



Université du Québec
à Rimouski

**SÉLECTION D’HABITAT ET UTILISATION DE L’ESPACE
DE LA MARTRE D’AMÉRIQUE : IMPLICATIONS POUR
LA CONNECTIVITÉ FONCTIONNELLE DU PAYSAGE
CEINTURANT LE PARC NATIONAL FORILLON**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l’obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© JULIE-PIER VIAU

Septembre 2023

Composition du jury :

Joël Bêty, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Martin-Hugues St-Laurent, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Daniel Sigouin, codirecteur de recherche, Parcs Canada

**Marianne Cheveau, examinateur externe, ministère de l'Environnement, de la Lutte
aux changements climatiques, de la Faune et des Parcs**

Dépôt initial le 3 mars 2023

Dépôt final le 12 septembre 2023

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de recherche, Martin-Hugues St-Laurent, et mon codirecteur de recherche, Daniel Sigouin, de m'avoir offert la chance de réaliser ce projet de maîtrise. Sans aucun doute, les trois années passées sous votre tutelle ont été des plus formatrices et enrichissantes. Je vous remercie pour votre grande disponibilité, votre soutien constant et vos judicieux conseils, qui ont grandement contribué à la réalisation de ce mémoire.

Je suis également très reconnaissante envers toute l'équipe de la conservation des ressources du parc national Forillon pour son accueil chaleureux et son implication tout au long du projet. Merci à Pierre Paradis, François Tremblay, Steve Pronovost, Chloé Martineau, Antoine Plouffe-Leboeuf, Édith Bergeron et Daniel Sigouin pour leur grande contribution lors des travaux sur le terrain. J'ai beaucoup appris avec chacun et chacune d'entre vous et j'en suis très reconnaissante. Je souhaite également remercier Jean-David Dupuis pour son aide avec les données géomatiques, Pierre Etcheverry pour son aide sur le terrain et les conversations enrichissantes et Mathieu Côté pour son accueil et son soutien tout au long du projet. Merci également aux stagiaires qui ont participé aux travaux sur le terrain au cours de l'été 2021 : Adeline Lemasson, Arthur Thompson de la Chenelière, Hugo Boyer-Leclerc, Maxime Gaudet-Boulay et Michaël Ouellet.

Merci à l'Agence Parcs Canada et au Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG) pour leur appui financier. Je souhaite également remercier Joël Bêty (UQAR) et Claude Samson (Parcs Canada) pour leurs commentaires constructifs lors de l'évaluation de mon projet de recherche ainsi que Joël Bêty et Marianne Cheveau (MELCCFP), qui ont évalué ce mémoire et donné des commentaires constructifs pour améliorer sa qualité. J'aimerais aussi remercier les professeurs Alain Caron, Richard Cloutier

et Pierre Blier, qui ont contribué à la réussite de mon parcours académique en partageant leur expertise en statistique et en communication scientifique.

Merci à tous les étudiants et étudiantes que j'ai rencontrés au cours de ma maîtrise : Fabien St-Pierre, Rebecca Lacerte, Jean-François Desgagnés, Léa Gagnon-Labrosse, Chloé Morineau, Éloïse Lessard, Mireille Gagnon, Laurie Derguy, Jessica Bao, Alexandre Dionne-Larin, Maude Simard, Lazare Berthelot, Brendan Blanchard et Sophie Lavoie. Votre soutien et vos conseils ont grandement enrichi mon parcours. Un merci spécial à Louana Tassi, qui a été une assistante de terrain hors pair le temps d'un été. Je tiens également à remercier Jacinthe Gosselin et Catherine Morin, qui ont répondu à mes questions de statistiques lors de l'analyse des données. Finalement, un grand merci à Kimberly Malcolm, qui a révisé l'anglais des articles scientifiques.

Plus personnellement, merci à mes ami(e)s et ma famille pour leur soutien à distance au cours des trois dernières années. Maman et Papa, merci de m'avoir encouragé à atteindre mes rêves, même si cela implique de déménager à des centaines de kilomètres de la maison. Aussi, merci d'avoir gardé Kenaï lors mes trois séjours en Gaspésie. Grâce à vous, j'ai pu m'impliquer à 100 % dans mon projet, l'esprit en paix. Finalement, merci à mon amoureux, Marc-Antoine Perreault, pour son immense soutien, sa patience légendaire et ses encouragements soutenus tout au long de cette aventure.

RÉSUMÉ

Les aires protégées sont considérées comme une pierre angulaire des stratégies de conservation. Toutefois, si elles sont isolées des autres parcelles d'habitats peu perturbés, leur capacité à préserver la biodiversité s'en trouve souvent réduite. Il est donc essentiel que les aires protégées s'intègrent dans un réseau de corridors écologiques. Notre étude visait d'abord à identifier les habitats et les corridors favorables à la martre d'Amérique (*Martes americana*) dans un parc national et ses environs durant deux saisons contrastées. Nous avons donc effectué un suivi télémétrique sur des martres occupant le parc national Forillon et sa périphérie, utilisé des fonctions de sélection des ressources pour décrire la sélection d'habitat et *CircuitScape* pour évaluer la connectivité du territoire. Nos hypothèses voulaient que les martres ajustent leurs patrons de sélection d'habitat en réponse aux changements saisonniers du risque et des ressources et que l'emplacement des corridors soit influencé par la quantité et la configuration des habitats favorables. Nos résultats supportent ces hypothèses et nous ont permis d'identifier les habitats et les corridors propices aux martres dans le parc Forillon et les territoires adjacents. Notre deuxième objectif était de décrire les patrons saisonniers de sélection d'habitat des martres à fine échelle spatiale. Nous avons donc réalisé des relevés de végétation pour décrire l'habitat et utilisé des fonctions de sélection des ressources pour identifier les facteurs structurant la sélection d'habitat des martres. Notre hypothèse stipulait que les patrons de sélection d'habitat des martres sont influencés par la disponibilité des proies, l'évitement des prédateurs et les contraintes de thermorégulation durant la période enneigée, mais seulement par la disponibilité des proies et l'évitement des prédateurs durant la période sans neige. Nos analyses montrent que la disponibilité des proies, l'évitement des prédateurs et les contraintes de thermorégulation sont les principaux facteurs déterminant la sélection d'habitat des martres au cours des deux saisons. Nos résultats serviront à protéger les habitats et les corridors favorables aux martres dans le parc Forillon et ses environs ; ils pourront également bénéficier à d'autres espèces animales recherchant des caractéristiques d'habitats similaires et notre approche pourra être appliquée à d'autres territoires.

Mots clés : aire protégée, carnivore, corridor écologique, échelle spatiotemporelle, *Martes americana*, télémétrie GPS.

ABSTRACT

Protected areas are considered as a cornerstone of conservation strategies. However, if they are isolated from other undisturbed habitat patches, their ability to preserve biodiversity is often reduced. It is therefore essential to integrate protected areas into a network of ecological corridors. First, our study aimed to identify suitable habitats and corridors for the American marten (*Martes americana*) in a national park and its surroundings during two contrasting seasons. To do so, we conducted telemetry tracking on martens occupying Forillon National Park and its periphery, used resource selection functions to describe habitat selection, and used *CircuitScape* to assess landscape connectivity. We hypothesized that martens would adjust their habitat selection patterns in response to seasonal shifts in risk and resources, and that the location of movement corridors would be influenced by the amount and configuration of suitable habitats. Our results support these hypotheses and allowed us to identify suitable habitats and corridors for martens in Forillon National Park and surrounding areas. Our second objective was to describe seasonal habitat selection patterns of American martens at a fine spatial scale. We conducted vegetation surveys to describe habitat and used resource selection functions to identify factors structuring marten habitat selection. Our hypothesis stated that marten habitat selection is influenced by prey availability, predator avoidance and thermoregulation constraints during the snow-covered period, and only by prey availability and predator avoidance during the snow-free period. Our results show that prey availability, predator avoidance and thermoregulation constraints are the main factors determining marten habitat selection during both seasons. Our results will be used to protect suitable habitats and corridors for martens in Forillon National Park and its periphery, and may also benefit other species with similar habitat requirements. Our approach could also be applied to other protected areas.

Keywords: protected area, carnivore, ecological corridor, spatiotemporal scale, *Martes americana*, telemetry tracking.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
RÉSUMÉ.....	x
ABSTRACT	xi
TABLE DES MATIÈRES	xii
LISTE DES TABLEAUX.....	xiv
LISTE DES FIGURES.....	xv
LISTE DES ANNEXES.....	xvii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 LA SAISONNALITÉ DANS LA CONNECTIVITÉ FONCTIONNELLE DU PAYSAGE : UNE ÉTUDE DE CAS AVEC LA MARTRE D’AMÉRIQUE AU PARC NATIONAL FORILLON	17
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE	17
1.2 SEASONALITY IN LANDSCAPE FUNCTIONAL CONNECTIVITY: A CASE STUDY WITH THE AMERICAN MARTEN IN FORILLON NATIONAL PARK	19
ABSTRACT	19
INTRODUCTION	20
MATERIALS AND METHODS	22
RESULTS	28
DISCUSSION	34
ACKNOWLEDGMENTS	40
REFERENCES	41
SUPPLEMENTARY MATERIALS	50

CHAPITRE 2 AU FIL DES SAISONS : VARIATIONS TEMPORELLES DANS LES PATRONS DE SÉLECTION D’HABITAT DE LA MARTRE D’AMÉRIQUE À FINE ÉCHELLE SPATIALE.....	52
2.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU DEUXIÈME ARTICLE.....	52
2.2 ACROSS SEASONS: TEMPORAL SHIFTS IN THE HABITAT SELECTION PATTERNS OF AMERICAN MARTEN AT FINE SPATIAL SCALE.....	54
ABSTRACT.....	54
INTRODUCTION.....	55
MATERIALS AND METHODS.....	58
RESULTS.....	63
DISCUSSION.....	67
ACKNOWLEDGMENTS.....	71
REFERENCES.....	72
SUPPLEMENTARY MATERIALS.....	81
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	84
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	97

LISTE DES TABLEAUX

- Table 1.1.** Hypotheses, variables, number of parameters (K), Log-likelihood (LL), difference in AIC_c (ΔAIC_c) and model fit based on k-fold cross validation (Spearman r_s) of the candidate models used to assess seasonal habitat selection patterns of the American marten in Forillon National Park and its surroundings (Québec, Canada) between 2020 and 2021. The top-ranked model for each season is shown in bold. 30
- Table 1.2.** Coefficients (β) and 95% confidence interval (95% IC [lower: upper]) of the top-ranked mixed logistic regression model (by season) for assessing habitat selection patterns of the American marten in Forillon National Park and its surroundings (Québec, Canada) between 2020 and 2021. Significant variables are shown in bold. 31
- Table 2.1.** Candidate models used to describe marten habitat selection during two contrasting periods in Forillon National Park and its periphery (Québec, Canada) between 2020 and 2021. Candidate models are presented with their number of parameters (K), log-likelihood (LL), and difference in AIC_c (ΔAIC_c). The most parsimonious model (for each season) is shown in bold. 65
- Table 2.2.** Coefficients (β) and 95% confidence interval (95% IC [lower bound: upper bound]) of the covariates used in the most parsimonious model to describe marten habitat selection during two annual periods in Forillon National Park and its periphery (Québec, Canada) between 2020 and 2021. Significant variables are shown in bold. 66

LISTE DES FIGURES

- Figure 0.1.** Représentation schématique de la différence entre la perte, la fragmentation et l'altération de l'habitat (adapté de Fahrig, 2017). 2
- Figure 0.2.** Représentation schématique de la différence entre la connectivité structurelle et fonctionnelle. Les polygones noirs représentent les parcelles d'habitat et les traits pointillés, les habiletés de deux espèces différentes à se déplacer. La connectivité structurelle est inversement proportionnelle à la distance entre les parcelles d'habitat. La connectivité fonctionnelle dépend à la fois de la distance entre les parcelles d'habitat et de la capacité de dispersion des espèces (adapté de Calabrese et Fagan, 2004). 5
- Figure 0.3.** Représentation schématique des effets des perturbations anthropiques sur l'intégrité écologique des parcs nationaux. a) Les parcs nationaux font partie d'écosystèmes plus vastes au sein desquels de l'énergie, des matériaux et des organismes circulent. b) Les perturbations anthropiques réduisent la taille de l'écosystème, c) modifient les flux écologiques, d) éliminent des habitats importants et perturbent la dynamique source-puit. e) Finalement, les effets de bordure des perturbations anthropiques peuvent avoir un impact négatif sur l'écosystème (adapté de Hansen et DeFries, 2007). 9
- Figure 1.1.** Location of our study area in eastern Québec, Canada (top-right insert), which encompasses Forillon National Park (white polygon) to the east and a part of the public and private lands located west of Highway 197 (solid black line). Solid and dotted lines represent roads and hiking trails respectively, while dots correspond to recreational facilities. Polygons (black outline) represent the home range of eight martens..... 24
- Figure 1.2.** Maps of landscape functional connectivity for American martens during the snow-free (a) and snow-covered (b) periods in Forillon National Park (red line) and a portion of the public and private lands west of Highway 197 (black line) in eastern Québec, Canada. 33
- Figure 1.3.** Pearson correlation (full black line) between functional connectivity values for the snow-covered and snow-free periods in Forillon National Park and its surroundings (eastern Québec, Canada) based on telemetry monitoring conducted in 2020-2021. The dashed black line represents a 1: 1 correlation. 34
- Figure 2.1.** Map of our study area located in eastern Québec, Canada (top-right insert), which covers Forillon National Park (white polygon) and the surrounding public and private lands west of Highway 197 (thick black line). The map also shows the home range of six martens (polygons), roads (solid lines), and hiking trails (dotted lines). 59

Figure 3.1. Modélisation de la connectivité fonctionnelle du paysage pour la martre d'Amérique dans le parc national Forillon et sa périphérie immédiate (Québec, Canada) durant la période sans neige. 89

Figure 3.2. Modélisation de la connectivité fonctionnelle du paysage pour la martre d'Amérique dans le parc national Forillon et sa périphérie immédiate (Québec, Canada) durant la période enneigée. 90

LISTE DES ANNEXES

Table SM1. Coefficients (β) and 95% confidence interval (95% IC [lower: upper]) of the 2 nd best mixed logistic regression model for assessing marten habitat selection during the snow-free period in Forillon National Park and its surroundings (Québec, Canada) between 2020 and 2021. Significant variables are shown in bold.	50
Figure SM1. Proportion (%) of four habitat types in different classes of connectivity values (class 1: lowest; class 5: highest) during the snow-free (a) and snow-covered (b) periods in Forillon National Park and its surroundings, Québec, Canada.	51
Table SM2. Coefficients β and 95% confidence interval (95% IC [lower bound: upper bound]) of the covariates used in the 2 nd best model to describe marten habitat selection during two annual periods in Forillon National Park and its periphery (Québec, Canada) between 2020 and 2021. Significant variables are shown in bold.	81
Figure SM2. Relative occurrence probability of American marten predicted according to (a) snag density (DBH > 20 cm; stems·ha ⁻¹), (b) conifer canopy closure (%) and (c) lateral cover (%) during the snow-free period in Forillon National Park and its periphery (Québec, Canada) between 2020 and 2021.	82
Figure SM3. Relative occurrence probability of American marten predicted according to (a) conifer canopy closure (%) and (b) volume of coarse woody debris (m ³ ·ha ⁻¹) during the snow-covered period in Forillon National Park and its periphery (Québec, Canada) between 2020 and 2021.	83

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Anthropisation des paysages naturels

Depuis plus de 10 000 ans, l'humain modifie les paysages par l'exploitation des ressources naturelles comme source d'alimentation, d'énergie et de matériaux (Burel et Beaudry, 1999). Bien que l'influence des activités humaines sur les paysages ne soit pas nouvelle (Heckenberger et al., 2003 ; Willis et al., 2004), elle s'est considérablement accrue au cours des deux derniers siècles à la suite de l'industrialisation des pays occidentaux et d'une importante croissance de la population humaine (Gardner et al., 2010 ; Baird et Hajibabaei, 2012 ; Lenzen et al., 2012). De manière directe et indirecte, la diversification des modes d'utilisation des terres couplée à l'intensification des usages a amorcé le déclin de plusieurs populations d'espèces animales et végétales, entraînant une perte importante de la biodiversité à travers le monde (Brooks et al., 2002 ; Davies et al., 2006 ; Fahrig et Rytwinski, 2009). La pollution de l'air, de l'eau et des sols (Froehner et al., 2010), les changements climatiques (Prakash, 2014 ; Verma, 2019, 2021), l'introduction d'espèces exotiques envahissantes (Bradshaw et al., 2009 ; Vilà et al., 2011), l'exploitation intensive des ressources naturelles (Prakash, 2017 ; Kumar et Verma, 2017) ainsi que la perte, l'altération et la fragmentation des habitats (Arya, 2021 ; Chakraborty et al., 2021) sont tous des moteurs importants de la crise de biodiversité mondiale, et tous tirent leur origine de l'augmentation de la population humaine.

Perte, altération et fragmentation de l'habitat

À l'échelle mondiale, les perturbations de l'habitat causées par la perte, l'altération et la fragmentation représentent des menaces importantes à la biodiversité (Lindenmayer et Fischer, 2006 ; Haddad et al., 2015 ; Ward et al., 2020). En effet, ces perturbations ont causé

l'extinction de nombreuses espèces (Fahrig, 2003 ; Liao et al., 2013) et contribué au déclin de plusieurs populations animales (Wich et al., 2003 ; Wittmer et al., 2007) et végétales (Heinken et Weber, 2013). Tandis que la perte entraîne une diminution de l'étendue initiale d'un habitat, l'altération se traduit par une modification de ses caractéristiques initiales (Hadley et Betts, 2016 ; Volpe et al., 2016). Par exemple, la conversion permanente d'une forêt en terre agricole représente une perte d'habitat pour les espèces forestières, tandis que la récolte graduelle de bois représente une altération de l'habitat (Bodo et al., 2021). La fragmentation d'habitat, quant à elle, se traduit par un changement de configuration, aboutissant en des parcelles de plus petite taille et isolées les unes des autres (Miller et Cale, 2000 ; Schmiegelow et Morkkonen, 2002 ; Betts et al., 2006). La construction de routes, par exemple, représente l'une des principales causes de la fragmentation des habitats naturels (Laforge et al., 2022). Bien qu'elles touchent l'ensemble des écosystèmes terrestres, la perte, l'altération et la fragmentation de l'habitat affectent environ 70 % de la superficie forestière mondiale, faisant des forêts l'un des écosystèmes terrestres les plus affectés par ces perturbations (Williams, 2003 ; Hansen et al., 2013 ; Haddad et al., 2015).

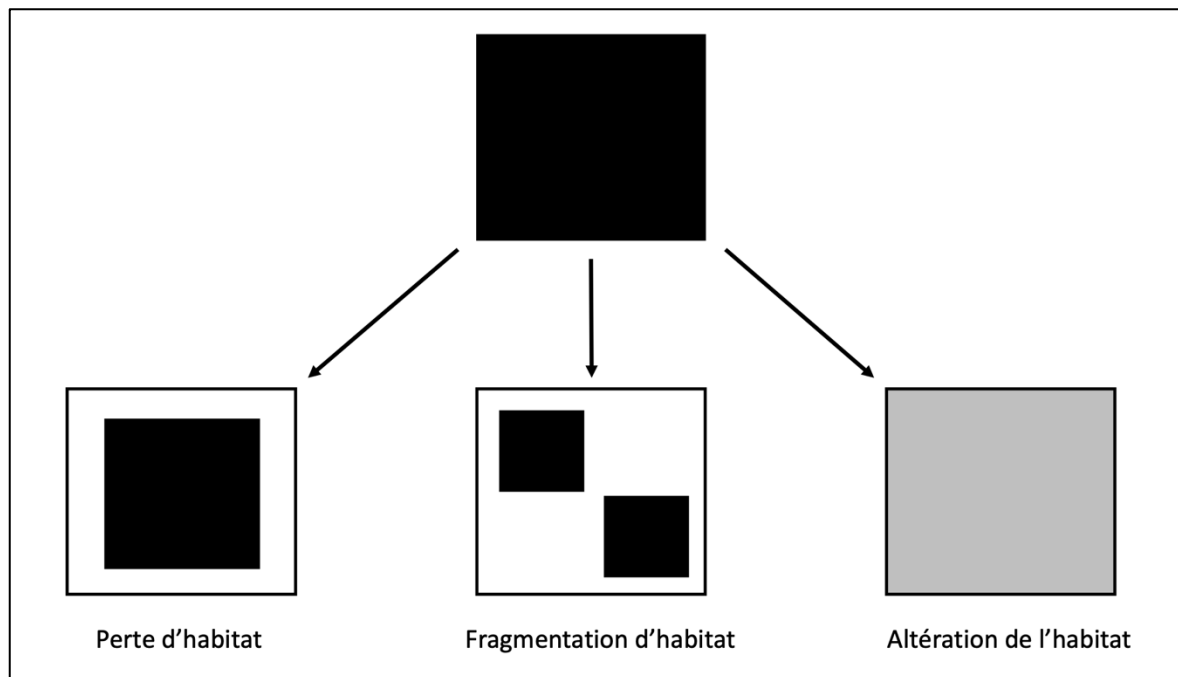


Figure 0.1. Représentation schématique de la différence entre la perte, la fragmentation et l'altération de l'habitat (adapté de Fahrig, 2017).

Dans les paysages naturels, les forêts sont principalement influencées par les perturbations naturelles, comme les feux, les vents violents, les épidémies d'insectes et les maladies (Spies et Turner, 1999 ; Bergeron et al., 2002 ; Haeussler et Kneeshaw, 2003). Ces perturbations sont généralement très variables quant à leur sévérité et touchent tous les stades de succession, des peuplements forestiers en régénération aux peuplements matures et surannés (Bergeron et al., 2002 ; Chabot et al., 2009). Par conséquent, la mosaïque forestière qui en résulte est caractérisée par une structure d'âge variée qui répond aux exigences d'une multitude d'espèces fauniques (Lindenmayer et al., 2002 ; Haeussler et Kneeshaw, 2003). Par exemple, plusieurs grands herbivores, comme l'orignal (*Alces alces americana*), sont associés aux jeunes forêts au sein desquelles une strate arbustive abondante leur procure de la nourriture (Courtois et al., 1998 ; Potvin et al., 2001 ; Dussault et al., 2005). D'autres espèces, comme le grand pic (*Dryocopus pileatus*), sont fortement associées aux forêts matures qui leur procurent généralement de grands arbres pour l'alimentation, la nidification et le repos (Mannan et al., 1980 ; Drever et al., 2008 ; Segura et al., 2014). Les vieilles forêts renferment plusieurs autres structures verticales et horizontales complexes, comme une canopée multicouche, des chicots de grandes dimensions et des débris ligneux grossiers, dont dépendent plusieurs espèces animales (Kneeshaw et Burton, 1998 ; Kneeshaw et Gauthier, 2003). Au cours du dernier siècle, l'aménagement intensif des forêts a causé une perte importante des peuplements forestiers matures, aboutissant en un rajeunissement des forêts à l'échelle mondiale (Foster et al., 1998 ; Östlund et al., 1997 ; Bergeron et al., 2017). La conversion des vieilles forêts en jeunes peuplements forestiers représente une perte d'habitat pour plusieurs espèces fauniques, en particulier pour les espèces associées aux caractéristiques structurelles complexes représentatives des vieilles forêts (Jones et al., 2018 ; Gestich et al., 2022 ; Gilhen-Baker et al., 2022).

Connectivité écologique : définition, importance et enjeux

La connectivité écologique correspond au degré de connexion entre les différents éléments d'un paysage, au niveau de leurs répartitions spatiales et de leurs fonctions

écologiques (Taylor et al., 1993). Il existe deux principaux types de connectivité : la connectivité *structurelle* et la connectivité *fonctionnelle* (Baguette et Van Dyck, 2007). La connectivité structurelle décrit les liens physiques entre les éléments d'un paysage et considère, par exemple, la distance entre les parcelles de ressources et leur répartition spatiale (Rudnick et al., 2012). La connectivité fonctionnelle, quant à elle, réfère à la facilité avec laquelle les éléments d'un paysage permettent le déplacement des organismes et dépend à la fois de la structure du paysage et des caractéristiques écologiques des espèces, comme la capacité de dispersion et les préférences d'habitat (Bélisle, 2005 ; Crooks et Sanjayan, 2006). Par conséquent, la connectivité fonctionnelle est spécifique à l'espèce et doit donc être évaluée de son point de vue (Baguette et Van Dyck, 2007 ; Vogt et al., 2009). De plus, la connectivité fonctionnelle n'est pas définie dans l'espace et dans le temps, mais fluctue plutôt en fonction des changements dans la disponibilité des ressources et dans le niveau des perturbations anthropiques (Martin et al., 2018). Par exemple, Mui et al. (2017) ont montré que la connectivité fonctionnelle du paysage pour la tortue mouchetée (*Emydoidea blandingii*) était plus élevée au printemps par rapport à l'été en raison de la disponibilité temporaire des mares issues de la fonte des neiges. Quant à eux, Martin et al. (2018) ont montré que la connectivité fonctionnelle du paysage pour le chevreuil (*Capreolus capreolus*) diminuait de manière significative à l'automne, coïncidant avec le début de la période de chasse. Par conséquent, la connectivité fonctionnelle doit aussi être évaluée à plusieurs échelles temporelles (Bishop-Taylor et al., 2018 ; Zeller et al., 2020).

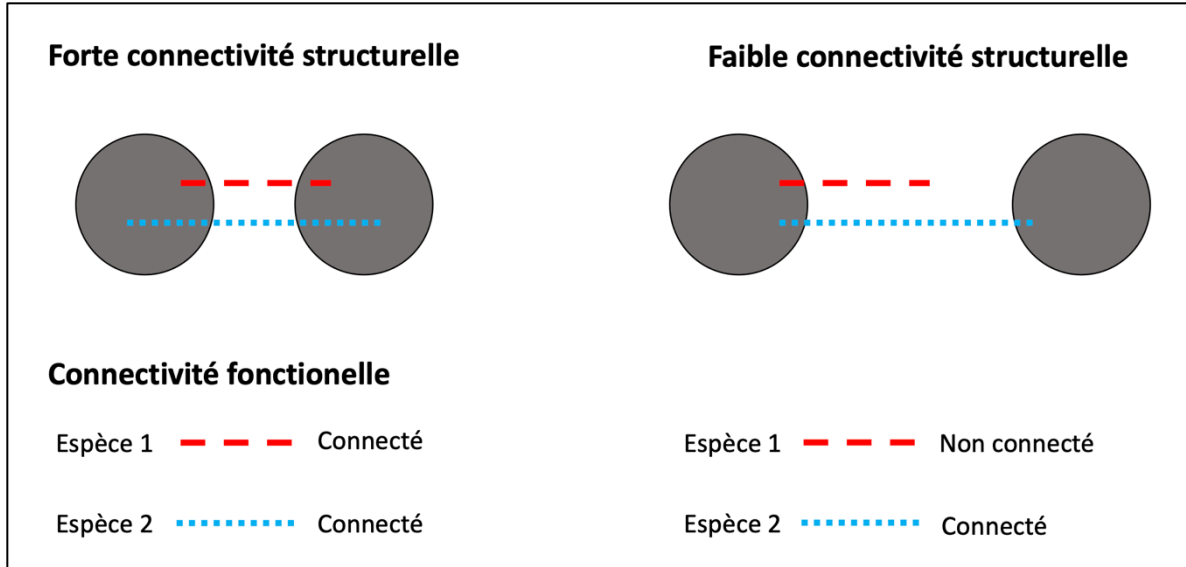


Figure 0.2. Représentation schématique de la différence entre la connectivité structurelle et fonctionnelle. Les cercles gris représentent les parcelles d’habitat et les traits pointillés, les habiletés de deux espèces différentes à se déplacer. La connectivité structurelle est inversement proportionnelle à la distance entre les parcelles d’habitat. La connectivité fonctionnelle dépend à la fois de la distance entre les parcelles d’habitat et de la capacité de dispersion des espèces (Calabrese et Fagan, 2004).

La fragmentation d’habitat est l’un des principaux mécanismes causant une diminution de la connectivité (Rudnick et al., 2012 ; Córdova-Lepe et al., 2018). D’une part, la fragmentation d’habitat peut entraîner une diminution de la connectivité structurelle en augmentant la distance entre les parcelles de ressources (Collinge, 2009 ; Fuller et al., 2015). D’autre part, la fragmentation peut causer une perte de connectivité fonctionnelle si la matrice qui sépare les parcelles d’habitat restreint le mouvement des individus d’une espèce (Zollner et Lima, 1999 ; Revilla et al., 2004 ; Eycott et al., 2012). Par exemple, la fragmentation d’habitat découlant de la présence d’une route réduit la perméabilité du paysage aux déplacements de plusieurs espèces animales, y compris le grizzli (*Ursus arctos*; Waller et Servheen, 2005), le loup gris (*Canis lupus* ; Whittington et al., 2004), le carcajou (*Gulo gulo*; Alexander et al., 2005) et la salamandre rayée (*Plethodon cinereus*; Marsh et al., 2008). La fragmentation d’habitat causée par l’exploitation forestière entraîne également une perte de connectivité fonctionnelle pour plusieurs espèces fauniques, notamment le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) et l’orignal (Courbin et al., 2014).

La perte de connectivité fonctionnelle associée à la fragmentation d'habitat affecte les communautés biologiques à plusieurs niveaux d'organisation (Rudnick et al., 2012). À l'échelle individuelle, la perte de connectivité fonctionnelle peut affecter la survie et la reproduction en diminuant l'accès aux ressources, comme la nourriture, les partenaires de reproduction et les abris contre les prédateurs, les compétiteurs et les conditions météorologiques difficiles (Clobert et al., 2001 ; Fahrig, 2007 ; Liedvogel et al., 2013). La perte de connectivité fonctionnelle peut également affecter la viabilité des populations locales en diminuant les flux de gènes, contribuant ainsi à l'isolement génétique des populations (Bennett et Saunders, 2011 ; Doerr et al., 2014 ; Kastza et al., 2020). En effet, les populations isolées ont généralement un niveau accru de consanguinité, une faible variabilité génétique ainsi qu'une sensibilité accrue aux événements stochastiques et à l'extinction locale (Primack, 2006 ; Cushman et al., 2013 ; Kastza et al., 2019). À long terme, l'isolement de plusieurs populations peut mener à l'extinction d'une espèce en réduisant l'efficacité de sauvetage des populations en déclin (Brown et Kodric-Brown, 1977) et le taux de recolonisation des habitats inoccupés (Hess, 1996 ; Hanski, 1998, 1999).

