7. Comparaison de différentes compositions de proies à travers 5 études différentes, incluant celle-ci, sur la diète de la Petite Nyctale en période de nidification.

ÉTUDE	MASSE MOY (g)	N	%	%	%	%	%	%	%
			NEOTOMINA E	CRICETIDA E	DIPODIDA E	OISEAU X	RONGEUR S	INSECTIVORE S	MAMMIFÈRE S
1 ^a	20,8	77	76,6	83,1	2,6	3,9	93,5	2,6	96,1
2 ^b	21,9	584	60,8	80,5	0	1,5	95,5	1,9	97,4
3 ^a	19,9	714	44,5	69,1	0	0	99,9	0,1	100
4 ^b	NA	2250	35,9	61,0	0	1,0	92,1	2,6	94,7
5 ^a	22,8	2657	1,5	32,8	25,4	3,4	67,6	29,1	96,7

1 : Oregon (Boula 1982)

2 : British Columbia (Cannings 1987)

3 : Idaho (Marks et Doremus 1988)

4 : Idaho (Rains 1997)

5 : Québec (Cette étude)

^a : Identification à partir d'ossements seulement

^b : Identification d'espèces à partir de proies fraîches en réserve au nichoir et à partir d'ossements



Figure 1. Localisation des 155 paires de niochirs sur un territoire couvrant environ 10 000 km² en Abitibi, Québec, Canada..

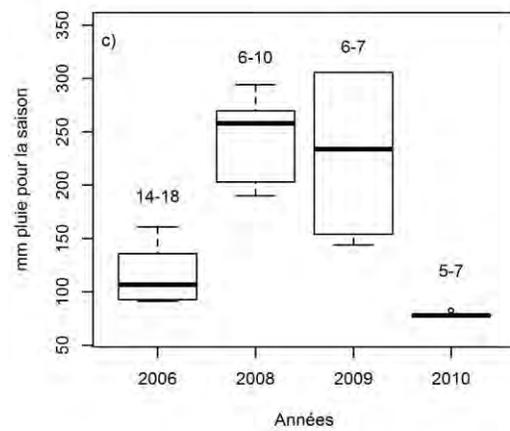
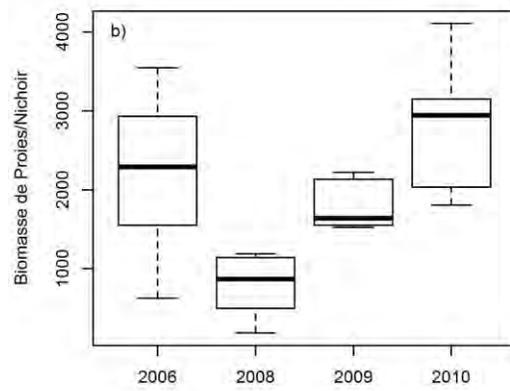
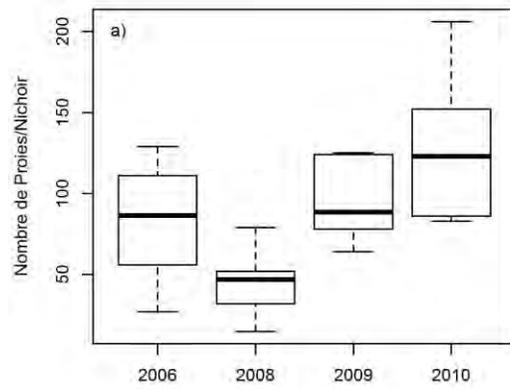


Figure 2. Variation du nombre de proies (a) et de la biomasse de proies (b) par nichoir selon les années à l'étude. La biomasse a été estimée en additionnant le poids moyen de chacune des proies. En (c) variation des précipitations pendant la saison de croissance des oisillons (de l'éclosion du premier oisillon à l'envol du dernier). Les chiffres au-dessus des boîtes à moustaches correspondent à gauche au nombre de nichoirs utilisés pour le calcul des précipitations totales et à droite au nombre d'iniations de nichées (au moins un œuf pondu) cette même année. Pour leur part, les lettres a et b permettent de visualiser quelles années sont semblables ou différentes dans un intervalle de 95% en terme de quantité de pluie tombée. Ainsi, seule l'année 2010 se distinguait des années 2006, 2008 et 2009 avec une moins grande quantité de pluie tombée.

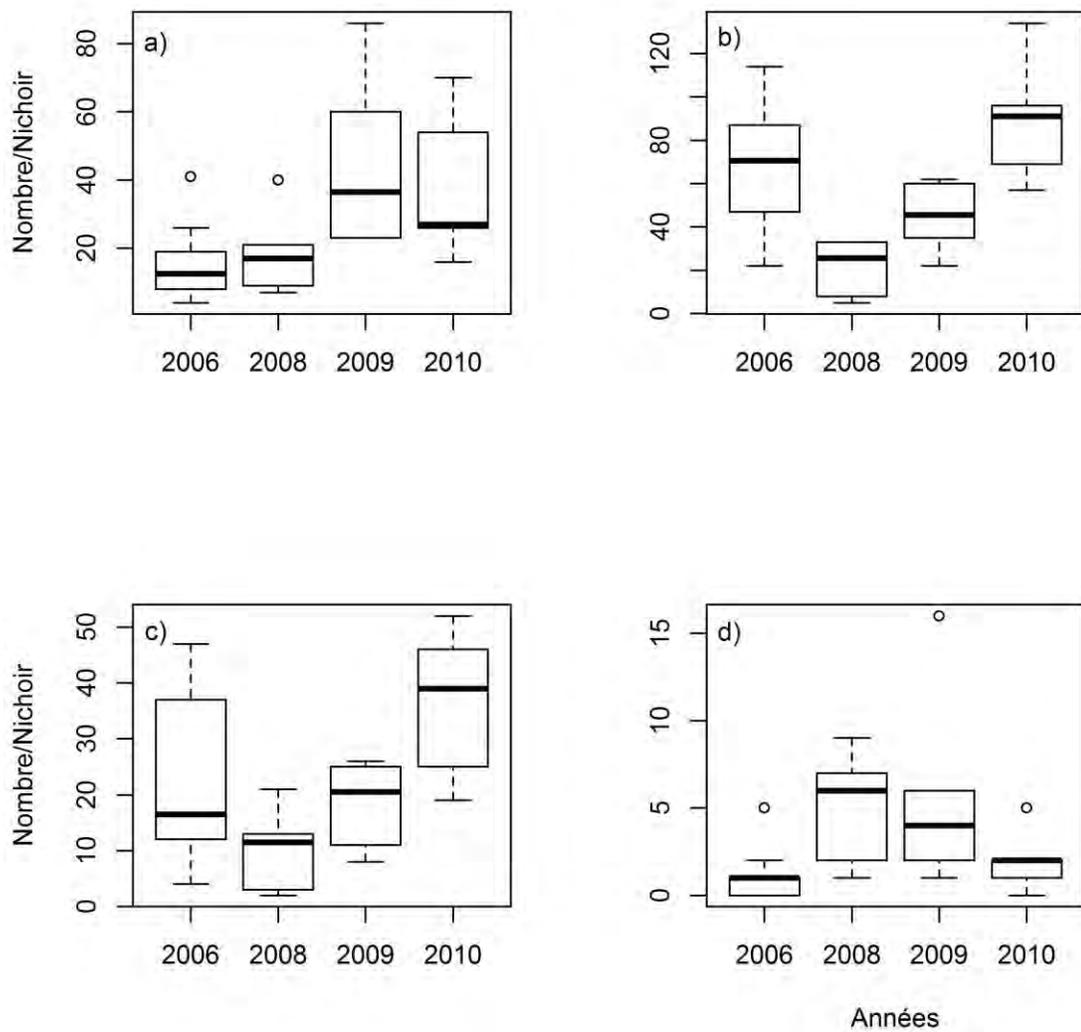


Figure 3. Variation du nombre d'insectivores (a), du nombre de rongeurs (b), du nombre de *Dipodidae* (c) et du nombre d'oiseaux (d) dénombrés dans les restes des nichoirs en fonction des années.

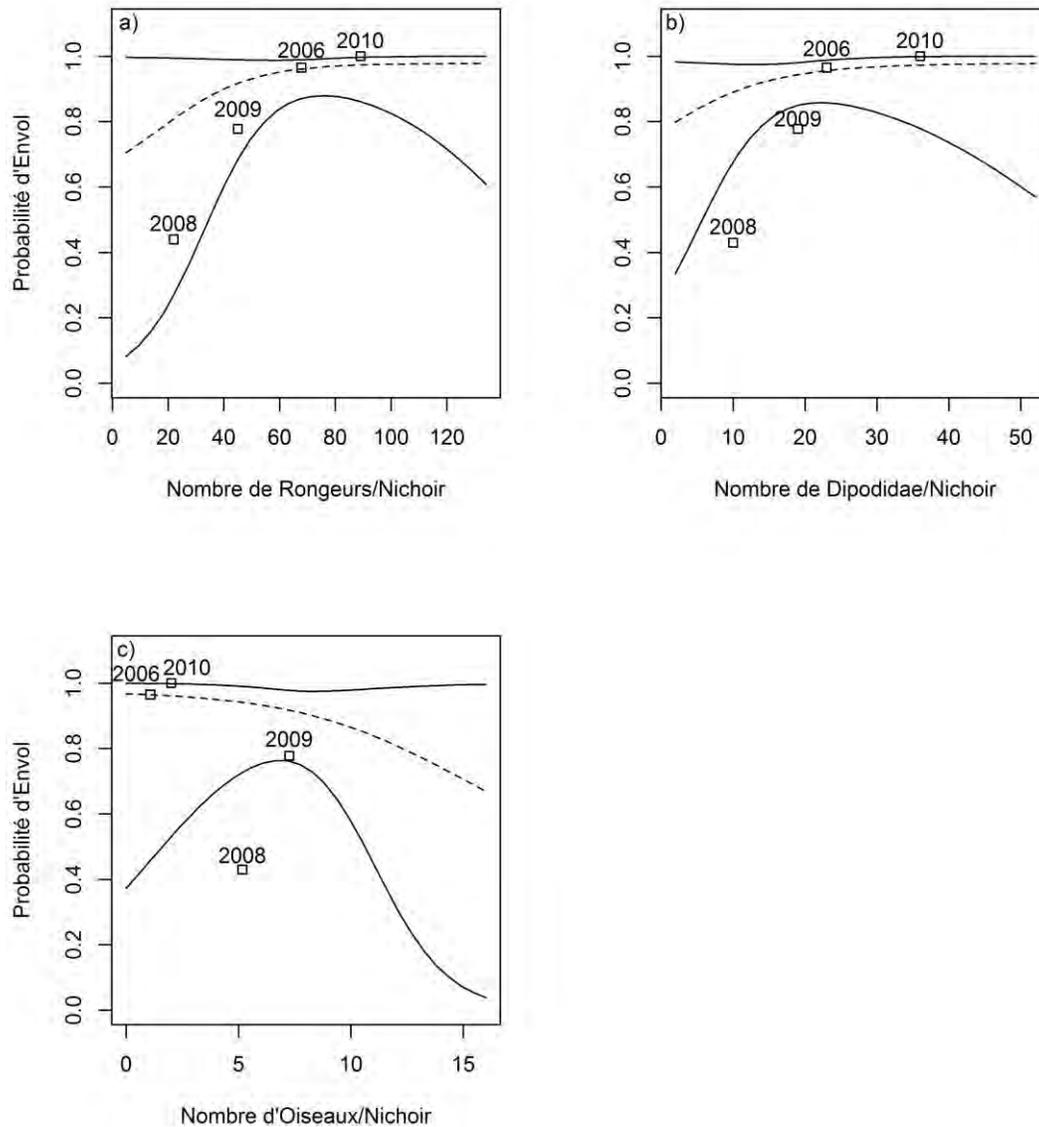


Figure 4. Présentation en (a) de la probabilité d'envol des oisillons Petite Nyctale en fonction du nombre de rongeurs transportés au nicheir. Présentation de cette même probabilité en fonction du nombre de *Dipodidae* (b) et du nombre d'oiseaux (c) transportés au nicheir. Pour toutes ces figures, chaque année à l'étude est présentée et identifiée. Ces années ont été

positionnées selon le nombre moyen de proies retrouvés au nichoir et la proportion d'oisillons éclos s'étant envolés cette même année. Par exemple, 2010 est l'année avec le plus grand succès à l'envol (100%) pour une moyenne de 89 rongeurs, 36 *Dipodidae* et deux oiseaux transportés au nichoir. Sur chacune des figures, les lignes pointillées correspondent à la régression calculée alors que les lignes pleines correspondent aux intervalles de confiance.

CHAPITRE II

EFFET DE LA PERTE ET DE LA FRAGMENTATION DE FORÊT ÂGÉE SUR LE
SUCCÈS REPRODUCTEUR DE LA PETITE NYCTALE (*AEGOLIUS ACADICUS*) EN
FORÊT BORÉALE MIXTE DE L'EST DU CANADA

Résumé

La perte et la fragmentation des habitats forestiers ont de nombreuses répercussions chez les organismes associés à ceux-ci, en réduisant directement leur productivité ou plus indirectement en affectant leur condition physiologique ou celle de leurs jeunes. La Petite Nyctale fait partie des espèces possiblement sensibles à la perte des habitats forestiers matures. De 2006 à 2011, nous avons suivi l'occupation et le succès reproducteur de 56 couples utilisant un réseau de 312 nichoirs en forêt boréale mixte de la région de l'Abitibi, Québec. Les caractéristiques de composition et de fragmentation des habitats ont été mesurées à l'échelle du domaine vital de chasse du mâle. Comparativement à d'autres facteurs connus pour affecter le succès reproducteur des rapaces, soit i) les précipitations, ii) l'âge des adultes ainsi que iii) des variations liées à des effets annuels, les variables de composition et la fragmentation des habitats se sont révélées très peu influentes. Seule la quantité de bordures accroît le risque de prédation des œufs ou des jeunes. Par contre, les effets annuels ont été prononcés pour l'occupation des sites ainsi que pour le niveau de stress des jeunes (ratio H/L). Les précipitations ont, quant à elles, un effet déterminant sur la taille de la ponte, la réduction de nichée et le succès à l'envol des jeunes. Le succès à l'envol des jeunes était également 20% plus faible quand ceux-ci étaient alimentés par un mâle d'un an comparativement à un individu plus expérimenté. Chez les rapaces, peu d'études ont tenu compte des effets de perte et de fragmentation des habitats en intégrant d'autres causes connues pour réduire le taux d'occupation ou de succès reproducteur des adultes. En tenant compte du fait que la matrice demeure largement forestière dans notre aire d'étude (> 30 % pour environ 95% des stations de nichoirs dans les forêts de 7 m et environ 70% dans les forêts de 12 m et plus), nos conclusions invitent donc à relativiser les effets négatifs de la perte et de la fragmentation des habitats dans un contexte majoritairement forestier.

Mots clés : oiseau de proie, précipitations, réseau de nichoirs, succès reproducteur, forêt boréale mixte

3.1. Introduction

La modification de la structure d'âge du paysage forestier est l'enjeu d'aménagement le plus couramment identifié dans les régions où les peuplements forestiers sont soumis à la récolte forestière. Dans le cas de récoltes forestières de type « coupe à blanc » ou « coupe de protection de la régénération et des sols (CPRS), ce phénomène se traduit par une perte de forêts matures au profit de forêts en régénération et de jeunes peuplements (Gauthier et al. 2008). Bien que tous les organismes n'aient pas tous une réponse semblable aux effets de perte et de fragmentation des habitats (St-Laurent et al. 2009; Swift et Hannon 2010), toute récolte forestière peut constituer à court terme une perte nette d'habitat pour une espèce associée spécifiquement au milieu forestier mature. Suite à la perte initiale d'habitat, les forêts résiduelles après coupe sont de moins grandes superficies, plus isolées les unes des autres, et constituées d'une plus grande proportion de forêts en lisière de milieux ouverts (Fahrig 2003). Ces effets résultent de la fragmentation du couvert forestier originel (Saunders et al. 1991). Pour sa part, la perte des habitats se caractérise par la diminution de la quantité d'habitats sans pour autant nécessairement diminuer la connectivité structurelle des massifs forestiers résiduels (Fahrig 1997). De son côté, la fragmentation correspond à une possible augmentation du nombre de parcelles d'habitats résiduels, à la diminution de la taille de ces différentes parcelles et à l'augmentation de la distance qui sépare ces parcelles, donc à la diminution de la connectivité structurelle (Fahrig 2003). La fragmentation fait ainsi plutôt référence à la répartition dans le paysage de différents habitats résiduels.