Les aires protégées pour préserver la biodiversité

Les aires protégées, dont font partie les parcs nationaux, sont au cœur des stratégies de conservation mises en place pour préserver la biodiversité (Rodrigues et al., 2004 ; Joppa et Pfaff, 2011 ; Hummel et al., 2019). L'un des principaux objectifs des parcs nationaux est de préserver le patrimoine naturel en minimisant l'influence des perturbations anthropiques sur les populations animales et végétales qui les constituent (Carrillo et al., 2000 ; McCune et al., 2017 ; Ghehi et al., 2020). Toutefois, les parcs nationaux sont confrontés à des défis grandissants pour remplir leur rôle principal en raison, notamment, de leur utilisation excessive pour les loisirs de plein air (Watson et al., 2014) et de la modification croissante des terres environnantes non protégées (Wittemyer et al., 2008 ; Tee et al., 2021).

Outre la protection du patrimoine naturel, les parcs nationaux sont des lieux de villégiature où la pratique d'activités de plein air, comme la randonnée pédestre, le vélo et l'observation de la faune, est autorisée (Reed et Merenlender, 2008 ; Manning et al., 2017). En conséquence, la plupart des parcs nationaux sont des lieux achalandés avec un développement important d'infrastructures anthropiques, comme des sentiers de randonnée, des routes et des aires de camping (Dilsaver, 2009). Bien que les activités de plein air procurent de nombreux avantages pour la santé humaine (Louv, 2005 ; McCurdy et al., 2010), et l'économie locale (Bushell et Eagles, 2007 ; Zhong et al., 2015), un nombre croissant d'études montre que la présence de visiteurs et de structures récréatives dans les parcs nationaux a des effets négatifs sur la faune (Steven et Castley, 2013 ; Larson et al., 2016). D'un côté, la présence humaine induit diverses réponses physiologiques et comportementales chez les animaux, y compris un stress élevé (Müllner et al., 2004 ; Arlettaz et al., 2007 ; Barja et al., 2007) et un évitement des zones fréquentées par l'humain (Taylor et Knight, 2003 ; Erb et al., 2012 ; Naidoo et Burton, 2020). D'autre part, l'aménagement d'infrastructures récréatives dans les parcs nationaux entraîne souvent une perte et une fragmentation des habitats fauniques (Soverel et al., 2010). Finalement, la circulation routière dans les parcs nationaux peut entraîner une mortalité directe de la faune par collision (Ament et al., 2008 ; Garriga et al., 2012).

La capacité des parcs nationaux à assurer leur mission de conservation dépend, entre autres, de la qualité des territoires environnants (Soulé et Terborgh, 1999 ; Goetz et al., 2009 ; Baker et Leberg, 2018). Par exemple, les terres situées à l'extérieur des parcs nationaux peuvent contenir des habitats saisonniers importants (Serneels et Lambin, 2001 ; Berger, 2004). De plus, les habitats de qualité situés à l'extérieur des parcs nationaux peuvent permettre aux sous-populations de produire une progéniture excédentaire qui peut se disperser dans des habitats moins productifs à l'intérieur des aires protégées (Arcese et Sinclair, 1997 ; Hansen et Rotella, 2002). Par conséquent, les animaux doivent pouvoir se déplacer entre les parcs nationaux et les secteurs périphériques non protégés, de manière à répondre aux exigences biologiques de leur cycle vital annuel (Hansen et DeFries, 2007 ; Hansen et al., 2011). Au cours des dernières décennies, cependant, la croissance de la

population humaine a entraîné une modification importante du contexte d'utilisation des terres en périphérie des parcs nationaux (Tee et al., 2021 ; Brennan et al., 2022). La construction de routes (Schonewald-Cox et Buechner, 1992), la conversion des terres pour l'agriculture (Mustard et al., 2004) et le développement résidentiel (Wade et Theobald, 2009) sur les terres environnantes non protégées ont entraîné une fragmentation accrue des habitats, entravant certains des processus écologiques (p. ex : transferts de matière, d'énergie et d'organismes) qui participent au maintien de la viabilité à long terme des populations locales (DeFries et al., 2005 ; Wittemyer et al., 2008). Ainsi, la conservation et la restauration de la connectivité fonctionnelle entre les parcs nationaux et les secteurs adjacents sont reconnues comme essentielles pour préserver l'intégrité écologique des parcs (DeVos et Cumming 2019 ; Bargelt et al., 2020).

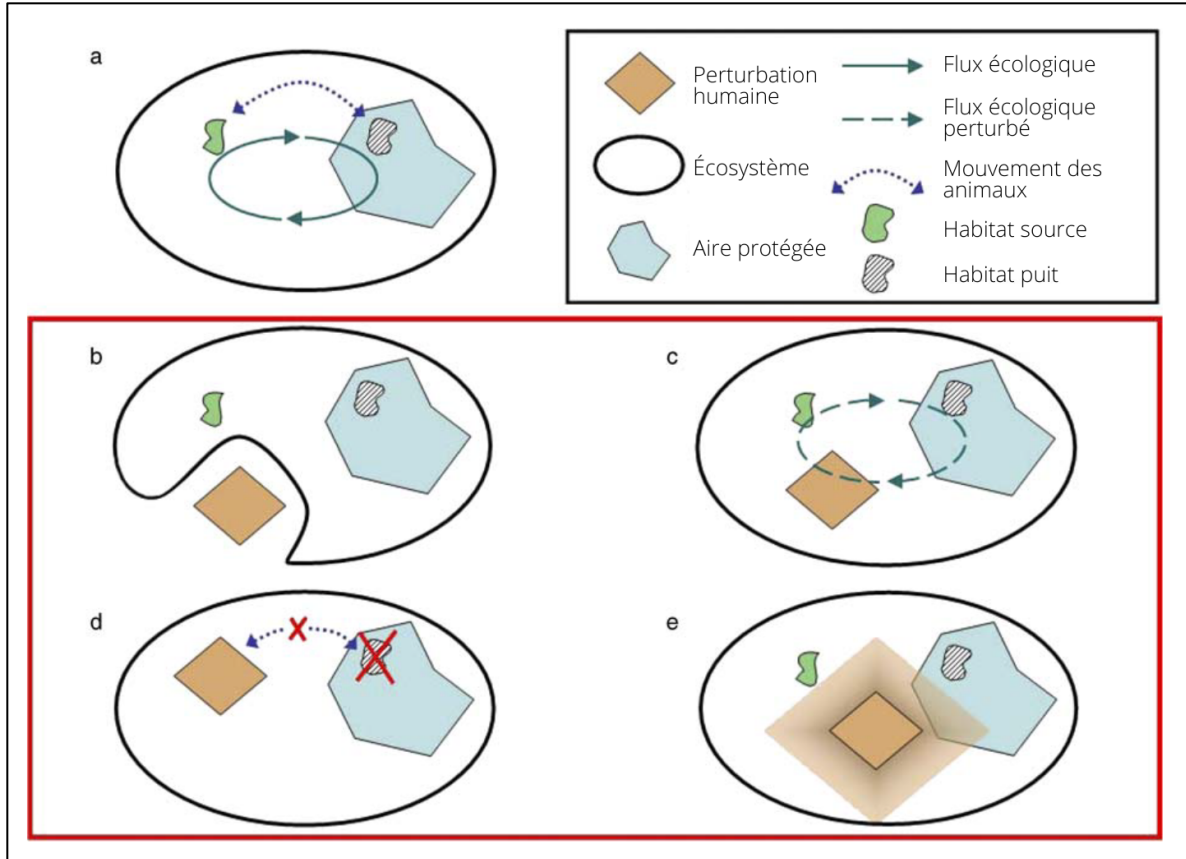


Figure 0.3. Représentation schématique des impacts négatifs des perturbations anthropiques sur l'intégrité écologique des parcs nationaux. a) Les parcs nationaux font partie d'écosystèmes plus vastes au sein desquels de l'énergie, des matériaux et des organismes circulent. b) Les perturbations anthropiques réduisent la taille de l'écosystème, c) modifient les flux écologiques, d) éliminent des habitats importants et perturbent la dynamique source-puit. e) Finalement, les effets de bordure des perturbations anthropiques peuvent avoir un impact négatif sur l'écosystème (adapté de Hansen et DeFries, 2007).

L'étude de la sélection d'habitat au cœur des stratégies de conservation

En écologie, l'habitat correspond à l'ensemble des ressources (p. ex : nourriture, abri, partenaires de reproduction) et des conditions (p. ex : prédation, topographie, pluviométrie) qui permettent aux individus d'une espèce de survivre et de se reproduire (Hall et al., 1997 ; Gaillard et al., 2010). Tandis que l'utilisation de l'habitat décrit la manière dont un organisme utilise son environnement, la sélection fait référence à l'utilisation disproportionnée (tant dans la surutilisation que dans l'évitement) d'une ressource par rapport à sa disponibilité dans l'environnement (Manly et al., 2002). Par conséquent, la sélection d'habitat peut être liée à

la valeur adaptative d'une espèce, les ressources sélectionnées reflétant les exigences en matière d'habitat (Krausman, 1999).

La sélection d'habitat est un processus comportemental qui opère à plusieurs échelles spatiales et temporelles (Wiens, 1989 ; Levin, 1992). Johnson (1980) a proposé un cadre hiérarchique au sein duquel une espèce, une population ou un animal sélectionne son aire de répartition (1^{er} ordre de sélection), son domaine vital (2^e ordre de sélection), des parcelles d'habitat dans le domaine vital (3^e ordre de sélection) et de ressources (p. ex : nourriture, couverture de protection) à l'intérieur des parcelles d'habitat (4^e ordre de sélection). De plus, l'environnement peut être considéré comme étant structuré de manière hiérarchique dans le temps (p. ex : année, saison, cycle journalier), conduisant à une sélection différentielle de l'habitat à travers ces niveaux (Mayor et al., 2009 ; McGarigal et al., 2016). Par conséquent, étudier les patrons de sélection d'habitat à plusieurs échelles spatiales et temporelles peut fournir une représentation plus complète des besoins d'habitat d'une espèce (Laforge et al., 2015 ; Uboni et al., 2017).

Modélisation de la connectivité fonctionnelle

Un paysage connecté de manière fonctionnelle nécessite deux composantes clés : des parcelles d'habitat de taille et de qualité suffisante pour maintenir une population et des liens fonctionnels qui permettent des transferts d'individus entre les parcelles d'habitat (Rudnick et al., 2012 ; Baguette et al., 2013). Généralement, les milieux présentant la meilleure qualité pour l'espèce focale sont sélectionnés comme parcelles d'habitat à connecter (Beier et al., 2008 ; Spear et al., 2010). Pour une espèce donnée, la qualité de l'habitat peut être déterminée avec un modèle de qualité de l'habitat, qui fournit un portrait approximatif de l'habitat préférentiel d'une espèce (Rouget et al., 2006). La qualité de l'habitat peut aussi être approximée à l'aide d'une fonction de sélection des ressources, qui mesure la probabilité relative d'utilisation d'un habitat (Laliberté et St-Laurent, 2020). Par exemple, Chetkiewicz et al., (2009) ont utilisé des fonctions de sélection des ressources pour identifier les parcelles

d'habitat à connecter pour le grizzli et le puma (*Puma concolor*), en sélectionnant les parcelles d'habitat de taille suffisante aux valeurs de probabilité relative d'occurrence les plus élevées.

Les liens fonctionnels, quant à eux, sont le plus souvent identifiés à l'aide d'analyses de perméabilité, où les éléments paysagers qui offrent le moins de résistance aux déplacements d'une espèce sont identifiés comme des corridors de connectivité fonctionnelle (Bernier et al., 2013). Plusieurs modèles d'analyse spatiale permettent de tracer les corridors de connectivité fonctionnelle (Albert et al., 2017 ; Khosravi et al., 2018). Par exemple, la méthode du chemin de moindre coût modélise, entre deux parcelles d'habitat, le chemin qui minimise les coûts associés au mouvement d'une espèce (Tournant, 2013). Cette méthode considère que les individus qui se déplacent ont une connaissance globale du paysage étudié et modélise souvent un seul corridor entre un nombre généralement faible de parcelles d'habitat (Adriaensen et al., 2003 ; Sawyer et al., 2011). Par conséquent, le chemin de moindre coût est généralement peu approprié pour modéliser la connectivité fonctionnelle des paysages complexes (Braaker et al., 2014). Les circuits électriques, quant à eux, modélisent le paysage sous la forme d'un réseau électrique, où les parcelles d'habitat sont représentées par des nœuds et les corridors par des résistors (McRae et al., 2008). Chaque résistor est caractérisé par une valeur de résistance, qui correspond à l'effort relatif requis pour qu'un organisme traverse un élément du paysage (Pelletier et al., 2014). Les corridors de connectivité fonctionnelle sont alors identifiés comme les résistors avec les valeurs de résistance les plus faibles entre les nœuds (Laliberté et St-Laurent, 2020). Contrairement aux méthodes de chemin de moindre coût, les circuits électriques reposent sur la prémisse que les individus qui se déplacent ne sont conscients que d'un élément paysager à la fois, ce qui permet de modéliser plusieurs corridors différents pour l'ensemble du paysage étudié (McRae et al., 2008).

La martre d'Amérique comme modèle d'étude

Les mammifères carnivores jouent un rôle important dans l'équilibre écologique des écosystèmes, notamment en influençant l'abondance et la diversité des communautés biologiques (Terborgh et al., 1999 ; Gittleman et Gompper, 2005 ; Ripple et al., 2014). De plus, les mammifères carnivores agissent souvent comme des indicateurs de la biodiversité dans leurs écosystèmes respectifs. Par conséquent, les carnivores constituent souvent des espèces de substitution importantes pour les priorités de conservation (Ray et al., 2005 ; Sergio et al., 2008). Par ailleurs, en raison de facteurs intrinsèques (p. ex : faible taux de reproduction, faible densité de population, grands domaines vitaux) et extrinsèques (p. ex : persécution directe par l'humain), les carnivores sont particulièrement vulnérables à l'extinction locale dans les paysages fortement perturbés par les activités anthropiques (Woodroffe et Ginsberg, 1998 ; Purvis et al., 2000 ; Cardillo et al., 2005). Ainsi, parce qu'ils sont des organismes essentiels dont le statut peut être révélateur de l'intégrité écologique des paysages, les carnivores représentent souvent des espèces focales de choix pour évaluer la connectivité fonctionnelle dans les paysages fragmentés (Crooks et Sanjayan, 2006 ; Carvalho et al., 2016).

La martre d'Amérique (*Martes americana*) est un petit carnivore retrouvé dans la plupart des forêts nord-américaines (Hall, 1981). Dans l'ensemble de son aire de répartition, la martre d'Amérique a longtemps été considérée comme une espèce inféodée aux forêts matures dominées par les conifères (Strickland et al., 1982 ; Thompson, 1988 ; Buskirk et Powell, 1994). Toutefois, il est maintenant admis qu'elle sélectionne les habitats qui renferment une structure verticale et horizontale complexe, des attributs qui se trouvent principalement – mais pas exclusivement – dans les peuplements résineux en fin de succession (Buskirk et Powell, 1994 ; Chapin et al., 1997 ; Payer et Harrison, 2003 ; Cheveau et al., 2013). Les caractéristiques structurelles des forêts associées à la présence de martres sont bien connues, en particulier pour la période hivernale (Thompson et al., 2012). Les débris ligneux grossiers, les arbres de grands diamètres et un couvert forestier dense fournissent une couverture de fuite contre les prédateurs terrestres (p. ex : coyote [*Canis*

latrans], renard roux [*Vulpes vulpes*]) et aviaires (p. ex : grand-duc d'Amérique [*Bubo virginianus*]) (Hargis et McCullough, 1984 ; Thompson, 1994), des sites de repos et de mise bas (Chapin et al., 1997 ; Buskirk, 1984) et des proies (Sherburne et Bissonette, 1994, Thompson et Curran, 1995), comme le campagnol à dos roux (*Myodes gapperi*) et le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*). Les forêts de haute altitude sont également considérées comme des habitats importants pour la martre d'Amérique, en particulier durant la saison hivernale, car celles-ci présentent souvent un couvert de neige épais qui entrave les déplacements de ses prédateurs et compétiteurs (Sirén et al., 2016 ; Cushman et al., 2018). Structurellement plus simples, les milieux ouverts naturellement, telles les prairies (Koehler et Hornocker, 1977) et les tourbières (Bateman, 1986) ainsi que les milieux perturbés par l'humain, telles les jeunes coupes forestières (Potvin et al., 2000) et les routes (Robitaille et Aubry, 2000 ; Tigner et al., 2015), sont généralement évités par les martres.

Relativement à sa taille, la martre d'Amérique a besoin de grandes étendues de forêts peu perturbées pour survivre et se reproduire (Buskirk et McDonald, 1989). Par conséquent, la martre d'Amérique est particulièrement sensible à la perte et à la fragmentation d'habitat induites par les activités anthropiques (Thompson, 1991 ; Payer et Harrison, 2003 ; Potvin et al., 2000) et représente une espèce focale de choix pour modéliser la connectivité fonctionnelle dans les paysages fragmentés.

L'enjeu de l'isolement du parc national Forillon

Le parc national Forillon est une aire protégée d'une superficie de 244 km² située à l'extrémité de la péninsule gaspésienne dans l'est du Québec (Canada). Elle est entourée par le golfe du Saint-Laurent au nord et à l'est ainsi que par la baie de Gaspé au sud, qui représentent des barrières naturelles au déplacement des espèces terrestres. À l'ouest du parc Forillon se trouve la route provinciale 197, le long de laquelle des quartiers résidentiels et des commerces se sont développés. Par conséquent, la matrice forestière reliant les forêts du parc Forillon aux habitats forestiers en périphérie peut faciliter ou restreindre le mouvement

de la faune entre les deux types de territoire. Cette situation particulière est susceptible de menacer plusieurs espèces animales, dont la martre d'Amérique, qui aurait besoin d'au moins 600 km² de forêts pour maintenir une population minimale viable (Thompson et Harestad, 1994). Par conséquent, le maintien à long terme de la population de martres qui occupe l'extrémité de la péninsule gaspésienne dépend du degré de connectivité fonctionnelle entre le parc Forillon et des secteurs adjacents non protégés.

Objectifs, hypothèses et prédictions

Ce mémoire avait comme objectif principal d'étudier les patrons spatio-temporels de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace de la martre d'Amérique dans le parc national Forillon et sa périphérie. Plus précisément, le premier objectif (chapitre 1) était de documenter les patrons de sélection d'habitat des martres à l'échelle du domaine vital (c.-à-d., 3^e ordre de sélection, Johnson 1980) au cours de deux saisons contrastées (sans neige : mai – novembre ; avec neige : décembre – avril) et d'utiliser ces patrons comportementaux pour identifier les corridors de connectivité fonctionnelle favorables à ses déplacements. Le deuxième objectif (chapitre 2) était d'étudier les patrons de sélection d'habitat des martres à fine échelle spatiale (c.-à-d., 4^e ordre de sélection, Johnson 1980) au cours de deux saisons mentionnées précédemment.

Relativement au premier objectif, nous avons émis l'hypothèse que les martres ajustent leurs patrons de sélection d'habitat en réponse aux changements saisonniers du risque de prédation et de la disponibilité des ressources. Ainsi, nous avons prédit que les martres sélectionneraient les peuplements forestiers matures situés à haute altitude durant la période enneigée, car ces habitats sont généralement associés à des caractéristiques structurelles complexes qui diminuent le risque de prédation et augmentent la disponibilité des proies (Potvin et al., 2000 ; Sirén et al., 2016). Pour la période sans neige, nous avons prédit que les martres choisiraient les forêts matures en raison de l'abondance de proies (Thompson et al., 2012). Nous avons également prédit que les milieux ouverts et les secteurs situés à proximité des structures anthropiques (c.-à-d., les routes et les structures d'habitation) seraient évités par les martres au cours des deux saisons, car ces habitats ont

généralement une complexité structurelle moindre et pourraient être associés à un risque de prédation plus élevé (Smith et Schaefer, 2002 ; Payer et Harrison, 2003). Aussi, nous avons émis l'hypothèse que la connectivité fonctionnelle est influencée par la quantité et la configuration des habitats favorables. Par conséquent, nous avons prédit que les peuplements forestiers matures augmenteraient la valeur de connectivité fonctionnelle du paysage, tandis que les milieux ouverts et les secteurs perturbés par les activités humaines la diminueraient.

En ce qui concerne le deuxième objectif, nous avons émis l'hypothèse que les patrons de sélection d'habitat des martres sont principalement influencés par la disponibilité des proies et l'évitement des prédateurs durant la période sans neige, mais par la disponibilité des proies, l'évitement des prédateurs et les contraintes de thermorégulation durant la période enneigée. Ainsi, nous avons prédit que les martres choisiraient des sites où elles peuvent trouver une fermeture de la canopée et un couvert latéral denses, une grande quantité de débris ligneux grossiers, et une forte densité d'arbres durant la période sans neige, tandis qu'elles sélectionneraient des sites caractérisés par une forte densité d'arbres de grand diamètre, une forte densité de gros chicots et une grande quantité de débris ligneux grossiers durant la période enneigée.

Conformément à nos prédictions, les martres évitaient les milieux ouverts, les altitudes élevées et les secteurs plus proches des routes primaires et secondaires durant la période sans neige. Toutefois, les martres sélectionnaient la proximité des routes primaires et des structures d'habitation durant la période enneigée, tout en évitant les routes secondaires, suggérant que les martres peuvent tolérer certains types de perturbations anthropiques dans leur domaine vital durant cette période. Nos résultats ont aussi montré que la connectivité fonctionnelle du paysage pour la martre d'Amérique différerait partiellement entre les saisons, la connectivité fonctionnelle étant plus élevée durant la période enneigée par rapport à la période sans neige. Néanmoins, la connectivité fonctionnelle était favorisée par la présence de parcelles forestières pour les deux périodes annuelles, tout en étant contrainte par les milieux ouverts. Quant à eux, les résultats du deuxième chapitre ont montré que la disponibilité des proies, l'évitement des prédateurs et les contraintes de

thermorégulation influençaient les patrons de sélection d'habitat des martres au cours des deux saisons, confortant, en partie, notre hypothèse. Les résultats de ce mémoire montrent que les patrons de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace de la martre d'Amérique varient en fonction des saisons, soulignant l'importance de considérer plusieurs périodes biologiques afin de fournir des habitats et des corridors qui répondent aux besoins d'une espèce à chaque période de son cycle annuel.

CHAPITRE 1

LA SAISONNALITÉ DANS LA CONNECTIVITÉ FONCTIONNELLE DU PAYSAGE : UNE ÉTUDE DE CAS AVEC LA MARTRE D'AMÉRIQUE AU PARC NATIONAL FORILLON

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Les aires protégées sont des outils essentiels pour réduire la perte de biodiversité mondiale. Pour remplir leurs fonctions écologiques, les aires protégées doivent être connectées aux territoires environnants, une exigence difficile à satisfaire dans des paysages fortement perturbés par les activités anthropiques. Par conséquent, la protection des corridors de déplacement en périphérie des aires protégées est essentielle, en particulier pour les espèces ayant besoins d'habitats de grandes superficies, comme la martre d'Amérique (*Martes americana*). Cependant, la sélection d'habitat et l'utilisation de l'espace sont des processus dynamiques ; nous pourrions donc nous attendre à ce que la connectivité fonctionnelle varie dans le temps en réponse à l'évolution des conditions environnementales et des niveaux d'activité humaine. Dans cette étude, nous voulions prédire l'emplacement des corridors de connectivité fonctionnelle pour la martre d'Amérique dans le parc national Forillon et sa périphérie au cours de deux périodes annuelles contrastées (sans-neige : mai – novembre ; avec neige : décembre – avril). Nous avons utilisé des fonctions de sélection des ressources saisonnières pour identifier les habitats favorables (interprétés comme des « nœuds ») et *CircuitScape* pour délimiter les corridors, sur la base de la théorie des circuits électriques. Les patrons de sélection d'habitat différaient d'une saison à l'autre, les martres évitant les milieux ouverts, les altitudes élevées et la proximité aux routes durant la période sans neige, tout en évitant les zones plus proches des routes secondaires, mais en sélectionnant des zones plus proches des routes principales et des structures d'habitation durant la période enneigée. Par conséquent, l'emplacement des corridors de connectivité fonctionnelle différait partiellement entre les saisons, mais la connectivité fonctionnelle était favorisée par la présence de parcelles forestières pour les deux périodes annuelles, tout en étant contrainte par les milieux ouverts, en particulier durant la période sans neige. Notre étude souligne l'importance de modéliser la connectivité fonctionnelle à des échelles temporelles fines afin de fournir des corridors qui répondent aux besoins d'une espèce à chaque période de son cycle annuel.

Mots-clés : période biologique, carnivore, théorie des circuits, télémétrie GPS, sélection d'habitat, *Martes americana*, corridors de mouvement, aire protégée.

J'ai rédigé l'article « *Seasonality in landscape functional connectivity: a case study with the American marten in Forillon National Park* » avec mon directeur de recherche Martin-Hugues St-Laurent, professeur en écologie animale à l'Université du Québec à Rimouski, et mon codirecteur de recherche Daniel Sigouin, écologiste au parc national Forillon en Gaspésie. Ma contribution à cet article comprend la récolte des données sur le terrain, l'exécution des analyses statistiques, ainsi que la rédaction de l'article. Martin-Hugues St-Laurent et Daniel Sigouin ont contribué à la conception et au financement du projet de recherche. De plus, ils ont coordonné la récolte des données, supervisé les analyses statistiques et participé à l'écriture et à la révision de l'article. Cet article sera soumis dans le journal scientifique *Ecosphere*, en vue de publication dans les prochains mois.

1.2 SEASONALITY IN LANDSCAPE FUNCTIONAL CONNECTIVITY: A CASE STUDY WITH THE AMERICAN MARTEN IN FORILLON NATIONAL PARK

ABSTRACT

Protected areas are essential tools for reducing global biodiversity loss. To fulfill their ecological functions, protected areas must be connected to their surroundings, a requirement that is difficult to meet in landscapes intensively disturbed by anthropogenic activities. Therefore, protecting movement corridors at the edges of protected areas is crucial, especially for species with broad habitat needs, such as the American marten (*Martes americana*). However, habitat selection and space use patterns are dynamic processes, so we could expect that functional connectivity would vary temporally in response to changing environmental conditions and levels of human activities. In this study, we aimed at predicting the location of movement corridors for the American marten in Forillon National Park and its periphery during two contrasted periods (snow-free: May–November and snow-covered: December–April). We used seasonal resource selection functions to identify core areas (interpreted as circuit “nodes”) and *CircuitScape* to delineate movement corridors between them based on the electrical circuit theory. Habitat selection patterns differed between seasons, with martens avoiding open areas, high elevations and road proximity during the snow-free period, while avoiding areas closer to secondary roads but selecting areas closer to primary roads and housing structures during the snow-covered period. Consequently, the location of movement corridors differed partially between seasons, but functional connectivity was favored by the presence of forest patches for both seasons, while being constrained by open environments, especially during the snow-free period. Our study highlights the importance of modeling functional connectivity at fine temporal scales in order to provide movement corridors that fulfill the requirements of a species at each period of its annual cycle.

Keywords: biological period, carnivore, circuit theory, GPS telemetry, habitat selection, *Martes americana*, movement corridors, protected area.

INTRODUCTION

Human-induced habitat loss and fragmentation are among the main drivers of global biodiversity loss (Haddad et al., 2015; Betts et al., 2017). On one hand, habitat loss and fragmentation reduce the effective size of habitat patches, thereby decreasing population size (Fahrig, 2003; Bennett and Saunders, 2011). On the other, they increase patch isolation, which in turn increases the isolation of populations (Primack, 2006). Small, isolated populations typically have increased levels of inbreeding, low genetic variability, and increased sensitivity to stochastic events (Cushman et al., 2013; Kaszta et al., 2019).

The establishment of protected areas has been used as a global conservation strategy to mitigate the negative impacts of habitat loss and fragmentation on biodiversity (Rodrigues et al., 2004; Hummel et al., 2019). To effectively preserve their biological communities, protected areas must support ecological processes that operate at large spatial scales, such as gene flow and range shifts (Noss, 2001; West et al., 2009). However, most protected areas are too small to sustain such processes and must therefore be connected to surrounding unprotected lands (Hansen and DeFries, 2007), a requirement that is difficult to meet in landscapes impacted by anthropogenic disturbances (DeFries et al., 2005; Wittemyer et al., 2008). One strategy to achieve this goal is to maintain landscape connectivity through the establishment of movement corridors (Jones et al., 2009; Bargelt et al., 2020).

Landscape connectivity refers to the degree of connection between landscape features in terms of their spatial distribution (i.e., structural connectivity) and ecological function (i.e., functional connectivity) (Taylor et al., 1993). Functional connectivity depends on both landscape structure and species ecology, such as dispersal ability and habitat preferences (Crooks and Sanjayan, 2006). Therefore, functional connectivity is species-specific and must be assessed separately for each species (Baguette and Van Dyck, 2007; Vogt et al., 2009). Further, functional connectivity is not defined in space and time, but rather fluctuates according to changing environmental conditions (Bishop-Taylor et al., 2018; Martin et al., 2018). For example, Mui et al. (2017) showed that functional connectivity for Blanding's turtle (*Emydoidea blandingii*) in Ontario was higher in spring compared to summer due to

seasonal shifts in the availability of water bodies. Thus, functional connectivity is also a scale-dependent process that must be examined at multiple temporal scales (Zeller et al., 2020a).

Mammalian carnivores are particularly sensitive to decreasing functional connectivity in human-dominated landscapes (Cardillo et al., 2004; Crooks et al., 2011; Ashrafzadeh et al., 2020). Maintaining landscape connectivity for large carnivores has often been a conservation priority, as they have relatively large spatial requirements (Roever et al., 2013; Khosravi et al., 2018; Mohammadi et al., 2022). Although they are also threatened by lower landscape connectivity (Marneweck et al., 2021), small carnivores have rarely been a priority in such conservation efforts, as it is generally assumed that promoting landscape connectivity for large mammals will also enhance connectivity for smaller species that move shorter distances (Estrada and Bodin, 2008; Baguette et al., 2013). However, a landscape well connected for large mammals is not necessarily as efficiently connected for smaller ones (Minor and Lookingbill, 2010). Consequently, there is a need to study connectivity patterns of small carnivores to ensure their long-term persistence in protected and unprotected areas.

The American marten (*Martes americana*) is a small carnivore found in most North American forests (Hall, 1981). Martens generally require large tracts of mature forests at relatively high elevations, making them sensitive to habitat loss and fragmentation (Proulx, 2000; Cheveau et al., 2013). During the 19th and 20th centuries, intensive forest management confined martens to relatively small and isolated forest fragments, resulting in widespread population declines (Laliberte and Ripple, 2004). In areas where forests have recovered, marten populations have generally expanded and are sometimes even growing (Kelly et al., 2009; Aylward et al., 2019). However, in urban and peri-urban landscapes, maintaining functional connectivity between isolated forest patches is probably the most effective strategy to prevent local population declines (Ferrari et al., 2019; Verdú-Vázquez et al., 2021). Furthermore, American martens can be good candidates for modeling landscape connectivity, as they are considered as an umbrella species for at least 11 mammals, including

the fisher (*Martes pennanti*), snowshoe hare (*Lepus americanus*) and black bear (*Ursus americanus*) (Mortelliti et al., 2022).