Au cours des dernières décennies, la perte et la fragmentation des habitats forestiers ont généré un important intérêt en biologie de la conservation (Boucher et al. 2011; Fahrig 2003; Mantyka-Pringle et al. 2012; Vetter et al. 2011). Chez les oiseaux et les mammifères, certains travaux ont révélé que la taille des populations animales décroissait de façon proportionnelle à la perte d'habitats (Swift et Hannon 2010) jusqu'à un seuil où seulement 10 à 30% d'habitats favorables persistent dans un paysage donné (Andrén 1994; Virgós 2001). En deçà de ce seuil, les effets de la fragmentation des habitats s'ajoutent à ceux de la perte nette des habitats. Ces phénomènes entraînent des déclin plus prononcés que ceux prévus par la perte nette d'habitat à elle seule, ce qui peut se traduire par la disparition d'espèces plus sensibles. On considère généralement que les préoccupations, quant à la configuration spatiale des habitats résiduels, ont peu d'importance pourvu que la perte d'habitat ne dépasse pas ce seuil de 30% à l'échelle du paysage. Plusieurs autres études subséquentes ont validé

les effets non-linéaires de la perte d'habitats sur les populations animales à certains seuils, tant à l'aide de simulations spatialement explicites (Fahrig 1997a, 1998, Swift et Hannon 2010) où ces effets de fragmentation deviennent importants sous un seuil de 20% d'habitats favorables, ou plus récemment à l'aide d'études empiriques (Radford et al. 2005) révélant un seuil chez les oiseaux forestiers sous les 10% d'habitats favorables dans les écosystèmes forestiers transformés par l'agriculture.

Au-delà des mesures d'occurrence ou de taille des populations, la perte et la fragmentation peuvent avoir des coûts importants sur l'aptitude adaptative (fitness) des individus (Poulin et al. 2008; Roberge et al. 2008). Chez les oiseaux forestiers, ces effets peuvent se manifester directement en réduisant leur productivité ou plus indirectement en affectant leur condition physiologique ou celle de leurs oisillons, ce qui peut affecter négativement leur survie et leur productivité à plus long terme (Hinam et St-Clair 2008). La réduction de la productivité est fréquemment liée à un plus grand risque de prédation en milieu fragmenté, particulièrement lorsque la perte d'habitat est permanente par la conversion de la forêt en terres agricoles (Andrén 1992, 1995; Chalfoun et al. 2002a,b; Dijak et Thompson 2000; Rodewald 2002). Quant aux effets de la fragmentation sur la condition physiologique, ils sont généralement mesurés par de plus forts stress chroniques (Hinam et St-Clair 2008; Suorsa et al. 2004), mais pourraient aussi se traduire par une plus forte prévalence de parasites sanguins si les insectes vecteurs de ceux-ci sont favorisés par les activités menant à la modification des milieux forestiers. Bien que les évidences d'effets négatifs d'infections par des parasites des genres *Plasmodium* et *Haemoproteus* proviennent principalement d'examen post-mortem d'oiseaux retrouvés morts (Beier et al. 1981), quelques études ont déjà évalué le coût de telles infections sur l'aptitude adaptative d'oiseaux sauvages (Dawson et Bortolotti 2000a; Merino et al. 2000; Sol et al. 2003).

Certaines espèces spécialistes de la forêt seront inévitablement touchées par la perte et la fragmentation du couvert forestier (Imbeau et al. 2001; Mönkkönen et Welsh 1994). C'est entre autres le cas des espèces cavicoles telle que la Petite Nyctale (*Aegolius acadicus*), espèce prédatrice de rongeurs dans la forêt boréale mixte de l'est de l'Amérique du Nord dont les activités de chasse se déroulent surtout en milieu forestier (Rasmussen et al. 2008). Des études basées sur des inventaires de mâles chanteurs ont révélé que cette espèce aurait la capacité de s'adapter à différents types d'habitats forestiers (Rasmussen et al. 2008) et que de plus, elle serait très résiliente à la perte et à la fragmentation de ces habitats (Grossman et al.

2008, Perreault 2010). Hinam et St. Clair (2008) ont été les premiers à démontrer qu'un niveau élevé de perte et de fragmentation de son habitat réduisait apparemment le succès de chasse des mâles, accroissait leur niveau de stress physiologique, et réduirait leur succès reproducteur. De plus, des études sur une espèce de nyctale étroitement apparentée, la Nyctale de Tengmalm (*Aegolius funereus*), ont trouvé que le succès reproducteur de cette espèce décroît en lien avec la proportion de coupes récentes et d'aires en régénération (Hakkarainen et al. 2003). Grâce à des suivis à long terme d'occupation de nichoirs en Fénno-Scandinavie, on a également pu montrer que le succès reproducteur individuel de cette espèce mesuré sur plusieurs saisons s'accroît avec la proportion de vieilles forêts dans le domaine vital (Laaksonen et al. 2004).

Toutefois, plusieurs facteurs autres que la perte et la fragmentation peuvent aussi agir de façon concomitante sur les différentes mesures de stress physiologique et de succès reproducteur chez les rapaces. Parmi ceux-ci, mentionnons 1) les précipitations en période de reproduction pouvant limiter le succès de chasse du mâle lors de la ponte ou de l'élevage des jeunes (Dawson et Bortolotti 2000b; Kostrzewa et Kostrzewa 1990; North et al. 2000) 2), l'âge des adultes reproducteurs et plus particulièrement du mâle qui assume la majorité de l'effort d'approvisionnement (Korpimäki 1988a; Laaksonen et al. 2002), de même 3) qu'une forte variabilité annuelle de l'abondance de rongeurs, ce qui semble être le cas dans l'est de la forêt boréale nord-américaine (Bowman et al. 2008; Cheveau et al. 2004). Les objectifs principaux de ce travail sont donc de déterminer dans quelle mesure la perte et la fragmentation des habitats forestiers affectent l'occupation des nichoirs artificiels par la Petite Nyctale, ainsi que diverses mesures de condition physiologique et de succès reproducteur. La principale originalité de cette étude est que nous visons également à évaluer, à l'aide d'une approche par sélection de modèles, le poids de ces effets liés à la qualité des habitats en comparaison à d'autres facteurs connus pour affecter le succès reproducteur des rapaces, soit plus particulièrement les précipitations, l'âge des adultes ainsi que des variations liées plus strictement à des effets annuels. Nous émettons l'hypothèse que les perturbations de l'habitat n'auront pas d'effets négatifs sur l'occupation des sites de nidification, mais auront un effet négatif sur le succès à l'envol des oisillons ainsi que sur la condition physique des mâles et des oisillons. Les précipitations devraient jouer le même rôle que les perturbations en ce qui a trait au succès à l'envol et à la condition physique des individus. Aussi, les mâles plus âgés devraient voir plus d'oisillons atteindre l'envol. Finalement, en

considérant que l'année peut être représentative des cycles annuels de rongeurs, cette dernière devrait jouer un rôle significatif dans l'occupation de sites pour des fins de nidification, mais aussi sur le succès reproducteur et sur la santé physique des individus.

3.2. Matériel et méthode

3.2.1. Aire d'étude

Le projet s'est déroulé dans la région de l'Abitibi Témiscamingue (région administrative 08), Québec, Canada. Cette région fait partie du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de la forêt boréale (Thibault 1985). La forêt est dominée par un mélange de peuplements décidus, mixtes et résineux composés en majorité par de Peuplier faux-tremble, de Bouleau blanc (*Betula papyrifera*), d'Épinette noire (*Picea mariana*), de Pin gris (*Pinus banksiana*), de Sapin baumier (*Abies balsamea*), d'Épinette blanche (*Picea glauca*) et de Mélèze laricin (*Larix laricina*), en peuplements purs ou mélangés.

Le territoire couvert par la présente étude englobe le sud de la municipalité régionale de comté (MRC) de Rouyn-Noranda, longe la portion ouest de la MRC de l'Abitibi-Ouest, limité par le lac Abitibi et la province de l'Ontario. À l'est, le territoire touche la limite ouest de la MRC de l'Abitibi et au nord, celui-ci est limité par le 49^e parallèle (47° 59' à 49°00'N; 79°30' à 78°28'W) (Figure 1). L'aire d'étude couvre ainsi un territoire d'environ 10 000 km².

Au sein de l'aire d'étude, un total de 155 stations avec nichoirs artificiels ont été établies à partir des années 2005-2006. Les stations ont été disposées en assurant la représentation des variations du couvert forestier pour chaque type de peuplements (feuillus, résineux et mixte). De plus, celles-ci ont été positionnées à une distance minimale de 3 km les unes des autres afin d'assurer leur indépendance spatiale et à une distance d'environ 100 m des routes. Chacune de ces stations comprenait deux nichoirs conçus spécifiquement pour la Petite Nyctale, séparés par moins de 50 m. Ainsi, advenant le cas où un nichoir d'une station était soit inutilisable en raison d'un bris quelconque ou déjà occupé par un mammifère tel que l'Écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) ou le Grand polatouche (*Glaucomys sabrinus*) ou encore par un oiseau tel que la Crécerelle d'Amérique (*Falco sparverius*), la Nyctale de Tengmalm (*Aegolius funereus*) ou le Pic Flamboyant (*Colaptes chrysoides*), un deuxième nichoir demeurait disponible. Les nichoirs avaient des dimensions de 19,8 x 19,8 cm pour la

base et de 44 cm pour la hauteur, avec un diamètre de l'entrée de 8,2 cm. Chacun d'eux était muni d'une porte latérale permettant de vérifier le contenu et était installé avec son ouverture face au sud à une hauteur d'environ 4 m.

L'installation du réseau de nichoir s'est étalée à travers les années. Les 50 premières stations ont été installées pendant l'hiver 2005 (janvier - février) alors que 100 autres stations l'ont été au courant de l'été 2005 pour être disponibles à la saison de nidification de 2006. Depuis, six autres stations furent installées entre 2007 et 2009 en plus de la réparation de certains nichoirs détruits ou inopérants au courant de l'étude. En effet, certains nichoirs sont tombés, ont été écrasés par le poids de la neige et d'autres ont été abimés par des rongeurs ou encore perdus suite à la coupe de lots boisés.

3.2.2. Détermination de l'occupation des sites, de la taille de ponte et du succès reproducteur

Au début de la saison de nidification, soit à partir de la mi-avril entre 2006 et 2011 inclusivement, les nichoirs ont été visités chaque semaine afin de déterminer la date d'occupation des nichoirs, que nous avons ici établie comme étant la date de ponte d'un premier œuf. Il est à noter que la femelle prend généralement possession du nichoir et est nourrie par le mâle quelques jours avant la ponte d'un premier œuf (Cannings 1993, Barbe 1995), soit entre quatre et huit jours selon nos propres observations ou huit jours selon les travaux de Barbe (1995). Le cas d'un nichoir avec une femelle mais sans ponte d'œuf sur une période de neuf jours consécutifs, a ainsi été considéré comme un nichoir inoccupé dans nos analyses. Suite à l'occupation, les visites aux nichoirs se sont rapprochées aux 2 à 7 jours pour déterminer la taille de la ponte et d'éventuels cas de prédation des œufs ou des jeunes jusqu'à leur envol.

3.2.3. Mesures de la condition physiologique des individus

La femelle adulte était capturée pendant la journée, entre la ponte de son dernier œuf et son départ du nichoir, à l'aide d'un filet placé à l'entrée du nichoir. La capture du mâle adulte s'effectuait pendant la nuit lors d'un des passages de celui-ci au nichoir pour nourrir les oisillons. La technique de capture consistait à installer un faux nichoir, dépourvu du mur du fond, sur la façade du nichoir occupé (Saurola 1987). L'entrée du nichoir véritable était bloquée par une grille moustiquaire. Une trappe installée dans le faux nichoir

(<http://www.vanerttraps.com/starling.htm>) se refermait après le passage du mâle. Cette méthode a permis de minimiser le dérangement et les risques de blessures sur les jeunes. La capture du mâle s'effectuait lorsque la femelle avait quitté le nichoir, soit lorsque le plus vieux des oisillons était âgé en moyenne de 21,5 jours ($\pm 3,4$) selon nos observations ($n = 20$). Nous avons capturé les jeunes directement à l'intérieur des nichoirs. Tous les individus ont été pesés (g), mesurés (tarse, bec et aile droite) et bagués à l'aide de bagues du US Fish et Wildlife Service. L'âge des adultes a été déterminé grâce au patron de mue de leurs plumes de vol (Pyle 1997). Nous avons ainsi pu distinguer les adultes d'un an alors à leur première saison de nidification, de tous ceux plus âgés dans les analyses subséquentes.

À partir de 2007, nous avons récolté un échantillon sanguin dans la veine jugulaire droite de chaque individu capturé. Chez les jeunes, cette prise de sang était effectuée entre 0 et 10 jours (moy = $4 \pm 2,5$) avant leur envol. La quantité de sang prélevée en ml correspondait à moins de 1% du poids de l'oiseau. Ces échantillons sanguins ont permis d'évaluer la condition physique générale des individus. Plus spécifiquement, grâce à deux frottis sanguin, nous avons pu dénombrer différents groupes de leucocytes dont les hétérophiles et les lymphocytes, en plus de noter la présence de parasites sanguins. Ainsi, il fut possible d'établir le ratio d'hétérophiles/lymphocytes (H/L) pour chaque individu. Le ratio H/L est un bon indicateur de la santé physiologique des oiseaux affectés par des stress chroniques (Gross et Siegel 1983; Horak et al. 1998; Vleck et al. 2000), notamment ceux induits par la perte et la fragmentation des habitats (Hinam et St. Clair 2008). Les décomptes et les identifications de leucocytes sanguins ont été effectués par un observateur unique qui a examiné au microscope à l'objectif 40x, dix champs différents par lame. Le nombre moyen de leucocytes comptés par champ a été multiplié par un facteur de correction spécifique au microscope (2.2 dans ce cas-ci) pour obtenir les valeurs absolues estimées de 10^9 cellules / L. Les proportions de chaque type de cellules ont été multipliées par la valeur absolue de leucocytes pour obtenir les dénombrements absolus de chaque type cellulaire. C'est aussi à l'intérieur de ces dix champs d'observation que les parasites ont été dénombrés (Campbell et Ellis 2007).

Puisque la capture des femelles s'est effectuée généralement au début de l'incubation, les mesures de stress physiologique n'ont pas été utilisées dans les analyses subséquentes car celles-ci pourraient être liées davantage aux conditions d'habitats rencontrées par les femelles avant leur établissement sur leur site de nidification. De même, les analyses de parasites

sanguins ont subséquemment été appliquées uniquement aux oisillons. Les analyses cytologiques ont été réalisées au Centre québécois sur la santé des animaux sauvages de la faculté de médecine vétérinaire de l'Université de Montréal (Saint-Hyacinthe, QC). Toutes les manipulations des individus étaient conformes aux normes du conseil canadien de protection des animaux selon un permis obtenu par le comité institutionnel de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT #2003-07-01).

3.2.4. Caractérisation de la composition et de la fragmentation du paysage à l'échelle des stations

Selon une étude récente, les mâles nicheurs en forêt boréale ont des domaines vitaux variant de 11 à 137 hectares en période de reproduction (Hinam et St. Clair 2008). Les caractéristiques d'habitat composant cette variabilité potentielle de superficies de domaines vitaux, soit 660 m de rayon (137 ha) et 190 m de rayon (11 ha) autour des stations de nidoirs, ont été extraites depuis les feuillets géomatés du 4^e décennal du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF 2011). L'extraction a été effectuée à l'aide du logiciel de traitement géomatique ArcGIS® (ESRI 2011). Puisque certains sites ont été soumis à des perturbations anthropiques pendant l'étude et que l'année de ces interventions est connue, nous avons tenu compte des changements dans les caractéristiques d'habitat autour des stations de nidoirs en calculant les variables d'habitats de façon annuelle. Nous avons utilisé les informations du 4^e inventaire décennal pour déterminer le type de peuplement présent avant chaque intervention. Les nouvelles caractéristiques d'habitat ont été géoréférencées et caractérisées suite à des travaux sur le terrain.

Nous avons ainsi quantifié l'habitat de chasse disponible pour les mâles en calculant la superficie des forêts composées de feuillus de 7 m et plus (mixtes et feuillues) que nous avons regroupées sous l'appellation « forêts feuillues ». Nous avons aussi calculé la surface des forêts de feuillus de plus de 12 m de hauteur afin de représenter les forêts feuillues plus âgées. Nous avons finalement regroupé les superficies de tous les types de forêts (mixtes, feuillues et résineuses) de 7 m et plus sous l'appellation « forêts ». Ces différentes catégories ont été élaborées afin de déceler une potentielle préférence de chasse dans certains types spécifiques de peuplements forestiers. Il est à noter que la proportion moyenne de forêt de 7 m et plus dans les domaines vitaux de rayons de 660 m est de 62,2% ($\pm 17,9$; min 13,9% et max 99,1%), avec 5,5% des stations positionnées dans des habitats avec 30% et moins

d'habitat forestier résiduel, 58,5% positionnées dans des habitats forestiers avec 31 à 70% de couvert résiduel et 36% dans des habitats forestiers avec 71 à 100% de couvert résiduel. Cette proportion moyenne de forêt de 7 m et plus est de 75% ($\pm 23,9$; min 0% et max 99,9%) pour les rayons de 190 m, avec 4% des stations positionnées dans des habitats avec 30% et moins d'habitat forestier résiduel, 27% dans des habitats forestiers avec 31 à 70% de couvert résiduel et 68% dans des habitats forestier avec 71 à 100% de couvert résiduel. Pour leur part, les forêts de 12 m recouvrent 41,8% ($\pm 19,3$; min 2,4% et max 88,6%) des domaines vitaux de rayons de 660 m, avec 29% des stations positionnées dans des habitats avec 30% et moins d'habitat forestier résiduel, 62% dans des habitats forestiers avec 31 à 70% de couvert résiduel et 9% dans des habitats forestier avec 71 à 100% de couvert résiduel. Finalement, cette proportion moyenne de forêt de 12 m et plus est de 52,6% ($\pm 31,9$; min 0% et max 99,9%) pour les domaines vitaux de rayons de 190 m, avec 27% des stations positionnées dans des habitats avec 30% et moins d'habitat forestier résiduel, 38% dans des habitats forestiers avec 31 à 70% de couvert résiduel et 35% dans des habitats forestier avec de 71 à 100% de couvert résiduel.

Afin de caractériser le niveau de perte d'habitats forestiers autour des mêmes stations, nous avons créé une catégorie de milieux ouverts anthropiques. Nous avons jumelé les milieux de coupes forestières avec une régénération de moins de 2 m de hauteur aux milieux agricoles, car ces habitats sont généralement dénudés de perchoirs utilisés pour la chasse chez la Petite Nyctale. Nous avons calculé la totalité des bordures boisées longeant les milieux ouverts afin de vérifier les possibles effets de la fragmentation de l'habitat et la possibilité d'une utilisation de lisières forestières pour la chasse chez cette espèce. Nous avons séparé ces bordures en trois catégories, soit : bordure anthropique (regroupant les bordures forestières adjacentes aux coupes forestières avec une régénération d'une hauteur de moins de 2 m et aux milieux agricoles), bordures de milieux humides (regroupant les bordures forestières adjacentes aux lacs, rivières, dénudés humides et sites inondés) et bordures forestières (regroupant les bordures forestières adjacentes aux milieux ouverts). Ces différents types de bordures ont aussi été retenus afin de représenter des habitats potentiellement favorables pour certains prédateurs de nids présents dans notre aire d'étude (Raton-laveur (*Procyon lotor*), Vison d'Amérique (*Neovison vison*)). Finalement, tout ce qui constitue un habitat terrestre a été regroupé sous l'appellation « surface terrestre ».

3.2.5. Conditions météorologiques

Les données de précipitations utilisées provenaient des archives de Météomédia pour la ville de Rouyn-Noranda (MétéoMédia 2012). Ces données donnaient la possibilité d'effectuer des requêtes sur les précipitations entre deux dates données. Toutefois, les distances entre la Ville de Rouyn-Noranda et les stations de nichoirs variaient de 1 à 88 km. Pour les analyses sur le nombre d'œufs pondus, nous avons préféré utiliser les précipitations moyennes par jour pour une station de nichoir donnée aux précipitations totales afin de diminuer l'effet de valeurs extrêmes sur une période s'échelonnant sur une quinzaine de jours (les autres analyses s'échelonnaient sur de plus longues périodes). Les précipitations considérées s'échelonnent entre l'établissement de la femelle au nichoir (environ huit jours avant la ponte du premier œuf) et la ponte du dernier œuf. Cette fenêtre temporelle a été sélectionnée afin de tenir compte de l'énergie emmagasinée par la femelle avant la ponte du premier œuf. En effet, certains rapaces ajustent le nombre d'œufs pondus à la quantité de nourriture disponible (Daan et al. 1990).

Nous avons utilisé les précipitations totales entre la ponte du premier œuf et l'envol du dernier oisillon pour l'analyse de réduction de nichée et le succès d'envol. Ensuite, pour les analyses de stress et de parasitisme, les précipitations totales entre la ponte du premier œuf et la prise d'échantillons sanguin ont été utilisées. La sélection d'une fenêtre temporelle débutant à la ponte du premier œuf était motivée par le désir de tenir compte du possible état de famine de la femelle pendant la ponte et l'incubation. La date de ponte du premier œuf a directement été déterminée lors de nos visites lorsque seulement un œuf était pondus. Si plus d'un œuf avait été pondus, mais que la ponte n'était pas complétée, 2 jours par œuf supplémentaire étaient soustraits (Cannings 1987). Finalement, si la ponte était complétée, 28 jours (temps d'incubation) étaient soustraits à la date d'éclosion du premier oisillon (Rasmussen et al. 2008). Un succès de chasse du mâle possiblement diminué par les précipitations (Dawson et Bortolotti 2000b; North et al. 2000) entraînerait une plus faible quantité de nourriture transportée à la femelle pendant l'incubation et une plus faible quantité de nourriture partagée avec les oisillons suite à l'éclosion. Cette situation pourrait accentuer la réduction de nichée (Lack 1947) et limiter le succès d'envol (Côté et al. 2007). En effet, lors de l'étude, probablement suite à un jeûne prolongé (aucune proie retrouvée en réserve au nichoir pendant plusieurs visites consécutives), une femelle a dévoré certains de ses œufs et de ses oisillons. Il est à noter que ce même manque de nourriture pourrait aussi permettre une

augmentation du taux de stress des oisillons (Gross et Siegel 1983; Suorsa et al. 2004) et faciliter le parasitisme (Dawson et Bortolotti 2000a).

3.3. Analyses statistiques

3.3.1. Occupation des sites

L'occupation des sites peut être expliquée à la fois par la variabilité annuelle de proies dans notre aire d'étude ainsi que par la variabilité de la quantité et de la fragmentation des habitats à l'échelle des stations de nichoirs. Ainsi, nous avons élaboré plusieurs modèles pour représenter ces différentes hypothèses (Tableau 1). L'initiation ou non d'une nichée sur chaque station au cours des six années de l'étude a été modélisée à l'aide de régressions logistiques mixtes, avec la fonction `glmer()` du package R LME4 (Bates et Maechler 2009). Les mesures étant répétées dans le temps pour un nombre variable d'années à chaque station, cette dernière a été traitée comme effet aléatoire dans ces analyses.

Pour cette analyse et dans toutes les analyses subséquentes, nous avons comparé les modèles entre eux à l'aide du critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AICc) (Burnham et Anderson 2002; Mazerolle 2006). Nous avons évalué l'effet des variables apparaissant dans les meilleurs modèles ($\Delta \text{AICc} < 3$) en calculant des moyennes pondérées à l'aide d'inférences multimodèles. La sélection de modèle et l'inférence multimodèles a été réalisée à l'aide du package `AICcmodavg` (Mazerolle 2012). Ici, le modèle « surface terrestre » a été utilisé comme modèle nul quant à la sélection d'habitat. En effet, sa sélection comme modèle le plus parcimonieux indiquerait que la Petite Nyctale se comporte comme une espèce généraliste en période de reproduction.

3.3.2. Taille de ponte

La taille de la ponte pouvant être expliquée à la fois par l'abondance des précipitations au cours de cette période spécifique où la femelle est alimentée par le mâle, par la variabilité annuelle de proies dans notre aire d'étude, ainsi que par la variabilité de la qualité et de la fragmentation des habitats à l'échelle des stations de nichoirs, plusieurs modèles ont été développés pour aborder ces différentes hypothèses (Tableau 2). Le nombre d'œufs pondus sur chaque station occupée au cours des six années de l'étude a été modélisé à

l'aide de régressions de Poisson mixtes, avec la fonction `glmer()` du package R LME4 (Bates et Maechler 2009). Quelques stations ayant été occupées sur plus d'une année, la station a été traitée comme effet aléatoire dans ces analyses, bien qu'il s'agisse toujours de couples différents dans chaque cas. De plus, nous avons exclu les nichées ayant subi une prédation avant que nous ne puissions confirmer la fin de la ponte.

3.3.3. Prédation et réduction de nichée

Comme l'abondance des prédateurs d'œufs ou de jeunes peut être associée à la composition et la fragmentation des habitats, plusieurs modèles ont été développés pour représenter ces différentes hypothèses (Tableau 3). La probabilité de prédation d'une nichée sur chaque station occupée au cours des six années de l'étude a été modélisée à l'aide de régressions logistiques mixtes. Les nichées abandonnées par la femelle, causant la mort des embryons ou des oisillons, n'ont pas été considérées dans cette analyse. Nous avons aussi modélisé le nombre de jeunes morts au nid à l'aide de régressions de Poisson mixtes en excluant les nichées ayant connu une prédation ou un abandon hâtif. Dans le cas des analyses sur la prédation, les variables tentent d'illustrer les habitats pouvant potentiellement influencer les cas de prédation, que ce soit la fragmentation des habitats avec de plus grandes proportions de couvert forestier (Andrén 1994) ou encore des habitats favorisant la présence de certains prédateurs, par exemple, les bordure de milieux hydriques dans le cas du vison d'Amérique (Beaudin et Quintin 1983). Dans le cas des analyses de réductions de nichées, il faut considérer les variables des modèles candidats comme ayant, de différentes façon et à différents niveaux, la possibilité d'influencer le nombre ou la biomasse de proies transportées aux nids pendant la période d'élevage des oisillons, cette dernière variable influençant la réduction de nichée (Lack 1947; Zarybnicka et al. 2009) (Tableau 3). La fonction `glmer()` du package R LME4 (Bates et Maechler 2009) a été utilisée pour ces analyses. Les mesures étant répétées dans le temps pour un nombre variable d'années à chaque station de nids, cette dernière a été traitée comme effet aléatoire dans ces analyses.

3.3.4 Condition physiologique des individus et succès à l'envol

Nos hypothèses utilisées pour expliquer le taux de stress des oisillons et des mâles adultes (ratio H/L), visent à établir un lien avec la composition et la fragmentation des habitats à l'échelle du domaine vital ainsi qu'avec les conditions météorologiques (tableau 4). Pour les analyses sur les oisillons, une variable « hiérarchie » a été incluse pour tenir compte

de l'âge distinct d'éclosion des oisillons d'un même nichoir, prenant des valeurs entre 1 et 4, pour le premier oisillon éclos et pour le quatrième oisillon éclos, respectivement. En effet, les oisillons plus jeunes, donc plus petits, pourraient subir un préjudice supplémentaire quant à l'accès à la nourriture (Lack 1968), ce qui pourrait les stresser davantage ou les affaiblir (Glasse et Forbes 2002; Love et al. 2003). Concernant les analyses pour le mâle, nous avons utilisé la variable nombre d'oisillons en émettant l'hypothèse que l'augmentation du nombre de jeunes à nourrir pouvait influencer négativement l'état de santé de celui-ci (Horak et al. 1998). Afin de tenir compte de la non-indépendance des oisillons se développant dans un même nichoir, nous avons inclus le nichoir comme effet aléatoire dans ces analyses.

Des régressions logistiques mixtes ont été utilisées pour comparer différentes hypothèses pouvant influencer la présence ou l'absence de parasites sanguins chez les oisillons (Tableau 4). Plus spécifiquement, nous avons ajouté aux caractéristiques d'habitat, les milieux humides et inondés, puisque les parasites sont en très grande partie vectorisés par des insectes piqueurs (Bennett et al. 1993) et que les larves de ces insectes se développent dans les milieux humides et hydriques (Borror et Withe 1991). Des modèles contenant des variables pouvant avoir un effet sur le succès de chasse du mâle font également partie de la liste de modèles candidats, puisque les oisillons mieux nourris devraient posséder une meilleure résistance aux parasites. Les précipitations pourraient aussi avoir un effet positif sur le nombre d'oisillons parasités, en diminuant le rendement de chasse, mais aussi par la création de sites propres à la génération d'insectes piqueurs. Pour cette analyse, si au moins un parasite était observé pour l'un des dix champs d'un frottis sanguin (1 parasite/10 champs = 0,1 parasite en moyenne), nous considérons l'oiseau parasité et ce, peu importe le type de parasite. Finalement, une dernière série de régressions logistiques mixtes a été utilisée pour tester différentes hypothèses liées au succès à l'envol des jeunes (Tableau 4). À cet effet, nous avons effectué les analyses en nous basant sur le nombre de jeunes éclos s'étant envolés pour chaque nichée, en traitant chaque nichée comme effet aléatoire. Les nichées ayant subi une prédation ou un abandon avant l'éclosion des jeunes n'ont pas été considérées dans les analyses de succès d'envol. La fonction `glmer()` du package R LME4 (Bates et Maechler 2009) a été à nouveau utilisée pour ces analyses.

3.4. Résultats

3.4.1. Occupation des stations de niohirs

Au total, 56 initiations de nidification entre la dernière semaine du mois d'avril et la première semaine du mois de juin furent notées sur un total de 42 stations différentes entre 2006 et 2011. Le pourcentage de stations occupées a fluctué de façon importante au cours des six années de l'étude, variant d'un minimum de 1,3% en 2007 (deux couples), jusqu'à un maximum de 12,2% en 2006 (18 couples; Figure 2). De ces 42 stations, 32 stations n'ont été occupées qu'à une seule des six saisons de reproduction, sept l'ont été au cours de deux saisons, deux au cours de trois saisons, et une a été utilisée pour un total de quatre saisons. Aucun individu nicheur n'a été capturé plus d'une année dans le réseau de nichoir au cours ces six années d'études. Un seul nichoir par station a été utilisé par la Petite Nyctale dans tous les cas. Toutefois, une nidification avortée suite à une prédation tôt en saison a été ré-initiée dans le nichoir voisin pendant la même saison. Bien que la compétition avec la Nyctale de Tengmalm ait pu affecter l'occupation des nichoirs, celle-ci demeure négligeable, puisqu'un total de seulement huit couples ont été dénombrés au cours de cette période (quatre couples en 2006, quatre autres en 2010, dont un où les œufs ont subi une prédation en début de saison).

Le meilleur modèle expliquant l'occupation des stations de nichoir est le modèle « année ». La variable « année » est également comprise dans les trois prochains meilleurs modèles (poids cumulatif pour année = 0,77; Tableau 5). Bien que ces trois modèles réfèrent à des caractéristiques d'habitat, les résultats de l'inférence multimodèles indiquent qu'aucune variable d'habitat n'affecte la probabilité d'occupation des stations; seule une importante variabilité annuelle a été décelée, trois années (2007, 2009, 2010) présentant des probabilités d'occupation inférieures à l'année de référence (2006; Tableau 6). Il est toutefois à noter que peu de stations de nichoirs sont positionnées dans des habitats avec une très faible proportion d'habitat forestier résiduels (entre 4 et 5,5% pour les forêts de 7 m et plus et entre 27 et 29% pour les forêts de 12 m et plus).

3.4.2. Nombre d'œufs pondus

Sur les 56 initiations de nichées répertoriées au cours de cette étude, entre 2006 et 2011, les données concernant le nombre d'œufs pondus sont disponibles pour 51 d'entre

elles. Avec un total de 242 œufs pondus pour 51 pontes complétées, la taille moyenne de ponte se situe à $4,75$ œufs $\pm 0,49$ (4,25 à 5,23). La ponte moyenne des femelles de première année ($4,57 \pm 0,84$) était semblable à celle des femelles plus âgées ($4,71 \pm 0,72$; test- t non-apparié unilatéral, $t=-0,51$, $df = 45$, $P = 0,6$). Parmi les modèles candidats pouvant expliquer le nombre d'œufs pondus, seul le modèle avec précipitations est considéré plausible (poids cumulatif = 0,99; tableau 5), et révèle un effet négatif des précipitations au cours de la période de ponte et des huit jours précédant celle-ci (Tableau 6). Les femelles exposées aux plus fortes précipitations moyennes au cours de cette période (5 mm / jour) pondent en moyenne un œuf de moins que celles bénéficiant d'une quasi-absence de précipitations (Figure 3). Parmi les nichoirs non-affectés par des prédateurs ou des abandons, la probabilité d'éclosion se situe à 85% ($n = 220$ œufs pondus), alors que la probabilité d'éclosion en tenant compte des abandons naturels et des prédateurs est plutôt de 74,5% ($n = 233$ œufs pondus).

3.4.3. Prédation

Sur un total de 53 nichées, 11 cas de prédation sur les œufs ou les oisillons ont été répertoriés (21%). Bien que les prédateurs n'aient pas été identifiés, plusieurs mammifères, mais aussi d'autres oiseaux peuvent être en cause (pic sp., Vison d'Amérique, Martre d'Amérique (*Martes americana*), Pékan (*Martes pennanti*), Raton laveur (*Procyon lotor*)). Trois modèles d'habitat à un rayon de 190 m étaient les plus parcimonieux ($\Delta AIC \leq 2$) pour expliquer le risque de prédation (poids cumulatif = 0,77; tableau 5). Dans un rayon de 190 m des nichoirs, la superficie de forêt de plus de 7 m affecte négativement le risque de prédation, tandis que les milieux ouverts d'origine anthropique (agriculture et coupes forestières) ont un effet inverse (Tableau 6). Toujours dans un rayon de 190 m, les nichoirs ayant une forte quantité de bordures associées à des milieux ouverts anthropiques (2 km) ont un risque de prédation au moins deux fois plus élevé que ceux situés dans des environnements dénués de telles bordures (Figure 3).

3.4.4. Réduction de nichée

Sur une possibilité de 41 nichées où les oisillons éclos ne subirent aucune prédation, un total de 15 cas où au moins un jeune est mort au nichoir furent répertoriés (37%). Selon nos observations, les mortalités étaient en grande partie apparentées à un manque de nourriture menant au cannibalisme entre oisillons ou au piétinement de ceux se trouvant en état de faiblesse. De tous les modèles considérés, un seul s'avère plausible (poids d'Akaike

de 1), soit le modèle composé uniquement de la quantité de pluie tombée (mm) lors de la saison de nidification (de la ponte du premier œuf, à l'envolée du dernier jeune, Tableau 5). En moyenne, le nombre d'oisillons retrouvés morts au nichoir passe de moins d'un oisillon à plus de deux pour une augmentation de la quantité de pluie tombée allant de 100 mm à 300 mm (Figure 3).