Therefore, our goals were to build a functional connectivity analysis to locate the potential movement corridors suitable to the American marten for two contrasted periods of its annual cycle, and to compare the two maps to identify similarities and contrasts across these two seasons. To do so, we built resource selection functions (hereafter RSFs; Manly et al., 2002) conducted at Johnson's (1980) 3rd order of selection to identify suitable habitat patches for martens for the two periods. We hypothesized that martens would adjust their habitat selection patterns toward natural and anthropogenic habitat features in response to seasonal changes in risk and resources. We predicted that martens would select high elevations and mature conifer stands during the snow-covered period, as these habitats are often associated with complex structural features that decrease predation risk and increase prey availability (Potvin et al., 2000; Sirén et al., 2016). During the snow-free period, we suspected that martens would select mature forests due to prey abundance and predator avoidance (Thompson et al., 2012). We also predicted that open areas and sectors near anthropogenic structures (e.g., roads and housing) would be avoided by martens during both seasons because these areas generally have simpler structural complexity and could be associated with predation risk (Smith and Schaefer, 2002; Payer and Harrison, 2003).

MATERIALS AND METHODS

Study area

We conducted this study at the northeastern tip of the Gaspé Peninsula in eastern Québec, Canada (Fig 1.1). Our study area is divided in two parts by Highway 197, a national roadway with a significant traffic volume (4,600 cars/day on average, Ministère des Transports du Québec, 2022) and growing residential development. At the time of the study, traffic volumes were similar between the snow-free (5,600 cars/day on average, Ministère des Transports du Québec, 2022) and snow-covered (4,300 cars/day on average, Ministère

des Transports du Québec, 2022) periods. The eastern part of the study area covers the Forillon National Park (244 km²), a protected area surrounded by natural (east and north: Gulf of St. Lawrence; south: Gaspé Bay) and anthropogenic (west: Highway 197) barriers. This portion of the study area is intensively used for outdoor recreational activities, such as camping, hiking and cycling, and receives ~170,000 visitors annually (Parcs Canada, 2022). The western part of the study area (adjacent to the park) encompasses the public and private lands west of Highway 197 (2318 km²). Timber harvesting and outdoor recreational activities (e.g., hunting, trapping, fishing) are the main disturbances found in this sector. The trapping period for the American marten begins on October 25th and ends on February 1st for a period of 3 months (Government of Québec, 2022). While older, more complex forests suitable to martens are protected in the Forillon National Park, the adjacent unprotected area is mostly composed of younger, potentially less suitable habitats for martens, making the delineation of functional connectivity corridors an important task for the park managers and offering us an interesting opportunity to test for seasonal changes in the location and number of movement corridors.

Mountains and valleys are common in the study area, with elevations up to 736 m above sea level (Robitaille and Saucier, 1998). Mean temperatures are 17 °C in July and -10 °C in January, with annual precipitation ranging from 700 to 1000 mm. Annual snowfall reaches ~260 cm, and snow generally covers the ground from mid-November to late April (Environment Canada, 2022). The vegetation is representative of the balsam fir (*Abies balsamea*)—yellow birch (*Betula alleghaniensis*) bioclimatic domain, with balsam fir, eastern white cedar (*Thuja occidentalis*), white spruce (*Picea glauca*), yellow birch, white birch (*Betula papyrifera*), and maples (*Acer* spp.) as dominant tree species (Robitaille and Saucier 1998).

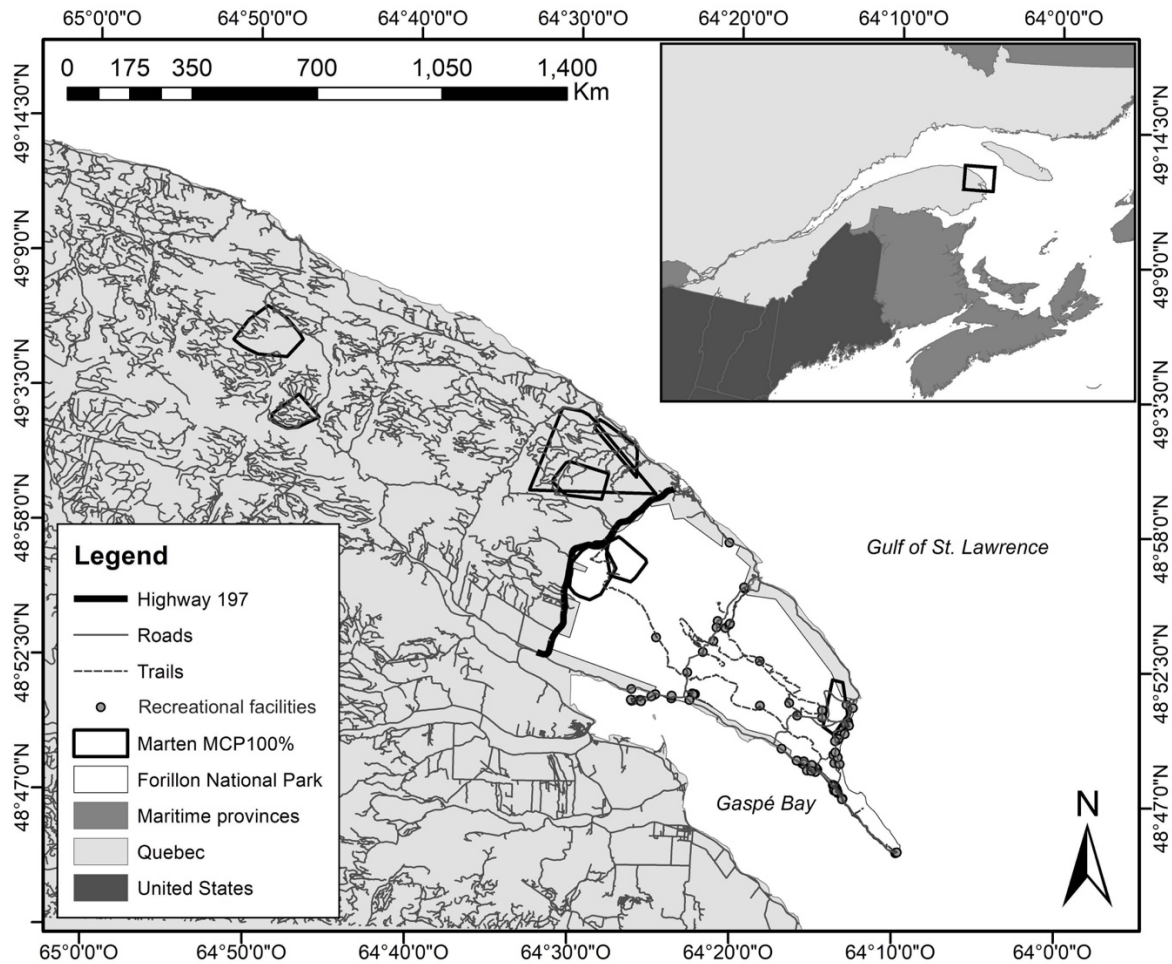


Figure 1.1. Location of our study area in eastern Québec, Canada (top-right insert), which encompasses Forillon National Park (white polygon) to the east and a part of the public and private lands located west of Highway 197 (solid black line). Solid and dotted lines represent roads and hiking trails respectively, while dots correspond to recreational facilities. Polygons (black outline) represent the home range of eight martens.

Capture and telemetry protocols

We captured American martens from September to December 2020 and from October to December 2021 using certified live traps (Tomahawk model 202, Wisconsin, USA, and Havahart model 1078, Pennsylvania, USA). The traps were covered with a wooden box and fir branches to protect captured animals from potential predators and harsh weather conditions. We baited the traps with beaver (*Castor canadensis*) meat and applied a commercial scent lure (XLDC, extra long-distance calls, Forget Lures Inc.) to the trap

entrance. We visited all traps daily to release captured animals and replace baits and lures as needed.

Captured martens were physically restrained using a handling cone and anesthetized with an intramuscular injection (rear thigh) of BAM (combination of butorphanol, azaperone and medetomidine; Wildlife Pharmaceuticals, Inc., Windsor, Colorado, USA). Then, we determined gender and estimated age (i.e., juvenile and adult) based on teeth condition (i.e., wear and coloration). We took various morphological measurements, including weight (g), neck circumference (mm), hind foot length (cm), tail length (cm) and total length (cm). Martens weighing ≥ 650 g were fitted with a *Litetrack 20* (Lotek Engineering Inc, Newmarket, Ontario, Canada, 21 g) GPS collar programmed to acquire location fixes every 6 h for nearly 10 months. Then, we placed martens in the trap, administered an intramuscular injection (rear thigh) of both atipamezole and naltrexone (Wildlife Pharmaceuticals, Inc., Windsor, Colorado, USA) to reverse the effects of the anesthesia and monitored for recovery. Once fully awake, martens were released at the site of their capture. All manipulations were approved by the Animal Care Committee of the Université du Québec à Rimouski (certificate #CPA-81-20-221).

From January 2021 to May 2022, we collected GPS locations from collared martens through remote data download, recaptures, or trapped individuals. In order to improve the accuracy of GPS data, we removed outliers, including locations with a high dilution of precision (2D and 3D fixes with $DOP > 10$; D'Eon and Delparte, 2005; Cargnelutti et al., 2007) as well as locations recorded outside the study area (Coulon et al. 2008).

Habitat covariates

We used digital maps to obtain habitat covariates that could potentially influence the habitat selection and space use patterns of American martens. We used 1 : 20,000 digital ecoforest maps published by the *Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts* (hereafter MRNF) to reclassify available landcover types into four habitat categories: 21–60 year-old

regenerating stands, > 60 year-old coniferous stands, > 60 year-old mixed and deciduous stands, and open areas (≤ 20 year-old regenerating stands, wetlands, water bodies, and human land use). We also used 1 : 20,000 digital terrain models published by the MRNF to obtain elevation data. Digital maps of all roads, trails and recreational facilities (e.g., visitor centers, campgrounds, playgrounds) found in Forillon National Park were provided by the park authorities, while we used 1 : 20,000 numerical maps of roads published by the MRNF for areas outside the park.

Habitat selection analyses

To conduct our habitat selection analyses, we used RSFs models (Manly et al., 2002) carried out at the 3rd order of selection (*sensu* Johnson, 1980), which contrast habitat covariates found at the sites used by martens (i.e., GPS locations) with those found at sites available in individual home ranges (i.e., random points). In order to reflect seasonal variation in resource selection, we partitioned GPS locations into two distinct periods: snow-free (from April 12th to November 14th) and snow-covered (from November 15th to April 11th). The beginning and end dates of each period were determined using snow accumulation data collected at the Gaspé weather station (Environment Canada, 2022). We then defined resource availability by generating as many random points as GPS locations in individual seasonal home ranges delineated with 100% minimum convex polygons (Mohr, 1947; Leclerc et al., 2012). For each GPS location and random point, we extracted a set of habitat covariates, including habitat type, elevation, and Euclidean distance to linear and housing structures. We classified roads into two groups: primary roads (i.e., paved roads) and secondary roads (i.e., unpaved roads, logging roads, hiking trails). Further, we transformed Euclidean distances into decay distances using the decay formula: $e^{-\alpha/d}$ (Carpenter et al., 2010). We tested different α values using the Akaike information criterion corrected for small sample sizes (hereafter AIC_c; Burnham and Anderson, 2003) and used, for each period and covariate, the most relevant α value in subsequent analyses.

We parameterized seasonal RSFs using mixed logistic regression models and set individual martens as a random factor in order to prevent pseudoreplication (Gillies et al., 2006). Furthermore, habitat categories were coded as “dummy” variables (i.e., categorical variables that can take only two a value of 0 or 1). Thus, we first calculated the use/availability ratio of each habitat category to identify the “reference” category (i.e., the habitat type with the use/availability ratio closest to a value of 1). We then removed the “reference” category from our candidate models to facilitate model convergence, so the coefficient of each habitat category can be interpreted vs. the use/availability ratio of the reference category. We also used the variation inflation factor to confirm the absence of multicollinearity in our dataset ($VIF \leq 2$; Graham, 2003). For each period, we built a series of candidate models to test different *a priori* hypotheses. The first model allowed us to assess the influence of natural features on marten resource selection, while the others allowed us to examine the combined influence of natural and anthropogenic habitat features. We then ranked candidate models using the AIC_c (Burnham and Anderson, 2003) and evaluated the robustness of the top-ranked models using k -fold cross validation ($k = 10$ iterations) and the Spearman correlation coefficient (Boyce et al., 2002; Johnson et al. 2006). For both seasons, we used the highest ranked RSF model to predict the relative occurrence probability of American martens in our study area. We used R 4.2.1. (R Core Team 2021) and ArcGIS 10.8.1 (ESRI 2021) to perform our analyses.

Functional connectivity analyses

We used CircuitScape (v. 4.0.5; McRae et al., 2008) to conduct our two functional connectivity analyses (one per “season”). CircuitScape represents the landscape as an electrical circuit within which a current (animal) moves between nodes (core areas) through resistors (matrix). Therefore, CircuitScape needs two rasters to operate: the first indicating the core areas to be connected and the second representing landscape resistance to animal movement. Corridors are then identified as the paths with the lowest resistance between

nodes. We used the pairwise modeling criterion, whereby connectivity is calculated between all pairs of focal nodes.

We used our previously created maps of relative occurrence probability to develop our rasters (pixels 50 m × 50 m) of core areas and landscape resistance (following Laliberté and St-Laurent, 2020). For both seasons, core areas were determined by selecting the 20% highest ranked habitats (i.e., pixels with a relative occurrence probability $\geq 80\%$) that had a minimum area of 1 km² in order to maintain suitable habitat patches as well as stepping stones. To calculate landscape resistance, we applied a negative linear transformation to the relative occurrence probability values (Chetkiewicz et al., 2009), multiplied the result by 100 to convert proportion into a percentage and added a value of 1 (following Laliberté and St-Laurent, 2020) because CircuitScape cannot cope with null values. We thus assumed that pixels with higher relative occurrence probability offered lower costs to travel than those with lower relative occurrence probability (Beier et al., 2008). The resistance of water polygons (i.e., large lakes, the Gaspé Bay) was manually set to 101 (maximum resistance) for both seasons, since they represent impermeable barriers to the movement of martens. Instead, rivers were given an intermediate resistance (51) during the snow-free period and a moderate resistance (26) during the snow-covered period, as they can potentially be crossed by martens, especially during the snow-covered period when they are frozen.

RESULTS

Marten captures

During the study, we captured 25 individual martens (23 males and 2 females) over 3219 trap nights and fitted 18 males with GPS collars (as the 5 others males and the 2 females did not weigh enough to be fitted with a collar), but only recovered data from 8 individuals. We collected a total of 1648 GPS locations from these 8 martens, of which 972 locations were recorded during the snow-free period and 676 during the snow-covered period. After removing outliers (i.e., GPS locations with a DOP > 10 and locations recorded outside the

study area), we had a total of 1438 GPS locations, of which 855 and 583 were recorded during the snow-free and snow-covered periods respectively.

Habitat selection

For both seasons, habitat selection patterns of American martens were best explained by model 5, which included variables referring to natural and anthropogenic habitat features (Table 1.1). During the snow-free period, however, model 3 (linear structures) also provided good support to our data ($\Delta AIC_c = 1.47$, Table 1.1). As model 3 is nested in model 5, we only interpret the results of model 5 (but see Table SM1 in Supplementary Materials for the coefficients and 95% CI of model 3). For both periods, the reference habitat category was mature mixed-deciduous forests. Consequently, the following results must be interpreted in relation to this habitat category. During the snow-free period, martens avoided open areas, high elevations, and proximity to primary and secondary roads (Table 1.2). During the snow-covered period, martens still avoided proximity to secondary roads, but selected proximity to primary roads and housing structures (Table 1.2). Martens also selected areas with high elevations during the snow-covered period (Table 1.2). Both models had a very good fit following k -fold cross-validation, with Spearman r_s of 0.94 ± 0.08 (SD) and 0.95 ± 0.03 , respectively.

Table 1.1. Hypotheses, variables, number of parameters (K), Log-likelihood (LL), difference in AIC_c (Δ AIC_c) and model fit based on k-fold cross validation (Spearman r_s) of the candidate models used to assess seasonal habitat selection patterns of the American marten in Forillon National Park and its surroundings (Québec, Canada) between 2020 and 2021. The top-ranked model for each season is shown in bold.

Hypotheses	Variables	K	LL	Δ AIC _c	Spearman r_s
<i>Snow-free period</i>					
1 – Natural	Landcover types + elevation	4	-1160.90	386.69	
2 – Housing structures	Model 1 + decay distance to housing structure	5	-1139.12	345.14	
3 – Linear structures	Model 1 + decay distance to linear structure	5	-966.29	1.47	
4 – Anthropogenic	Decay distance to housing structure + decay distance to linear structure	2	-1021.44	105.77	
5 – Complete	Model 1 + Decay distance to housing structure + decay distance to linear structure	6	-964.55	0.00	0.94

<i>Snow-covered period</i>					
1 – Natural	Landcover types + elevation	4	-792.25	465.58	
2 – Housing structures	Model 1 + decay distance to housing structure	5	-723.00	329.09	
3 – Linear structures	Model 1 + decay distance to linear structure	5	-579.60	44.27	
4 – Anthropogenic	Decay distance to housing structure + decay distance to linear structure	2	-595.35	69.79	
5 – Complete	Model 1 + Decay distance to housing structure + decay distance to linear structure	6	-556.46	0.00	0.95

Table 1.2. Coefficients (β) and 95% confidence interval (95% IC [lower: upper]) of the top-ranked mixed logistic regression model (by season) for assessing habitat selection patterns of the American marten in Forillon National Park and its surroundings (Québec, Canada) between 2020 and 2021. Significant variables are shown in bold. Mature mixed-deciduous forests were used as the reference habitat category.

Model	Variables	Snow-free		Snow-covered	
		β	95% CI	β	95% CI
Complete	Conifer forests	-0.0427	[-0.3786:0.2933]	0.2935	[-0.1561:0.7431]
	Young forests	0.2010	[-0.0755:0.4774]	-0.3062	[-0.6957:0.0832]
	Open areas	-0.9645	[-1.4781:-0.4509]	-0.3931	[-1.0374:0.2512]
	Elevation	-6.7044	[-8.1264:-5.2824]	8.2836	[6.2175:10.3496]
	Decay distance to primary road	2.6447	[1.9052:3.3842]	-1.0880	[-1.2469:-0.9290]
	Decay distance to secondary road	2.8343	[2.4137:3.2549]	3.2605	[2.6843:3.8368]
	Decay distance to housing structure	-1.5448	[-3.1628:0.0731]	-0.3387	[-0.4411:-0.2362]

Functional connectivity

For both seasons, current intensity between Forillon National Park and the surrounding unprotected lands was relatively high in the southern portion of Highway 197. During the snow-free period, we identified 60 core areas in the study area, of which 16 were in Forillon National Park and 44 were outside the park boundaries (Fig. 1.2a). In Forillon National Park, core areas were mainly clustered in the northern sector, while core areas in the outer sector were mostly concentrated in the center and the southern portions of the study area. Within Forillon National Park, core areas were well connected by relatively large, well-defined corridors, especially in the northwestern sector. Core areas at the eastern limit of the park, however, were mostly connected by small, scattered corridors. Relatively few corridors linked suitable habitats of Forillon National Park to those located in neighboring territories, outside the park. In the northwestern part of Highway 197, a relatively wide corridor emerged from the main core area of the park but ended in a relatively unsuitable matrix of habitat. West of Highway 197, core areas were relatively well connected to each other by corridors of varying width. However, towards the edges of the study area, corridors were less numerous and more dispersed.

During the snow-covered period, we found 63 core areas in our study area, including 12 in Forillon National Park, 49 outside the park, and 2 overlapping the two types of territories (Fig. 1.2b). In Forillon National Park, core areas were mainly restricted to the northwest and southeast fringes, whereas core areas located outside the park were mostly clustered at the northwest limit of our study area. Core areas in Forillon National Park were mostly connected by small, dispersed corridors. Further, a large area of low-connectivity habitats was found in the center of the park, where core areas and corridors were mainly clustered during the snow-free period. At the southwestern limit of Highway 197, a few small corridors linked the core areas of Forillon National Park to those located in the surrounding area. Outside of Forillon National Park, core areas located in the northern fringe of the study area were connected by relatively narrow corridors.

The amount and spatial arrangement of core areas and movement corridors differed between seasons (Fig. 1.3). The correlation between current intensity (in amp, as a proxy of functional connectivity at the pixel level) for the snow-free and snow-covered period was moderate, with Pearson's r^2 of 0.64 (Fig. 1.3). This suggests that while similar connectivity values can be observed for several pixels in the study area, in other cases the current intensity for a given pixel during one season was far higher than in the other season (and vice versa).

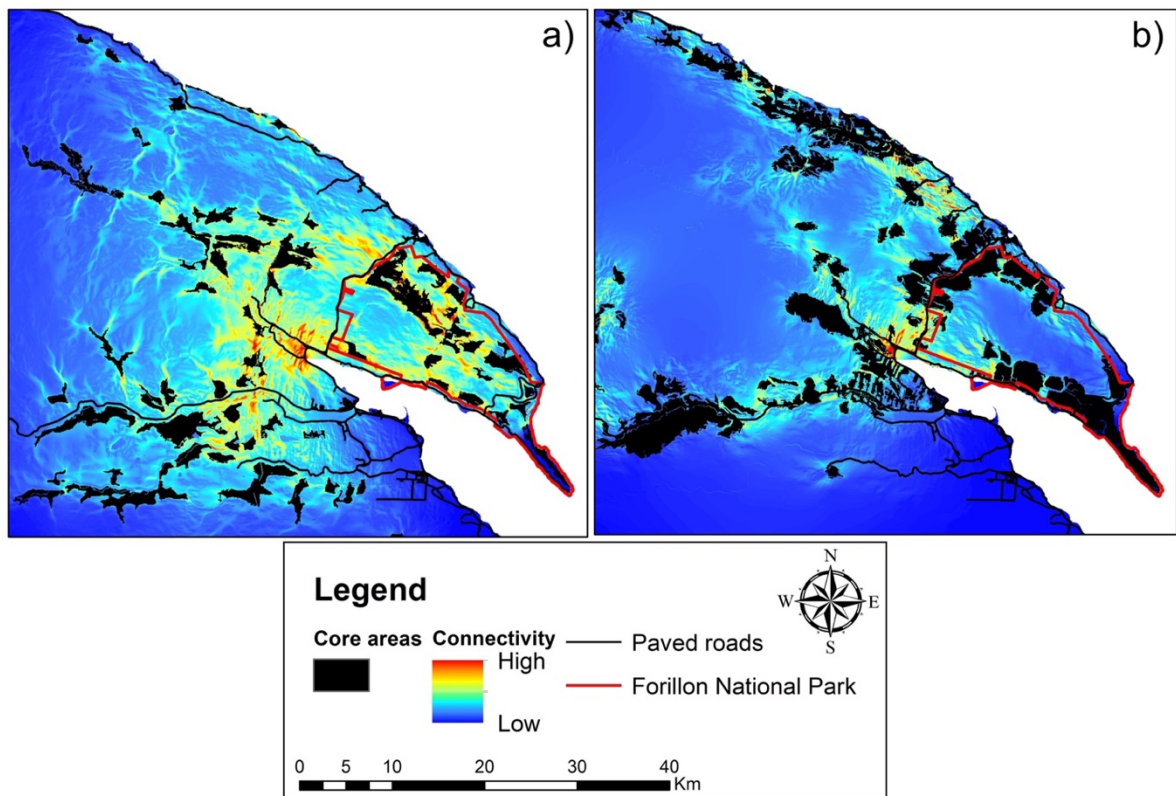


Figure 1.2. Maps of landscape functional connectivity for American martens during the snow-free (a) and snow-covered (b) periods in Forillon National Park (red line) and a portion of the public and private lands west of Highway 197 (black line) in eastern Québec, Canada.

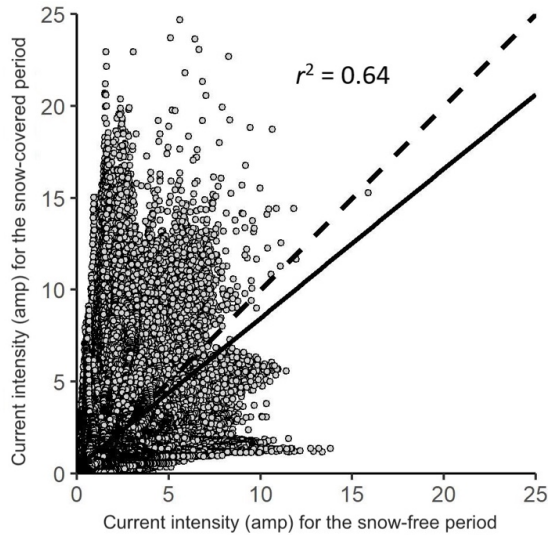


Figure 1.3. Pearson correlation (full black line) between functional connectivity values for the snow-covered and snow-free periods in Forillon National Park and its surroundings (eastern Québec, Canada) based on telemetry monitoring conducted in 2020-2021. The dashed black line represents a 1: 1 correlation.

DISCUSSION

Habitat selection

Our first objective was to describe the habitat selection patterns of the American marten at the 3rd order of selection (*sensu* Johnson 1980) during two contrasted periods of their annual lifecycle. Our results indicated that martens adjusted their habitat selection patterns, seeking natural and anthropogenic habitat features in response to seasonal variations in risk and resource availability. During the snow-free period, martens avoided open areas, as expected, while we detected no response to this habitat type during the snow-covered period. Open areas were also avoided by martens during the snow-free period in other localities (e.g., Smith and Schaefer 2002, Payer and Harrison 2003, Fuller and Harrison 2005, Godbout and Ouellet 2008), probably because of the lack of protective cover in such habitats. We suspect that open areas were neither avoided nor selected during the snow-covered period due to factors not investigated in this study, such as snow depth. Notably, deep, soft snow is known

to favor marten movement, while limiting those of larger predators (e.g., coyotes [*Canis latrans*]; Laliberte and Ripple 2004) and competitors (e.g., fishers [*Martes pennanti*]; Zielinski et al. 2017). Therefore, it is possible that martens sometimes used openings during the snow-covered period, when snow depth was high enough to exclude predators and competitors. This hypothesis is supported by the study of Moriarty et al. (2015) who showed that Pacific martens (*Martes caurina*) in California entered openings in winter during years of heavy snow deposition, while they did not move through openings in summer, even under high food availability. However, as our models did not include any variables referring to snow depth, further studies should investigate the influence of this variable on marten habitat selection. Consistent with our predictions, martens also selected high-elevation areas during the snow-covered period, while avoiding high elevations during the snow-free period. American martens in northern Rocky Mountains (Wasserman et al. 2010) and New Hampshire (Sirén et al. 2016) also selected high-elevation areas in snow-covered landscapes, likely because these habitats contain a thick snowpack that promotes spatial segregation with predators. As our martens avoided high elevation during the snow-free period, this suggests that they use another anti-predator strategy during this period, potentially an avoidance of open environments.

In line with our predictions, martens avoided areas closer to secondary roads (i.e., unpaved roads, logging roads and trails) during both seasons. As for open environments, linear structures typically have lower structural complexity and thus represent areas where the predation risk is higher (Tigner et al. 2015). Anthropogenic linear structures may also increase encounters with predators, as some of them use linear structures as travel corridors (Tigas et al. 2002, Crête and Larivière 2003, Hinton et al. 2015). Further, by increasing accessibility to remote areas, linear structures can facilitate access for trapping in winter (Larivière et al. 2000). Anecdotally, we know that four of the nine martens (i.e., 44%) that were collared outside the park boundaries were harvested by trappers during the study, all of them along logging roads, suggesting that linear structures represent risky environments for martens.

As predicted, martens avoided proximity to primary roads (i.e., paved roads) during the snow-free period. However, contrary to our predictions, martens selected areas closer to primary roads and housing structures during the snow-covered period. Similarly, Roloff et al. (2020) showed that American martens in Michigan chose habitats closer to paved roads but attributed this result to a sampling bias associated with the location where martens were most likely to be captured. However, as martens in our study area avoided road proximity during the snow-free period, it is unlikely that our results were driven by a sampling bias. Seasonal shifts in behavioural responses to roads have been documented in other species (e.g., Morrison et al. 2014, Zeller et al. 2019, Anton et al. 2020) and were most often related to a seasonal variation in species tolerance to anthropogenic features that depends on resource availability. For example, black bears (*Ursus americanus*) used anthropogenic features more frequently in spring when food was scarce, probably to meet their food requirements (Johnson et al. 2015). For the American marten, food is generally more limiting during the snow-covered period compared to the snow-free period (Buskirk and Powell 1994). Therefore, we suspect that during periods of low food availability, American martens may show a greater tolerance to some types of anthropogenic features such as the ones studied here.

Functional connectivity

Our second objective was to build a functional connectivity analysis to locate the potential movement corridors suitable to American martens in our study area. As outlined by Zeller et al. (2020a), temporal landscape dynamics are an intrinsic component of connectivity that must be considered in any connectivity analysis. Studies that do not consider temporal landscape dynamics when examining connectivity may underestimate (Littlefield et al. 2017, Martensen et al. 2017) or overestimate (Wilson et al. 2009) connectivity, thus compromising the effectiveness of management and conservation actions. Therefore, we assessed functional connectivity of American martens for two contrasted annual periods—snow-free and snow-

covered—and compared connectivity maps obtained to identify similarities and contrasts between these periods.

Our results indicated that the functional connectivity patterns of American martens differed partially between the two periods studied, which is consistent with other studies that showed that functional connectivity varies seasonally (Mui et al. 2017, Martin et al. 2018, Osipova et al. 2018). The different connectivity patterns we observed between the snow-free and snow-covered periods could be explained by the different habitat selection patterns of martens between seasons. Our results also showed that functional connectivity levels were higher during the snow-covered period compared to the snow-free period. We suspect that our collared martens may have less stringent habitat selection patterns during the snow-covered period, explaining at least partially this result. Pacific martens in California also showed higher levels of functional connectivity in snow-covered periods, likely because deep snow covers facilitate marten movement in less suitable habitats (Moriarty et al. 2015). In our case, it is unknown whether functional connectivity levels were higher during the snow-covered period due to snow cover, as our models did not contain any variables referring to snow depth, but this explanation remains nevertheless very likely. An alternative explanation for this result could be that marten avoidance of roads may be less important during this period. We hypothesized that during periods of limited food availability, such as during the snow-covered period, martens may be more prone to take risks and thus use areas closer to roads. Also, winter is a period of lower human activity in our study area compared to summer, suggesting that a higher level of anthropogenic disturbance linked with human activity may decrease the levels of functional connectivity of a landscape for the American marten. However, additional studies should examine how different levels of human activity impact functional connectivity patterns for this species.