3.4.5. Condition physiologique des individus

Pour réaliser les analyses de la condition physiologique des individus, les échantillons sanguins de 70 oisillons (provenant de 22 nichées différentes) et de 20 mâles étaient disponibles. Parmi les modèles candidats pouvant expliquer les variations du taux de stress des oisillons, le seul plausible était le modèle « année » (poids d'Akaike de 0,98; Tableau 5). Les résultats de l'inférence multimodèles indiquent que seulement les années 2007 et 2008 présentent une augmentation du taux de stress des oisillons par rapport à l'année de référence 2006 (Tableau 6).

Quant à la présence de parasites sanguins, l'analyse s'est basée sur des échantillons de 70 jeunes provenant de 22 nichées différentes où 56% des oisillons étaient parasités par *Haemoproteus sp.*, *Leucocytozoon sp.* ou *Microfilaria*. Aucun *Plasmodium sp.* n'a été détecté sur les frottis sanguins. Le modèle contenant la variable du nombre d'oisillons au nichoir s'est révélé être le seul plausible (poids d'Akaike de 0,54 ; $\Delta AIC = 0$; tableau 5). La probabilité d'un jeune d'être parasité a diminué avec l'augmentation du nombre d'oisillons au nichoir (Tableau 6). En effet, il y a une probabilité de 82% que les oisillons soient parasités pour les nichées de deux oisillons, alors que pour les nichées avec six oisillons, un jeune a 39% de probabilité d'être parasité (Figure 3). Ce modèle avait 8 fois plus de chance d'être un meilleur modèle que le modèle nul venant au second rang. Concernant les mâles testés (21/24 mâles étaient parasités), le modèle nul était le modèle qui avait le plus de poids.

3.4.6. Succès à l'envol

Sur un total de 176 jeunes faisant partie de 43 nichées différentes (33 stations différentes) entre 2006 et 2011, 137 jeunes se sont envolés (78% de succès). De tous les modèles testés, le modèle contenant les précipitations totales tombées lors de la saison de nidification ainsi que l'âge du mâle était le plus plausible avec un poids d'Akaike de 0,88 (tableau 5). Spécifiquement, 41/67 (61,1%) des oisillons se sont envolés pour 17 mâles âgés

d'un an alors que 92/102 (90,2%) des oisillons se sont envolés pour 24 mâles âgés de deux ans et plus. Toutefois, les deux modèles contenant la variable précipitations ont tout le poids (Tableau 5). La probabilité de succès à l'envol diminue avec l'augmentation des précipitations (Tableau 6; Figure 4). Par exemple, une augmentation de 100 à 250 mm en moyenne à une station de nichoir donnée fait passer le succès d'envol d'un peu moins de 90% à un peu plus de 60%.

3.5. Discussion

La perte et la fragmentation des habitats peuvent avoir des effets déterminants sur les organismes forestiers en affectant leur probabilité d'occupation de sites (Andrén 1994; Fahrig 1997b; Virgós 2001), en réduisant leur condition physiologique ou leur productivité (Hakkarainen et al. 2008; Hinam et St-Clair 2008; Laaksonen et al. 2004). Chez les rapaces nichant en milieu forestier, ces effets peuvent s'ajouter à d'autres facteurs connus pour réduire leur probabilité d'occupation de sites et leur condition physiologique, par exemple, les effets annuels liés à une variabilité locale d'abondance de proies (Bowman et al. 2009; Hakkarainen et al. 2008; Korpimäki et al. 1987; Laaksonen et al. 2004; Marks et Doremus 2000)). D'autres facteurs peuvent aussi affecter la productivité comme l'expérience des adultes ou encore l'importance des précipitations en période de reproduction (Dawson et Bortolotti 2000b; Korpimäki 1988b; Kostrzewa et Kostrzewa 1990; Laaksonen et al. 2002)). Cependant, les études sur la perte et la fragmentation des habitats portent encore principalement sur des groupes plus faciles à étudier que les rapaces nocturnes. En effet, ces derniers ont généralement de grands domaines vitaux et sont présents en beaucoup plus faibles densités que la majorité des autres oiseaux forestiers couramment utilisés dans de telles études (Grossman et al. 2008).

Nos résultats montrent que chez la Petite Nyctale, les variables caractérisant la perte et la fragmentation des habitats n'ont aucun effet sur l'occupation des sites à l'intérieur du spectre des conditions de perte de forêts matures et âgées couvert dans cette étude. Bien que notre échantillon incorpore des niveaux de perte d'habitat sous les seuils reconnus de 10 à 30% de forêts résiduelles (Andrén 1994, Fahrig 2000), nos résultats peuvent s'expliquer par le fait que la matrice du territoire d'étude demeure forestière, alors qu'une forte proportion des stations comporte plus de 40% de couvert forestier mature (> 12 m) à l'échelle des

domaines vitaux de l'espèce. Ainsi, il est possible que l'habitat fortement forestier de notre aire d'étude et la faible représentativité des habitats plus perturbés dans notre jeu de données sous-estime l'effet de la perte d'habitat et de la fragmentation pour la sélection des sites de nidification.

D'autre part, nos résultats d'occupation démontrent un très fort effet d'une variabilité annuelle du nombre de couples nicheurs. Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse que l'espèce se comporte comme un prédateur nomade suivant l'abondance locale des proies disponibles. Bien que les mâles puissent gagner un certain avantage à demeurer plus sédentaires pour conserver un territoire de chasse (Houston et al. 1998; Mazur et Paul 2000) et surtout pour défendre les plus grandes cavités aptes à sa reproduction (Gehlbach 1995), nos résultats montrent plutôt une absence complète de fidélité à un site de nidification. Ces résultats suggèrent que la disponibilité de proies exerce une plus grande influence sur la reproduction que la disponibilité de sites de nidification.

Quant aux mesures de condition physiologique, nos résultats apportent très peu de support à l'hypothèse que la perte et la fragmentation des habitats aient un effet déterminant sur le niveau de stress ou le taux de parasitisme sanguin. Encore une fois, seuls des effets annuels ont été observés, et ce uniquement sur le niveau de stress des jeunes. Les deux années avec un niveau de stress (ratio H/L) plus élevé correspondent aux deux années où le succès à l'envol fut le plus faible (2007 et 2008). Il est probable que ce niveau de stress plus élevé soit associé à une plus faible disponibilité de ressources alimentaires pour les jeunes (Almasi et al. 2009; Gross et Siegel 1983). Cette hypothèse est particulièrement supportée par le fait que 2008 a été une année où le niveau d'occupation fut comparable à 2006, mais pour lequel l'apport aux nichoirs de rongeurs fut le plus faible et où le recours à des proies alternatives fut le plus élevé (Gagnon et al. Chapitre 1). L'effet de la taille de la nichée sur la probabilité de parasitisme sanguin semble surtout en accord avec le fait que la probabilité d'être contaminé par un vecteur de ces parasites soit dépendant de la densité d'hôtes potentiels, le risque étant plus faible lorsque la nichée est plus grande.

Finalement, nos résultats montrent clairement que la taille de la ponte, la réduction de nichée et le succès à l'envol sont influencés de façon prépondérante par les précipitations, et non par la perte et la fragmentation des habitats. Chez les rapaces, les précipitations sont connues pour réduire le succès de chasse (Dawson et Bortolotti 2000b; Kostrzewa et Kostrzewa 1990; North et al. 2000), qui est assuré essentiellement par le mâle en période de

reproduction chez la Petite Nyctale (Rasmussen et al. 2008). Il est donc probable que dès le moment de la ponte, une limitation en ressources nutritives chez la femelle causerait cette diminution du nombre d'œufs pondus (Dias et Macedo 2011; Hörnfeldt et Eklund 1989). Tel que démontré également chez la Nyctale de Tengmalm en Fenno-Scandinavie, l'expérience des mâles affecte également le succès à l'envol des jeunes, celui-ci étant plus élevé chez les mâles qui ont plus d'un an (Korpimäki 1988b; Zarybnicka et al. 2009). Ces résultats sont donc en accord avec l'hypothèse que la productivité des couples est généralement peu affectée dans notre aire d'étude par le niveau de perte et de fragmentation des forêts. Comparativement à la Fenno-Scandinavie, cette absence d'effet de composition des habitats pourrait être liée au fait que notre aire d'étude demeure dans une matrice fortement forestière.. En raison de l'historique d'aménagement qui est très différent dans ces deux régions (Imbeau et al. 2001), il est probable que les effets de perte et de fragmentation des habitats soient beaucoup plus faibles dans le contexte de la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord.

L'augmentation de la quantité de lisières anthropiques accroît le risque de prédation des nids pour la Petite Nyctale, tout comme dans le cas des nids de passereaux forestiers dont le risque de prédation augmente avec le niveau de fragmentation (Andrén 1994; Wilcove 1985). Bien que l'identité des prédateurs ne soit pas connue, de telles lisières pourraient bénéficier entre autres à l'Écureuil roux qui semble être l'un des principaux prédateurs en forêt boréale (Darveau et al. 1997) ou encore peut-être au Mésangeai du Canada (*Perisoreus canadensis*) (Boulet et al. 2000) pour la prédation des œufs ou des oisillons en bas âge. Toutefois, pour les oisillons plus âgés, la cause en revient probablement plutôt aux Ratons laveurs et aux mustélidés. Cependant, bien que l'étendue de variabilité des bordures forestières adjacentes aux coupes forestières et aux champs agricoles soit très forte dans notre aire d'étude à l'échelle d'un domaine vital de 11,34 ha (jusqu'à 2 km), la moyenne se situe près des valeurs minimales rencontrées (moy = 140 m \pm 285 m). Il s'ensuit donc que peu de couples seront exposés à des niveaux élevés de fragmentation où un taux de prédation plus élevé a été observé.

Sans négliger l'importance potentielle des effets de perte et de fragmentation des habitats sur ces trois niveaux possibles de réponse chez les rapaces chassant en milieu forestier, peu d'études similaires à la nôtre ont tenu compte de ces effets en intégrant d'autres causes connues pour réduire le taux d'occupation ou de succès reproducteur des adultes.

Ajouté au fait que la matrice demeure largement forestière dans notre aire d'étude (> 30 % pour environ 95% des stations de nichoirs dans les forêts de 7 m et environ 70% dans les forêts de 12 m et plus), nos conclusions invitent donc à relativiser les effets négatifs de la perte et de la fragmentation des habitats dans un contexte majoritairement forestier (Mönkkönen et Reunanen 1999).

3.6 Remerciements

Nous tenons à remercier le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie (CRSNG), Tembec, les MRC de l'Abitibi-Ouest, de Rouyn-Noranda et de l'Abitibi ainsi que la fondation de la faune du Québec pour leurs contributions financières. Merci aussi, pour leurs supports techniques, au Centre d'étude de la forêt (CEF) et à la Chaire industrielle CRSNG UQAT-UQAM en aménagement forestier durable. Nous tenons aussi à remercier tous les propriétaires privés nous ayant permis d'utiliser leurs terres boisées. Sans leurs accords, tout ceci n'aurait pas été possible. Anaïs Gasse, Anthony Danesin, Evan Hovington, Marion Séguy, Renée Roy et Amélie Drolet ont participé aux travaux de terrain. Par vos très nombreuses heures de travail, vous avez rendu ce projet possible.

3.7 Références

- Almasi, B., A. Roulin, S. Jenni-Eiermann, C. W. Breuner et L. Jenni (2009). "Regulation of free corticosterone and CBG capacity under different environmental conditions in altricial nestlings." General and Comparative Endocrinology **164**(2-3): 117-124.
- Andrén, H. (1992). "Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation - a landscape perspective." Ecology **73**(3): 794-804.
- Andrén, H. (1994). "Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat - a review." Oikos **71**(3): 355-366.
- Andrén, H. (1995). "Effects of landscape composition on predation rates at habitat edges." London, Chapman and Hall.
- Bates, D. et M. Maechler (2009). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigen. R package version 0.999375-32. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Barb, M. 1995. "Natural history of the Northern Saw-whet Owl (*Aegolius acadicus*) in southern
- Beaudin, L., Quintin, M., 1983. "Guide des mammifères terrestres du Québec, de l'Ontario et des Maritimes." Édition du Nomade, Waterloo (Québec).
- Beier, J. C., J. Strandberg, M. K. Stoskopf et C. Craft (1981). "Mortality in robins (*Turdus migratorius*) due to avian malaria." Journal of Wildlife Diseases(17): 247-250.
- Borrer, D. J. et R. E. Withe (1991). Le guide des insectes du Québec et de l'Amérique du Nord. Boucherville, Éditions Broquet inc.
- Boucher, Y., M. H. St-Laurent et P. Grondin (2011). "Logging-induced edge and configuration of old-growth forest remnants in the eastern North American boreal forests." Natural Areas Journal **31**(3): 300-306.
- Boulet, M., M. Darveau et L. Bélanger (2000). "A landscape perspective of bird nest predation in a managed boreal black spruce forest." Écoscience **7** (3): 281-289.
- Bowman, J., D. S. Badzinski et R. J. Brooks (2009). "The numerical response of breeding Northern Saw-whet Owls *Aegolius acadicus* suggest nomadism." Journal of Ornithology doi: **10.1007/s10336-009-0482-3**.

- Bowman, J., R. D. Phoenix, A. Sugar, F. N. Dawson et G. Holborn (2008). "Spatial and temporal dynamics of small mammals at a regional scale in Canadian boreal forest." Journal of Mammalogy **82**(2): 381-387.
- Burnham, K. P. et D. R. Anderson (2002). "Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach 2nd edn. Springer, New York."
- Campbell, T. W. et C. K. Ellis (2007). Avian and exotic animal hematology and cytology, Wiley.
- Cannings, R.J., 1987. "Biology and conservation of northern forest owl." USDA Forest Service General Technical Report RM-142.
- Cannings, R. J. (1993). "Northern Saw-whet Owl." Birds of North America (42): 1-20.
- Chalfoun, A. D., M. J. Ratnaswamy et F. R. Thompson (2002). "Songbird nest predators in forest-pasture edge and forest interior in a fragmented landscape." Ecological Applications **12**(3): 858-867.
- Chalfoun, A.D., Thompson, F.R., Ratnaswamy, M.J., 2002b. "Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis." Conservation Biology **16**, 306-318.
- Cheveau, M., P. Drapeau, L. Imbeau et Y. Bergeron (2004). "Owl winter irruptions as an indicator of small mammal population cycles in the boreal forest of eastern North America." Oikos **107**: 190-198.
- Côté, M., Ibarzabal, J., St-Laurent, M.-H., Ferron, J., Gagnon, R., 2007. "Age-dependent response of migrant and resident *Aegolius* owls species to small rodent population fluctuations in the eastern Canadian boreal forest." Journal of Raptor Research **41**, 16-25.
- Daan, S., C. Dijkstra et J. M. Tinbergen (1990). "Family planning in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): The ultimate control of covariation of laying date and clutch size." Behaviour **114**(1/4): 83-116.
- Darveau, M., L. Bélanger, J. Huot, É. Mélançon et S. DeBellefeuille (1997). "Forestry practices and the risk of bird nest predation in a boreal coniferous forest." Ecological Applications **7**(2): 572-580.

- Dawson, R. D. et G. R. Bortolotti (2000). "Effects of Hematozoan parasites on condition and return rates of American Kestrels." The Auk **117**(2): 373-380.
- Dawson, R. D. et G. R. Bortolotti (2000). "Reproductive success of American Kestrels: The role of prey abundance and weather." The Condor **102**(4): 814-822.
- Dias, R. I. et R. H. Macedo (2011). "Nest predation versus resources in a Neotropical passerine: constraints of the food limitation hypothesis." Ornis Fennica **88**(1): 30-39.
- Dijak, W. D. et F. R. Thompson, III (2000). "Landscape and edge effects on the distribution of mammalian predators in Missouri." The Journal of Wildlife Management **64**(1): 209-216.
- Fahrig, L. (1997). "Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction." Journal of Wildlife Management **61**: 603-610.
- Fahrig, L. (1998). "When does fragmentation of breeding habitat affect population survival?" Ecological Modelling **105**(2-3): 273-292.
- Fahrig, L. (2003). "Effects of habitat fragmentation on biodiversity." Annual Review of Ecology Evolution and Systematics **34**: 487-515.
- Gagnon, J., M. Seguy, L. Imbeau et J. M. Mazerolle (Chapitre 1). "Les habitudes alimentaires de la Petite Nyctale (*Aegolius acadicus*) en sapinière à Bouleau blanc de l'ouest." Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue.
- Gauthier, S., M.-A. Vaillancourt, D. Kneeshaw, P. Drapeau, L. De Grandpré, Y. Claveau et D. Paré (2008). Aménagement forestier écosystémique, Origines et fondements p.11-40 dans Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y. (sous la direction de). Aménagement écosystémique en forêt boréale, Presse de l'Université du Québec, Québec: xxxi 568 p.
- Gehlbach, F. R. (1995). "Eastern Screech-Owl (*Megascops asio*), The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/165>."
- Glasse, B. et S. Forbes (2002). Begging and asymmetric nestling competition. The Evolution of Begging. J. Wright et M. Leonard, Springer Netherlands: 269-281.