Because of its habitat selection patterns, we showed that functional connectivity for American martens was primarily influenced by the amount and the distribution of the different land cover types (see Figure SM1 in Supplementary Materials). In both seasons, higher connectivity was found in younger forest stands as well as mature conifer stands,

compared to open areas. This finding is consistent with space use patterns observed in other forest carnivores, including the stone marten (*Martes foina*; Rondini and Boitani 2002), pine marten (*Martes martes*; Mergey et al. 2011), common genet (*Genetta genetta*; Carvalho et al. 2016), bobcat (*Lynx rufus*; Reding et al. 2013) and Canadian lynx (*Lynx canadensis*; Walpole et al. 2012). It is well known that American martens prefer old-growth conifer forests because they often provide escape cover from predators and abundant prey species (Fuller et al. 2004, Godbout and Ouellet 2008). In some localities, younger forest stands may also offer sufficient cover and prey for martens (Poole et al. 2004, Thompson et al. 2008). Conversely, open environments are frequently avoided by martens because of the lack of shelter against predators and harsh weather conditions (Payer and Harrison 2003, Fuller and Harrison 2005). Therefore, martens may prefer to move into forested patches to efficiently escape predators, while maximizing prey intake.

Limitations

We are aware that our study has some limitations, including the size ($n = 8$) and composition (only males) of our sample, which can compromise the generalization of our results to the entire population of martens that occupy the Gaspé Peninsula as well as other marten populations. However, we consider that our results are reliable, since we took care not to overparameterize our RSF models and they were robust to cross-validation. In addition, we used recent and accurate telemetry data collected with high-fix rate GPS collars from martens in the study landscape to build our connectivity models, an approach that appears more reliable than those based on literature review and expert opinion (Zeller et al. 2012, Carvalho et al. 2016). In addition, our small sample size constrained the power of our statistical analyses, forcing us to simplify our candidate models. For example, we had to regroup some habitat categories, such as young clear-cuts, wetlands, and water bodies (i.e., open areas), as well as some anthropogenic structures, such as forest roads and hiking trails (i.e., secondary roads), into a single category, thus limiting the nuances in the description of habitat selection patterns shown by martens. Furthermore, although the algorithm we chose

for our functional connectivity analysis was the most appropriate for our purposes, it also has some limitations. For example, connectivity models based on circuit theory perceive the boundaries of the study area as artificial barriers, often decreasing current flow and increasing resistance at the periphery of the study area relative to the center (Koen et al. 2010, Gangadharan et al. 2017). While the natural barrier associated with the peninsula (i.e. large water bodies on the north, east and south faces of the Forillon National Park) are real, impermeable barriers to marten movements, the western boundary of our study area is mostly artificial, making the connectivity corridors found in the western sector of the study area less reliable than those located in the centre. However, by expanding our study area further west than needed, we partially controlled that vignetting problem. Finally, although we validated the performance of our RSF models, we did not validate the accuracy of our connectivity models using independent empirical data, a crucial step in any connectivity analysis (Galpern et al. 2011, Laliberté and St-Laurent 2020).

Conclusion

Our research project adds to the limited number of studies that used precise (GPS) telemetry data collected locally to model functional connectivity in the same study area for a small carnivore (Carvalho et al. 2016, Stewart et al. 2019). Our study highlights the importance of considering temporal landscape dynamics when modeling functional connectivity, as we found differences in the amount and location of potential movement corridors between the two seasons studied. Therefore, we recommend modeling functional connectivity over as many relevant biological periods as needed to capture the seasonal variations in habitat requirements of a focal species and implement effective management and conservation actions. Our study showed that the use of CircuitScape combined with resource selection functions can be an effective method to locate suitable habitats for wildlife as well as potential movement corridors. By identifying the location of suitable habitats and corridors, land managers could focus management and conservation efforts on connectivity hot spots. For example, such information could be used to guide land acquisition surrounding

protected areas (Jones et al. 2009, Belote et al. 2016) or to identify the location of wildlife crossing structures (McClure et al. 2017, Zeller et al. 2020b).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank our extraordinary field team: P. Paradis, S. Pronovost, F. Tremblay, C. Martineau, A. Plouffe-Leboeuf, É. Bergeron and L. Tassi. Special thanks to our wildlife health specialist: Dr. D. McRuer and our technical support specialist at Lotek Wireless Inc.: B. McCleave. We are very grateful to K. Malcolm, M. Cheveau, J. Bêty and to two anonymous reviewers for their helpful comments on an earlier version of this manuscript. This study was financially supported by Parks Canada and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Discovery Grants #2016-05196 and # 2022-04307 to M.-H. St-Laurent).

REFERENCES

- Anton C.B., Smith D.W., Suraci J.P., Stahler D.R., Duane T.P., Wilmers C.C. 2020. Gray wolf habitat use in response to visitor activity along roadways in Yellowstone National Park. *Ecosphere* 11(6): e03164.
- Ashrafzadeh M. R., Khosravi R., Adibi M. A., Taktehrani A., Wan H.Y., Cushman S. A. 2020. A multi-scale, multi-species approach for assessing effectiveness of habitat and connectivity conservation for endangered felids. *Biological Conservation* 245: 108523.
- Aylward C. M., Murdoch J. D., Kilpatrick C. W. 2019. Genetic legacies of translocation and relictual populations of American marten at the southeastern margin of their distribution. *Conservation Genetics* 20: 275-286.
- Baguette M., Van Dyck H. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22(8): 1117–1129.
- Baguette M., Blanchet S., Legrand D., Stevens V.M., Turlure C. 2013. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews* 88:310–326.
- Bargelt L., Fortin M.-J., Murray D. L. 2020. Assessing connectivity and the contribution of private lands to protected area networks in the United States. *PloS ONE* 15(3): e0228946.
- Beier P., Majka D.R., Spencer W.D. 2008. Forks in the road: choices in procedures for designing wildland linkages. *Conservation Biology* 22: 836-851.
- Belote R.T., Dietz M.S., McRae B.H., Theobald D.M., McClure M.L., Irwin G.H, McKinley P.S., Gage J.A., Aplet G.H. 2016. Identifying corridors among large protected areas in the United States. *PLoS ONE* 11(4): e0154223.
- Bennett A. F., Saunders D. A. 2011. Habitat fragmentation and landscape change. In: Sodhi N.S., Ehrlich P.R. (eds). *Conservation biology for all*, 1 edition. Oxford University Press, New York, pp 88–106.
- Betts M., Wolf C., Ripple W.J., Phalan B., Millers K.A., Duarte A., Butchart S.H.M., Levi T. 2017. Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. *Nature* 547: 441-444.
- Bishop-Taylor R., Tulbure M. G., Broich M. 2018. Evaluating static and dynamic landscape connectivity modeling using a 25-year remote sensing time series. *Landscape Ecology* 33:625–640.
- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S. E., Schmiegelow F. K. A. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157:281–300.

- Burnham K. P., Andersen D. R. 2003. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science and Business Media. New York.
- Buskirk S. W., Powell R. A. 1994. Habitat ecology of fishers and American martens. In: Buskirk S. W., Harestad A. S., Raphael M.G., Powell R. A., editors. Martens, Sables, and Fishers: Biology and Conservation. Cornell University Press, Ithaca, New York; p. 283–296.
- Cardillo M., Purvis A., Sechrest W., Gittleman J.L., Bielby J., Mace G.M. 2004. Human population density and extinction risk in the world's carnivores. *PLoS Biology* 2(7): 0909-0914.
- Cargnelutti B., Coulon A., Hewison A. J. M., Goulard M., Angibault J.-M., Morellet N. 2007. Testing global positioning system performance for wildlife monitoring using mobile collars and known reference points. *Journal of Wildlife Management* 71:1380–1387.
- Carpenter J., Aldridge C., Boyce M.S. 2010. Sage-grouse habitat selection during winter in Alberta. *Journal of Wildlife Management* 74:1806–1814.
- Carvalho F., Carvalho R., Mira A., Beja P. 2016. Assessing landscape functional connectivity in a forest carnivore using path selection functions. *Landscape Ecology* 31: 1021-1036.
- Chetkiewicz C.-L. B., Boyce M.S. 2009. Use of resource selection functions to identify conservation corridors. *Journal of Applied Ecology* 46(5): 1036-1047.
- Cheveau M., Imbeau L., Drapeau D., Bélanger L. 2013. Martens space use and habitat selection in managed coniferous boreal forests of eastern Canada. *Journal of Wildlife Management* 77:749–760.
- Coulon A., Morellet N., Goulard M., Cargneletti B., Angibault J.-M., Hewison A.J.M. 2008. Inferring the effects of landscape structure on roe deer (*Capreolus capreolus*) movements using a step selection function. *Landscape Ecology* 23:603–614.
- Crête M., Larivière S. 2003. Estimating the costs of locomotion in snow for coyotes. *Canadian Journal of Zoology* 81(11): 1808-1814.
- Crooks K.R., Sanjayan M. 2006. Connectivity conservation: maintaining connections for nature. Conservation Biology Book Series, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Crooks K.R., Burdett C.L., Theobald D.M., Rondinini C., Boitani L. 2011. Global patterns of fragmentation and connectivity of mammalian carnivore habitat. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366:2642–2651.

- Cushman S. A., McRae B., Adriansen F., Beier P., Shirley M., Zeller K. 2013. Biological corridors and connectivity. In: Willis K. J. (ed). *Key tropics in conservation biology* 2:348–404. Macdonald Wiley, New York.
- DeFries R., Hansen A., Newton A. C., Hansen M. C. 2005. Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. *Ecological Applications* 15(1): 19–26.
- D'Eon R. G., Delparte D. 2005. Effects of radio-collared position and orientation on GPS radio-collared performance, and the implications of PDOP in data screening. *Journal of Applied Ecology* 42:383–388.
- Environment and Climate Change Canada. 2022. Historical Data: Weather and Climate. https://climate.weather.gc.ca/historical_data/search_historic_data_e.html.
- ESRI. 2021. ArcGIS Desktop. Version 10.8.2. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California, USA.
- Estrada E., Bodin O. 2008. Using network centrality measures to manage landscape connectivity. *Ecological Applications* 18:1810–1825.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487-515.
- Ferrari B., Quatrini V., Barbati A., Corona P., Masini E., Russo D. 2019. Conservation and enhancement of the green infrastructure as a nature-based solution for Rome's sustainable development. *Urban Ecosystems* 22: 865-878.
- Fuller A.K., Harrison D.J., Lachowski H.J. 2004. Stand scale effects of partial harvesting and clearcutting on small mammals and forest structure. *Forest Ecology and Management* 191(1-3): 373-386.
- Fuller A.K., Harrison D.J., 2005. Influence of partial timber harvesting on American martens in north-central Maine. *Journal of Wildlife Management* 69: 710-722.
- Galpern P., Manseau M., Fall A. 2011. Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation* 144(1): 44-55.
- Gangadharan A., Vaidyanathan S., St. Clair C.C. 2017. Planning connectivity at multiple scales for large mammals in a human-dominated biodiversity hotspot. *Journal for Nature Conservation* 36: 38-47.
- Gillies C.S., Hebblewhite M., Nielsen S. E., Krawchu M. A., Aldridge C.L., Frair J. L., Saher D. J., Stevens C. E., Jerde C. L. 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology* 75:887–898.

- Godbout G., Ouellet J. 2008. Habitat selection of American marten in a logged landscape at the southern fringe of the boreal forest. *Ecoscience* 15: 332-342.
- Government of Quebec. 2022. Trapping periods: Long-tailed weasel, least weasel, Eastern grey squirrel, ermine, American marten and fisher. <https://www.quebec.ca/en/tourism-and-recreation/sporting-and-outdoor-activities/trapping/trapping-periods>.
- Graham M. H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84:2809–2815.
- Haddad N.M., Brudvig L.A., Clobert J., Davies K.F., Gonzalez A., Holt R.D., Lovejoy T.E., ..., Townshend J.R. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1: e1500052.
- Hall E.R. 1981. *The mammals of North America*. 2nd ed. Vol 1. Wiley.
- Hansen A.J., DeFries R. 2007. Ecological mechanisms linking protected areas to surrounding lands. *Ecological Applications* 17(4): 974–988.
- Hinton J.W., van Manen F.T., Chamberlain M.J. 2015. Space use and habitat selection by resident and transient coyotes (*Canis latrans*). *PLoS ONE* 10(7): e0132203.
- Hummel C., Poursanidis D., Orenstein D., Elliott M., Adamescu, M.C., Cazacu C., Ziv G., Chrysoulakis N., van der Meer J., Hummel H. 2019. Protected area management: fusion and confusion with the ecosystem services approach. *Science of the Total Environment* 651: 2432-2443.
- Johnson D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65–71.
- Johnson C. J., Nielsen S.E., Merrill E.H., McDonald T.L., Boyce M.S. 2006. Resource selection functions based on use-availability data: theoretical motivation and evaluation methods. *The Journal of Wildlife Management* 70(2): 347-357.
- Johnson H.E., Breck S.W., Baruch-Mordo D.L., Lackey C.W., Wilson K.R., Broderick J., Mao J.S., Beckmann J.P. 2015. Shifting perceptions of risk and reward: Dynamic selection for human development by black bears in the western United States. *Biological Conservation* 187: 164-172.
- Jones D., Hansen A., Bly K., Doherty K., Verschuyt J., Paugh J., Carle R., Story S. 2009. Monitoring land use and cover around parks: a conceptual approach. *Remote Sensing of Environment* 113:1346–1356.
- Kaszta Z., Cushman S.A., Hearn A.J., Burnham D., Macdonald E. A., Goossens B., Nathan S.K.S.S., Macdonald D. W. 2019. Integrating Sunda clouded leopard (*Neofelis*

- diardi*) conservation into development and restoration planning in Sabah (Borneo). *Biological Conservation* 235:63–76.
- Kelly J. R., Fuller T. K., Kanter J. J. 2009. Records of recovering American marten in New Hampshire. *The Canadian Field-Naturalist* 123: 1-6.
- Khosravi R., Hemani M. R., Cushman S. A. 2018. Multispecies assessment of core areas and connectivity of desert carnivores in central Iran. *Diversity and Distributions* 24(2): 193–207.
- Koen E.L., Garroway C.J., Wilson P.J., Bowman J. 2010. The effect of map boundary on estimates of landscape resistance to animal movement. *PLoS ONE* 5: 1-8.
- Laliberte A.S., Ripple W.J. 2004. Range contractions of north American carnivores and ungulates. *BioScience* 54:123–138.
- Laliberté J., St-Laurent M.-H. 2020. Validation of functional connectivity modeling: The Achilles' heel of landscape connectivity mapping. *Landscape and Urban Planning* 202: 103878.
- Lariviere S., Jolicoeur H., Crête M. 2000. Status and conservation of the gray wolf (*Canis lupus*) in wildlife reserves of Québec. *Biological Conservation* 94: 143-151.
- Leclerc M., Dussault C., St-Laurent M.-H. 2012. Multiscale assessment of the impacts of roads and cutovers on calving site selection in woodland caribou. *Forest Ecology and Management* 286:59–65.
- Littlefield C.E., McRae B.H., Michalak J.L., Lawler J.J., Carroll C. 2017. Connecting today's climates future climate analogs to facilitate movement of species under climate change. *Conservation Biology* 31: 1397-1408.
- Manly B.F.J., McDonald L. L., Thomas D. L., McDonald T. L., Erickson W. P. 2002. *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*, 2nd ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Marneweck C., Butler A.R., Gigliotti L.C., Harris S.N., Jensen A.J., Muthersbaugh M., Newman B.A., Saldo E.A., Shute K., Titus K.L., Yu S.W., Jachowski D.S. 2021. Shining the spotlight on small mammalian carnivores: Global status and threats. *Biological Conservation* 255:109005.
- Martensen A.C., Saura S., Fortin M.-J. 2017. Spatio-temporal connectivity: Assessing the amount of reachable habitat in dynamic landscapes. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 1253-1264.
- Martin J., Vourc'h G., Bonnot N., Cargnelutti B., Chaval Y., Lourtet B., Goulard M., Hoch T., Plantard O., Hewison A.J.M., Morellet N. 2018. Temporal shifts in landscape

- connectivity for an ecosystem engineer, the roe deer, across a multiple-use landscape. *Landscape Ecology* 33:937–954.
- McClure M.L., Dickson B.G., Nicholson K.L. 2017. Modeling connectivity to identify current and future anthropogenic barriers to movement of large carnivores: A case study in the American Southwest. *Ecology and Evolution* 7: 3762-3772.
- McRae B.H., Dickson B.G., Keitt T.H., Shah V.B. 2008. Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology* 89(10): 2712-2724.
- Mergey M., Helder R., Roeder J.J. 2011. Effects of forest fragmentation on space-use patterns in the European pine marten (*Martes martes*). *Journal of Mammalogy* 92: 328-335.
- Ministère des Transports du Québec. 2022. Débit de circulation : débit journalier moyen annuel. <https://www.donnesquebec.ca/recherche/dataset/debit-de-circulation>.
- Minor E.S., Lookingbill T.R. 2010. A multiscale network analysis of protected-area connectivity for mammals in the United States. *Conservation Biology* 24(6): 1549-1558.
- Mohammadi A., Almasieh K., Nayeri D., Adibi M. A., Wan H.Y. 2022. Comparison of habitat suitability and connectivity modeling for three carnivores of conservation concern in an Iranian montane landscape. *Landscape Ecology* 37(2): 411–430.
- Mohr C. O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals, *American Midland Naturalist Journal* 37:223–249.
- Moriarty K.M., Epps C.W., Betts M.G., Hance D.J., Bailey J.D., Zielinski W.J. 2015. Experimental evidence that simplified forest structure interacts with snow cover to influence functional connectivity for Pacific martens. *Landscape Ecology* 30: 1865-1877.
- Morrison C.D., Boyce M.S., Nielsen S.E., Bacon M.M. 2014. Habitat selection of a re colonized cougar population in response to seasonal fluctuations of human activity. *The Journal of Wildlife Management* 78(8): 1394-1403.
- Mortelliti A., Brehm A.M., Evans B.E. 2022. Umbrella effect of monitoring protocols for mammals in the Northeast US. *Scientific Reports* 12: 1893.
- Mui A.B., Caverhill B., Johnson B., Fortin M.-J., He Y. 2017. Using multiple metrics to estimate seasonal landscape connectivity for Blanding’s turtles (*Emydoidea blandingii*) in a fragmented landscape. *Landscape Ecology* 32:531–546.
- Noss R. 2001. Beyond Kyoto: forest management in a time of rapid climate change. *Conservation Biology* 15:578–590.

- Opisova L., Okello M.M., Njumbi S.J., Ngene S., Western D., Hayward M.W., Balkenhol N. 2018. Fencing solves human-wildlife conflict locally but shifts problems elsewhere: A case study using functional connectivity modelling of the African elephant. *Journal of Applied Ecology* 55: 2673-2684.
- Parcs Canada. 2022. Plan directeur du parc national du Canada Forillon, 2022. Parc national Forillon, Unité de gestion de la Gaspésie. 23 p.
- Payer D.C., Harrison D.J. 2003. Influence of forest structure on habitat use by American marten in an industrial forest. *Forest Ecology and Management* 179: 145-156.
- Poole K.G., Porter A.D., de Vries A., Maundrell C., Grindal S.D., St-Clair C.C. 2004. Suitability of a young deciduous-dominated forest for American marten and the effects of forest removal. *Canadian Journal of Zoology* 82(3): 423-435.
- Potvin F., Bélanger L., Lowell K. 2000. Marten habitat selection in a clearcut boreal landscape. *Conservation Biology* 14: 844-857.
- Primack R. B. 2006. *Essentials of Conservation Biology*. Vol 23. Sunderland: Sinauer Associates.
- Proulx G. 2000. The impact of human activities on North American mustelids. In *Mustelids in a modern world: management and conservation aspects of small carnivore: human interactions*. Edited by Griffiths H. I. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers: 53–75.
- R Development Core Team. 2021. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Reding D.M., Cushman S.A., Gosselink T.E., Clark W.R. 2013. Linking movement behavior and fine-scale genetic structure to model landscape connectivity for bobcats (*Lynx rufus*). *Landscape Ecology* 28: 471-486.
- Robitaille A., Saucier J. -P. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. Les publications du Québec.
- Rodrigues A.S., Andelman S.J., Bakarr M. I., Boitani L., Brooks T. M., Cowling R. M.,..., Long J.S. 2004. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature* 428:640–643.
- Roever C.L., van Aerde R.J., Leggett K. 2013. Functional connectivity within conservation networks: Delineating corridors for African elephants. *Biological Conservation* 157:128–135.
- Roloff G.J., Silet B.R., Gray S.M., Humphreys J.M., Clark E.M. 2020. Resource use by marten at fine spatial extent. *Mammal Research* 65: 655-665.

- Rondini C., Boitani L. 2002. Habitat use by beech martens in a fragmented landscape. *Ecography* 25: 257-264.
- Sirén A.P.K., Pekins P.J., Ducey M.J., Kilborn J.R. 2016. Spatial ecology and resource selection of a high-elevation American marten (*Martes americana*) population in the northeastern United States. *Canadian Journal of Zoology* 94: 169-180.
- Smith A.C., Schaefer J.A. 2002. Home-range size and habitat selection by American marten (*Martes americana*) in Labrador. *Canadian Journal of Zoology* 80(9): 1602-1609.
- Stewart F.E.C., Darlington S., Volpe J.P., McAdie M., Fisher J.T. 2019. Corridors best facilitate functional connectivity across a protected area network. *Scientific Reports* 9: 10852.
- Taylor P. D., Fahrig L., Henein K., Merriam G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68:571–573.
- Thompson I.D., Baker J.A., Jastrebski C., Dacosta J., Fryxell J., Corbett D. 2008. Effects of post-harvest silviculture on use of boreal forest stands by amphibians and marten in Ontario. *The forestry Chronicle* 84(5): 741-747.
- Thompson I.D., Fryxell J., Harrison D.J. 2012. Improved insights into use of habitat by American martens. In *Biology and conservation of martens, sables, and fishers: a new synthesis*. K.B. Aubry, W.J. Zielinski, M.G. Raphael, G. Proulx, S.W. Buskirk (eds). Cornell University Press, Ithaca, New York, pp. 209-230.
- Tigas L.A., Van Vuren D.H., Sauvagot R.M. 2002. Behavioral responses of bobcats and coyotes to habitat fragmentation and corridors in an urban environment. *Biological Conservation* 108: 299-306.
- Tigner J., Bayne E.M., Boutin S. 2015. American marten respond to seismic lines in northern Canada at two spatial scales. *PLoS ONE* 10(3): e0118720.
- Verdú-Vázquez A., Fernández-Pablos E., Lozano-Diez R.V., López-Zaldívar Ó. 2021. Green space networks as natural infrastructures in PERI-URBAN areas. *Urban Ecosystems* 24: 187-204.
- Vogt P., Ferrari J.R., Lookingbill T.R., Gardner R.H., Riitters K.H., Ostapowicz K. 2009. Mapping functional connectivity. *Ecological Indicators* 9:64–71.
- Walpole A.A., Bowman J., Murray D.L., Wilson P.J. 2012. Functional connectivity of lynx at their southern range periphery in Ontario, Canada. *Landscape Ecology* 27: 761-773.
- Wasserman T.N., Cushman S.A., Wallin D.O. 2010. Spatial scaling and multi-model inference in landscape genetics: *Martes americana* in northern Idaho. *Landscape Ecology* 25: 1601-1612.

- West J., Julius S., Kareiva P., Enquist C., Lawler J., Petersen B., Johnson A., Shaw M. 2009. U.S. Natural resources and climate change: concepts and approaches for management adaptation. *Environmental Management and Health* 44:1001–1021.
- Wilson K.A., Carwardine J., Possingham H.P. 2009. Setting conservation priorities. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1162: 237-264.
- Wittemyer G., Elsen P., Bean W.T., Coleman A., Burton O., Brashares J. S. 2008. Accelerated human population growth at protected area edges. *Science* 321:123.
- Zeller K.A., McGarigal K., Whiteley A.R. 2012. Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology* 27: 777-797.
- Zeller K.A., Wattles D.W., Conlee L., DeStefano S. 2019. Black bears alter movements in response to anthropogenic features with time of day and season. *Movement Ecology* 7:19.
- Zeller K. A., Lewison R., Fletcher R. J. Jr., Tulbure M. G., Jennings M. K. 2020a. Understanding the importance of dynamic landscape connectivity. *Land* 3:303.
- Zeller K.A., Wattles D.W., Destefano S. 2020b. Evaluating methods for identifying large mammal road crossing locations: black bears as a case study. *Landscape Ecology* 35: 1799-1808.
- Zielinski W.J., Tucker J.M., Rennie K.M. 2017. Niche overlap of competing carnivores across climatic gradients and the conservation implications of climate change at geographic range margins. *Biological Conservation* 209: 533-545.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Table SM1. Coefficients (β) and 95% confidence interval (95% IC [lower: upper]) of the 2nd best mixed logistic regression model for assessing marten habitat selection during the snow-free period in Forillon National Park and its surroundings (Québec, Canada) between 2020 and 2021. Significant variables are shown in bold.

Model	Variables	β	95% CI	
			Lower limit	Upper limit
3 – Linear structures	Conifer forests	-0.456	-0.381	0.290
	Young forests	0.199	-0.077	0.475
	Open areas	-0.956	-1.471	-0.441
	Elevation	-6.955	-8.354	-5.556
	Decay distance to primary road	2.307	1.672	2.942
	Decay distance to secondary road	2.814	2.395	3.233

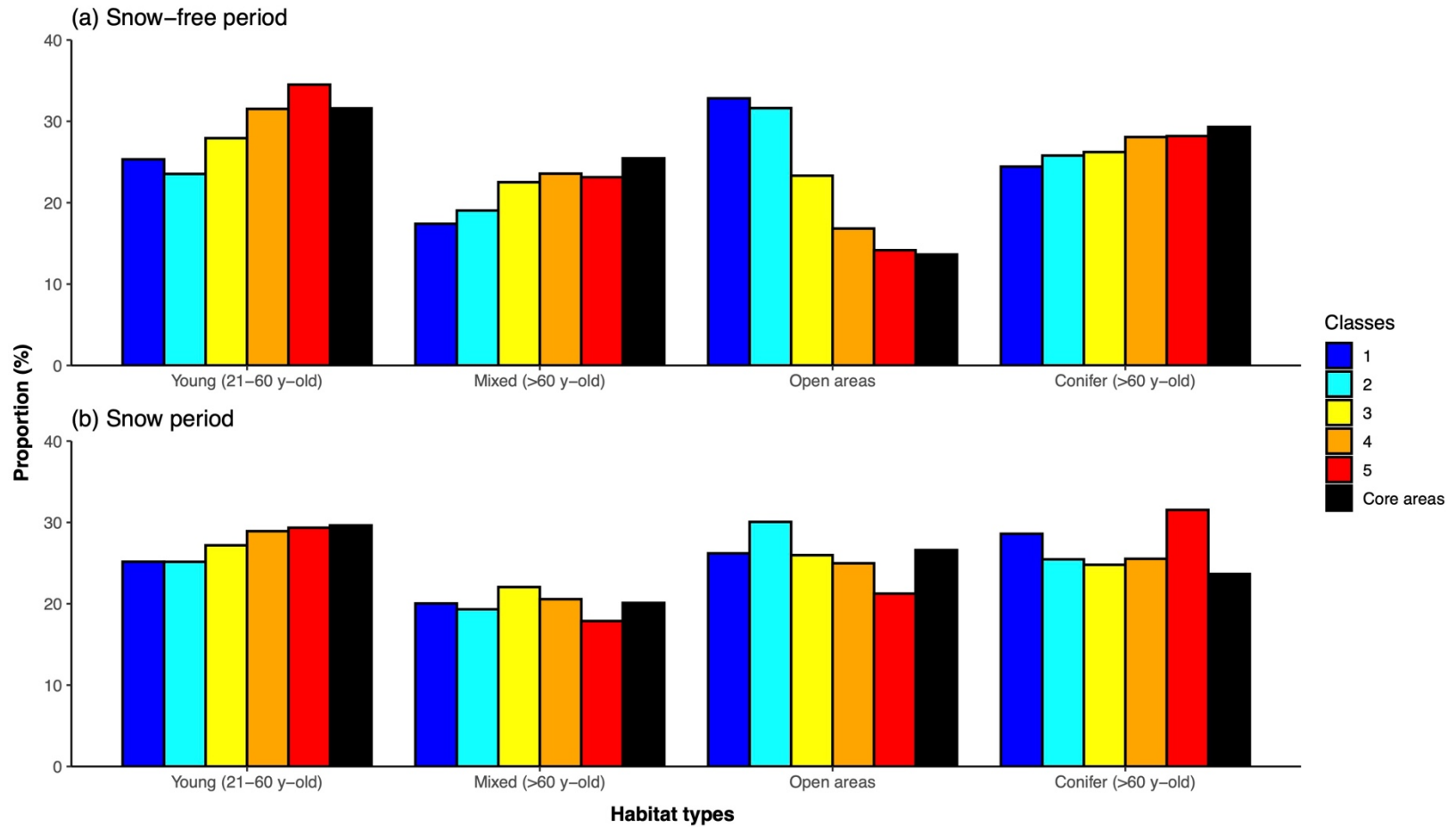


Figure SM1. Proportion (%) of four habitat types in different classes of connectivity values (class 1: lowest; class 5: highest) during the snow-free (a) and snow-covered (b) periods in Forillon National Park and its surroundings, Québec, Canada.