- Gross, W. B. et H. S. Siegel (1983). "Evaluation of the heterophil lymphocyte ratio as a measure of stress in chickens." Avian Diseases **27**: 972-979.
- Grossman, S. R., S. J. Hannon et A. Sanchez-Azofeifa (2008). "Responses of Great Horned Owls (*Bubo virginianus*), Barred Owls (*Strix varia*), and Northern Saw-whet Owls (*Aegolius acadicus*) to forest cover and configuration in an agricultural landscape in Alberta, Canada." Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie **86**(10): 1165-1172.
- Hakkarainen, H., E. Korpimäki, T. Laaksonen, A. Nikula et P. Suorsa (2008). "Survival of male Tengmalm's owls increases with cover of old forest in their territory." Oecologia **155**(3): 479-486.
- Hinam, H. L. et C. C. St-Clair (2008). "High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of Northern saw-whet owls." Biological Conservation **141**(2): 524-535.
- Horak, P., I. Ots et A. Murumagi (1998). "Haematological health state indices of reproducing Great Tits: a response to brood size manipulation." Functional Ecology **12**(5): 750-756.
- Hörnfeldt, B. et U. Eklund (1989). "The effect of food on laying date and clutch-size in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*." Ibis **132**(3): 395-406.
- Houston, C. S., D. G. Smith et C. Rohner (1998). "Great Horned Owl (*Bubo virginianus*). " The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/372>.
- Imbeau, L., M. Mönkkönen et A. Desrochers (2001). "Long-term effects of forestry on birds of the eastern canadian boreal forests: a comparison with Fennoscandia." Conservation Biology **15**(4): 1151-1162.
- Korpimäki, E. (1988a). "Diet of breeding Tengmalm's Owls *Aegolius funereus*: long-term changes and year-to-year variation under cyclic food conditions." Ornis Fennica **65**: 21-30.
- Korpimäki, E. (1988b). "Effects of Age on Breeding Performance of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in Western Finland." Ornis Scandinavica **19**(1): 21-26.

- Korpimäki, E., M. Lagerström et P. Saurola (1987). "Field evidence for nomadism in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*." Ornis Scandinavica **18**(1): 1-4.
- Kostrzewa, A. et R. Kostrzewa (1990). "The relationship of spring and summer weather with density and breeding performance of the buzzard *buteo-buteo*, goshawk *accipiter-gentilis* and kestrel *falco-tinnunculus*." Ibis **132**(4): 550-559.
- Laaksonen, T., H. Hakkarainen et E. Korpimäki (2004). "Lifetime reproduction of a forest-dwelling owl increases with age and area of forests." Proceedings of the Royal Society B **271**: S461-S464.
- Laaksonen, T., E. Korpimäki et H. Hakkarainen (2002). "Interactive effects of parental age and environmental variation on the breeding performance of Tengmalm's owls." Journal of Animal Ecology **71**(1): 23-31.
- Lack, D. (1947). "The significance of clutch size." Ibis **89**: 302-352.
- Lack, D. L. (1968). Ecological adaptations for breeding in birds, Methuen.
- Love, O. P., D. M. Bird et L. J. Shutt (2003). "Plasma corticosterone in American kestrel siblings: effects of age, hatching order, and hatching asynchrony." Hormones and Behavior **43**(4): 480-488.
- Mantyka-Pringle, C. S., T. G. Martin et J. R. Rhodes (2012). "Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis." Global Change Biology **18**(4): 1239-1252.
- Marks, J. S. et J. H. Doremus (2000). "Are Northern Saw-Whet Owls, nomadic?" Journal of Raptor Research **34**(4): 299-304.
- Mazerolle, M. J. (2006). "Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses." Amphibia-Reptilia **27**: 169-180.
- Mazerolle, M. J. (2012). AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 1.26.
- Mazur, K. M. et C. J. Paul (2000). "Barred Owl (*Strix varia*) ." The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds

of North America Online:
<http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/508>

Merino, S., J. Moreno, J. J. Sanz et E. Arriero (2000). "Are avian blood parasites pathogenic in the wild? A medication experiment in Blue Tits (*Parus caeruleus*)."
Proceedings: Biological Sciences **267**(1461): 2507-2510.

MétéoMédia. (2012). Retrieved 15 janvier, 2012, from <http://www.meteomedia.com/>.

Mönkkönen, M. et P. Reunanen (1999). "On critical thresholds in landscape connectivity: a management perspective." Oikos **84**(2): 302-305.

Mönkkönen, M. et D. A. Welsh (1994). "A biogeographical hypothesis on the effects of human caused landscape changes on the forest bird communities of Europe and North America." Annales Zoologici Fennici **31**(1): 61-70.

MRNF (2011). Norme de stratification écoforestière, Quatrième inventaire écoforestier, 2e édition, Forêt Québec. Québec, Direction des inventaires forestiers, Gouvernement du Québec: 94.

North, M., G. Steger, R. Denton, G. Eberlein, T. Munton et K. Johnson (2000). "Association of weather and nest-site structure with reproductive success in California spotted owls." Journal of Wildlife Management **64**(3): 797-807.

Poulin, J.F., Villard, M.A., Edman, M., Goulet, P.J., Eriksson, A.M., 2008. "Thresholds in nesting habitat requirements of an old forest specialist, the Brown Creeper (*Certhia americana*), as conservation targets." Biological Conservation **141**, 1129-1137.

Pyle, P. (1997). Identification guide to North American birds, Part 1, Slate Creek Press.

Radford, J. Q., A. F. Bennett et G. J. Cheers (2005). "Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds." Biological Conservation **124**(3): 317-337.

Rasmussen, J. L., S. G. Sealy et R. J. Cannings (2008). "Northern Saw-whet Owl (*Aegolius acadicus*).", The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/042doi:10.2173/bna.42>.

- Roberge, J.-M., Angelstam, P., Villard, M.-A., 2008. "Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests – Deriving quantitative targets for conservation planning." Biological Conservation **141**, 997-1012.
- Rodewald, A. D. (2002). "Nest predation in forested regions: Landscape and edge effects." The Journal of Wildlife Management **66**(3): 634-640.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs et C. R. Margules (1991). "Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review." Conservation Biology **5**(1): 18-32.
- Saurola, P. (1987). "Mate and nest-site fidelity in ural and tawny owls". In: Nero, R.W., Clark, R.J., Knapton, R.J., Hamre, R.H. (Eds.), *Biology and Conservation of Northern Forest Owls*. USDA Forest Service. General Technical Report RM-142, pp 81-86.
- Sol, D., R. Jovani et J. Torres (2003). "Parasite mediated mortality and host immune response explain age-related differences in blood parasitism in birds." Oecologia **135**(4): 542-547.
- St-Laurent, M.-H., Dussault, C., Ferron, J., Gagnon, R., 2009. "Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest: Conservation perspectives from landscape simulations." Biological Conservation **142**, 2240-2249.
- Suorsa, P., H. Helle, V. Koivunen, E. Huhta, A. Nikula et H. Hakkarainen (2004). "Effects of forest patch size on physiological stress and immunocompetence in an area-sensitive passerine, the eurasian treecreeper (*Certhia Familiaris*): An experiment." Proceedings: Biological Sciences **271**(1537): 435-440.
- Swift, T.L., Hannon, S.J., 2010. "Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications." Biological Reviews **85**, 35-53.
- Thibault, M. (1985). *Les régions écologiques du Québec méridional (deuxième approximation)*. Québec, Service de la recherche, ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec: Carte à l'échelle 1 : 1 125 000.
- Vetter, D., M. M. Hansbauer, Z. Vegvari et I. Storch (2011). "Predictors of forest fragmentation sensitivity in Neotropical vertebrates: a quantitative review." Ecography **34**(1): 1-8.

- Virgós, E. (2001). "Role of isolation and habitat quality in shaping species abundance: a test with Badgers (*Meles Meles* L.) in a gradient of forest fragmentation." Journal of Biogeography **28**(3): 381-389.
- Vleck, C. M., N. Vertalino, D. Vleck et T. L. Bucher (2000). "Stress, corticosterone, and heterophil to lymphocyte ratios in free-living Adelie Penguins." Condor **102**(2): 392-400.
- Wilcove, D. S. (1985). "Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds." Ecology **66**(4): 1211-1214.
- Zarybnicka, M., O. Sedlacek et E. Korpimaki (2009). "Do Tengmalm's Owls alter parental feeding effort under varying conditions of main prey availability?" Journal of Ornithology **150**(1): 231-237.

Tableau 1 : Modèles d'occupation de sites correspondant à des hypothèses selon lesquelles l'année (2006 à 2011) et/ou les caractéristiques d'habitat ont une influence sur celle-ci. Pour ces analyses, l'année de référence est 2006, soit l'année avec le plus grand nombre de sites occupés. Chaque modèle d'habitat a été effectué pour le rayon de 190 m et de 660 m, reflétant la variabilité de la taille du domaine vital de mâles de la Petite Nyctale de 11 ha et 137 ha, respectivement.

Modèles	Abréviation	K	Rayons
Année + forêt feuillue 7m + ouvert anthropique + bordure anthropique + surface terrestre	GFeu7	11	190 m - 660 m
Année + forêt 7m + ouvert anthropique + bordure anthropique + surface terrestre	GFor7	11	190 m - 660 m
Année + forêt feuillue 12m + ouvert anthropique + bordure anthropique + surface terrestre	GFeu12	11	190 m - 660 m
Année + forêt 12m + ouvert anthropique + bordure anthropique + surface terrestre	GFor12	11	190 m - 660 m
Année	An	7	NA
Forêt feuillue 7m	Feu7	3	190 m - 660 m
Forêt 7m	For7	3	190 m - 660 m
Forêt feuillue 12m	Feu12	3	190 m - 660 m
Forêt 12m	For12	3	190 m - 660 m
Ouvert anthropique ^a	OuvAnt	3	190 m - 660 m
Bordure anthropique	BordAnt	3	190 m - 660 m
Surface terrestre	SurfTer	3	190 m - 660 m

a : Correspond au regroupement des milieux agricoles et des zones de coupes forestières avec une régénération de moins de 2 m de hauteur.

Tableau 2 : Modèles associés au nombre total d'œufs pondus correspondant à des hypothèses que l'année (2006 à 2011), des caractéristiques d'habitat ou que la quantité de précipitations au cours de la ponte puisse réguler la taille de celle-ci. Pour ces analyses, l'année de référence est 2006, soit l'année avec le plus d'initiations de nichées. Chaque modèle d'habitat a été élaboré pour le rayon de 190 m et de 660 m, reflétant la variabilité de la taille du domaine vital de mâles de la Petite Nyctale de 11 ha et 137 ha, respectivement.

Modèles	Abréviation	K	Rayons
Agriculture	Agri	3	190 m - 660 m
Coupe forestière	Coupe	3	190 m - 660 m
Ouvert anthropique ^a	OuvAnt	3	190 m - 660 m
Forêt de 7 m	For7	3	190 m - 660 m
Bordure de milieux humide	BorHu	3	190 m - 660 m
Bordure anthropique	BordAnth	3	190 m - 660 m
Surface terrestre	SurfTer	3	190 m - 660 m
Précipitations ^b	Prec	3	NA
Année	An	7	NA
Constante	Cons	2	NA

a : Correspond au regroupement des milieux agricoles et des zones de coupes forestières avec une régénération de moins de 2 m de hauteur.

b : Précipitations moyennes par jour entre la date d'installation de la femelle au nid (huit jours basé sur des observations personnelles) et la ponte du dernier œuf. Les moyennes de précipitations ont été utilisées ici afin de diminuer l'effet de valeurs extrêmes sur la courte période de ponte.

Tableau 3 : Modèles associés à la prédation des œufs ou des jeunes aux nichoirs ainsi qu'au phénomène de réduction de nichée. Ceux-ci correspondent à des hypothèses que des caractéristiques d'habitat puissent avoir un effet sur ces paramètres. La quantité totale de précipitations et le nombre de jeunes éclos sont également des modèles candidats dans le cas de la réduction de nichée. Chaque modèle d'habitat a été élaboré pour le rayon de 190 m et de 660 m, reflétant la variabilité de la taille du domaine vital de mâles de la Petite Nyctale de 11 ha et 137 ha, respectivement.

Modèles	Abréviation	K	Rayons
Agriculture	Agri	3	190 m - 660 m
Coupe forestière	Coupe	3	190 m - 660 m
Ouvert anthropique	OuvAnt	3	190 m - 660 m
Forêt de 7 m	For7	3	190 m - 660 m
Bordure de milieux humides	BorHu	3	190 m - 660 m
Bordure anthropique	BordAnt	3	190 m - 660 m
Surface terrestre	SurfTer	3	NA
Précipitations ^{a b}	Prec	3	NA
Nb d'oisillons éclos ^b	NbOis	3	NA

a : Correspond aux précipitations totales tombées entre la ponte du premier œuf et l'envol du dernier oisillon.

b : Modèle candidat utilisé uniquement pour les analyses de réduction de nichée.

Tableau 4 : Modèles candidats associés au taux de stress (mâle et oisillons, tel que mesuré par leur ratio H/L), à la présence de parasites sanguins (oisillons) ainsi qu'au succès à l'envol des oisillons. Ces modèles correspondent à des hypothèses que l'année, des caractéristiques d'habitat, les précipitations, l'ordre de naissance et le nombre de jeunes éclos pouvant affecter certaines de ces variables-réponses. Chaque modèle d'habitat a été élaboré pour le rayon de 190 m et de 660 m, reflétant la variabilité de la taille du domaine vital de mâles de la Petite Nyctale de 11 ha et 137 ha, respectivement.

Modèles	Abréviation	K	Rayons
Agriculture	Agri	3	190 m - 660 m
Coupes forestières	Coupe	3	190 m - 660 m
Ouverts anthropiques	OuvAnt	3	190 m - 660 m
Forêts de 7 m	For7	3	190 m - 660 m
Bordures de milieux forestiers ^a	BordFor	3	190 m - 660 m
Bordures de milieux humides ^a	BordHu	3	190 m - 660 m
Bordures anthropiques	BorAnt	3	190 m - 660 m
Constante	Cons	2	NA
Précipitations ^b	Prec	3	NA
Précipitations ^b + âge du mâle ^c	PrecAgeMa	4	NA
Âge du mâle ^c	AgeMa	3	NA
Hierarchie ^d	Hier	3	NA
Nb d'oisillons éclos	NbOis	3	NA
Année ^e	An	7	NA

a : La variable « Bordure de milieux forestiers » fut utilisée pour les analyses du taux de stress des oisillons et des mâles. La variable « Bordure de milieux humides » fut utilisée pour l'analyse de présence de parasites sanguins chez les oisillons et pour le succès d'envol.

b : Pour les analyses de stress et de parasitisme des oisillons, cette donnée correspond aux précipitations totale entre la date de ponte du premier œuf et celle de la prise d'échantillon sanguin. Pour le mâle (analyses de stress seulement), elles correspondent aux précipitations totales entre la date du début de l'utilisation du nichoir (huit jours avant la ponte du premier œuf) et la prise d'échantillon sanguin. Finalement, pour le succès d'envol, cette donnée

correspond aux précipitations totales entre la ponte du premier œuf et l'envol du dernier oisillon.

c : La variable âge du mâle a été utilisée pour les analyses avec les oisillons seulement.

d : La variable « hiérarchie » ne figure que dans les analyses de stress et de parasitisme relatives aux oisillons. Dire à quoi renvoie cette variable. Vous ne la définissez pas!!!!

e : Pour les analyses de stress et de parasites sanguins, les années s'étendent de 2007 à 2011 (année de référence étant 2010, soit l'année avec le meilleur succès reproducteur, nb envolé/nb éclos) alors que pour les analyses de succès d'envol, elles s'étendent de 2006 à 2011 (année de référence étant 2006, soit l'année avec le meilleur succès d'envol).

Tableau 5. Quatre meilleurs modèles pour les différentes variables réponses à partir des données de suivis de nichoirs utilisés par des Petites Nyctales en Abitibi, de 2005 à 2011.

Variable Réponse	Modèles	Ki	AICci	Δ_i	Wi
Occupation	An	8	413,91	0	0,42
	GFeu12 ^b	12	415,89	1,98	0,16
	GFeu12 ^a	12	416,53	2,62	0,11
	GFor12 ^b	12	417,35	3,44	0,08
nb œufs pondus	Prec	4	112,41	0	0,99
	An	8	122,61	10,20	0,01
	Agri ^a	4	136,14	23,72	0
	Cons	3	138,45	26,04	0
Prédation	BordAnt ^a	3	53,92	0	0,42
	For7 ^a	3	55,51	1,59	0,19
	OuvAnt ^a	3	55,91	1,99	0,16
	Coupe ^b	3	59,13	5,21	0,03
Réduction de nichée	Prec	3	45,01	0	1
	NbOis	3	96,28	51,27	0
	Agri ^b	3	183,81	138,8	0
	Surfter ^b	3	184,05	139,04	0
Stress Oisillons	An	6	90,67	0	0,97
	Prec ^c	3	101,28	10,61	0
	Prec ^d	3	101,55	10,88	0
	Surfter ^a	3	102,75	12,08	0
Stress Mâle	Cons	2	66,04	0	0,15
	BordAnt ^a	3	66,07	0,03	0,15
	An	6	67,32	1,28	0,08
	BordAnt ^b	3	67,48	1,04	0,07
Parasites Oisillons	NbOis	3	86,99	0	0,54
	Prec	3	80,03	3,04	0,14
	PrecAgeMa	4	91,53	4,54	0,06
	Cons	2	92,08	5,09	0,04
Envol	PrecAgeMa	4	120,81	0	0,88

Prec	3	124,81	4,00	0,12
An	7	132,06	11,65	0
AgeMa	3	145,06	24,24	0

a : Correspond aux variables d'habitat dans un rayon de 190 m autour du nichoir.

b : Correspond aux variables d'habitat dans un rayon de 660 m autour du nichoir.

c : Correspond aux précipitations totales (mm) entre la date d'éclosion des oisillons et celle de la prise d'échantillon sanguin pour le stress des oisillons.

d : Correspond aux précipitations moyennes (mm) entre la date d'éclosion des oisillons et celle de la prise d'échantillon sanguin pour le stress des oisillons.