CHAPITRE 2

AU FIL DES SAISONS : VARIATIONS TEMPORELLES DANS LES PATRONS DE SÉLECTION D'HABITAT DE LA MARTRE D'AMÉRIQUE À FINE ÉCHELLE SPATIALE

2.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU DEUXIÈME ARTICLE

Les forêts anciennes abritent une quantité importante de caractéristiques structurelles complexes favorables à une grande diversité d'habitats fauniques. Cependant, la gestion intensive des forêts convertit progressivement les forêts anciennes en peuplements équiens plus jeunes, réduisant ainsi la complexité structurelle des peuplements forestiers et menaçant la persistance des espèces associées aux vieilles forêts. Le maintien des caractéristiques structurelles complexes des forêts est essentiel à la conservation de plusieurs espèces et nécessite une compréhension approfondie de leurs besoins en habitat. Toutefois, les difficultés associées à l'observation de la faune ont parfois limité notre capacité à évaluer les variations temporelles de ces besoins, en particulier pour les espèces de petite taille corporelle. Dans cette étude, nous avons utilisé la télémétrie GPS pour décrire les patrons de sélection d'habitat de la martre d'Amérique (*Martes americana*) à fine échelle spatiale durant deux saisons contrastées (sans-neige : mai – novembre ; avec neige : décembre – avril), un objectif jadis difficile à atteindre avec de la télémétrie VHF conventionnelle. Nous avons utilisé des fonctions de sélection des ressources menées aux 4^e ordre de sélection de Johnson (1980) pour comparer les caractéristiques de l'habitat retrouvées sur les sites utilisés par les martres (localisations GPS) à celles observées sur un nombre égal de sites disponibles (points aléatoires) distribués dans chaque domaine vital saisonnier individuel. Nous avons effectué des relevés de végétation sur ces 200 sites pour décrire l'habitat puis avons construit des modèles candidats représentant différentes hypothèses concurrentes. Nos résultats montrent que la disponibilité des proies, l'évitement des prédateurs et les contraintes de thermorégulation sont les principaux facteurs qui déterminent les patrons de sélection d'habitat des martres au cours des deux saisons, bien que leur importance respective diffère selon les périodes. Les martres ont choisi des sites avec une forte densité de chicots de grand diamètre, une fermeture de la canopée de conifères élevée et un couvert latéral dense durant la période sans neige, mais ont choisi des sites avec un volume élevé de débris ligneux grossiers et une forte fermeture de la canopée de conifères durant la période enneigée. Nos résultats soulignent l'importance de considérer les changements saisonniers lors de l'étude des patrons de sélection d'habitat des petits carnivores en région tempérée et peuvent aider à

orienter les mesures de gestion forestière afin d'harmoniser les pratiques d'aménagement du territoire aux besoins de la martre d'Amérique.

Mots-clés : période biologique, carnivore, télémétrie GPS, sélection d'habitat, facteur limitant, *Martes americana*, mustélidé, aire protégée.

Cet article nommé : « *Across seasons: temporal shifts in the habitat selection patterns of American marten at fine spatial scale* » a été rédigé par moi-même, en collaboration avec mon directeur de recherche Martin-Hugues St-Laurent, professeur en écologie animale à l'Université du Québec à Rimouski, et mon codirecteur de recherche Daniel Sigouin, écologiste au parc national Forillon. Cet article sera soumis sous peu au journal scientifique : *Journal of Mammalogy*. Ma contribution à cet article inclut la conception du dispositif d'échantillonnage, la récolte des données sur le terrain, l'exécution des analyses statistiques et la rédaction et l'article scientifique. Martin-Hugues St-Laurent et Daniel Sigouin ont, quant à eux, contribué à la conception et au financement du projet de recherche, supervisé la récolte des données et les analyses statistiques et participé à la rédaction et à la révision de l'article.

2.2 ACROSS SEASONS: TEMPORAL SHIFTS IN THE HABITAT SELECTION PATTERNS OF AMERICAN MARTEN AT FINE SPATIAL SCALE

ABSTRACT

Old-growth forests harbor a large amount of complex structural features suitable to a wide array of wildlife habitats. However, intensive forest management is gradually converting old-growth forest into younger, even-aged stands, reducing structural complexity and threatening the persistence of old-growth-dependent species. Maintaining elements of complex stand structure is critical to the conservation of old-growth forest specialists and requires a comprehensive understanding of their habitat needs. However, difficulties in observing free-ranging animals have sometimes limited our ability to assess temporal variations in habitat requirements, especially for small, elusive species. Consequently, we used GPS telemetry collars to describe fine-scale habitat selection patterns of the American marten (*Martes americana*) during two contrasted annual periods (snow-free: May – November; snow-covered: December – April), an objective formerly hard to achieve using conventional VHF telemetry. We used resource selection functions conducted at 4th order of selection (*sensu* Johnson 1980) to compare habitat characteristics found at the sites used by martens (GPS locations) to those found on an equal number of available sites (random points) within each individual seasonal home range. We conducted vegetation surveys on these 200 sites to describe habitat and built candidate models representing different concurrent hypotheses. Our results showed that prey availability, predator avoidance, and thermoregulation constraints were the primary factors influencing marten habitat selection during both periods, although their respective importance differed between periods. Martens selected sites with high density of large-diameter snags, high conifer canopy closure, and a dense lateral cover during the snow-free period, but selected sites with high volume of coarse woody debris and high conifer canopy closure during the snow-covered period. Our results highlight the importance of contrasting seasonal changes in habitat selection patterns of small carnivores and may help orient habitat management and wildlife conservation actions to align land-use practices with the needs of the American marten.

Keywords: biological period, carnivore, GPS telemetry, habitat selection, limiting factor, *Martes americana*, mustelid, protected area.

INTRODUCTION

Global biodiversity loss is one of the greatest concerns of the 21st century (Barnosky et al., 2011). Anthropogenic habitats loss is a major driver of the current biodiversity crisis, as it removes resources and conditions that are essential for the survival and reproduction of organisms (Pimm et al., 2014; Chase et al., 2020). Old-growth forests, which are among the most species-rich terrestrial ecosystems on Earth, are undergoing increasing alteration (Betts et al., 2022), resulting in habitat loss and fragmentation for several late-successional wildlife species (Wich et al., 2003; Noon and Blakesley, 2006). Old-growth forests typically contain a variety of complex vertical and horizontal structures, such as large decaying tree trunks, multilayered canopies, and coarse woody debris, that allow individuals to meet their habitat requirements (Lindenmayer et al., 2014; Le Roux et al., 2014). However, these features are generally absent or poorly represented in young natural forests and in intensively managed, often even-aged, forests (Arnett et al., 2010; Bouget et al., 2014). Therefore, maintaining elements of complex stand structure that are required to sustain old-growth forest specialists has become an urgent task (Beese et al., 2019; Ettwein et al., 2020).

Among different approaches, habitat selection analyses are commonly used to identify critical habitats for wildlife (Holbrooke et al., 2017; Pop et al., 2018). Resource selection functions (RSFs; Manly et al., 2002) are a robust tool commonly used now to contrast environmental predictor variables at locations used by an animal with those found at available (or unused) locations in the environment (Boyce et al., 2002; Johnson et al., 2006, Northrup et al., 2013). Habitat selection also operates at multiple spatial scales (Dussault et al., 2005): within a species' geographic range (coarser scale), individuals select a home range within which they restrict movements and choose specific resources to meet requirements associated with their foraging and antipredator behaviors (finest scale; *sensu* Johnson, 1980). Habitat selection analyses conducted at a fine spatial scale are very useful for local conservation practices (Gilioli et al., 2018; Huon et al., 2021), including habitat restoration (Martelo et al., 2021), and are especially valuable for species associated with complex structural habitat characteristics (Banks and Skilleter, 2007; McCann and Zollner, 2014).

Resource selection is also known to reflect species' habitat requirements that vary temporally, forcing analyses to be conducted at the appropriate temporal scales (Boyce, 2006;

Mayor et al., 2009). This is of utmost importance for species inhabiting temperate ecosystems with predictable seasonal shifts in resource needs and availability (Ellington et al., 2020; Martin et al., 2021). For example, cougars (*Puma concolor*) in Canada selected wetlands and avoided forests in summer, while the opposite relationship was observed in winter, probably because prey change habitat seasonally (Smereka et al., 2020). In line with this, red deer (*Cervus elaphus alxaicus*) in China selected closed-canopy habitats and avoided open areas in winter, but choose open areas and avoided closed-canopy covers in summer, likely due to seasonal changes in the relative importance of thermal stress and predation risk (Zhang et al., 2013). Habitat selection studies that consider temporal variation in resource needs can provide critical information that improve the effectiveness of habitat management practices (Apps et al., 2001; Uboni et al., 2015). However, difficulties in observing free-ranging animals have sometimes limited the ability to assess temporal patterns of resource selection (Recio et al., 2011).

Over the past few decades, telemetry has been a reliable research tool for studying the ecology of free-ranging animals (Cooke et al., 2004; Cagnacci et al., 2010). Very High Frequency (VHF) transmitters have been widely used and allowed researchers to study the ecology of many wildlife species (Martin et al., 2009). However, collecting VHF data can be logistically challenging, reducing the ability to make inferences over the entire daily cycle (Hebblewhite and Haydon, 2010). In the early 1990s, the advent of Global Positioning System (GPS) devices greatly reduced the time-consuming procedures of VHF telemetry and allowed for the collection of more accurate and more frequent locations across all daily phases (Cagnacci et al., 2010; Recio et al., 2011). Although GPS telemetry has been a major technological advancement, it has been implemented primarily on large animals due to weight, size, and battery life limitations. However, recent progress in the miniaturization of GPS tags allows them to be deployed on smaller animals (<1 kg), providing increasing opportunities to improve knowledge of their habitat requirements (McMahon et al., 2017).

The American marten (*Martes americana*) is a small carnivore (500 – 1400 g, Buskirk and Ruggiero, 1994) commonly found in most North American forests (Hall 1981). The erosion of the southeasternmost limits of the historical distribution range has been noted, with some marten populations extirpated largely because of the loss of mature forests (Laliberte and Ripple, 2004). Martens are closely associated with complex forest structures, including dense canopy

(Thompson, 1994) and lateral (Godbout and Ouellet, 2010) covers for prey availability and predator avoidance, coarse woody debris for prey accessibility and thermoregulation (Payer and Harrison, 2003), large trees to escape terrestrial predators (Chapin et al., 1997), and large snags for shelter and thermoregulation (Porter et al., 2005). Although marten habitat selection patterns have been studied previously (Thompson et al., 2012), few studies have documented the influence of seasons on these patterns and those that have often used VHF telemetry, thus limiting the precision of the patterns described and the inferences that can be made over multiple periods of the daily cycle. Martens may be particularly sensitive to seasonal changes, as they have few biological and physiological adaptations to winter conditions (Gilbert et al., 2009). For example, because of their dark brown fur, martens are more visible in the snow and therefore may be more vulnerable to predation by coyotes (*Canis lupus*), red foxes (*Vulpes vulpes*) and great-horned owls (*Bubo virginianus*) during winter (Bull and Heater, 2000). In addition, thermoregulation constraints may be higher in winter due to colder air temperatures (Buskirk et al., 1989; Wilbert et al., 2000). Finally, prey species may change their habitat selection patterns seasonally, potentially influencing the selection patterns of predators (Smereka et al., 2020).

In this study, we capitalize on recent advances in the miniaturization of GPS technology devices to model seasonal variation in fine-scale habitat selection patterns of American martens. Based on current knowledge of marten ecology, we hypothesized that the fine-scale habitat selection patterns of martens are driven by prey availability in summer, but by prey availability, predation risk and thermoregulation constraints during winter (Godbout and Ouellet, 2010; Thompson et al., 2012). Thus, we predicted that martens would select for sites where they can find a dense coniferous canopy cover, dense lateral cover, and high volume of coarse woody debris (proxies for prey availability) during the snow-free period, but for large trees, high snag density, dense coniferous cover, dense lateral cover, and high volume of coarse woody debris (proxies for prey availability, predator avoidance and thermoregulation constraints) during the snow-covered period.

MATERIALS AND METHODS

Study area

Our study area encompasses Forillon National Park (244 km²) and its surrounding area, including a part of the public and private lands located west of Highway 197 (466 km²), in eastern Quebec, Canada (Fig. 1). The study area has a mountainous and hilly terrain, with an average altitude of 250 m above sea level. It also has a humid continental climate, with a mean ambient temperature of 17 °C in July and -10 °C in January (Environment Canada, 2022). Annual precipitation average 1000 mm, with annual snowfall reaching ~ 260 cm (Environment Canada, 2022). The Gaspé Peninsula is generally snow-covered from mid-November to late April. The study area occurs in the balsam fir (*Abies balsamea*) – yellow birch (*Betula alleghaniensis*) bioclimatic domain, where balsam fir, eastern white cedar (*Thuja occidentalis*), white spruce (*Picea glauca*), yellow birch, white birch (*Betula papyrifera*), and maples (*Acer* spp.) are the dominant tree species (Pinna et al. 2009). While no timber harvesting occurred in the national park territory since 1970, the outlying area is still actively managed, creating a landscape dominated by young forests interspersed with old-growth coniferous stands. Instead, Forillon National Park is predominantly composed of mixed and second growth hardwood stands.

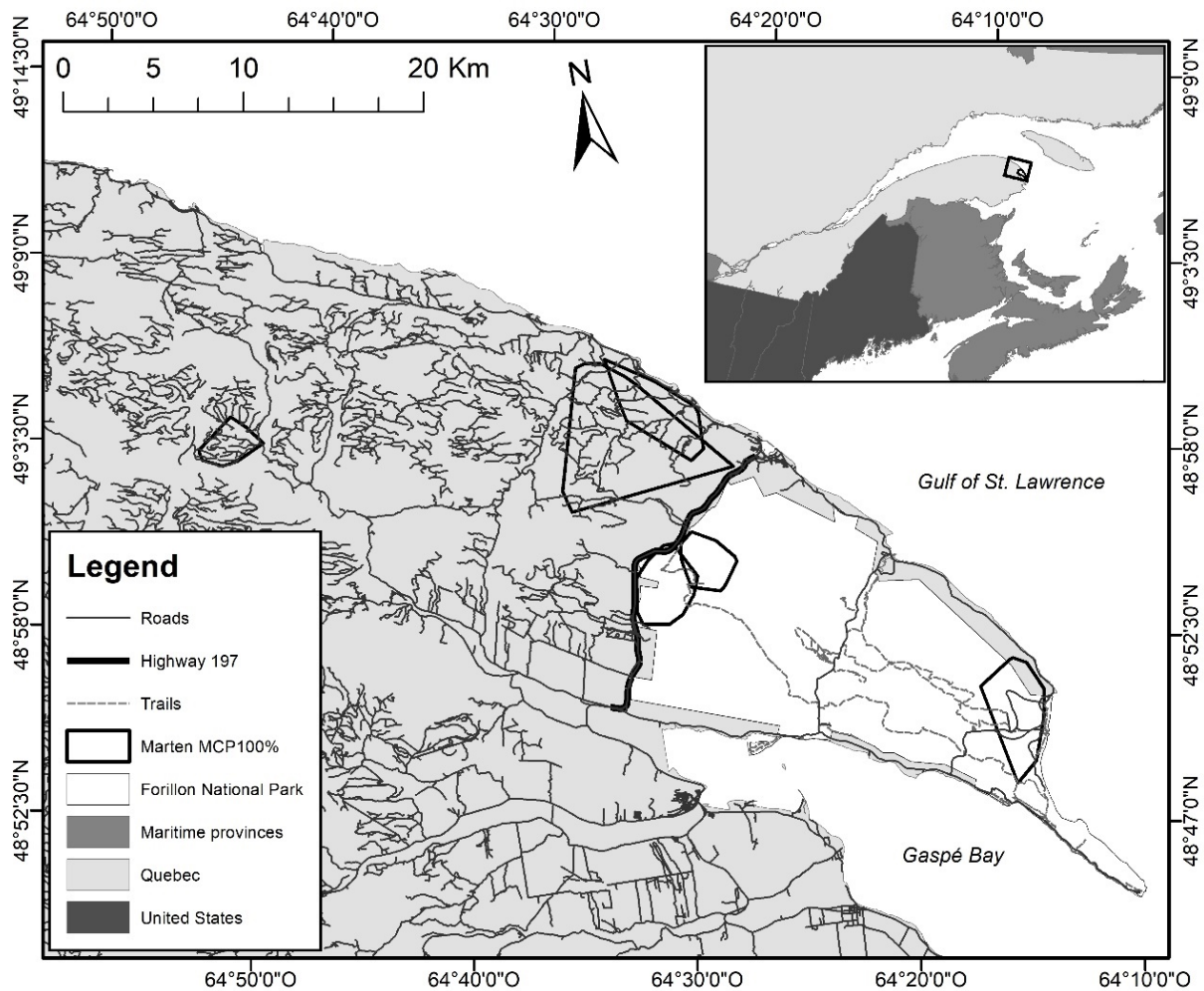


Figure 2.1. Map of our study area located in eastern Québec, Canada (top-right insert), which covers Forillon National Park (white polygon) and the surrounding public and private lands west of Highway 197 (thick black line). The map also shows the home range of six martens (polygons), roads (solid lines), and hiking trails (dotted lines).

Capture, handling, and collaring protocols

We captured martens using certified live traps (Tomahawk model 202, Wisconsin, USA, and Havahart model 1078, Pennsylvania, USA) deployed between September and December 2020. We placed traps in wooden boxes covered with fir branches and fixed them on raised tree trunks to protect captured animals from harsh weather conditions and potential predators. We baited traps with beaver (*Castor canadensis*) meat and added a commercial scent lure (XLDC, extra long-distance calls, Forget Lures Inc.) on a tree outside the trap. The bait was replaced as needed, and

the lure was refreshed every week. We visited all capture sites daily before noon to minimize the time captured animals spent in the traps. We anesthetized captured martens with an intramuscular injection of BAM (combination of butorphanol, azaperone and medetomidine; Wildlife Pharmaceuticals, Inc., Windsor, Colorado, USA), and fitted them with *Litetrack 20* GPS collars (Lotek Engineering Inc, Newmarket, Ontario, Canada) if they weighed ≥ 650 g to make sure that the collar represents $<3\%$ of their body weight. GPS collars were programmed to attempt location fixes every 6 h, to cover nearly 10 months. Once the manipulations were completed, we reversed the effects of the anesthesia with an intramuscular injection of both atipamezole and naltrexone (Wildlife Pharmaceuticals, Inc., Windsor, Colorado, USA) and released martens at their point of capture once they were fully recovered. Our American marten trapping and manipulation protocols were approved by the Animal Care Committee of the Université du Québec à Rimouski (2020–2022, certificate #CPA-81-20-221) and adhere to the guidelines of the American Society of Mammalogists (Sikes et al., 2016).

Collection and processing of GPS location data

From September 2020 to June 2021, we collected GPS data from collared martens. We attempted to locate martens using a portable 3-element Yagi antenna connected to a VHF receiver (PinPoint VHF Commander, Lotek Engineering Inc, Newmarket, Ontario, Canada). Once an animal was located, we approached the signal until the radio receiver was able to download GPS locations (~ 100 m). Nevertheless, the majority of the data was recovered through recaptures or trapped individuals. We then discarded GPS outliers, i.e., locations with high dilution of precision (2D and 3D fixes with $DOP > 10$; D'Eon and Delparte, 2005, Cargnelutti et al., 2007). Location data were visualized and processed using R 4.1.1. (R Core Team 2021).

Fine-scale habitat characterization

To conduct our habitat selection analysis at the 4th scale of selection (*sensu* Johnson, 1980), we characterized forest structure and composition on a subset of marten locations collected between September 2020 and June 2021. To reflect seasonal variation in resource selection, we partitioned GPS locations into two periods: the “snow” period (from November 15th to April 11th)

and the “snow-free” period (from April 12th to November 14th). We used the snow accumulation data from the Gaspé weather station (Environment Canada, 2020) to determine the beginning and end dates of each period. We used a stratified sampling approach and sampled, for each period, 50 marten locations ($\bar{x} = 8$ per animal) and 50 random locations for a total of 200 sampling sites; the random points were used to represent the sites available to an individual (Leclerc et al., 2012). Home ranges were delineated with 100% minimum convex polygons (Mohr, 1947) to emphasize the contrast between used and available locations (Gillies et al., 2006). We distributed the sampling equally among all individuals to avoid one marten having a disproportionate influence. Additionally, we maintained a minimum distance of 100 m between different sampling sites to ensure sample independence (Bowman and Robitaille, 1997). We used ArcGIS 10.7.1. (ESRI 2021) and R 4.1.1. (R Core Team 2021) software to perform spatial analyses and the selection of sampling sites ($n = 200$).

When visiting each sampling site, we measured 8 habitat characteristics to describe forest structure and composition in an 11.28 m radius (400 m²) circular plot. We measured percent canopy closure using a spherical densitometer centered on each sampling site and averaging values taken in each cardinal direction (Lemmon, 1956). We considered all features likely to provide overhead cover, such as leaves, branches and tree trunks, and assessed canopy closure separately for coniferous and deciduous tree species. We counted, identified to the species level, and measured the diameter at breast height (i.e., 1.3 m above ground level, hereafter DBH) of all trees with a DBH ≥ 9.1 cm (Potvin et al., 1999). We also counted and measured the DBH of all snags ≥ 9.1 cm. We measured the percentage of lateral cover, i.e., the visual obstruction caused by all horizontal features, at 15 m from the center of the plot in each cardinal direction using a 2 m high vegetation profile board (Nudds, 1977). We estimated lateral cover between 0 and 2 m high for the snow-free period and between 1 and 2 m high for the snow-covered period because snow cover typically reaches at least 1 m high in our study area (Environment Canada, 2022). We also estimated the lateral cover in a kneeling position to approximate the height of a marten’s head. Finally, we counted all items of coarse woody debris with a diameter ≥ 9.1 cm intercepting a 15 m transect in a cardinal direction selected randomly using a four-sided die (adapted from Bertrand and Potvin, 2003).

Statistical analyses

We used resource selection functions (hereafter RSFs; Manly et al., 2002) to assess the habitat selection of American martens at Johnson's 4th order of selection (*sensu* Johnson, 1980). For each period, we used conditional logistic regression (Breslow et al. 1978) to compare habitat characteristics found at the sites used by martens (i.e., GPS locations) with those found at the sites available in individual home ranges (i.e., random locations). To account for inter-individual variation in resource selection, we used individuals as a conditional stratum. Before conducting our analyses, we checked for multicollinearity between all our independent variables using the variation inflation factor (VIF; Graham, 2003). For each period, we built different candidate models representing plausible biological hypotheses and ranked them with the Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AIC_c; Burnham and Anderson, 2003). Then, we evaluated the robustness of the top-ranked models using k-fold cross validation and Spearman rank coefficient (Boyce et al., 2002). Candidate models represent groups of environmental variables known to influence fine-scale habitat selection of martens: prey availability (Koehler and Hornocker, 1977; Godbout and Ouellet, 2010), predator avoidance (Bull et al., 2005) and thermoregulation constraints (Buskirk et al., 1989; Corn and Raphael, 1992) (see Table 1 for model description). We used conifer canopy closure (%), lateral cover (%), and coarse woody debris (m³·ha⁻¹) as proxies to describe prey availability, as some marten prey species (e.g., snowshoe hare and voles) are positively associated with these environmental variables (Beaudoin et al. 2004; Etcheverry et al. 2005). Tree diameter (cm), conifer canopy closure and lateral cover were used as proxies to describe predator avoidance, since these variables are known to provide escape cover from terrestrial and avian predators (Godbout and Ouellet, 2010). Large snags (DBH > 20 cm; stems·ha⁻¹) and coarse woody debris were used as proxy variables to describe thermal constraints, as these structures are known to provide protection against harsh weather conditions (Porter et al. 2005). For both annual periods, the first three models allowed us to evaluate the respective influence of prey availability, predation risk and thermoregulation constraints on marten habitat selection patterns, while the fourth model allowed us to assess whether habitat selection patterns represent trade-offs between these limiting factors (see Table 1). We used R 4.1.1. (R Core Team 2021) to perform all statistical analyses.

RESULTS

Animal captures

From September to December 2020, we captured 16 individual martens (14 males and 2 females) over 1935 trap nights and fit 10 males (≥ 650 g) with GPS collars. We relocated 6 martens between January and June 2021, from which we collected a total of 1194 GPS locations, including 725 locations recorded during the snow-free period and 469 during the snow-covered period. After removing location errors, we had a total of 1038 GPS locations of which 640 and 398 were recorded during the snow-free and the snow-covered periods respectively.

Fine-scale resource selection during the snow-free period

Habitat selection patterns of American martens were best explained by model 4 (i.e., the complete model), which included variables referring to prey availability, predator avoidance and thermoregulation constraints (Table 2.1). The probability of marten occurrence was higher at sites containing a high percentage of both conifer canopy closure and lateral cover in the strata 0–2 m above ground level (Table 2.2, see Figure SM1 in Supplementary Materials). In addition, compared to random sites, martens selected sites where the density of large-diameter snags (DBH > 20 cm) was greater (Table 2.2). The top-ranked model had a relatively good fit, with a Spearman r_s of 0.79 ± 0.12 .

Fine-scale resource selection during the snow-covered period

During this period, model 4 (i.e., the complete model) was also the most parsimonious model (Table 1). However, model 1, which included only variables relating to prey availability, also provided comparable support to our data ($\Delta AIC_c = 0.18$, Table 2.1). Nevertheless, we only discuss the results of model 4 as it contains all the habitat covariates used in model 1 (but see Table SM2 in Supplementary Materials for the coefficients and 95% CI of model 1). The percentage of conifer canopy closure and the volume of coarse woody debris were positively correlated with the probability of marten occurrence (Table 2.2, see Figure SM2 in Supplementary Materials).

Further, martens tended to select sites with a greater density of large-diameter snags and a higher percentage of lateral cover between 1 – 2 m above ground level (Table 2.2). However, as these variables were only marginally significant, these results should be interpreted with caution. The result of the cross-validation was lower than that of the snow-free model, with a Spearman r_s of 0.62 ± 0.14 , but was still satisfying considering our limited sample size.

Table 2.1. Candidate models used to describe marten habitat selection during two contrasting periods in Forillon National Park and its periphery (Québec, Canada) between 2020 and 2021. Candidate models are presented with their number of parameters (K), log-likelihood (LL), and difference in AIC_c (Δ AIC_c). The most parsimonious model (for each season) is shown in bold.

Hypotheses	Variables	K	LL	Δ AIC _c
<i>Snow-free period</i>				
1 – Prey availability	Coniferous canopy closure + Coarse woody debris + Lateral cover (0–2 m above ground level)	3	-35.17	5.16
2 – Predator avoidance	Tree diameter + Coniferous canopy closure + Lateral cover (0–2 m above ground level)	3	-35.20	5.22
3 – Thermoregulation	Snag density (DBH > 20 cm) + Coarse woody debris	2	-55.89	44.59
4 – Complete	Model 1 + Model 2 + Model 3	5	-30.59	0.00
<i>Snow-covered period</i>				
1 – Prey availability	Coniferous canopy closure + Coarse woody debris + Lateral cover (1–2 m above ground level)	3	-41.88	0.18
2 – Predator avoidance	Tree diameter + Coniferous canopy closure + Lateral cover (1–2 m above ground level)	3	-52.97	22.36
3 – Thermoregulation	Snag density (DBH > 20 cm) + Coarse woody debris	2	-46.37	7.16
4 – Complete	Model 1 + Model 2 + Model 3	5	-39.79	0.00

Table 2.2. Coefficients (β) and 95% confidence interval (95% IC [lower bound: upper bound]) of the covariates used in the most parsimonious model to describe marten habitat selection during two annual periods in Forillon National Park and its periphery (Québec, Canada) between 2020 and 2021. Significant variables are shown in bold.

Model	Variables	Snow-free period		Snow-covered period	
		β	95% CI	β	95% CI
4 – Complete	Tree diameter	-0.091	[-0.274:0.093]	-0.092	[-0.215:0.031]
	Snag density (DBH> 20 cm)	0.698	[0.207:1.189]	0.303	[-0.025:0.632]
	Coarse woody debris	-0.002	[-0.012:0.007]	0.016	[0.008:0.024]
	Coniferous canopy closure	0.050	[0.028:0.072]	0.021	[0.005:0.038]
	Lateral cover (0–2 m above ground level)	0.100	[0.049:0.150]	-	-
	Lateral cover (1–2 m above ground level)	-	-	0.027	[-0.001:0.056]

DISCUSSION

Our study aimed at describing fine-scale habitat selection patterns of the American marten during two contrasted periods of the year using high-fix rate GPS collars. We showed that annual periods, which are typically not considered when studying the habitat selection of martens (Tweedy et al., 2019), play an important role in explaining fine-scale habitat selection. Our results indicate that proxy variables of prey availability, predation risk, and thermoregulation constraints influenced marten habitat selection during both annual periods, providing limited support to the hypothesis that the fine-scale habitat selection patterns of martens are driven by prey availability and predator avoidance in summer, but by prey availability, predation risk, and thermoregulation constraints during winter.

Fine-scale resource selection during the snow-free period

In accordance with our predictions, martens were more likely to use sites with characteristics that favor prey availability and predator avoidance. Firstly, the probability of marten occurrence was higher when the density of conifer canopy closure and lateral cover 0–2 m above ground level were high. Although we did not directly measure prey availability, studies conducted close to our study area showed that conifer canopy closure and lateral cover favored two major prey species of marten: the snowshoe hare (*Lepus americanus*; Beaudoin et al., 2004) and the red-backed vole (*Myodes gapperi*; Etcheverry et al., 2005), which are both present in our study area. Lateral cover is known to reduce the hunting efficiency of predators by providing physical refugia for prey (White and Berger, 2001) or by impeding the movements of predators across the landscape (Whittington et al., 2005). However, lateral cover could also increase hunting efficiency if it reduces the escape ability of prey (Lima, 1992) or makes predators less visible to prey (Moreno et al., 1996). In line with this, Andruwski et al. (2008) showed that American martens captured more prey in structurally complex stands than in simpler ones, even though prey density was similar in both stand types, suggesting that complex structural features may enhance, rather than

diminish, marten hunting efficiency. On the other hand, lateral cover is known to impede movements of coyotes (*Canis latrans*; Richer et al., 2002; Thibault and Ouellet, 2005) and lynx (*Lynx canadensis*; Murray et al., 1995; Fuller et al., 2004), which are two potential predators of martens in our study area. Therefore, we interpret this association with dense lateral covers as a way for martens to increase prey encounters while segregating from terrestrial predators.

Secondly, collared martens selected sites containing a high density of large diameter snags, suggesting that thermoregulation constraints also influence habitat selection patterns during the snow-free period. Snags, especially larger ones, often contain cavities that provide suitable resting sites used to avoid harsh weather conditions (Zalewski, 1997; Buskirk, 1984). Typically, structures used for resting vary throughout the year, depending on their availability and environmental conditions (Bull et al., 2005). For example, Bull and Heater (2000) showed that American martens used snag cavities year-round, especially in fall and spring when ambient temperatures are cold and rainfall is frequent (Bull and Heater, 2000). Under such weather conditions, martens need dry and insulated resting structures, which can be provided by snag cavities (Martin and Barrett, 1991).

Fine-scale resource selection during the snow-covered period

We found that martens selected sites containing a high volume of coarse woody debris, a structural habitat feature potentially linked to prey availability and thermoregulation. A higher volume of coarse woody debris could intercept snowfall, facilitating access to the subnivium, i.e., the microhabitat at the snow-ground interface (Harmon et al., 1986). Subnivean sites are recognized as suitable marten microhabitats, as they provide prey and thermal cover (Pulliainen, 1973; Buskirk, 1984). In fact, several prey species of martens, such as voles, mice (*Peromyscus* spp.), and shrews (*Sorex* spp.), spend most of the winter under the snowpack (Pruitt, 1984). In addition, subnivean sites are

enclosed, insulated microenvironments that provide thermally efficient resting sites during periods of cold weather (Martin and Barrett, 1991; Sanders et al., 2017).

We also showed that sites with a higher density of conifer canopy closure had a greater probability of use by martens, providing additional support to the hypothesis that prey availability and predator avoidance are important factors influencing marten habitat selection during the snow-covered period. In addition to increased prey availability (Godbout and Ouellet, 2010), a dense conifer canopy closure could provide protective cover from avian predators, such as golden eagles (*Aquila chrysaetos*) and great-horned owls (*Bubo virginianus*) (Hargis and McCullough, 1984; Thompson, 1994). This variable could be even more important during the snow-covered period, as martens are more visible on the snow surface and, therefore, more vulnerable to predation (Bull and Heater, 2000; Buskirk and Powell, 1994).

Finally, our results indicated that martens tend to select sites where the density of large-diameter snags and lateral cover 1–2 m above ground level was high. We suspect that the marginal selection towards these two variables results from our small sample size, which potentially reduces the statistical power of our analyses (as suggested by Hebblewhite and Haydon, 2010). Large snags can also provide thermally efficient resting sites during the snow-covered period, especially in early and late winter when snow accumulations are generally not sufficient to form suitable subnivean resting sites (Bull and Heater, 2000). Moreover, lateral cover can be an important habitat feature for martens during the snow-covered period, as it provides protective cover from terrestrial predators (Chapin et al., 1998) and is a good proxy of prey availability (Litvaitis et al., 1985; Beaudoin et al., 2004). Lateral cover may be of particular importance during the snow-covered period because of the greater visibility of martens in the snow cover (Godbout et Ouellet, 2010).

Limitations

Our results are based on a small sample, i.e., 6 male martens, which potentially limits the generalization of our results to the entire population of martens occupying the Gaspé Peninsula (Lindberg and Walker, 2007; Hebblewhite and Haydon, 2010). Indeed, our small sample size potentially limited our ability to make robust inferences at the population level (Leban et al. 2001). In addition, considering that female martens may have different habitat requirements compared to males (Simons-Legaard et al. 2022), it is unlikely that our results can be inferred to them. However, considering that none of our candidate models was overparametrized, we consider that our results are nevertheless reliable. Moreover, although our GPS collars collected locations over a long period, they did not collect data for two months (i.e., July and August), resulting in an incomplete year of telemetry tracking. Despite these limitations, we consider that the use of GPS collars, rather than VHF transmitters as in most previous studies (e.g., Bowman and Robitaille, 1997; Godbout and Ouellet, 2010; Wiebe et al., 2014), allowed us to establish more precise and fine-scale associations between marten behaviour and habitat characteristics (Cagnacci et al., 2010). Indeed, our GPS collars collected ~ 1,200 GPS locations distributed over 10 months and at different periods of the daily cycle (i.e., day and night), which allowed us to discern variations in habitat selection patterns in response to temporal changes in environmental conditions.

Conclusions

Our results add further support to previous studies which reported that American martens attempt to maximize prey intake, while reducing predation risk and thermoregulation constraints by selecting sites with closed canopy cover and coarse woody debris (Bowman and Robitaille, 1997; Wiebe et al., 2014). However, we showed that martens in our study area are dealing with the same limiting factors during the snow-free period, while selecting for different features, such as closed canopies, dense lateral cover, and large-diameter snags. Therefore, our study demonstrates that assessing habitat selection over multiple periods can

provide important ecological insights that are not necessarily provided in studies using a single biological period. Finally, by identifying the habitat characteristics that best explain marten use in forest stands during two distinct periods, our results will help guide management and conservation strategies to address the overall habitat needs of martens in both protected areas and managed landscapes.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Parks Canada and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Discovery Grant to M.-H. St-Laurent) for financial support. We are also thankful to P. Paradis, S. Pronovost, F. Tremblay, C. Martineau, A. Plouffe-Leboeuf, and É. Bergeron for capturing and collaring martens, and L. Tassi for field assistance during vegetation surveys. Special thanks to Dr. D. McRuer for capturing and collaring martens at the beginning of the fieldwork and for his valuable advice during the whole project, and to B. McCleave for his technical support with GPS collars. Finally, we are grateful to K. Malcolm, M. Cheveau, J. Bêty and two anonymous reviewers who reviewed an earlier version of this paper and contributed to its publication.

REFERENCES

- Andruskiw M. J., Fryxell J. M., Thompson I. D., Baker J. A. 2008. Habitat-mediated variation in predation risk by the American marten. *Ecology* 89(8):2273–2280.
- Apps C.D., McLellan B., Kinley T.A., Flaa J. 2001. Scale-dependent habitat selection by mountain caribou, Columbia Mountains, British Columbia. *Journal of Wildlife Management* 65(1):65–77.
- Arnett E.B., Kroll A. J., Duke S.D. 2010. Avian foraging and nesting use of created snags in intensively managed forests of western Oregon, USA. *Forest Ecology and Management* 260(10):1773–1779.
- Banks S.A., Skilleter G. A. 2007. The importance of incorporating fine-scale habitat data into the design of an intertidal marine reserve system. *Biological Conservation* 138:13–29.
- Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G.O.U., Swartz B., Quental T.B., Marshall C., McGuire J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Mersey B., Ferrer E.A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471 (7336): 51–57.
- Beaudoin C., Crête M., Huot J., Etcheverry P., Côté S. D. 2004. Does predation risk affect habitat use in snowshoe hares? *Écoscience* 11(4):370–378.
- Beese W. J., Deal J., Dunsworth B. G., Mitchell S. J., Philpott T. J. 2019. Two decades of variable retention in British Columbia: a review of its implementation and effectiveness for biodiversity conservation. *Ecological Processes* 8:1–2.
- Bertrand N., Potvin F. 2003. Caractérisation des habitats fauniques : méthodologie et résultats observés. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Québec ; p. 1–52.
- Betts M. G., Yang Z., Hadley A. S., Smith A. C., Rousseau J. S., Northrup J. M., Nocera J. J., Gorelick N., Gerber B. D. 2022. Forest degradation drives widespread avian habitat population declines. *Nature Ecology & Evolution* 6: 709-719.
- Bouget C., Parmain G., Gilg O., Noblecourt T., Nusillard B., Paillet Y., Pernot C., Larrieu L., Gosselin F. 2014. Does a set-aside conservation strategy help the restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Animal Conservation* 17:342–353.
- Bowman J. C., Robitaille J.-F. 1997. Winter habitat use of American martens, *Martes americana*, within second-growth forest in Ontario, Canada. *Wildlife Biology* 3:97–105.

- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S. E., Schmiegelow F. K. A. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157:281–300.
- Boyce M.S. 2006. Scale of resource selection functions. *Diversity and Distributions* 12:269–276.
- Breslow N. E., Day N. E., Halvorsen K. T., Prentice R.L., Sabai C. 1978. Estimation of multiple relative risk functions in matched case-control studies. *American Journal of Epidemiology* 108:299–307.
- Bull E. L., Heater T.W. 2000. Resting and denning sites of American martens in Northeastern Oregon. *Northwest Science* 74:179–185.
- Bull E. L., Heater T.W., Shepherd J. F. 2005. Habitat Selection by the American Marten in Northeastern Oregon. *Northwest Science* 79:37–43.
- Burnham K. P., Anderson D. R. 2003. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science.
- Buskirk S. W. 1984. Seasonal use of resting sites by marten in south-central Alaska. *Journal of Wildlife Management* 48:950–953.
- Buskirk S. W., Forrest S.C., Raphael M.G., Harlow H.J. 1989. Winter Resting Site Ecology of Marten in the Central Rocky Mountains. *The Journal of Wildlife Management* 53:191–196.
- Buskirk S. W., Powell R. A. 1994. Habitat ecology of fishers and American martens. In: Buskirk S. W., Harestad A. S., Raphael M.G., Powell R. A., editors. *Martens, Sables, and Fishers: Biology and Conservation*. Cornell University Press, Ithaca, New York; p. 283–296.
- Buskirk S. W., Ruggiero L. F. 1994. American marten. In: Ruggiero L. F., Aubry K. B., Buskirk S. W., Lyon L. J., Zielinski W. J., editors. *The scientific basis for conserving forest carnivores: American marten, fisher, lynx, and wolverine in the western United States*. U.S. Forest Service, Rocky Mountain Research Station, General Technical Report 254, Fort Collins, Colorado, USA; p. 7-30.
- Cagnacci F., Boitani L., Powell R.A., Boyce M.S. 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:2157–2162.
- Cargnelutti B., Coulon A., Hewison A. J. M., Goulard M., Angibault J.-M., Morellet N. 2007. Testing global positioning system performance for wildlife monitoring using mobile collars and known reference points. *Journal of Wildlife Management* 71:1380–1387.

- Chapin T. G., Harrison D. J., Phillips D. M. 1997. Seasonal habitat selection by marten in an untrapped forest preserve. *Journal of Wildlife Management* 61: 707-717.
- Chapin T. G., Harrison D. J., Katnik D. D. 1998. Influence of landscape pattern on habitat use by American marten in an industrial forest. *Conservation Biology* 12: 1327-1337.
- Chase J.M., Blowes S.A., Knight T. M., Gerstner K., May F. 2020. Ecosystem decay exacerbates biodiversity loss with habitat loss. *Nature* 584:238–243.
- Cooke S. J., Hinch S. G., Wikelski M., Andrews R. D., Kuchel L. J., Wolcott T.G., Butler P. J. 2004. Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 19:334–343.
- Corn J.G., Raphael M.G. 1992. Habitat Characteristics at Marten Subnivean Access Sites. *The Journal of Wildlife Management* 56:442–448.
- Coulon A., Morellet N., Goulard M., Cargnelutti B., Angibault J.-M., Hewison A. J. M. 2008. Inferring the effects of landscape structure on roe deer (*Capreolus capreolus*) movements using a step selection function. *Landscape Ecology* 23:603-614.
- D’eon R.G., Delparte D. 2005. Effects of radio-collar position and orientation on GPS radio collar performance, and the implications of PDOP in data screening. *Journal of Applied Ecology* 42:383–388.
- Dussault C., Ouellet J.-P., Courtois R., Huot J., Breton L., Jolicoeur H. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* 28: 619-628.
- Ellington E. H., Muntz E.M., Gehrt S.D. 2020. Seasonal and daily shifts in behavior and resource selection: how a carnivore navigates costly landscapes. *Oecologia* 194:87-100.
- Environment and Climate Change Canada. 2020. Historical Data: Weather and Climate. https://climate.weather.gc.ca/historical_data/search_historic_data_e.html.
- Environment and Climate Change Canada. 2022. Historical Data: Weather and Climate. https://climate.weather.gc.ca/historical_data/search_historic_data_e.html.
- ESRI. 2021. ArcGIS Desktop. Version 10.8.2. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redlands, California, USA.
- Etcheverry P., Ouellet J.-P., Crête M. 2005. Response of small mammals to clear-cutting and precommercial thinning in mixed forests of southeastern Quebec. *The Canadian Journal of Forest Research* 35:2813–2822.

- Ettwein A., Korner P., Lanz M., Lachat T., Kokko H., Pasinelli G. 2020. Habitat selection of an old-growth forest specialist in managed forests. *Animal Conservation* 23:547–560.
- Fuller A. K., Harrison D. J., Lachowski H. J. 2004. Stand scale effects of partial harvesting and clearcutting on small mammals and forest structure. *Forest Ecology and Management* 191:373–386.
- Gilbert J. H., Zollner P. A., Green A. K., Wright J. L., Karasov W. H. 2009. Seasonal field metabolic rates of American martens in Wisconsin. *The American Midland Naturalist* 162:327–334.
- Gillies C.S., Hebblewhite M., Nielsen S. E., Krawchuk M. A., Aldridge C.L., Frair J. L., Saher D. J., Stevens C. E., Jerde C. L. 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology* 75:887–898.
- Gilioli K.C., Kéry M., Guimarães M. 2018. Unraveling fine-scale use for secretive species: when and where toads are found when not breeding. *PLoS ONE* 13: e0205304.
- Godbout G., Ouellet J.-P. 2010. Fine-scale habitat selection of American martens at the southern fringe of the boreal forest. *Ecoscience* 17:175–185.
- Graham M. H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84:2809–2815.
- Hall E.R. 1981. *The mammals of North America*. 2nd ed. Vol 1. Wiley.
- Hargis C. D., McCullough D. R. 1984. Winter diet and habitat selection of marten in Yosemite National Park. *Journal of Wildlife Management* 48:140–146.
- Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Lienkaemper G.W., Cromack K., Cummins K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. In: Macfadyen A., Ford E. D., editors. *Advances in Ecological Research* 15:133–302.
- Hebblewhite M., Haydon D. T. 2010. Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:2303–2312.
- Holbrooke J.D., Squires J.R., Olson L.E., DeCesare N.J., Lawrence R.L. 2017. Understanding and predicting habitat for wildlife conservation: the case of Canada lynx at the range periphery. *Ecosphere* 8(9): e01939.
- Huon M., Planque Y., Jessopp M.J., Cronin M., Caurant F., Vincent C. 2021. Fine-scale foraging habitat selection by two diving central place foragers in the northeast Atlantic. *Ecology and Evolution* 11:12349–12363.

- Johnson D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65–71.
- Johnson, C. J., Nielsen, S. E., Merrill, E. H., McDonald, T. L., Boyce, M.S. 2006. Resource selection functions based on use-availability data: theoretical motivation and evaluation methods. *The Journal of Wildlife Management* 70:347–357.
- Koehler G. M., Hornocker M. G. 1977. Fire effects on marten habitat in the Selway Bitterroot Wilderness. *Journal of Wildlife Management* 41:500–505.
- Laliberté A.S., Ripple W.J. 2004. Range contractions of north American carnivores and ungulates. *BioScience* 54:123–138.
- Leclerc M., Dussault C., St-Laurent M.-H. 2012. Multiscale assessment of the impacts of roads and cutovers on calving site selection in woodland caribou. *Forest Ecology and Management* 286:59–65.
- Lemmon P. E. 1956. A spherical densitometer for estimating forest overstory density. *Forestry Science* 2:314–320.
- LeRoux D.S., Ikin K., Lindenmayer D. B., Manning A.D., Gibbons P. 2014. The future of large old trees in urban landscape. *PLoS ONE* 9: e99403.
- Lima S.L. 1992. Strong preferences for apparently dangerous habitats? A consequence of differential escape from predators. *Oikos* 64:597–640.
- Lindberg M. S., Walker J. 2007. Satellite telemetry in avian research and management: sample size considerations. *Journal of Wildlife Management* 71:1002–1009.
- Lindenmayer D.B., Laurance W.F., Franklin J.F., Likens G.E., Banks S.C., Blanchard W., Gibbons P., Ikin K., Blair D., McBurney L., Manning A.D., Stein J.A.R. 2014. New policies for old trees: averting a global crisis in a keystone ecological structure. *Conservation Letters* 7:61-69.
- Litvaitis J. A., Sherburne J. A., Bissonette. 1985. Influence of understory characteristics on snowshoe hare habitat use and density. *Journal of Wildlife Management* 49(4): 866–873.
- Manly B.F.J., McDonald L. L., Thomas D. L., McDonald T. L., Erickson W. P. 2002. *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*, 2nd ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Martelo J., Grossman G. D., Magalhães M. F. 2021. Habitat selection and foraging success by an endangered Mediterranean cyprinid: implications for habitat restoration. *Hydrobiologia* 848: 5187-5202.

- Martin S. K., Barrett R. H. 1991. Resting site selection by martens at Sagehen Creek, California. *Northwestern Naturalist* 72:37–42.
- Martin J., Tolon V., Van Moorter B., Basille M., Calenge C. 2009. On the use of telemetry in habitat selection studies. In: Barculo D., Daniels J., editors. *Telemetry: research, technology, and applications*. Nova Science Publishers, Hauppauge, New York; p. 37–55.
- Martin M. E., Moriarty K.M., Pauli J.N. 2021. Landscape seasonality influences the resource selection of a snow-adapted forest carnivore, the Pacific marten. *Landscape Ecology* 36:1055–1069.
- Mayor S.J., Schneider D.C., Schaefer J. A., Mahoney S.P. 2009. Habitat selection at multiple scales. *Écoscience* 16 :238–247.
- McCann N. P., Zollner P. A., Gilbert J. H. 2014. Bias in the use of broadscale vegetation data in the analysis of habitat selection. *Journal of Mammalogy* 95:369–381.
- McMahon L.A., Rachlow J.L., Shipley L.A., Forbey J.S., Johnson T.R., Olsoy P.J. 2017. Evaluation of micro-GPS receivers for tracking small-bodied mammals. *PLoS ONE* 12: e0173185.
- Mohr C. O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals, *American Midland Naturalist Journal* 37:223–249.
- Moreno S., Villafuerte R., Delibes M. 1996. Cover is safe during the day but dangerous at night: the use of vegetation by European wild rabbits. *Canadian Journal of Zoology* 74:1656-1660.
- Murray D. L., Boutin S., O’Donoghue M., Nams V.O. 1995. Hunting behavior of a sympatric felid and canid in relation to vegetative cover. *Animal Behavior* 50:1203–1210.
- Noon B. R., Blakesley J. A. 2006. Conservation of the northern spotted owl under the Northwest Forest Plan. *Conservation Biology* 20: 288-296.
- Northrup J.M., Hooten M. B., Anderson C. R. Jr., Wittemyer G. 2013. Practical guidance on characterizing availability in resource selection functions under a use-availability design. *Ecology* 94:1456-1463.
- Nudds T. D. 1977. Quantifying the vegetative structure of wildlife cover. *Wildlife Society Bulletin* 5:113–117.
- Payer D.C., Harrison D. J. 2003. Influence of forest structure on habitat use by American martens in an industrial forest. *Forest Ecology and Management* 179:145–156.

- Pimm S. L., Jenkins C. N., Abell R., Brooks T. M., Gittleman J. L., Joppa L.N., Raven P.H., Roberts C. M., Sexton J. O. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344: 1246752.
- Pinna, S., Malenfant A., Hébert B., Côté M. 2009. Portrait forestier historique de la Gaspésie. Consortium en foresterie Gaspésie-Les-îles. Gaspé, 204 p.
- Pop M.I., Losif R., Miu I.V., Rozyłowicz L., Popescu V.D. 2018. Combining resource selection functions and home-range data to identify habitat conservation priorities for brown bears. *Animal Conservation* 21:352–362.
- Porter A.D., St. Clair C.C., de Vries A. 2005. Fine-scale selection by martens during winter in a young deciduous forest. *Canadian Journal of Forest Research* 35:901–909.
- Potvin F., Bélanger L., Lowell K. 1999. Validité de la carte forestière pour décrire les habitats fauniques à l'échelle locale : une étude de cas en Abitibi-Témiscamingue. *The Forestry Chronicle* 75 :851–859.
- Pruitt W. O. 1984. Snow and small animals. In: Merritt F. F., editors. *Winter ecology of small mammals*. Special publication of Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, USA; p. 1–8.
- Pulliainen E. 1973. Winter ecology of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in northern Lapland. *Annales Zoologici Fennici* 10:487–494.
- R Development Core Team. 2021. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Recio M.R., Mathieu R., Denys P., Sirguy P., Seddon P.J. 2011. Light-weight GPS-tags, one giant leap for wildlife tracking? An assessment approach. *PLoS One* 6: e28225.
- Richer M.-C., Crête M., Ouellet J.-P., Rivest L.-P., Huot J. 2002. The low performance of forest versus rural coyotes in northeastern north America: inequality between presence and availability of prey. *Écoscience* 9:44–54.
- Sanders R. L., Cornman A., Keenlance P., Jacquot J.J., Unger D. E., Spriggs M. 2017. Resting site characteristics of American marten in the Northern Lower Peninsula of Michigan. *American Midland Naturalist* 177:211–225.
- Sikes R.S., the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2016. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy* 97(3): 663-688.
- Smereka C. A., Frame P.F., Edwards M. A., Frame D.D., Slater O. M., Derocher A. E. 2020. Seasonal habitat selection of cougars *Puma concolor* by sex and reproductive state in west central Alberta, Canada. *Wildlife Biology* 4: wlb.00735.

- Taylor S. L., Buskirk S. W. 1994. Forest microenvironments and resting energetics of the American marten *Martes americana*. *Ecography* 17(3): 249-256.
- Thibault I., Ouellet J.-P. 2005. Hunting behavior of eastern coyotes in relation to vegetation cover, snow conditions, and hare distribution. *Écoscience* 12:466–475.
- Thompson I. D. 1994. Marten populations in uncut and logged boreal forests in Ontario. *Journal of Wildlife Management* 58:272–280.
- Thompson I. D., Colgan P. W. 1994. Marten activity in uncut and logged boreal forests in Ontario. *Journal of Wildlife Management* 58: 280-288.
- Thompson I. D., Fryxell J. M., Harrison D. J. 2012. Improved insight into use of habitat by American martens. In: Aubry K.B, Zielinski W.J, Raphael M.J, Proulx G, Buskirk, S.W., editors. *Biology and Conservation of martens, sables, and fishers*. Cornell University Press, Ithaca, New York; p. 209–230.
- Tweedy P. J., Moriarty K. M., Bailey J. D., Epps C. W. 2019. Using fine scale resolution vegetation data from LiDAR and ground-based sampling to predict Pacific marten resting habitat at multiple spatial scales. *Forest Ecology and Management* 452: 117556.
- Uboni A., Douglas W. S., Mao J. S., Stahler D.R., Vucetich J.A. 2015. Long- and short-term temporal variability in habitat selection of a top predator. *Ecosphere* 6:1–16.
- Wich S. A., Singleton I., Utami-Atmoko S. S., Geurts M. L., Rijksen H. D., van Schaik C. P. 2003. The status of the Sumatran orang-utan *Pongo abelii*: An update. *Oryx* 37: 49-54.
- White K. S., Berger J. 2001. Anti-predator strategies of Alaskan moose: are maternal trade offs influenced by offspring activity? *Canadian Journal of Zoology* 79:2055–2062.
- Whittington J., St-Clair C.C., Mercer C. 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. *Ecological Applications* 15:543–553.
- Wiebe P. A., Thompson I. D., McKague C. I., Fryxell J. M., Baker J. A. 2014. Fine-scale winter resource selection by American martens in boreal forests and the effect of snow depth on access to coarse woody debris. *Écoscience* 21:123–132.
- Wilbert C.J., Buskirk S. W., Gerow K. G. 2000. Effects of weather and snow on habitat selection by American martens (*Martes americana*). *Canadian Journal of Zoology* 78:1691–1696.
- Zalewski A. 1997. Patterns of resting site use by pine marten (*Martes martes*) in Bialowieza National Park (Poland). *Acta Theriologica* 42:153–168.

Zhang M., Liu Z., Teng L. 2013. Seasonal habitat selection of the red deer (*Cervus elaphus alxaicus*) in the Helan Mountains, China. *Zoologia* 30:24–34.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Table SM2. Coefficients β) and 95% confidence interval (95% IC [lower bound: upper bound]) of the covariates used in the 2nd best model to describe marten habitat selection during two annual periods in Forillon National Park and its periphery (Québec, Canada) between 2020 and 2021. Significant variables are shown in bold.

Model	Variables	Snow-free period		Snow-covered period	
		β	95% CI	β	95% CI
1 – Prey availability	Coniferous canopy closure	0.043	[0.025: 0.061]	0.018	[0.002: 0.033]
	Coarse woody debris	0.001	[-0.007: 0.009]	0.015	[0.007: 0.023]
	Lateral cover (0 – 2 m above ground level)	0.087	[0.038: 0.136]	-	-
	Lateral cover (1 – 2 m above ground level)	-	-	0.032	[0.004: 0.060]

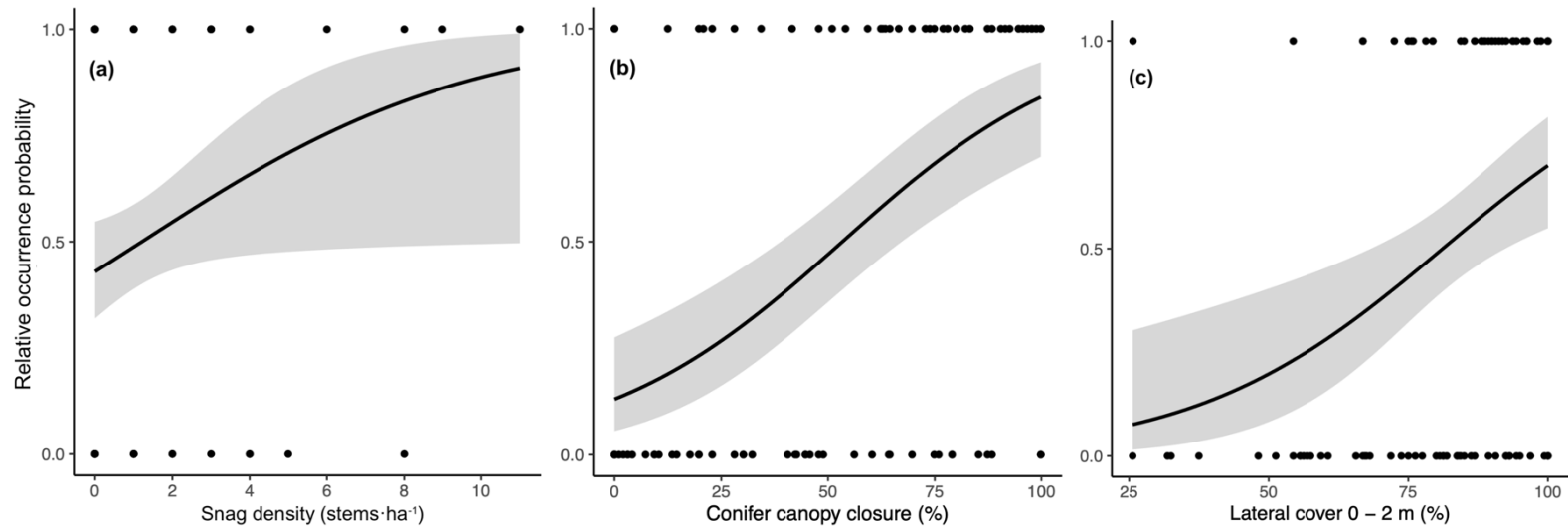


Figure SM2. Relative occurrence probability of American marten predicted according to (a) snag density (DBH > 20 cm; stems·ha⁻¹), (b) conifer canopy closure (%) and (c) lateral cover (%) during the snow-free period in Forillon National Park and its periphery (Québec, Canada) between 2020 and 2021.

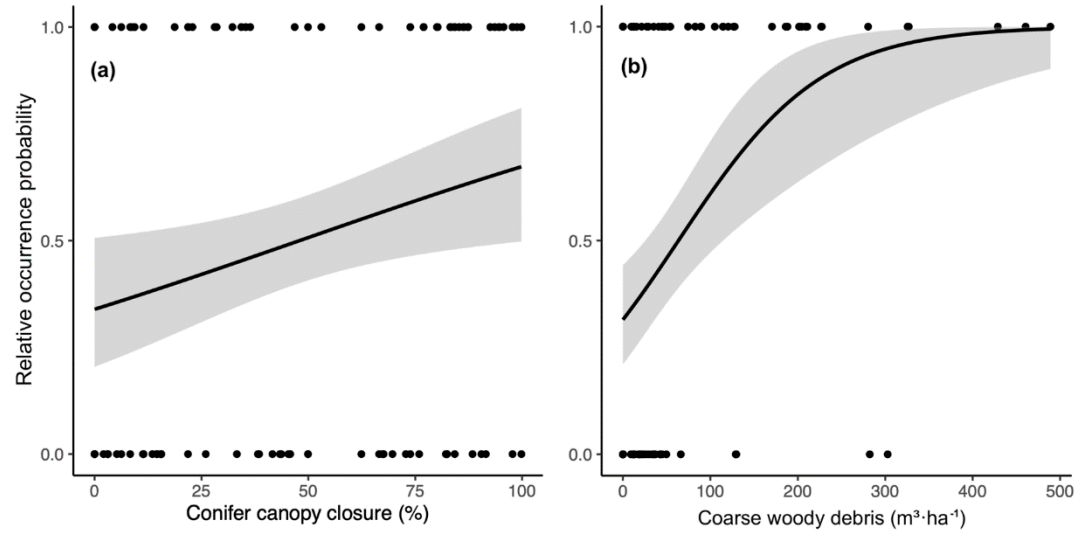


Figure SM3. Relative occurrence probability of American marten predicted according to (a) coniferous canopy closure (%) and (b) volume of coarse woody debris ($\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$) during the snow-covered period in Forillon National Park and its periphery (Québec, Canada) between 2020 and 2021.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif de ce mémoire était de décrire les patrons spatiaux et temporels de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace de la martre d'Amérique dans le parc national Forillon et sa périphérie immédiate. Pour ce faire, il me fallait tout d'abord décrire les patrons saisonniers de sélection d'habitat de la martre d'Amérique au 3^e ordre de Johnson (1980) dans les deux parties de l'aire d'étude, puis utiliser ces patrons comportementaux pour identifier les corridors de connectivité fonctionnelle favorables aux déplacements des martres entre les deux types de territoires. J'ai par la suite décrit les patrons saisonniers de sélection d'habitat des martres à plus fine échelle spatiale, à savoir le 4^e ordre de Johnson (1980).