Tableau 6 : Présentation des estimés (β) d'inférences multimodèles et erreurs-types inconditionnelles pour les variables dont l'intervalle de confiance exclut 0, et ce, pour les modèles ayant une meilleure performance qu'un modèle nul et un Δ_i inférieurs à 3. Les nombres 660 et 190 réfèrent aux rayons (m) des domaines vitaux testés à l'intérieur des modèles d'AICc et les chiffre 2007, 2008, 2009 et 2010 réfèrent aux années.

Variable réponse	Variables explicatives		β	Intervalles
Occupation	Année	2007	-2,57	-4,3 : -0,84
		2009	-1,22	-2,28 : -0,17
		2010	-1,22	-2,28 : -0,17
Nb d'œufs pondus	Précipitations ^a		-0,21	-0,37 : -0,04
Prédation	Bordure anthropique	660	2,95	0,54 : 5,36
	Forêt de 7 m	190	-0,34	-0,64 : -0,04
	Ouvert anthropique	190	0,48	0,04 : 0,92
Réduction de nichée	Précipitations ^b		0,01	0,01 : 0,02
Stress (oisillons)	Année	2007	29,84	16,4 : 43,27
		2008	17,94	5,19 : 30,7
		2009	13,19	1,46 : 24,93
Présence parasites	Nb jeunes éclos		-1,08	-1,85 : -0,32
Succès d'envol	Précipitations ^b		-0,02	-0,03 : -0,01
	Âge du mâle		1,72	0,38 : 3,06

a : Correspond aux précipitations moyennes par jour entre la date d'installation de la femelle au nichoir (huit jours avant la ponte) et la ponte du dernier œuf.

b : Correspond aux précipitations totales entre la ponte du premier œuf et l'envol du dernier oisillon.

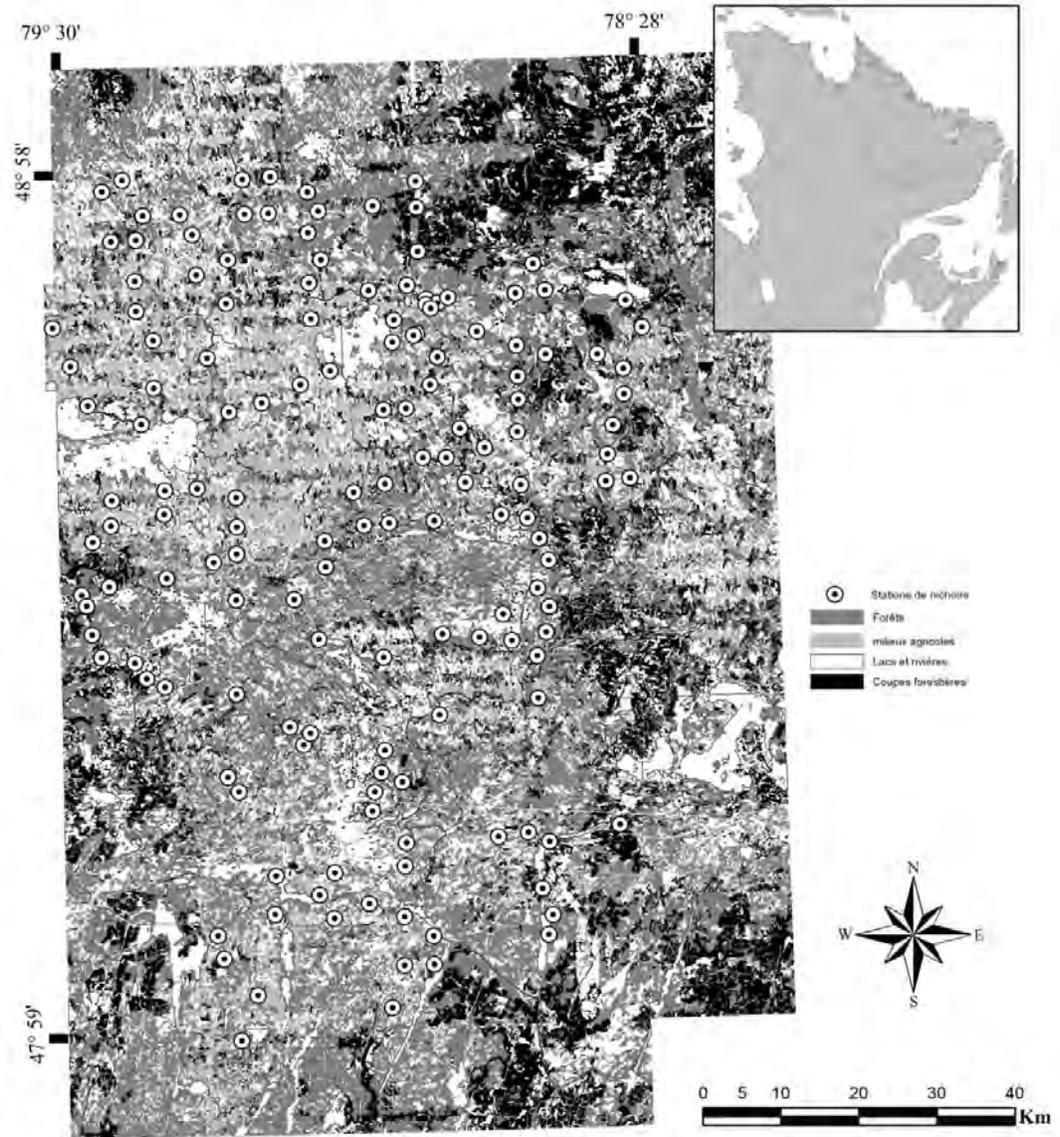


Figure 1. Localisation des 155 paires de nichoirs sur l'aire d'étude couvrant environ 10 000 km², Abitibi, Québec, Canada.

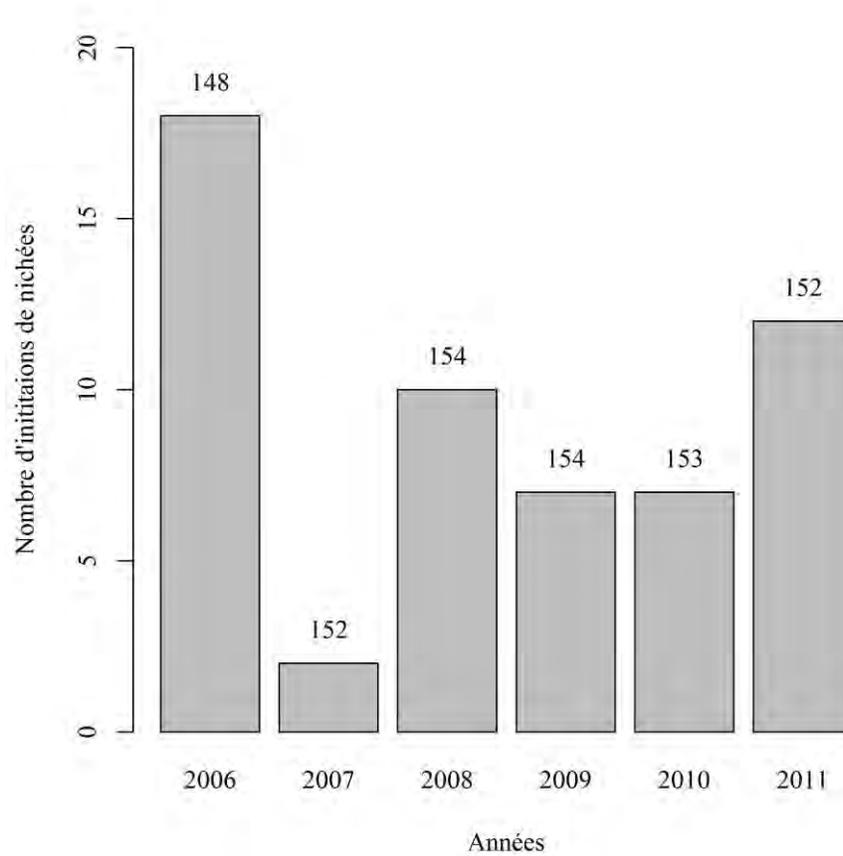


Figure 2 : Nombre d'initiations de nidification de couples de Petites Nyctales au cours des six années de l'étude (2006-2011). Les chiffres au-dessus des colonnes correspondent au nombre de stations disponibles par année.

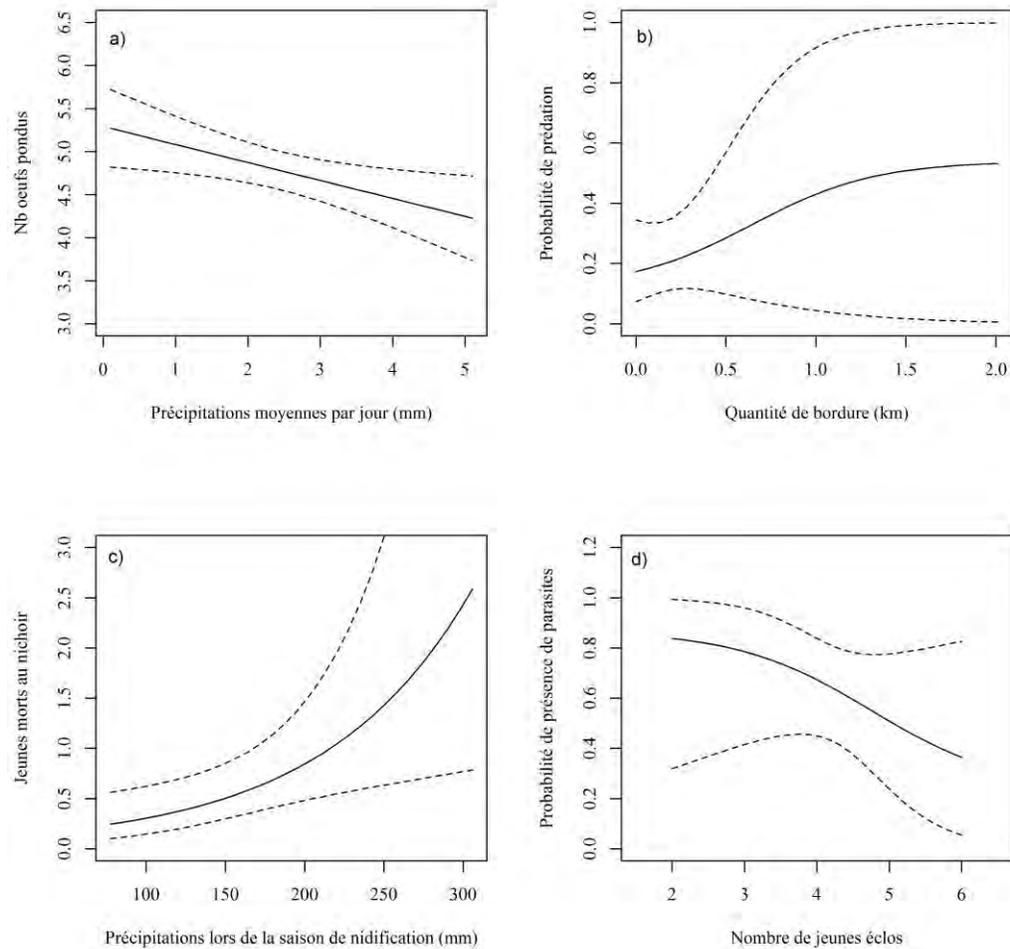


Figure 3 : Relation en (a) entre le nombre d'œufs pondus et les précipitations moyennes par jour au cours de la période débutant à l'installation de la femelle au nid (huit jours avant la ponte du premier œuf) et se terminant à la ponte du dernier œuf. Relation en (b) entre le risque de prédation des œufs ou des oisillons en fonction de l'augmentation de la quantité de bordures forestières d'origine anthropique (agriculture et coupes forestières) dans un rayon de 660 m des nids. Relation en (c) entre le nombre de jeunes morts au nid en fonction des précipitations totales tombées tout au long de la saison de nidification (période allant de la ponte du premier œuf à l'envol du dernier oisillon). Relation en (d) entre la

probabilité de présence de parasites sanguins dans les oisillons au nid en fonction du nombre d'oisillons éclos.

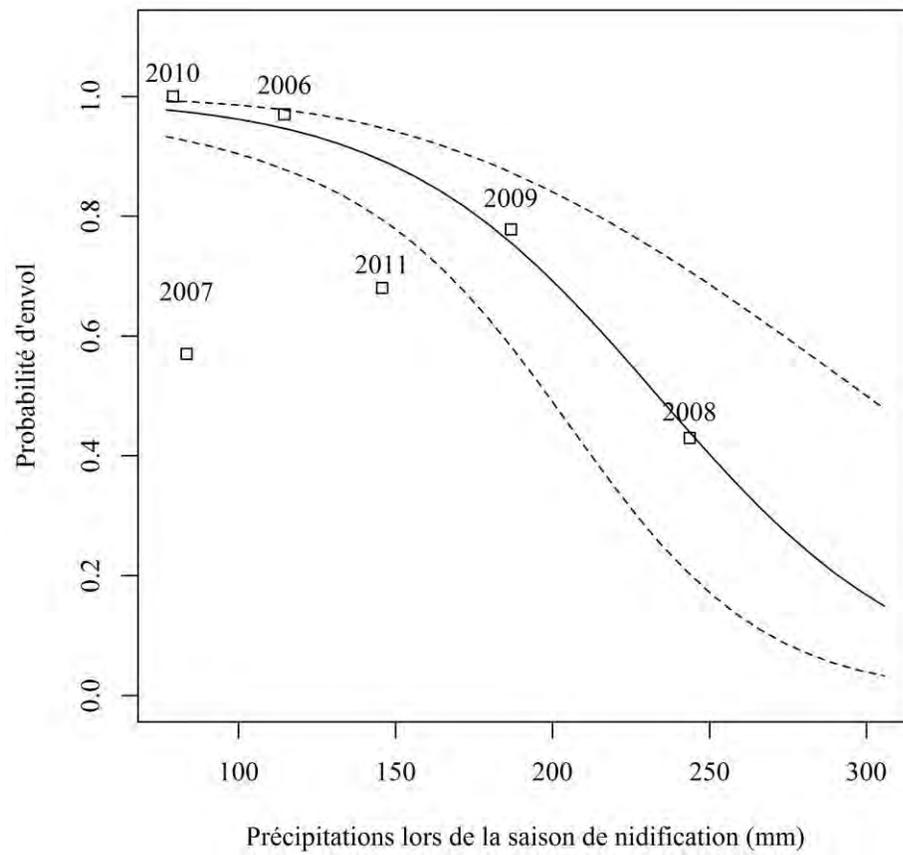


Figure 4 : Relation entre la probabilité d'envol et les précipitations s'échelonnant de la ponte du premier œuf à l'envol du dernier oisillon pour chaque nichoir. Chaque taux d'envol annuel moyen est donné en fonction des précipitations moyennes pour cette même année. Par exemple, pour 2010, 100% des jeunes éclos se sont envolés et une quantité moyenne de 79.1 mm de pluie est tombée par nichoir. Pour 2008, 47% des jeunes éclos se sont envolés et une quantité moyenne 244 mm de pluie est tombée par nichoir.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Notre étude était constituée de deux volets. Un premier visait à mieux comprendre et à préciser l'alimentation de la Petite Nyctale en sapinière à Bouleau blanc de l'Ouest. Dans ce volet, nous voulions déterminer si la Petite Nyctale chassait de façon préférentielle une espèce de proie ou un groupe de proies. Nous voulions aussi déterminer si l'année ou certaines variables d'habitat influençaient cette possible sélection de proies, tout en contrôlant pour les précipitations qui sont connues pour affecter le succès de chasse du mâle. Finalement, nous nous intéressions aux effets potentiels de ces proies sur le succès reproducteur de la chouette.