Retour sur les principaux résultats

Sélection d'habitat au 3^e ordre de Johnson (1980) et connectivité fonctionnelle

Les résultats du premier chapitre ont montré des changements saisonniers dans les patrons de sélection d'habitats de la martre d'Amérique. En effet, nos résultats indiquent que les martres évitaient les milieux ouverts, les habitats à haute altitude ainsi que la proximité aux routes primaires et secondaires durant la période sans neige. Durant la période enneigée, les martres évitaient aussi la proximité aux routes secondaires, mais sélectionnaient les habitats à haute altitude ainsi que la proximité aux routes primaires et aux structures récréatives. Nos résultats sont conformes, en partie, avec ceux d'autres études qui ont observé un évitement des milieux ouverts (Poole et al., 2004), des structures linéaires (Roloff et al., 2020) en été et une sélection des habitats à haute altitude durant l'hiver (Sirén et al., 2016) chez la martre d'Amérique. De plus, nos résultats ont montré des variations saisonnières de la connectivité fonctionnelle du paysage pour la martre d'Amérique. En effet, la quantité et la répartition spatiale des habitats favorables et des corridors de connectivité fonctionnelle

différait entre la période sans neige et enneigée. Pour les deux saisons, les corridors de connectivité fonctionnelle étaient principalement composés de jeunes peuplements forestiers, de forêts résineuses matures et de forêts mixtes et décidues matures. À l'inverse, les secteurs contribuant le moins à la connectivité fonctionnelle du paysage étaient majoritairement composés de milieux ouverts. À notre connaissance, peu d'études ont évalué la connectivité fonctionnelle du paysage pour la martre d'Amérique et aucune n'a encore évalué l'influence des changements saisonniers sur la connectivité du paysage pour cette espèce. Par conséquent, comparer nos résultats avec ceux d'autres études est difficile. Toutefois, Cushman et al. (2011) ont montré que la récolte forestière diminuait la connectivité du paysage pour la martre d'Amérique au Wyoming (É.-U.), tandis que Day et al. (2020) ont montré que la modification des modes d'utilisation des terres réduisait la connectivité du paysage pour la martre d'Amérique au Wisconsin (É.-U.) ainsi qu'au Michigan (É.-U.). Nos résultats s'apparentent aussi à ceux de Moriarty et al. (2015) qui ont montré que les peuplements forestiers à structure complexe, c.-à-d., les peuplements denses récoltés et non récoltés, augmentaient la connectivité fonctionnelle du paysage pour la martre du Pacifique (*Martes caurina*) en Californie (É.-U.), alors que les milieux ouverts, c.-à-d., les ouvertures naturelles et les peuplements récemment récoltés, la diminuaient.

Sélection d'habitat au 4^e ordre de Johnson (1980)

Les résultats du deuxième chapitre ont également montré des variations saisonnières dans les patrons de sélection d'habitat des martres, mais cette fois, à plus fine échelle spatiale. Au cours des deux saisons étudiées, la disponibilité des proies, l'évitement des prédateurs et les contraintes de thermorégulation constituaient les facteurs semblant influencer les patrons de sélection d'habitat des martres. Cependant, les martres sélectionnaient différentes caractéristiques structurelles à l'intérieur des peuplements forestiers au cours des deux saisons. Durant la période sans neige, les martres sélectionnaient des sites contenant une plus grande densité de gros chicots, une fermeture de la canopée de conifères plus élevée et un couvert latéral plus dense. Durant la période enneigée, les martres sélectionnaient plutôt les

sites caractérisés par un plus grand volume de débris ligneux grossiers ainsi qu'une fermeture de la canopée de conifères plus élevée. Les résultats de ce chapitre concordent avec ceux d'études antérieures, qui ont montré que la martre d'Amérique sélectionnait des sites avec une fermeture de la canopée de conifère plus dense (Godbout et Ouellet, 2010) et un plus grand volume de débris ligneux grossiers (Wiebe et al., 2014) durant l'hiver.

Contributions théoriques

Dans ce mémoire, nous avons montré que la martre d'Amérique modifiait ses patrons de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace en réponse aux changements saisonniers des caractéristiques naturelles et anthropiques de l'habitat. Par conséquent, ce projet de recherche souligne l'importance de considérer plusieurs fenêtres temporelles lors de l'étude du comportement animal. Il est bien connu que la structure et la composition des paysages ne sont pas fixées dans le temps, mais changent plutôt en fonction des cycles saisonniers et des cycles de perturbations naturelles (p. ex : feux, chablis, épidémies d'insectes) et anthropiques (p. ex : coupes forestières) (Turner et al., 1995 ; Zeller et al., 2020). Cette variabilité temporelle des conditions environnementales peut modifier la disponibilité et la qualité des ressources et conséquemment, modifier les patrons de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace par la faune (Mayor et al., 2009 ; McGarigal et al., 2016). Bien qu'il soit reconnu que les changements temporels des conditions environnementales influencent le comportement de la faune, la connectivité fonctionnelle est souvent évaluée au cours d'une seule période, notamment parce qu'il est difficile de suivre le mouvement des animaux à fine échelle temporelle (Zeller et al., 2020). Toutefois, ne pas tenir compte de la variabilité temporelle des conditions environnementales lors de l'étude de la connectivité fonctionnelle peut entraîner une surestimation (Wilson et al., 2009) ou une sous-estimation (Littlefield et al., 2017 ; Martensen et al., 2017) de la connectivité et conduire à des efforts de gestion et de conservation inefficaces. Selon Zeller et al. (2020), il est important de fournir des outils accessibles et des preuves empiriques pour que la modélisation de la connectivité

fonctionnelle se fasse à plusieurs échelles temporelles. Dans cette optique, notre étude fournit un exemple de méthode pour évaluer les différences de connectivité fonctionnelle entre les saisons et fournit une preuve empirique que les changements temporels des conditions environnementales influencent la connectivité fonctionnelle du paysage pour un petit carnivore.

Contributions appliquées : le cas du parc national Forillon

L'enjeu que représente la route 197 pour la connectivité fonctionnelle du paysage en périphérie du parc national Forillon est une préoccupation majeure depuis plusieurs années. Avec une superficie de 244 km², le parc national Forillon semble trop petit pour assurer le maintien à long terme de plusieurs populations animales, notamment l'orignal (*Alces alces americana*), le lynx du Canada (*Lynx canadensis*), le pékan (*Martes pennanti*) et la martre d'Amérique (Parcs Canada, 2022). Les îlots de forêts situés de part et d'autre de la route 197 représentent potentiellement les seuls liens permettant à ces espèces de se déplacer entre le cœur du parc et les habitats favorables en périphérie. Toutefois, la route 197 représente une barrière – somme toute perméable – aux déplacements de plusieurs espèces, y compris le pékan et la martre d'Amérique (Cameron Trudel, 2011). Au cours des 10 dernières années, Parcs Canada, en collaboration avec l'organisme Conservation de la Nature Canada (CNC), a par conséquent déployé des efforts de conservation pour rétablir un potentiel de connectivité fonctionnelle entre le parc national Forillon et les terres publiques et privées en périphérie. Ces efforts de conservation ont mené à la protection d'un peu plus de 200 hectares de forêts aux abords de la route 197, un apport non négligeable à la protection des liens fonctionnels qui unissent le parc Forillon aux écosystèmes adjacents. Néanmoins, pour maximiser et orienter les efforts de conservation dans le parc Forillon et sa périphérie immédiate, il est essentiel d'identifier l'emplacement des habitats favorables de part et d'autre de la route 197 ainsi que les corridors de connectivité fonctionnelle qui les unit.

Cependant, aucune étude n'avait jusqu'ici modélisé la connectivité fonctionnelle du paysage en périphérie du parc national Forillon.

Globalement, les résultats de ce projet de maîtrise contribueront à améliorer les stratégies d'aménagement du territoire au bénéfice de la population de martre qui occupe le parc national Forillon, en partenariat avec les instances locales, municipales et provinciales ainsi qu'avec les propriétaires des terres privées. Plus précisément, les résultats du premier chapitre nous ont permis de cartographier les habitats favorables (c.-à-d. les noyaux de bons habitats) pour la martre d'Amérique de part et d'autre de la route 197 ainsi que les corridors de connectivité fonctionnelle qui les relient. Par exemple, les figures ci-dessous montrent des secteurs névralgiques de connectivité fonctionnelle pour la martre d'Amérique à plus fine échelle que ce qui est présenté dans le premier chapitre, de part et d'autre de la route 197 durant la période sans neige (Figure 3.1) et la période enneigée (Figure 3.2). Plus précisément, deux secteurs offrent une forte connectivité aux martres durant l'été, l'un entre le parc national Forillon et les terres adjacentes, au nord de la route 197 (Figure 3.1a), l'autre au centre du parc Forillon (Figure 3.1b). Durant la période enneigée, nous avons également identifié deux secteurs à forte connectivité, l'un situé à l'extérieur du parc Forillon, à l'extrémité nord de l'aire d'étude (Figure 3.2a), l'autre entre le parc Forillon et les terres environnantes, au sud de la route 197 (Figure 3.2b).

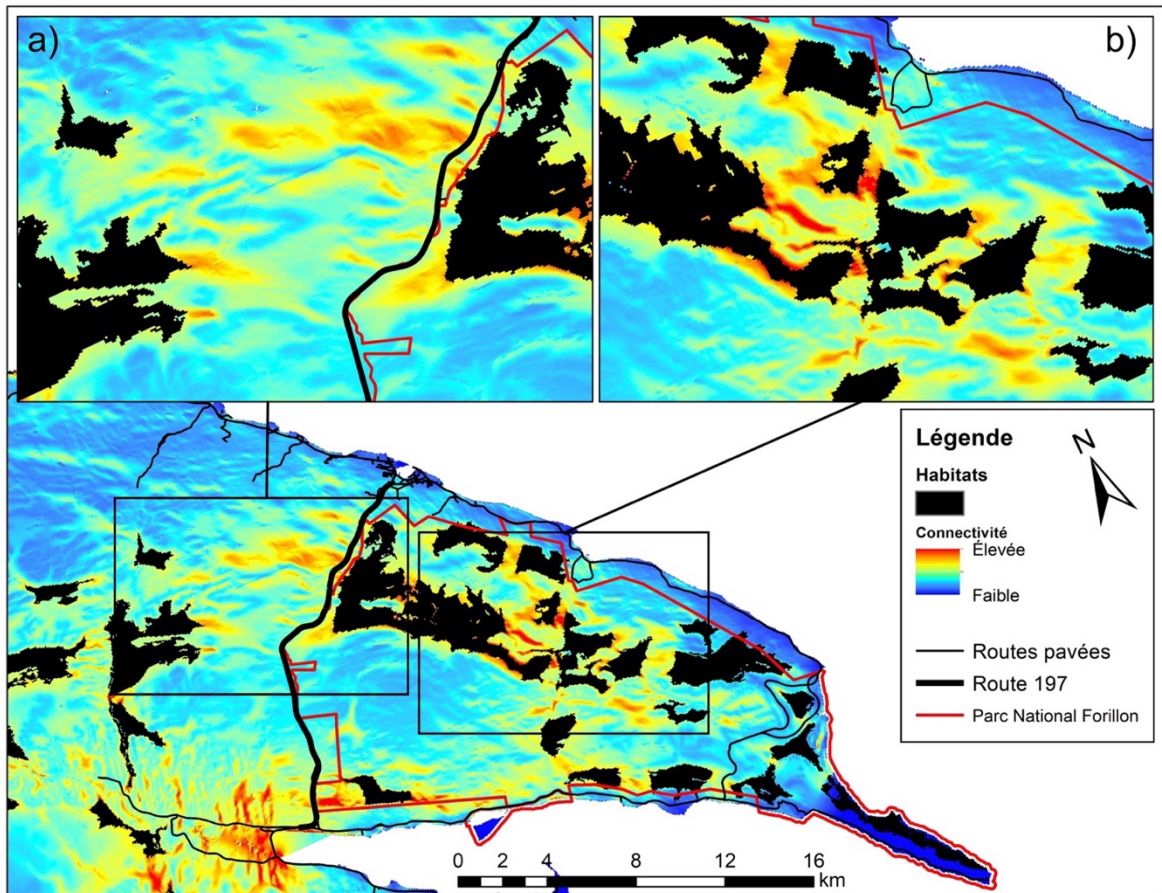


Figure 3.1. Modélisation de la connectivité fonctionnelle du paysage pour la martre d'Amérique dans le parc national Forillon et sa périphérie immédiate (Québec, Canada) durant la période sans neige. Encart sur les secteurs à forte connectivité fonctionnelle, l'un entre le parc national Forillon et les terres environnantes (a), l'autre dans le parc national Forillon (b).

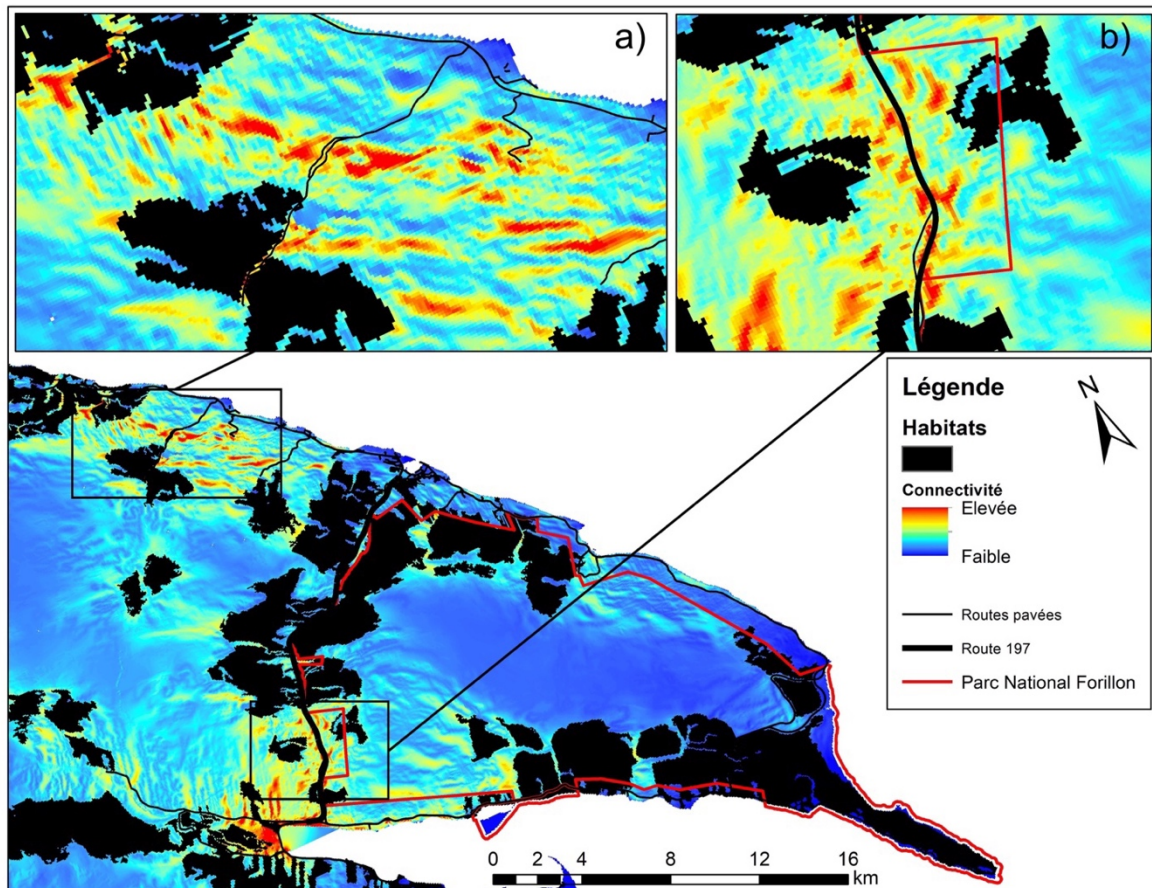


Figure 3.2. Modélisation de la connectivité fonctionnelle du paysage pour la martre d'Amérique dans le parc national Forillon (Québec, Canada) durant la période enneigée. Encart sur les secteurs à forte connectivité fonctionnelle, l'un à l'extérieur du parc national Forillon (a), l'autre entre le parc national Forillon et les terres adjacentes (b).

Les résultats du premier chapitre nous ont aussi permis de calculer la proportion de différents types d'habitats (c.-à-d., milieu ouvert, jeune forêt, forêt mixte/décidue mature et forêt résineuse mature) dans les habitats favorables ainsi que dans les secteurs à faible et à forte connectivité fonctionnelle pour bien comprendre l'effet de l'organisation spatiale des différents peuplements sur le potentiel de connectivité. Au cours des deux saisons, les secteurs contribuant le plus à la connectivité fonctionnelle du paysage pour la martre d'Amérique étaient principalement composés de jeunes peuplements forestiers et de forêts résineuses matures, tandis que les secteurs contribuant le moins à la connectivité

fonctionnelle étaient majoritairement composés de milieux ouverts (voir Chapitre 1). Connaître l'emplacement et la composition des habitats favorables et des corridors de connectivité fonctionnelle dans le parc national Forillon et sa périphérie immédiate permettront aux autorités du parc Forillon, en collaboration avec les instances locales et les propriétaires des terres privées, d'orienter les stratégies d'aménagement du territoire aux besoins d'habitat et de connectivité des martres. Par exemple, nos résultats pourraient servir de base pour orienter l'acquisition de terres supplémentaires à protéger aux abords de la route 197. Nos résultats pourraient aussi servir d'outils pour sensibiliser les propriétaires des terres privées à l'importance de préserver les habitats favorables aux martres et les corridors de connectivité fonctionnelle qui les unissent.

D'autre part, les résultats du deuxième chapitre nous ont permis d'identifier les caractéristiques structurelles des peuplements forestiers qui sont importantes pour la martre d'Amérique dans le parc national Forillon et sa périphérie. Ces informations permettront aux autorités du parc Forillon d'aménager convenablement les corridors de connectivité fonctionnelle lors de leur conception. En effet, pour maximiser leur efficacité, les corridors doivent inclure des caractéristiques d'habitat adaptées aux besoins de la faune (Newmark, 1993 ; Clevenger et Huisjer, 2011). Par exemple, Gratton (2014) suggère d'aménager un couvert végétal à l'intérieur des passages fauniques pour faciliter le mouvement des petits mammifères. De la même façon, nos résultats montrent qu'à plus grande échelle, les corridors de connectivité fonctionnelle devraient aussi contenir d'autres caractéristiques structurelles complexes, comme des débris ligneux grossiers et des chicots (Sullivan et al., 2011, 2012 ; Seip et al., 2018) pour répondre aux besoins des espèces visées, et ce, en fonction des différentes périodes de l'année.

Limites de l'étude

Comme tout projet de recherche, la présente étude comporte certaines limites, à commencer par la faible taille ($n = 8$) et la composition (uniquement des mâles) de notre

échantillon. En effet, cette limite rend difficile la généralisation de nos résultats à l'ensemble de la population de martre qui occupe le parc national Forillon et ses environs et contraint le potentiel d'inférence ailleurs dans l'aire de répartition de l'espèce. Pour des études de sélection des ressources, Leban et al. (2001) ont, par exemple, montré qu'une taille d'échantillon d'au moins 30 individus était nécessaire pour faire des inférences robustes au niveau de la population. De plus, puisque notre échantillon comprenait uniquement des individus mâles (tant juvéniles qu'adultes), nos résultats ne peuvent pas s'appliquer aux femelles. Cette limite est préoccupante puisque chez la martre d'Amérique, les femelles sont reconnues pour avoir des exigences d'habitat plus strictes que les mâles, probablement à cause des contraintes liées à la reproduction (Simons-Legaard et al., 2022).

Toutefois, l'une des forces de notre étude est l'utilisation de colliers GPS, plutôt que d'émetteurs VHF comme dans la plupart des études antérieures (p. ex : Bowman et Robitaille, 1997 ; Godbout et Ouellet, 2010 ; Wiebe et al., 2014). En effet, l'utilisation de colliers GPS nous a permis de collecter ~ 1 200 localisations GPS réparties sur 10 mois et à différentes périodes de la journée (c.-à-d., jour et nuit), avec une plus grande précision, ce qui nous a probablement permis d'établir des associations plus précises entre le comportement des martres et les caractéristiques de l'habitat (Cagnacci et al., 2010) et de montrer que les martres modifient leurs patrons de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace au cours d'une saison.

Par ailleurs, en raison de la taille d'échantillon limitée, la puissance de nos analyses statistiques s'est avérée restreinte, nous forçant à simplifier nos différents modèles candidats. Par exemple, dans le premier chapitre, nous avons été contraints de regrouper certaines catégories d'habitat, comme les jeunes coupes forestières, les milieux ouverts (p. ex : prairies, tourbières, marais) et les plans d'eau, en une seule catégorie (c.-à-d. les milieux ouverts). Nous avons également dû regrouper les sentiers de randonnée, les chemins forestiers et les routes non pavées dans la catégorie « *routes secondaires* », faute de puissance statistique suffisante. Toutefois, il est possible que chacune de ces structures influence différemment les patrons de sélection d'habitat de la martre d'Amérique, des nuances difficiles à mettre en

évidence avec une faible taille d'échantillon. En effet, quelques études ont montré que la probabilité de détecter une martre d'Amérique était plus faible sur les routes par rapport aux sentiers de randonnée (Tigner et al., 2015 ; Sirén et al., 2017). L'hypothèse émise à cet effet est que les sentiers de randonnée ne sont pas perçus comme un habitat de bordure compte tenu de leur faible largeur (<2 m) et de leur couvert forestier relativement dense. Néanmoins, même si nos modèles candidats ont été simplifiés, ceux-ci étaient robustes comme en témoignent les résultats de nos validations croisées (voir Chapitre 1). Malgré ce qui précède, le fait d'avoir regroupé les routes non pavées, les chemins forestiers et les sentiers de randonnée dans la même catégorie (« routes secondaires ») constitue probablement une approche plus conservatrice considérant la réponse négative des martres face à cette variable. L'adoption d'une approche conservatrice est souvent recommandée, car la prise de décision basée sur des résultats conservateurs permet d'adopter des mesures de gestion et de conservation plus strictes (Dyer et al., 2001).

Nos analyses de connectivité comprennent également certaines limites. D'abord, les modèles de connectivité basés sur la théorie des circuits peuvent être influencés par l'étendue de l'aire d'étude (Koen et al., 2010). En effet, ces modèles perçoivent généralement les frontières de l'aire d'étude comme des barrières artificielles au déplacement des individus, ce qui réduit souvent le nombre de corridors et augmente la résistance du paysage dans les secteurs périphériques par rapport aux secteurs centraux (Koen et al., 2010). Bien que la barrière naturelle associée à la péninsule (c.-à-d. les grands plans d'eau et les faces nord, est et sud du parc national Forillon) représente une véritable barrière imperméable aux déplacements des martres, la limite ouest de notre zone d'étude est majoritairement artificielle, ce qui rend probablement les corridors situés dans le secteur ouest de la zone d'étude moins fiables que ceux situés au centre. Toutefois, en élargissant notre zone d'étude plus à l'ouest que nécessaire, nous avons partiellement contrôlé ce problème de vignettage. Une autre limite des analyses de connectivité est l'estimation, souvent subjective, de la résistance du paysage (Beier et al., 2008). La plupart des études, incluant la nôtre, utilisent une métrique de qualité d'habitat pour estimer la résistance du paysage (Chetkiewicz et al., 2009 ; Laliberté et St-Laurent, 2020). Par conséquent, nos résultats dépendent du respect de

la prémisse voulant que les facteurs qui influencent le déplacement des individus soient les mêmes que ceux qui influencent la sélection de leur habitat (Beier et al., 2008 ; Chetkiewicz et al., 2009). Néanmoins, l'approche préconisée dans cette étude est plus robuste que celles qui s'appuient sur l'opinion d'experts ou la revue de la littérature pour déterminer la résistance du paysage au déplacement des animaux (voir p. ex. Clevenger et al., 2002 ; Beier et al., 2008). En effet, puisque la connectivité fonctionnelle est une composante spécifique à l'espèce et au paysage, il est recommandé, comme pour cette étude, d'utiliser des données empiriques récentes issues d'un suivi télémétrique effectué sur l'espèce cible dans le paysage étudié (Spear et al., 2010).

Finalement, les modèles de connectivité développés dans le premier chapitre n'ont pas été validés avec des données indépendantes, ce qui représente une limite supplémentaire à notre étude. La validation consiste à évaluer si les modèles théoriques de connectivité expliquent le mouvement des espèces cibles (Minor et Lookingbill, 2010) et est reconnue comme une étape importante permettant de confirmer l'utilisation des corridors et l'efficacité de l'analyse à identifier ces corridors de connectivité fonctionnelle (Koen et al., 2014 ; Laliberté et St-Laurent, 2020). Par exemple, Zeller et al. (2011) ont évalué l'utilisation des corridors de connectivité fonctionnelle par le jaguar (*Panthera onca*) au Nicaragua en modélisant la probabilité d'utilisation de l'habitat dans l'ensemble de l'aire d'étude et ont montré que les jaguars utilisaient davantage l'habitat à l'extérieur des corridors que l'habitat à l'intérieur de ceux-ci, réfutant la validité des corridors prédits. Quant à lui, Quinby (2006) a testé la performance d'un corridor proposé pour les oiseaux nicheurs dans l'État de New York (É.-U) en utilisant des données de l'Atlas des oiseaux nicheurs de la région et a montré que l'abondance d'oiseaux nicheurs était plus élevée à l'intérieur du corridor qu'à l'extérieur, confirmant la validité de leur analyse. Par ailleurs, LaPoint et al. (2013) ont confirmé l'exactitude des corridors de connectivité fonctionnelle prédits pour le pékan (*Martes pennanti*) dans l'État de New York en utilisant des données de présence-absence issues d'un suivi par caméras. Par conséquent, la validation des modèles de connectivité permet d'évaluer l'exactitude des corridors prédits et peut ainsi aider les gestionnaires à adopter des actions de gestion et de conservation plus efficaces.

Perspectives de recherche

Comme avenue de recherche future, il serait intéressant d'étudier les patrons de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace de la martre d'Amérique à une échelle temporelle plus fine. En effet, comme des facteurs susceptibles d'influencer le comportement des martes (p. ex : disponibilité des proies, risque de prédation, perturbations anthropiques) peuvent varier sur une base journalière, hebdomadaire ou mensuelle, les martes pourraient également modifier leurs patrons de sélection d'habitat en fonction des phases de la journée (cycle circadien) ou de périodes plus fines que les deux périodes biologiques considérées dans notre étude. En effet, des variations quotidiennes dans les patrons de sélection d'habitat ont déjà été observées chez plusieurs espèces fauniques. Par exemple, Lone et al. (2017) ont montré que les cerfs (*Capreolus capreolus*) en Norvège modifiaient leurs patrons de sélection d'habitat entre le jour et la nuit pour réduire le risque de prédation et le dérangement par l'humain. De même, Stabach et al. (2016) ont observé des changements quotidiens dans les patrons de sélection d'habitat des gnous (*Connochaetes taurinus*) au Kenya en réponse aux routes. D'autres études ont montré que les cougars (*Puma concolor*) en Alberta évitaient davantage la proximité aux routes et aux bâtiments durant la journée (Knopff et al., 2014) et que les loups gris (*Canis lupus*) et les grizzlis (*Ursus arctos*) en Suède évitaient les infrastructures anthropiques pendant la journée, lorsque les activités humaines culminaient (Milleret et al., 2018). Dans ce mémoire, nous avons montré que les martes évitaient davantage la proximité aux structures linéaires (routes pavées, routes non pavées et sentiers de randonnée) durant la saison estivale, soit lorsque ces structures étaient les plus achalandées. Ainsi, il est possible que les martes réagissent différemment aux structures linéaires en fonction des différentes phases du jour, selon le niveau de fréquentation par la population humaine.

Afin d'assurer l'exactitude des corridors de connectivité fonctionnelle modélisés, il serait également pertinent de valider les modèles de connectivité avec des données empiriques. Plusieurs approches peuvent être employées pour effectuer cette validation. Par exemple, certaines études ont utilisé des données de déplacement réel issu d'un suivi

téléométrique pour valider la performance des modèles de connectivité théoriques (Clevenger et al., 2002 ; Naidoo et al., 2018), ce qui n'était pas possible dans notre cas compte tenu de la faible taille d'échantillon. D'autres études ont évalué la robustesse des modèles de connectivité en mesurant le degré de corrélation entre les données empiriques et les prédictions de différents algorithmes de connectivité (Sawyer et al., 2011 ; Zeller et al., 2018). Une autre approche intéressante consiste à comparer les modèles de connectivité avec un modèle nul, c.-à-d. un modèle dans lequel la résistance du paysage est fixée à zéro (McClure et al., 2016 ; Bond et al., 2017). La validation est reconnue comme une étape cruciale des analyses de connectivité fonctionnelle, car elle garantit la fiabilité des corridors modélisés et leur utilisation par la faune (Laliberté et St-Laurent, 2020 ; Kumar et Cushman, 2022).

Conclusion

Les résultats de ce projet de maîtrise apportent des informations importantes permettant de contribuer à rétablir un potentiel de connectivité fonctionnelle entre le parc national Forillon et sa périphérie immédiate, ce qui pourrait aider à arrimer les stratégies d'aménagement du territoire aux besoins de la martre d'Amérique. Bien que notre objectif était de modéliser la connectivité fonctionnelle du paysage pour la martre d'Amérique à l'extrémité de la péninsule gaspésienne, notre approche pourrait aussi aider les autorités d'autres régions à améliorer ou à promouvoir des corridors potentiels pour d'autres espèces animales. La modification des modes d'utilisation des terres représente l'une des plus grandes menaces à l'intégrité écologique des aires protégées, car elle oblige les espèces à vivre au sein de populations de plus en plus petites et isolées (DeFries et al., 2005 ; Ament et al., 2014). Dans un contexte où l'empreinte humaine s'accroît (Mu et al., 2022), il est important de maintenir la connectivité fonctionnelle du paysage en périphérie des aires protégées afin de préserver l'intégrité écologique de ces réservoirs de biodiversité (Bargel et al., 2020). Dans cette optique, ce mémoire contribue aux efforts globaux qui visent à promouvoir la connectivité fonctionnelle dans les réseaux d'aires protégées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adriaensen F., Chardon J.P., De Blust G., Swinnen E., Villalba S., Gulinck H., Matthysen E. 2003. The application of least-cost modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64(4): 233-247.
- Albert C.H., Rayfield B., Dumitru M., Gonzalez A. 2017. Applying network theory to prioritize multispecies habitat networks that are robust to climate and land-use change. *Conservation Biology* 31(6): 1383-1396.
- Alexander S.M., Waters N.M., Paquet P.C. 2005. Traffic volume and highway permeability for a mammalian community in the Canadian Rocky Mountains. *Canadian Geographer/Le Géographe Canadien* 49(4): 321-331.
- Ament R., Clevenger A.P., Yu O., Hardy A. 2008. An assessment of road impacts on wildlife populations in US National Parks. *Journal of Environmental Management* 42: 480-496.
- Ament R., Callahan R.R., McClure M., Reuling M., Tabor G. 2014. Wildlife connectivity: Fundamentals for conservation action. Center for large landscape conservation, Bozeman, Montana.
- Arcese P., Sinclair A.R.E. 1997. The role of protected areas as ecological baselines. *Journal of Wildlife Management* 61: 587-602.
- Arlettaz R., Patthey P., Baltic M., Leu T., Schaub M., Palme R., Jenni-Eiermann S. 2007. Spreading free-riding snow sports represent a novel serious threat for wildlife. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274(1614): 1219-1224.
- Arya S. 2021. Freshwater biodiversity and conservation challenges: a review. *International Journal of Biological Innovations* 3(1): 74-78.
- Baguette M., Van Dyck H. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22(8): 1117-1129.
- Baguette M., Blanchet S., Legrand D., Stevens V.M., Turlure C. 2013. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews* 88: 310-326.
- Baird D.J., Hajibabaei M. 2012. Biomonitoring 2.0: a new paradigm in ecosystem assessment made possible by next-generation DNA sequencing. *Molecular Ecology* 21: 2039-2044.