Dans un deuxième volet, nous voulions vérifier s'il existait une sélection d'habitat pour la nidification. Sinon, peut-être l'année, correspondant en partie à une variabilité annuelle dans la quantité de proies disponible, pourrait avoir une influence. Nous voulions aussi déterminer si les caractéristiques de l'habitat où nichait la Petite Nyctale pouvaient influencer le succès reproducteur des couples, soit : le nombre d'œufs pondus, la prédation sur les œufs/oisillons, le nombre d'oisillons morts au nid et le nombre d'oisillons s'étant envolés. Aussi, il pourrait s'avérer que l'utilisation de cet habitat pour la nidification ait une influence sur l'état de stress du mâle et des oisillons, en plus d'influencer la probabilité que ces oisillons soient parasités. Toutefois, afin d'innover dans ce type de recherche et de vérifier l'effet de différentes variables ayant un possible intérêt, nous ne voulions pas nous référer uniquement aux variables d'habitat. Ainsi, les variables telles que les précipitations, la hiérarchie, le nombre de jeunes éclos et l'âge du mâle ont aussi été ajoutées dans les analyses qui s'y prêtaient.

Pour répondre à ces questions, nous avons bénéficié d'un réseau de 155 stations de deux nichoirs distribué sur un territoire de 10 000 km². Ce réseau a permis la récolte de données pour cette étude pour les années allant de 2006 à 2011. Toutefois, le nombre exact d'années disponibles pouvait varier d'une analyse à l'autre, sans être inférieur à quatre années. Dans le même ordre d'idée, le nombre de stations de nichoirs disponibles a lui aussi évolué à travers les années, soit en variant de 148 à 152 stations disponibles. Notre étude se démarque par la description détaillée de l'alimentation de la Petite Nyctale dans la portion nord-est de son aire de distribution et par l'intégration de variables complémentaires à celles

de l'habitat dans les analyses d'occupation de sites, de succès à l'envol et de santé physique des individus.

4.1. Alimentation

4.1.1. Sélection de proies

Les résultats de cette étude sont présentés à l'intérieur du premier chapitre de ce mémoire. La revue de littérature présentée dans ce chapitre démontre que l'alimentation la Petite Nyctale, autant en sapinière à Bouleau blanc de l'ouest qu'ailleurs dans son aire de répartition, est principalement composée de mammifères (Boula 1982; Cannings 1987; Marks et Doremus 1988; Rains 1997). Qui plus est, les rongeurs occupent une très grande proportion des mammifères chassés au détriment des insectivores. Toutefois, bien que nos résultats concordent avec la dominance des rongeurs, nos données se distinguent par la forte proportion d'insectivores dans les proies retrouvées aux nichoirs, soit une proportion près de dix fois plus élevée que dans les études citées. Nous avons aussi déterminé que les *Dipodidae* et les *Cricetidae* étaient les rongeurs les plus présents dans l'alimentation de la Petite Nyctale. Leur forte proportion montre un potentiel de sélection de sites forestiers pour la nidification. Ces habitats concordent avec les mœurs des deux groupes de rongeurs. Il fut surprenant d'observer une très faible proportion de *Neotominae*, soit des proportions entre 25 et 50 fois moins élevées que celles retrouvées dans la littérature. La proportion de *Dipodidae*, quant à elle, était de dix et 25 fois plus élevée que dans des études ailleurs. Les différences au niveau des *Neotominae* pourraient s'expliquer par le fait que dans notre aire d'étude, la Souris sylvestre est le seul représentant de cette famille et recherche plutôt les milieux ouverts et perturbés au détriment des milieux forestiers (Crête, Drolet et al. 1995; Richardson 2010). Pour sa part, la forte proportion de *Dipodidae* peut s'expliquer par la présence de deux espèces sur notre aire d'étude, soit la Souris sauteuse des bois et la Souris sauteuse des champs, toutes deux étant des utilisateurs d'habitats forestiers (Jung et Powell 2011).

4.1.2. Variables influençant la quantité totale de proies et la sélection de proies

Contrairement à nos attentes, les précipitations ont eu peu d'effets marqués sur le nombre de proies transportées aux nichoirs. En effet, seul le groupe des insectivores était négativement associé à une augmentation des précipitations durant la période de chasse du mâle. Les modèles incorporant la variable « année » sont ceux qui avaient généralement le

plus de poids. Ces résultats, combinés à la forte variation annuelle du nombre de couples nicheurs (allant de deux en 2007 à 18 en 2006), sont compatibles avec une forte variabilité annuelle de l'abondance de proies, ce qui semble être le cas dans la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord (Bowman, Phoenix et al. 2008). N'oublions pas que la Petite Nyctale est considérée comme étant un oiseau nomade se déplaçant selon l'abondance de proies (Marks et Doremus 2000; Bowman, Badzinski et al. 2009). Il est aussi possible d'établir des liens entre les données de précipitation à celles liées à l'année. En effet, 2010 est l'année avec le plus grand nombre de proies et la plus grande biomasse transportée au nid, mais est aussi l'année avec les plus faibles quantités de précipitations tombées lors de notre étude. Ainsi, il est possible que les précipitations aient joué un rôle dans le nombre de proies transportées aux nichoirs et leur biomasse, mais que ce rôle soit moins important que le rôle de l'année.

4.1.3. Effet des proies principales versus alternatives sur le succès reproducteur

Les analyses sur l'alimentation démontrent que la Petite Nyctale sélectionne un groupe de proies que l'on peut caractériser de proies principales, au détriment d'un groupe de proies dites alternatives. En effet, les rongeurs forestiers ont une place prépondérante dans l'alimentation de la chouette, mais ont aussi un effet positif sur le succès à l'envol des oisillons. À l'inverse, les oiseaux, surtout ceux retrouvés dans les nichoirs les années où le nombre de rongeurs était à la baisse, ont un effet négatif sur le succès à l'envol des oisillons. Leur corrélation négative avec l'abondance des rongeurs renforce l'hypothèse que les oiseaux représentent bien des proies alternatives. Nous considérons finalement les insectivores comme faisant aussi partie des proies alternatives. En effet, ils représentent une plus faible proportion de proies retrouvées au nichoir et ne représentent qu'une très faible biomasse transportée aux nichoirs par rapport aux rongeurs. De plus, les insectivores sont positivement corrélés au nombre d'oiseaux chassés.

4.2. Sélection d'habitat et succès reproducteur

4.2.1. Variables influençant l'occupation de sites de nidification

Les résultats de cette étude sont présentés à l'intérieur du deuxième chapitre de ce mémoire. Ainsi, dans ce chapitre, nous avons démontré que la perte ou la fragmentation d'habitat n'influait pas la sélection de sites pour des fins de reproduction, et ce malgré la

présence de stations avec un couvert forestier résiduel en deçà de 10 % à 30 % dans notre aire d'étude. Toutefois, malgré la présence de certains habitats très perturbés, les habitats demeurent généralement très forestiers, soit avec un couvert forestier de plus de 40 % à l'échelle des domaines vitaux de l'espèce pour l'ensemble des stations disponibles et ce, même en considérant uniquement les forêts matures de plus de 12 m. L'année est la variable ayant le plus d'influence sur l'occupation de sites. En effet, par rapport à la saison 2006, les années 2007, 2009 et 2010 étaient moins productives en termes d'initiations de nichées. Qui plus est, tout comme dans la littérature, nos résultats démontrent une absence complète de fidélité à un site de nidification, que ce soit pour le mâle, la femelle ou les oisillons. Ces résultats laissent ainsi présager que la disponibilité de proies exerce une plus grande influence sur la reproduction que les caractéristiques des sites disponibles.

4.2.2. Conditions physiologiques des individus

Encore une fois, les caractéristiques d'habitat n'influencent pas les variables de stress et de parasitisme sanguin testées, seulement un effet annuel a été détecté. En effet, le ratio Hétérophiles/Lymphocytes, indicateur de stress robuste pour ce type d'analyse (Gross et Siegel 1983), n'augmente que pour les oisillons, et ce, seulement pour les années 2007 et 2008 signifiant un niveau de stress plus élevé pour ces deux années par rapport à 2006. Il est probable que le manque de ressources alimentaires ait pu jouer un rôle dans cette réponse. En effet, 2007 et 2008 sont les années avec les moins bons succès et 2008 est, pour les années où les données d'alimentations sont disponibles, l'année avec le moins grand nombre de proies ayant été transportées aux nichoirs. Nous avons aussi démontré que seulement la taille de la nichée a un effet sur la probabilité qu'un oisillon soit parasité. Ce résultat semble surtout en accord avec le fait que la probabilité d'être contaminé par un vecteur de ces parasites (mouches noires et moustiques) dépend du nombre d'hôtes au nichoir. Ainsi, en se basant sur une logique de dilution, pour un individu donné, le risque d'être parasité par un insecte piqueur porteur serait plus faible lorsque la nichée est plus grande.

4.2.3. Succès d'envol

Nos résultats démontrent que les précipitations ont une influence sur le nombre d'œufs qui seront pondus, sur le nombre de jeunes qui mourront au nichoir et sur le succès à l'envol en général. Ce résultat peut s'expliquer par le fait que, chez les rapaces, les précipitations peuvent réduire le succès de chasse des adultes (Dawson et Bortolotti 2000),

entraînant ainsi une moins grande quantité d'énergie emmagasinée par la femelle lors de la ponte. Il est donc probable que, dès le moment de la ponte, une limitation en ressources nutritives chez la femelle cause cette diminution du nombre d'œufs pondus. Cette limitation en ressources alimentaires accentue aussi la famine chez les oisillons, et augmente la probabilité d'occurrence de cannibalisme entre oisillons ou de retrouver des jeunes morts au fond du nichoir (Lack 1947). Des infanticides ont aussi été observés lors de l'été 2008, soit lorsqu'une femelle a dévoré deux de ses œufs et l'un de ses oisillons. Aussi, nous avons démontré que l'âge du mâle avait une influence sur le nombre de jeunes s'étant envolés. Les mâles plus vieux étaient plus performants que les mâles d'un an, ce qui avait été démontré chez la Nyctale de Tengmalm (Laaksonen, Korpimäki et al. 2002), proche parente de la Petite Nyctale. L'habitat joue finalement un rôle dans le risque de prédation exercé sur les œufs ou les oisillons. En effet, l'augmentation de la quantité de bordures, généralement liée au taux de fragmentation, a un effet positif sur la prédation. À l'inverse, l'augmentation de la proportion de couvert forestier influence à la baisse ce taux de prédation. Ceci concorde avec certains ouvrages mentionnant que la fragmentation de l'habitat peut permettre une plus forte concentration de prédateurs dans les habitats résiduels (Andrén 1992).

4.3. Conclusion globale

Cette étude nous permet de relativiser les effets négatifs de la perte et de la fragmentation des habitats forestiers sur la Petite Nyctale, du moins en sapinière en fonction des conditions actuelles. En effet, dans notre aire d'étude nous n'avons détecté aucune influence de l'habitat sur la sélection de sites. De plus, l'habitat n'influence pas le succès reproducteur des couples nicheurs. L'utilisation par la Petite Nyctale de nos nichoirs sans une nette sélection d'habitat démontre bien que lorsqu'une cavité de qualité est accessible, la Petite Nyctale pourra l'utiliser pour nicher et ce, peu importe l'habitat. Ensuite, les résultats démontrent qu'il s'agit plutôt de variables reliées à la météo ou à des effets annuels, donc non contrôlables par l'aménagement forestier, qui influencent le succès reproducteur de la Petite Nyctale. Toutefois, les analyses sur l'alimentation nous indiquent que les proies sélectionnées sont davantage des proies forestières et que ce sont ces proies qui influencent positivement le succès reproducteur. Il est donc possible que la matrice forestière de notre aire d'étude explique en partie l'absence de réponse aux variables d'habitat mesurées. Dans une situation

où la matrice aurait été largement ouverte avec peu de massifs boisés, nos conclusions auraient possiblement été différentes.

Notre projet présente toutefois quelques lacunes. En effet, nous ne disposons pas de données précises sur les précipitations pour chaque nichoir où il y a eu nidification. En effet, les données proviennent des archives de MétéoMédia et ciblent la Ville de Rouyn-Noranda (MétéoMédia 2012), localisation géographique disponible la plus centrale par rapport à notre réseau. Toutefois, l'utilisation de données à un point central pouvant se situer à plusieurs dizaines de kilomètres du nichoir habité permet un biais qui pourrait être non négligeable. Malgré ce manque de précision, les précipitations apparaissent comme étant un facteur important dans le succès à l'envol des oisillons, ce qui démontre que l'effet était suffisamment présent pour être détecté malgré le biais présent dans ces données. Aussi, nous ne disposons d'aucune donnée sur les proies vivantes disponibles sur notre aire d'étude. Des travaux de recherche parallèle sur les fluctuations des populations de micromammifères pendant l'étude auraient permis une meilleure explication de certaines variables réponses. Finalement, tel que mentionné précédemment, la forte proportion de sites boisés sur l'aire d'étude peut masquer l'influence négative que pourrait avoir la fragmentation et la perte d'habitat sur la sélection de sites et sur le succès reproducteur de la Petite Nyctale. En raison de la faible proportion d'habitats perturbés, il est difficile de déterminer un seuil critique pouvant être supporté par la Petite Nyctale sans qu'apparaissent d'effets négatifs sur son succès reproducteur ou sur son état de santé. Malgré tout, il est possible d'affirmer que la préservation d'environ 40 % du couvert de forêt mature n'influence pas à la baisse le succès à l'envol des oisillons.

Finalement, dans une optique plus appliquée, le nouveau régime forestier permet depuis quelques années, de limiter la coupe en mosaïque en pessière, limitant ainsi la fragmentation de l'habitat et permet le maintien de massifs boisés de plus grande taille. Cette pratique est aussi présentement à l'étude au Témiscamingue grâce à une dérogation au Règlement sur les Normes d'Intervention (RNI) en vertu de l'article 25.3 de la Loi sur les forêts (Tembec 2012). Ainsi, le gouvernement teste en ce moment de nouvelles méthodes de coupes selon une approche écosystémique, permettant de plus grandes aires de coupe d'un seul tenant, et en parallèle, la protection de plus grands massifs boisés. Pour le moment, cette approche forestière n'est pas encore réalisée en sapinière. Toutefois, le gouvernement du Québec prévoit l'implanter d'ici 2018. Ainsi, la mise en vigueur d'une telle méthode de

récolte pourrait, selon nos conclusions, favoriser le nombre de jeunes ayant la chance d'atteindre l'envol, en diminuant les risques de prédation sur les œufs et les oisillons.

BIBLIOGRAPHIE DE L'INTRODUCTION ET DE LA CONCLUSION GÉNÉRALES

- Aitken, K. E. H. et K. Martin (2007). "The importance of excavators in hole-nesting communities: Availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada." Journal of Ornithology **148**: S425-S434.
- Aitken, K. E. H., K. L. Wiebe, et K. Martin (2002). "Nest-site reuse patterns for a cavity-nesting bird community in interior British Columbia." Auk **119**(2): 391-402.
- Andr n, H. (1992). "Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation - a landscape perspective." Ecology **73**(3): 794-804.
- Andr n, H. (1994). "Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat - a review." Oikos **71**(3): 355-366.
- Andr n, H. (1995). Effects of landscape composition on predation rates at habitat edges. London, Chapman and Hall.
- Andr n, H. 1999. Habitat fragmentation, the random sample hypothesis and critical thresholds. Oikos **84**(2): 306-308.
- Barb, M. A. (1995). Natural history of the northern saw-whet owl (*Aegolius acadicus*) in southern Appalachian Mountains.
- Beaudin, L. et M. Quintin (1983). Guide des mammif res terrestres du Qu bec, de l'Ontario et des Maritimes. Waterloo (Qu bec).
- B lisle, M. (2005). "Measuring landscape connectivity: the challenge of behavioral landscape ecology." Ecology **86**(8): 1988-1995.
- B lisle, M., A. Desrochers et M.-J. Fortin (2001). "Influence of forest cover on the movements of forest birds: a homing experiment." Ecology **82**(7): 1893-1904.
- Bergeron, Y., A. Leduc, B. D. Harvey, et S. Gauthier. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. Silva Fennica **36**:81-95.
- Borrer, D. J. et R. E. Withe (1991). Le guide des insectes du Qu bec et de l'Am rique du Nord. Boucherville,  ditions Broquet inc.
- Boula, K. M. (1982). "Food habits and roost-sites of Northern Saw-whet Owls in Northeastern Oregon." The Murrelet **63**(3): 92-93.
- Boulet, M., M. Darveau et L. B langer (2000). "A landscape perspective of bird nest predation in a managed boreal black spruce forest."  coscience **7** (3): 281-289.

- Bowman, J., D. S. Badzinski et R. J. Brooks (2009). "The numerical response of breeding Northern Saw-whet Owls *Aegolius acadicus* suggest nomadism." Journal of Ornithology doi: **10.1007/s10336-009-0482-3**.
- Bowman, J., R. D. Phoenix A. Sugar, F. N. Dawson et G. Holborn. (2008). "Spatial and temporal dynamics of small mammals at a regional scale in Canadian boreal forest." Journal of Mammalogy **82**(2): 381-387.
- Brinker, D. F., K. E. Duffy, D. M. Whalen, B. D. Watts et K. M. Dodge (1997). "Autumn migration of northern saw-whet owls (*aegolius acadicus*) in the middle atlantic and northeastern united states: What observations from 1995 suggest." Biology and Conservation of Owls of the Northern Hemisphere **190**: 74-89.
- Buidin, C., Y. Rochepault, M. Savard et J. P. L. Savard (2006). "Breeding range extension of the Northern Saw-whet owl in Quebec." Wilson Journal of Ornithology **118**(3): 411-413.
- Burgess, R. L. et D. M. Sharpe (1981). "Forest island dynamics in man-dominated landscapes."
- Burton, P. J., D. D. Kneeshaw et K.D. Coates (1999). "Managing forest harvesting to maintain old growth in boreal and sub-boreal forests. " Forestry Chronicle **75**, 623-631.
- Bütler, R., P. Angelstam, P. Ekelund et R. Schlaepfer (2004). "Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest." Biological Conservation **119**(3): 305-318.
- Cadieux, P. (2011). Dynamique de la faune cavicole le long d'un gradient d'âge en forêt boréale mixte de l'est de l'Amérique du Nord. Mémoire de maîtrise en biologie, Université du Québec à Montréal.
- Cannings, R. J. (1987). "Biology and conservation of northern forest owl." USDA Forest Service General Technical Report **RM-142**.
- Cannings, R. J. (1993). "Northern Saw-whet Owl." Birds of North America(42): 1-20.
- Chalfoun, A. D., M. J. Ratnaswamy et F. R. Thompson (2002). "Songbird nest predators in forest-pasture edge and forest interior in a fragmented landscape." Ecological Applications **12**(3): 858-867.
- Charnov, E. L. (1976). "Optimal foraging, the marginal value theorem." Theoretical Population Biology **9**(2): 129 - 136.

- Cheveau, M., P. Drapeau, L. Imbeau et Y. Bergeron (2004). "Owl winter irruptions as an indicator of small mammal population cycles in the boreal forest of eastern North America." Oikos **107**: 190-198.
- Comission, L. (2004). "Comission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise, Rapport final." Retrieved 15 décembre 2012, from <http://www.commission-foret.qc.ca/rapportfinal.htm>.
- Côté, A. et M. Bombardier (1996). Petite Nyctale p.618-621 dans Gauthier, J. and Y. Aubry (sous la direction de). Les oiseaux nicheurs du Québec: Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional, Association québécoise des groupes d'ornithologues, Société québécoise de protection des oiseaux, Service canadien de la faune, Environnement Canada, Région du Québec, Montréal: xviii 1295p.
- Côté, M., J. Ibarzabal, M.-H. St-Laurent, J. Ferron et R. Gagnon (2007). "Age-dependent response of migrant and resident *Aegolius* owls species to small rodent population fluctuations in the eastern Canadian boreal forest." Journal of Raptor Research **41**(1): 16-25.
- Crête, M., B. Drolet, J. Huot, M.-J. Fortin et G. J. Douce (1995). Chronoséquence après feu de la diversité de mammifères et d'oiseaux au nord de la forêt boréale québécoise. Ottawa, ON, CANADA, National Research Council of Canada.
- Daan, S., C. Dijkstra et J. M. Tinbergen (1990). "Family planning in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): The ultimate control of covariation of laying date and clutch size." Behaviour **114**(1/4): 83-116.
- Darveau, M. et A. Desrochers (2001). "Le bois mort et la faune vertébrée: état des connaissances au Québec." Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles.: 37.
- Davis, A. K., D. L. Maney J. et C. Maerz. (2008). "The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists." Functional Ecology **22**(5): 760-772.
- Dawson, R. D. et G. R. Bortolotti (2000). "Effects of Hematozoan parasites on condition and return rates of American Kestrels." The Auk **117**(2): 373-380.
- Dijak, W. D. et F. R. Thompson, III (2000). "Landscape and edge effects on the distribution of mammalian predators in Missouri." The Journal of Wildlife Management **64**(1): 209-216.
- Drapeau, P., A. Leduc, J. F. Giroux, J. P. L. Savard, Y. Bergeron et W. L. Vickery. 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. Ecological Monographs **70**:423-444.

- Drapeau, P., A. Leduc, Y. Bergeron, S. Gauthier et J. P. Savard. 2003. Bird communities of old spruce-moss forests in the Clay Belt region: Problems and solutions in forest management. *Forestry Chronicle* 79:531-540.
- Drapeau, P., A. Nappi, L. Imbeau et M. Saint-Germain. 2009. Standing deadwood for keystone bird species in the eastern boreal forest: Managing for snag dynamics. *The Forestry Chronicle* 85:227-234.
- Fahrig, L. (1997). "Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction." *Journal of Wildlife Management* 61: 603-610.
- Fahrig, L. (1998). "When does fragmentation of breeding habitat affect population survival?" *Ecological Modelling* 105(2-3): 273-292.
- Fahrig, L. (2003). "Effects of habitat fragmentation on biodiversity." *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Fenton, N., H. Bescond, L. Imbeau, C. Boudreault, P. Drapeau et Y. Bergeron (2008). Évaluation sylvicole et écologique de la coupe partielle dans la forêt boréal de la ceinture d'argile p.393-415 dans Gauthier, S., Vaillancourt, M-A., Leduc, A., De Grandprés, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y. (sous la direction de). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, Presse de l'Université du Québec, Québec: xxxi 568 p.
- Gauthier, S., M.-A. Vaillancourt D. Kneeshaw, P. Drapeau, L. De Grandpré, Y. Claveau and D. Paré (2008). Aménagement forestier écosystémique, Origines et fondements p.11-40 dans Gauthier, S., Vaillancourt, M-A., Leduc, A., De Grandprés, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y. (sous la direction de). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, Presse de l'Université du Québec, Québec: xxxi 568 p.
- Gross, W. B. et H. S. Siegel (1983). "Evaluation of the Heterophil/Lymphocyte ratio as a measure of stress in chickens." *Avian Diseases* 27(4): 972-979.
- Grossman, S. R., S. J. Hannon, et A. Sanchez-Azofeifa (2008). "Responses of Great Horned Owls (*Bubo virginianus*), Barred Owls (*Strix varia*), and Northern Saw-whet Owls (*Aegolius acadicus*) to forest cover and configuration in an agricultural landscape in Alberta, Canada." *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 86(10): 1165-1172.
- Grove, R. A. (1985). "Northern Saw-Whet Owl winter food and roosting habits in North-Central Washington." *The Murrelet* 66(1): 21-24.

- Hakkarainen, H., S. Mykra, S. Kurki, E. Korpimäki, A. Nikula et V. Koivunen (2003). "Habitat composition as a determinant of reproductive success of Tengmalm's owls under fluctuating food conditions." Oikos **100**(1): 162-171.
- Harvey, B., Y. Bergeron, A. Leduc, S. Brais, P. Drapeau et C.-M. Bouchard (2008). Aménagement forestier écosystémique dans la sapinière à bouleau blanc de l'Ouest: exemple de la Forêt du Lac Duparquet p.475-506 dans Gauthier, S., Vaillancourt, M-A., Leduc, A., De Grandprés, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y. (sous la direction de). Aménagement écosystémique en forêt boréale, Presse de l'Université du Québec, Québec: xxxi 568 p.
- Hayward, G. D. (1997). "Forest management and conservation of Boreal Owls in North America." Journal of Raptor Research **31**(2): 114-124.
- Hayward, G. D., R. K. Steinhorst, and al. (1992). "Monitoring boreal owl populations with nest boxes: sample size and cost." Journal Of Wildlife Management **56**(4): 777-785.
- Hinam, H. L. (2007). "The effects of habitat composition and configuration on the behaviour and reproductive success of Northern Saw-whet Owls " University of Alberta 177.
- Hinam, H. L. et C. C. St-Clair (2008). "High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of Northern saw-whet owls." Biological Conservation **141**(2): 524-535.
- Hobson, K. A. et S. G. Sealy (1991). "Marine protein contributions to the diet of northern saw-whet owls on the queen-charlotte-islands - a stable-isotope approach." Auk **108**(2): 437-440.
- Horak, P., I. Ots et A. Murumagi. (1998). "Haematological health state indices of reproducing Great Tits: a response to brood size manipulation." Functional Ecology **12**(5): 750-756.
- Hörnfeldt, B. et U. Eklund (1989). "The effect of food on laying date and clutch-size in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*." Ibis **132**(3): 395-406.
- Imbeau, L. and A. Desrochers (2002). "Foraging ecology and use of drumming trees by Three-Toed Woodpeckers." The Journal of Wildlife Management **66**(1): 222-231.
- Imbeau, L., J.-P. L. Savard et R. Gagnon. (1999). "Comparing bird assemblages in successional black spruce stands originating from fire and logging." Canadian Journal of Zoology **77**: 1850-1860.
- Imbeau, L., M. Mönkkönen et A. Desrochers (2001). "Long-term effects of forestry on birds of the eastern canadian boreal forests: a comparison with Fennoscandia." Conservation Biology **15**(4): 1151-1162.

- Johnson, A. et S. H. Anderson. (2003). "Conservation assessment for the northern saw-whet owl in the black hills national forest, south dakota and wyoming." University of Wyoming.
- Jung, T. S. et T. Powell (2011). "Spatial distribution of meadow jumping mice (*Zapus hudsonius*) in logged boreal forest of northwestern Canada." Mammalian Biology **76**(6): 678-682.
- Korpimäki, E., 1988. "Effects of Age on Breeding Performance of Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* in Western Finland." Ornis Scandinavica **19**, 21-26.
- Kostrzewa, A. and R. Kostrzewa (1990). "The relationship of spring and summer weather with density and breeding performance of the buzzard *buteo-buteo*, goshawk *accipiter-gentilis* and kestrel *falco-tinnunculus*." Ibis **132**(4): 550-559.
- Krahe, R. (2001). "Saw-whet owl (*Aegolius acadicus*) and the queen charlotte owl project (q.C.O.P.)." Society for the Conservation of Owls Annual Report 2001.
- Laaksonen, T., E. Korpimäki and H. Hakkarainen (2002). "Interactive effects of parental age and environmental variation on the breeding performance of Tengmalm's owls." Journal of Animal Ecology **71**(1): 23-31.
- Laaksonen, T., H. Hakkarainen et E. Korpimäki. (2004). "Lifetime reproduction of a forest-dwelling owl increases with age and area of forests." Proceedings of the Royal Society B **271**: S461-S464.
- Lack, D. (1947). "The significance of clutch size." Ibis **89**: 302-352.
- Leppert, L. L., A. M. Dufty, S. Stock, M. D. Oleyar et G. S. Kaltenecker (2008). "Survey of blood parasites in two forest owls, northern saw-whet owls and flammulated owls, of western north america." Journal of Wildlife Diseases **44**(2): 475-479.
- Love, O. P., D. M. Bird et L. J. Shutt (2003). "Plasma corticosterone in American kestrel siblings: effects of age, hatching order, and hatching asynchrony." Hormones and Behavior **43**(4): 480-488.
- Lundberg, A. (1979). "Residency, migration and a compromise: adaptations to nest-site scarcity and food specialization in three fennoscandian owl species." Oecologia **41**: 273-281.
- Maisonneuve, C. (2006). "Étude des écosystèmes des vallées fluviales, Composante sur la Nyctale de Tengmalm, Rapport d'étape; Travaux effectués en 2005." Ministère des ressources naturelles and de la faune; Direction de la recherche sur la faune 42.

- Manitoba Avian Record Committee (2003). "The birds of manitoba." Manitoba Naturalist Society, Winnipeg.
- Marks, J. S. et J. H. Doremus (1988). "Breeding-season diet of Northern Saw-whet Owls in Southwestern Idaho." The Wilson Bulletin **100**(4): 690-694.
- Marks, J. S., J. H. Doremus et R. J. Cannings. (1989). "Polygyny in the Northern Saw-Whet Owl." Auk **106**(4): 732-734.
- Marks, J. S. et J. H. Doremus (2000). "Are Northern Saw-Whet Owls, nomadic?" Journal of Raptor Research **34**(4): 299-304.
- Martin, K. et J. M. Eadie (1999). "Nest webs: A community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds." Forest Ecology and Management **115**(2-3): 243-257.
- MétéoMédia. (2012). Retrieved 15 janvier, 2012, from <http://www.meteomedia.com/>.
- Mills, L. S. (1995). "Edge effects and Isolation: Red-Backed Voles on forest remnants." Conservation Biology **9**(2): 395-403.
- Mock, D. W. et L. S. Forbes (1995). "The evolution of parental optimism." Trends in Ecology & Evolution **10**(3): 130-134.
- Mönkkönen, M. et P. Reunanen (1999). "On critical thresholds in landscape connectivity: a management perspective." Oikos **84**(2): 302-305.
- Mönkkönen, M. et D. A. Welsh (1994). "A biogeographical hypothesis on the effects of human caused landscape changes on the forest bird communities of europe and north-america. Annales Zoologici Fennici **31**(1): 61-70.
- MRNF (2011). Norme de stratification écoforestière, Quatrième inventaire écoforestier, 2e édition, Forêt Québec. Québec, Direction des inventaires forestiers, Gouvernement du Québec: 94.
- MRNFP (2004). "Portrait forestier des régions de l'Abitibi-Témiscamingue et du Nord-du-Québec. Ministère des Ressources naturelles, Faune et des Parcs; Direction régionale de l'Abitibi-Témiscamingue and du Nord-du-Québec. Québec.
- Newton, I. (2006). "Advances in the study of irruptive migration." Ardea **94**: 433-460.
- Nichols, J. D. 1986. On the use of enumeration estimators for interspecific comparisons, with comments on a 'trappability' estimator. Journal of Mammalogy **67**:590-593.

- North, M., G. Steger, R. Denton, G. Eberlein, T. Munton and K. Johnson (2000). "Association of weather and nest-site structure with reproductive success in California spotted owls." Journal of Wildlife Management **64**(3): 797-807.
- Perreault, G. (2010). "Influence du paysage sur une communauté de strigidés en tenant compte de la probabilité de détection, Mémoire présenté au Département de biologie en vue de l'obtention du grade de maître ès Sciences (MSc.) 75.
- Poulin, J. F., M. A. Villard, M. Edman, P. J. Goulet et A. M. Eriksson (2008). "Thresholds in nesting habitat requirements of an old forest specialist, the Brown Creeper (*Certhia americana*), as conservation targets." Biological Conservation **141**(4): 1129-1137.
- Radford, J. Q., A. F. Bennett et G. J. Cheers (2005). "Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds." Biological Conservation **124**(3): 317-337.
- Rains, C. (1997). "Comparison of food habits of the Northern Saw-whet Owl (*Aegolius acadicus*) and the Western Screech-owl (*Otus kennicottii*) in Southwestern Idaho." Duncan, James R.; Johnson, David H.; Nicholls, Thomas H., eds. Biology and conservation of owls of the Northern Hemisphere: 2nd International symposium. Gen. Tech. Rep. NC-190. St. Paul, MN: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station: 339-346.
- Rasmussen, J. L., S. G. Sealy et R. J. Cannings (2008). "Northern Saw-whet Owl (*Aegolius acadicus*), The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu.bnaproxy.birds.cornell.edu/bna/species/042doi:10.2173/bna.42>."
- Richardson, M. L. (2010). "Effects of grassland succession on communities of small mammals in Illinois, USA." Biologia **65**(2): 344-348.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs et C. R. Margules (1991). "Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review." Conservation Biology **5**(1): 18-32.
- Sealy, S. G. (1999). Further data on food items of northern saw-whet owls (*Aegolius acadicus brooksi*) on the Queen Charlotte Island, British Columbia. U. o. M. Departement of Zoology. Winnipeg.
- Simon, N. P. P., F. E. Schwab, E. M. Baggs et G. I. M. Cowan (1998). "Distribution of small mammals among successional and mature forest types in western Labrador." Canadian Field-Naturalist **112**(3): 441-445.

- Stevens, S. E., D. N. Koons J. J. Rotella et D. W. Wiley (2004). "Effects of habitat fragmentation on avian nesting success:a review of the evidence at multiple spatial scales." Biological Conservation **115**: 101-110.
- St-Laurent, M.-H., C. Dussault, J. Ferron et R. Gagnon. (2009). "Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest: Conservation perspectives from landscape simulations." Biological Conservation **142**(10): 2240-2249
- Sunde, P. et S. M. Redpath (2006). "Combining information from range use and habitat selection: sex-specific spatial responses to habitat fragmentation in tawny owls (*Strix aluco*)." Ecography **29**(2): 152-158.
- Swengel, S. R. et A. B. Swengel (1992). "Roosts of Northern Saw-Whet Owls in Southern Wisconsin." The Condor **94**(3): 699-706.
- Swift, T.L. et Hannon, S.J., 2010. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. Biological Reviews **85**, 35-53
- Tembec (2012). Demande de dérogation au RNI en vertu de l'article 25.3 de la Loi sur les forêts, Plan annuel d'interventions forestières 2012-2013: 44.
- Thomas, J., R. Anderson, C. Maser and E. Bull (1979). Snags. U. D. o. AgricultureHandbook. **553**: 60-77.
- Tortora, G.J., B.R. Funke and C.L. Case, 2010. " Microbiology: an introduction." Pearson Benjamin Cummings.
- Virgós, E. (2001). "Role of isolation and habitat quality in shaping species abundance: a test with Badgers (*Meles Meles* L.) in a gradient of forest fragmentation." Journal of Biogeography **28**(3): 381-389.
- Whalen, D. M., Watts et D. W. Johnston (2000). "Diet of autumn migrating northern Saw-whet owls on the eastern shore of Virginia." Journal of Raptor Research **34**(1): 42-44.
- Williams, B. K., J. D. Nichols, et M. J. Conroy. 2002. "Analysis and management of animal populations." Academic Press, New York, USA.