- Baker A.D., Leberg P.L. 2018. Impacts of human recreation on carnivores in protected areas. *PLoS ONE* 13(4): e0195436.
- Bargelt L., Fortin M.J., Murray D.L. 2020. Assessing connectivity and the contribution of private lands to protected area networks in the United States. *PLoS One* 15(3): e0228946.
- Barja I., Silvan G., Rosellini S., Pineiro A., Gonzalez-Gil A., Camacho L., Illera J.C. 2007. Stress physiological responses to tourist pressure in a wild population of European pine marten. *Journal of Steroid Biochemistry & Molecular Biology* 104: 136-142.
- Bateman M.C. 1986. Winter habitat use, food habits and home range size of the marten, *Martes americana*, in western Newfoundland. *Canadian Field Naturalist* 100: 58-62.
- Beier P., Majka D.R., Spencer W.D. 2008. Forks in the road: Choice in procedures for designing wildland linkages. *Conservation Biology* 22(4): 836-851.
- Bélisle M. 2005. Measuring landscape connectivity: the challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology* 86(8): 1988-1995.
- Bennett A.F., Saunders D.A. 2011. Habitat fragmentation and landscape change. In: Sodhi, D.S., Ehrlich, P.R. (eds). *Conservation biology for all*, first edition. Oxford University Press, New York, pp 88-106.
- Berger J. 2004. The last mile: How to sustain long-distance migrations in mammals. *Conservation Biology* 18: 320-331.
- Bergeron Y., Leduc A., Harvey B.D., Gauthier S. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36: 81-95.
- Bergeron Y., Vijayakumar D.B.I.P., Ouzennou H., Raulier F., Leduc A., Gauthier S. 2017. Projections of future forest age class structure under the influence of fire and harvesting implications for forest management in the boreal forest of eastern Canada. *Forestry* 90: 485-495.
- Bernier A., Théau J. 2013. Modélisation de réseaux écologiques et impacts des choix méthodologiques sur leur configuration spatiale : analyse de cas en Estrie (Québec, Canada). *Vertigo* 13(2).
- Betts M.G., Forbes G.J., Diamond A.W., Taylor P.D. 2006. Independent effects of fragmentation on forest songbirds: an organism-based approach. *Ecological Applications* 16(3): 1076-1089.
- Bishop-Taylor R., Tulbure M.G., Broich M. 2018. Evaluating static and dynamic landscape connectivity modelling using a 25-year remote sensing time series. *Landscape Ecology* 33: 625-640.

- Bodo T., Gimah B.G., Seomoni K.J. 2021. Deforestation and habitat loss: human cases, consequences and possible solutions. *Journal of Geographical Research* 4(2): 22-30.
- Bond M.L., Bradley C.M., Kiffner C., Morrison T.A., Lee D.E. 2017. A multi-method approach to delineate and validate migratory corridors. *Landscape Ecology* 32(8): 1705-1721.
- Bowman J.C., Robitaille J.-F. 1997. Winter habitat use of American martens, *Martes americana*, within second-growth forests in Ontario, Canada. *Wildlife Biology* 3: 97-105.
- Braaker S., Moretti M., Boesch R., Ghazoul J., Obrist M.K., Bontadina F. 2014. Assessing habitat connectivity for ground-dwelling animals in an urban environment. *Ecological Applications* 24(7): 1583-1595.
- Bradshaw C.J.A., Sodhi N.S., Brook B.W. 2009. Tropical turmoil: a biodiversity tragedy in progress. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 79-87.
- Brennan A., Naidoo R., Greenstreet L., Mehrabi Z., Ramankutty N., Kremen C. 2022. Functional connectivity of the world's protected areas. *Science* 376(6597): 1101-1104.
- Brooks T.M., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Fonseca G.A.B.D., Rylands A.B., Konstant W.R., Flick P., Pilgrim J., Oldfield S., Magin G., Hilton-Taylor C. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16: 909-923.
- Brown J.A., Kodric-Brown A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- Burel, F., J. Baudry. 1999. *Écologie du paysage: concepts, méthodes et applications*. 359 p.
- Bushell R., Eagles P.F.J. 2007. *Tourism and protected areas: Benefits beyond boundaries: The Vth IUCN world parks congress*. CABI.
- Buskirk S.W. 1984. Seasonal use of resting sites by marten in south-central Alaska. *Journal of Wildlife Management* 48: 950-953.
- Buskirk S.W., McDonald L.L. 1989. Analysis of variability in home-range size of the American marten. *Journal of Wildlife Management* 53: 997-1004.
- Buskirk S.W., Powell R.A. 1994. Habitat ecology of fishers and American martens. In: Buskirk SW, Harestad AS, Raphael MG, Powell RA (eds) *Martens, sables, and fishers: biology and conservation*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca.

- Cagnacci F., Boitani L., Powell R.A., Boyce M.S. 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2157-2162.
- Calabrese J.M., Fagan W.F. 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2(10): 529-536.
- Cameron Trudel O. 2011. Influence de la route 197 sur l'occupation du paysage par la martre d'Amérique (*Martes americana*) et le pékan (*M. pennanti*) dans le parc national Forillon. Université de Moncton. M.S. thesis. 94p.
- Cardillo M., Mace G.M., Jones K.E., Bielby J., Bininda-Emonds O.R.P., Sechrest W., Orme C.D.L., Purvis A. 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* 309: 1239-1241.
- Carrillo E., Wong G., Cuarons A.D. 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conservation Biology* 14(6): 1580-1591.
- Carvalho F., Carvalho R., Mira A., Beja P. 2016. Assessing landscape functional connectivity in a forest carnivore using path selection functions. *Landscape Ecology* 31: 1021-1036.
- Chabot M., Blanchet P., Drapeau P., Fortin J., Gauthier S., Imbeau L., Lacasse G., Lemaire G., Nappi A., Quenneville R., Thiffault E. 2009. Le feu en milieu forestier. In : *Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. Manuel de foresterie. 2^e édition, Éditions Multimondes, Québec. p. 1037-1090.*
- Chakraborty B.K., Bhattacharjee S., Muniya S. 2021. A study on aquatic biodiversity of Shuthi Shaiduli river of Bangladesh. *International Journal of Applied Biological Innovations* 3(1): 58-67.
- Chapin T.G., Harrison D.J., Phillips D.M. 1997. Seasonal habitat selection by marten in an untrapped forest preserve. *Journal of Wildlife Management* 61(3): 707-717.
- Cheveau M., Imbeau L., Drapeau P., Bélanger L. 2013. Martens space use and habitat selection in managed coniferous boreal forests of Eastern Canada. *Journal of Wildlife Management* 77(4): 749-760.
- Chetkiewicz C.-L. B., Boyce M.S. 2009. Use of resource selection functions to identify conservation corridors. *Journal of Applied Ecology* 46: 1036-1047.
- Clevenger A.P., Wierzchowski J., Chruszcz G., Gunsons K. 2002. GIS-generated, expert based models for identifying wildlife habitat linkages and planning mitigation passages. *Conservation Biology* 16(2): 503-514.

- Clevenger A.P., Huisjer M.P. 2011. Wildlife crossing structure handbook design and evaluation in North America. Central Federal Highway Division. U.S. Department of Transportation. 211p.
- Clobert J., Danchin E., Dhondt A.A., Nichols J.D. 2001. Dispersal. Oxford University Press, Oxford.
- Collinge S.K. 2009. Ecology of fragmented landscapes. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Córdova-Lepe F., Del Valle R., Ramos-Jiliberto R. 2018. The process of connectivity loss during habitat fragmentation and their consequences on population dynamics. *Ecological Modelling* 376: 68-75.
- Courbin N., Fortin D., Dussault C., Courtois R. 2014. Logging-induced changes in habitat network connectivity shape behavioral interactions in the wolf-caribou-moose system. *Ecological Monographs* 84(2): 265-285.
- Courtois R., Ouellet J.-P., Gagné B. 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. *Alces* 34: 201-211.
- Crooks K.R., Sanjayan M. 2006. Connectivity conservation. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Cushman S.A., Raphael M.G., Ruggiero L.F., Shirk A.S., Wasserman T.N., O'Doherty E.C. 2011. Limiting factors and landscape connectivity: the American marten in the Rocky Mountains. *Landscape Ecology* 26: 1137.
- Cushman S.A., McRae B., Adriansen F., Beier P., Shirley M., Zeller K. 2013. Biological corridors and connectivity. In: Willis, K.J. (eds). *Key topics in conservation biology* 2: 384-404. Macdonald. Wiley, New York.
- Davies R.G., Orme C.D.L., Olson V., Thomas G.H., Ross S.G., Ding T.-S., Rasmussen P.C., Stattersfield A.J., Bennett P.M., Blackburn T.M., Owens I.P.E., Gaston K.J. 2006. Human impacts and the global distribution of extinction risk. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 2127-2133.
- Day C.C., Zollner P.A., Gilbert J.H., McCann N.P. 2020. Individual-based modeling highlights the importance of mortality and landscape structure in measures of functional connectivity. *Landscape Ecology* 35: 2191-2208.
- DeFries R., Hansen A., Newton A.C., Hansen M.C. 2005. Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. *Ecological Applications* 15(1): 19-26.
- DeVos A., Cumming G.S. 2019. The contribution of land tenure diversity to the spatial resilience of protected area networks. *People and Nature* 1: 331-346.

- Dilsaver L.M. 2009. Research perspectives on national parks. *Geographical Review* 99: 268-278.
- Doerr E.D., Doerr V.A., Davies M.J., McGinness H.M. 2014. Does structural connectivity facilitate movement of native species in Australia's fragmented landscapes?: a systematic review protocol. *Environmental Evidence* 3(1) : 1-8.
- Drever M.C., Aitken K.E.H., Norris A.R., Martin K. 2008. Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest. *Biological Conservation* 141: 624-634.
- Dussault C., Ouellet J.-P., Courtois R., Huot J., Breton L., Jolicoeur H. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* 28: 619-628.
- Dyer S.J., O'Neil J.P., Wasel S.M., Boutin S. 2001. Avoidance of Industrial Development by Woodland Caribou. *The Journal of Wildlife Management* 65(3): 531-542.
- Erb P.L., McShea W.J., Guralnick R.P. 2012. Anthropogenic influences on macro-level mammal occupancy in the Appalachian trail corridor. *PLoS ONE* 7(8): e42574.
- Eycott A.E., Stewart G.B., Buyung-Ali L.M., Bowler D.E., Watts K., Pullin A.S. 2012. A meta analysis on the impact of different matrix structures on species movement rates. *Landscape Ecology* 27: 1263-1278.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 34: 487-515.
- Fahrig L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology* 21(6): 1003-1015.
- Fahrig L., Rytwinski T. 2009. Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. *Ecology and Society* 14, 21 p.
- Fahrig L. 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48(1): 1-23.
- Foster D.R., Motzkin G., Slater B. 1998. Land-use history as long-term broad-scale disturbance: regional forest dynamics in central New England. *Ecosystems* 1: 96-119.
- Froehner S., Souza D.B., Machado K.S., Rosa E.C. 2010. Tracking anthropogenic inputs in Barigui River, Brazil using biomarkers. *Air Water Soil Pollution* 201: 33-41.
- Fuller M.R., Doyle M.W., Strayer D.L. 2015. Causes and consequences of habitat fragmentation in river networks. *Animals of the New York Academy of Sciences* 1355: 31-51.

- Gaillard J.M., Hebblewhite M., Loison A., Fuller M., Powell R., Basille M., Van Moorter B. 2010. Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 2255-2265.
- Gardner T.A., Barlow J., Sodhi N.S., Peres C.A. 2010. A multi-region assessment of tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Biological Conservation* 143: 2293-2300.
- Garriga N., Santos X., Monitori A., Richter-Boix A., Franch M., Llorente G.A. 2012. Are protected areas truly protected? The impact of road traffic on vertebrate fauna. *Biodiversity and Conservation* 21: 2761-2774.
- Gestich C.C., Arroyo-Rodriguez V., Saranholi B.H., da Cunha R.G.T., Setz E.Z.F., Ribeiro M.C. 2022. Forest loss and fragmentation can promote the crowding effect in a forest specialist primate. *Landscape Ecology* 37: 147-157.
- Ghehi N.K., Malek Mohammadi B., Jafari H. 2020. Integrating habitat risk assessment and connectivity analysis in ranking habitat patches for conservation in protected areas. *Journal for Nature Conservation* 56: 1258-1267.
- Gilhen-Baker M., Roviello V., Beresford-Kroeger D., Roviello G.N. 2022. Old-growth forests and large old trees as critical organisms connecting ecosystems and human health. A review. *Environmental Chemistry Letters* 20: 1529-1538.
- Gittleman J.L., Gompper M.E. 2005. Plight of predators: the importance of carnivores for understanding patterns of biodiversity and extinction risk. In: Barbosa P, Castellanos I, editors. *Ecology of predator-prey interactions*. Oxford, UK: Oxford University Press. P. 370-388.
- Godbout G., Ouellet J.-P. 2010. Fine-scale habitat selection of American martens at the southern fringe of the boreal forest. *Ecoscience* 17: 175-185.
- Goetz S.J., Jantz P., Jantz C.A. 2009. Connectivity of core habitat in the northeastern United States: parks and protected areas in a landscape context. *Remote sensing of Environment* 113(7): 1421-1429.
- Gratton L. 2014. Protocole d'identification des corridors et passages fauniques. Étude de cas : l'autoroute 10 entre les km 68 et 143. *Corridor appalachien, Eastman*, 55p.
- Haddad N.M., Brudvig L.A., Clobert J., Davies K.F., Gonzalez A., Holt R.D., ... Townshend J.R. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1(2): e1500052.
- Hadley A.S., Betts M.G. 2016. Refocusing habitat fragmentation research using lessons from the last decade. *Current Landscape Ecology Reports* 1(2): 55-66.

- Haeussler S., Kneeshaw D. 2003. Comparing forest management to natural processes. Pages 307-368. In *Towards sustainable management of the boreal forest*. P.J. Burton, C. Messier, D.W. Smith & W.L. Adamowicz (Eds). National Research Press, Ottawa, 1039 p.
- Hall E.R. 1981. *The mammals of North America*. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons. 1181 p.
- Hall L.S., Krausman P.R., Morrison M.L. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173-182.
- Hansen A.J., Rotella J.J. 2002. Biophysical factors, land use, and species viability in and around nature reserves. *Conservation Biology* 16:1-12.
- Hansen A.J., DeFries R. 2007. Ecological mechanisms linking protected areas to surrounding lands. *Ecological Applications* 17: 974-988.
- Hansen A.J., Davis C.R., Piekielek N., Gross J., Theobald D.M., Goetz S., Melton F., DeFries R. 2011. Delineating the ecosystems containing protected areas for monitoring and management. *BioScience* 61(5): 363-373.
- Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A., Tyukavina A., Thau D., Stehman S.V., Goetz S.J., Loveland T.R., Kommareddy A., Egorov A., Chini L., Justice C.O., Townshend J.R.G. 2013. High-resolution global maps of 21st century forest cover change. *Science* 342: 850-853.
- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford, 324 p.
- Hargis C.D., McCullough D.R. 1984. Winter diet and habitat selection of marten in Yosemite National Park. *Journal of Wildlife Management* 48: 140-146.
- Heckenberger M.J., Kuikuro A., Kuikuro U.T. 2003. Amazonia 1992: pristine forest or cultural parkland? *Science* 301: 1710-1714.
- Heinken T., Weber E. 2013. Consequences of habitat fragmentation for plant species: Do we know enough?
- Hess G.R. 1996. Linking extinction to connectivity and habitat destruction in metapopulation models. *The American Naturalist* 148(1): 226-236.
- Hummel C., Poursanidis D., Orenstein D., Elliott M., Adamescu M.C., Cazacu C., Ziv G., Chrysoulakis N., van der Meer J., Hummel H. 2019. Protected area management: fusion and confusion with the ecosystem services approach. *Science of the Total Environment* 651: 2432-2443.

- Johnson D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65-71.
- Jones G.M., Keane J.J., Gutiérrez R.J., Peery M.Z. 2018. Declining old-forest species as legacy of large trees lost. *Diversity and Distributions* 24: 341-351.
- Joppa L.N., Pfaff A. 2011. Global protected area impacts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278(1712): 1633-1638.
- Kaszta Z., Cushman S.A., Hearn A.J., Burnham D., Macdonald E.A., Goossens B., Nathan S.K.S.S., Macdonald D.W. 2019. Integrating Sunda clouded leopard (*Neofelis diardi*) conservation into development and restoration planning in Sabah (Borneo). *Biological Conservation* 235: 63-76.
- Kaszta Z., Cushman A., Macdonald D.W. 2020. Prioritizing habitat core areas and corridors for a large carnivore across its range. *Animal Conservation* 23: 607-616.
- Khosravi R., Hemami M.R., Cushman S.A. 2018. Multispecies assessment of core areas and connectivity of desert carnivores in central Iran. *Diversity and Distributions* 24(2): 193-207.
- Kneeshaw D.D., Burton P.J. 1998. A functional assessment of old-growth status: case study in the sub-boreal spruce zone of British Columbia. *Natural Areas Journal* 18: 295-310.
- Kneeshaw D., Gauthier S. 2003. Old growth in the boreal forest: a dynamic perspective at the stand and landscape level. *Environmental Review* 11: 99-114.
- Knopff A.A., Knopff K.H., Boyce M.S., St. Clair C.C. 2014. Flexible habitat selection by cougars in response to anthropogenic development. *Biological Conservation* 178: 136-145.
- Koehler G.M., Hornocker M.J. 1977. Fire effects on marten habitat in the Selway-Bitterroot Wilderness. *Journal of Wildlife Management* 41: 500-505.
- Koen E.L., Garroway C.J., Wilson P.J., Bowman J. 2010. The effect of map boundary on estimates of landscape resistance to animal movement. *PLoS ONE* 5: 1-8.
- Koen E.L., Bowman J., Sadowski C., Walpole A.A. 2014. Landscape connectivity for wildlife: development and validation of multispecies linkage maps. *Methods in Ecology and Evolution* 5(7): 626-633.
- Krausman P.R. 1999. Some basic principles of habitat use. *Idaho Forest, Wildlife and Range Experiment Station Bulletin* 70: 85-90.
- Kumar, A., Verma A.K. 2017. Biodiversity loss and its ecological impact in India. *International Journal on Biological Sciences* 8(2): 156-160.

- Kumar S.U., Cushman S.A. 2022. Connectivity modelling in conservation science: a comparative evaluation. *Scientific Reports* 12: 166-180.
- Laforge M.P., Vander Wal E., Brook R.K., Bayne E.M., McLoughlin P.D. 2015. Process focussed, multi-grain resource selection functions. *Ecological Modelling* 305: 10-21.
- Laforge A., Barbaro L., Bas Y., Calatayud F., Ladet S., Sirami C., Archaux F. 2022. Road density and forest fragmentation shape bat communities in temperate mosaic landscapes. *Landscape and Urban Planning* 221: 104353.
- Laliberté J., St-Laurent M.-H. 2020. Validation of functional connectivity modeling: The Achilles' heel of landscape connectivity mapping. *Landscape and Urban Planning* 202: 103878.
- LaPoint S., Gallery P., Wikelski M., Kays R. 2013. Animal behavior, cost-based models, and real corridors. *Landscape Ecology* 28: 1615-1630.
- Larson C.L., Reed S.E., Merenlender A.M., Crooks K.R. 2016. Effects of recreation on animals revealed as widespread through a global systematic review. *PLoS ONE* 11(12): 1-21.
- Leban F.A., Wisdom M.J., Garton E.O., Johnson B.K., Kie J.G. 2001. Effect of sample size on the performance of resource selection analyses. In: *Radio tracking and animal populations*. Academic Press, p. 291-307.
- Lenzen M., Moran D., Kanemoto K. 2012. International trade drives biodiversity threats in developing nations. *Nature* 486: 109-112.
- Levin S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Liao J., Li Z., Hiebeler D.E., El-Bana M., Deckmyn G., Nijs I. 2013. Modelling plant population size and extinction thresholds from habitat loss and habitat fragmentation: Effects of neighbouring competition and dispersal strategy. *Ecological Modelling* 268: 9-17.
- Liedvogel M.B., Chapman B., Muheim R., Åkesson S. 2013. The behavioral ecology of animal movement: reflections upon potential synergies. *Animal Migration* 1: 39-46.
- Lindenmayer D.B., Cunningham R.B., Donnelly C.F., Nix H., Lindenmayer B.D. 2002. Effects of forest fragmentation on bird assemblages in a novel landscape context. *Ecological Monographs* 72: 1-18.
- Lindenmayer D., Fischer J. 2006. *Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis*. Island Press, Washington, DC. 2p.

- Littlefield C.E., McRae B.H., Michalak J.L., Lawler J.J., Carroll C. 2017. Connectivity today'sclimates to future climate analogs to facilitate movement of species under climate change. *Conservation Biology* 31: 1397-1408.
- Lone K., Mysterud A., Gobakken T., Odden J., Linnell J., Loe L.E. 2017. Temporal variation in habitat selection breaks the catch-22 of spatially contrasting predation risk from multiple predators. *Oikos* 126(5): 624-632.
- Louv R. 2005. Last child in the woods: Saving our children from nature-deficit disorder. Algonquin Books.
- Manly B.F.D., McDonald L.L., Thomas D.L., McDonald T.L., Erickson W.P. 2002. Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies, 2nd ed. KluwerAcademic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Mannan R.W., Meslow E.C., Wight H.M. 1980. Use of snags by birds in Douglas-fir forests, western Oregon. *Journal of Wildlife Management* 44: 787-797.
- Manning R.E., Anderson L.E., Pettengill P. 2017. Managing outdoor recreation: case studies in the national parks. CABI.
- Marsh D.M., Page R.B., Hanlon T.J., Corritone R., Little E.C., Seifert D.E., Cabe P.R. 2008. Effects of roads on patterns of genetic differentiation in red-backed salamanders, *Plethodon cinereus*. *Conservation Genetics* 9(3): 603-613.
- Martensen A.C., Saura S., Fortin M.-J. 2017. Spatio-temporal connectivity: Assessing the amount of reachable habitat in dynamic landscapes. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 1253-1264.
- Martin J., Vourc'h G., Bonnot N., Cargnelutti B., Chaval Y., Lourlet B., Goulard M., Hoch T., Plantard O., Hewison A.J.M., Morellet N. 2018. Temporal shifts in landscape connectivity for an ecosystem engineer, the roe deer, across a multiple-use landscape. *Landscape Ecology* 33: 937-954.
- Mayor S.J., Schneider D.C., Schaefer J.A., Mahoney S.P. 2009. Habitat selection at multiple scales. *Ecoscience* 16: 238-247.
- McClure M.L., Hansen A.J., Inman R.M. 2016. Connecting models to movements: Testing connectivity model prediction against empirical migration and dispersal data. *Landscape Ecology* 31(7): 1419-1432.
- McCune J.L., Van Natto A., MacDougall A.S. 2017. The efficacy of protected areas and private land for plant conservation in a fragmented landscape. *Landscape Ecology* 32: 871-882.

- McCurdy L.E., Winterbottom K.E., Mehta S.S., Roberts J.R. 2010. Using nature and outdoor activity to improve children's health. *Current Problems in Pediatric and Adolescent Health Care* 40:102-117.
- McGarigal K., Wan H.Y., Zeller K.A., Timm B.C., Cushman S.A. 2016. Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology* 31: 1161-1175.
- McRae B.H., Dickson B.G., Keitt T.H., Shah V.B. 2008. Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology* 89: 2712-2724.
- Miller J.R., Cale P. 2000. Behavioral mechanisms and habitat use by birds in a fragmented agricultural landscape. *Ecological Applications* 10(6): 1732-1748.
- Milleret C., Ordiz A., Chapron G., Andreassen H.P., Kindberg J., Månsson J., Tallian A., Wabakken P., Wikenros C., Zimmermann B., Swenson J.E., Sand H. 2018. Habitat segregation between brown bears and gray wolf in a human-dominated landscape. *Ecology and Evolution* 8: 11450-11466.
- Minor E.S., Lookingbill T.R. 2010. A multiscale network analysis of protected-area connectivity for mammals in the United States. *Conservation Biology* 24(6): 1549-1558.
- Moriarty K.M., Epps C.W., Betts M.G., Hance D.J., Bailey J.D., Zielinski W.J. 2015. Experimental evidence that simplified forest structure interacts with snow cover to influence functional connectivity for Pacific martens. *Landscape Ecology* 30: 1865-1877.
- Mu H., Li X., Wen Y., Huang J., Du P., Su W., Miao S., Geng M. 2022. A global record of annual terrestrial Human Footprint dataset from 2000 to 2018. *Scientific Data* 9: 176.
- Müllner A., Eduard Linsenmair K., Wikelski M. 2004. Exposure to ecotourism reduces survival and affects stress response in hoatzin chicks (*Opisthocomus hoazin*). *Biological Conservation* 118: 549-558.
- Mui A.B., Caverhill B., Johnson B., Fortin M.-J., He Y. 2017. Using multiple metrics to estimate seasonal landscape connectivity for Blanding's turtles (*Emydoidea blandingii*) in a fragmented landscape. *Landscape Ecology* 32: 531-546.
- Mustard J., DeFries R., Fisher T., Moran E.F. 2004. Land use and land cover change pathways and impacts. Pages 411-430 in G. Gutman, J. Janetos, C.O. Justice, E.F. Moran, J. Mustard, R. Rindfuss, D.L. Skole, B.L. Turner & M.A. Cochrane (ed). *Land change science: observing, monitoring, and understanding trajectories of change on the earth's surface*. Springer Verlag, Dordrecht, The Netherlands.

- Naidoo R., Kilian J.W., Du Preez P., Beytell P., Aschenborn O., Taylor R.D., Stuart-Hill G. 2018. Evaluating the effectiveness of local- and regional-scale wildlife corridors using quantitative metrics of fundamental connectivity. *Biological Conservation* 217: 96-103.
- Naidoo R., Burton A.C. 2020. Relative effects of recreational activities on a temperate terrestrial wildlife assemblage. *Conservation Science and Practice* 2(10): 1-10.
- Newmark W.D. 1993. The role and design of wildlife corridors with examples from Tanzania. *Ambio* 22(8): 500–504.
- Östlund, L., O. Zackrisson & A.L. Axelsson. 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1198-1206.
- Parcs Canada. 2022. Plan directeur du parc national du Canada Forillon, 2022. Parc national Forillon, Unité de gestion de la Gaspésie. 23 p.
- Payer D.C., Harrison D.J. 2003. Influence of forest structure on habitat use by American marten in an industrial forest. *Forest Ecology and Management* 179: 145-156.
- Pelletier D., Clark M., Anderson M.G., Rayfield B., Wulder M.A., Cardille J.A. 2014. Applying circuit theory for corridor expansion and management at regional scales: tiling, pinch points, and omnidirectional connectivity. *PLoS ONE* 9(1): e84135.
- Poole K.G., Porter A.D., de Vries A., Maundrell C., Grindal S.D., St. Clair C.C. 2004. Suitability of a young deciduous-dominated forest for American marten and the effects of forest removal. *Canadian Journal of Zoology* 82(3): 423–435.
- Potvin F., Bélanger L., Lowell K. 2000. Marten habitat selection in a clearcut boreal landscape. *Conservation Biology* 14(3): 844-857.
- Potvin F., Courtois R., Dussault C. 2001. Fréquentation hivernale de grandes aires de coupe récentes par l'original en forêt boréale. Québec, Société de la faune et des parcs du Québec, rapport 8025-01-06, 35 p.
- Prakash S. 2014. Global warming and its impact on ecosystem, agriculture, and human health. *International Journal of Applied Research* 1(1): 292-296.
- Prakash S. 2017. Climate change and need of biodiversity conservation: a review. *International Journal of Applied Research* 3(12): 554-557.
- Primack R.B. 2006. *Essentials of conservation biology*. 4^{ème} éd. Édité par R.B. Primack. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 585 p.

- Purvis A., Gittleman J.L., Cowlishaw G., Mace G.M. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings: Biological Sciences* 267: 1947-1952.
- Quinby P.A. 2006. Evaluating regional wildlife corridor mapping: a case study of breeding birds in Northern New York State. *Adirondack Journal of Environmental Studies* 13: 27-33.
- Ray J., Redford K.H., Steneck R., Berger J. 2005. Large carnivores and the conservation of biodiversity. Washington, D.C., USA: Island Press.
- Reed S.E., Merenlender A.M. 2008. Quiet, nonconsumptive recreation reduces protected area effectiveness. *Conservation Letters* 1(3) : 146-154.
- Revilla E., Wiegand T., Palomares F., Ferreras P., Delibes M. 2004. Effects of matrix heterogeneity on animal dispersal: from individual behavior to metapopulation-level parameters. *The American Naturalist* 164: 130-153.
- Ripple W.J., Estes J.A., Beschta R.L., Wilmers C.C., Ritchie E.G., Hebblewhite M., Berger J., Elmhagen B., Letnic M., Nelson M.P., Schmitz O.J., Smith D.W., Wallach A.D., Wirsing A.J. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343: 151-162.
- Rodrigues A.S.L., Andelman S.J., Bakarr M.I., Boitani L., Brooks T.M., Cowling R.M., Fishpool L.D.C., da Fonseca G.A.B., Gaston K.J., Hoffmann M., Long J.S., Marquet P.A., Pilgrim J.D., Pressey R.L., Schipper J., Sechrest W., Stuart S.N., Underhill L.G., Waller R.W., Watts M.E.J., Yan X. 2004. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature* 428: 640-643.
- Roloff G.J., Silet B.R., Gray S.M., Humphreys J.M., Clark E.M. 2020. Resource use by marten at fine spatial extents. *Mammal Research* 65(4): 655-665.
- Rouget M., Cowling R.M., Lonbard A.T., Knight A.T., Kerley G.I. 2006. Designing large scale conservation corridors for pattern and process. *Conservation Biology* 20(2): 549-561.
- Rudnick D.A., Ryan A.J., Beier P., Cushman S.A., Dieffenbach F., Epps C.W., Gerber L.R., Hartter J., Jenness J.S., Kintsch J., Merenlender A.M., Perkl R.M., Preziosi D.V., Trombulak S.C. 2012. The role of landscape connectivity in planning and implementing conservation and restoration priorities. *Issues in Ecology* 16: 1-20.
- Sawyer S.C., Epps C.W., Brashares J.S. 2011. Placing linkages among fragmented habitats: do least-cost models reflect how animals use landscapes? *Journal of Applied Ecology* 48: 668-678.

- Schmiegelow F.K.A., Monkkonen M. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. *Ecological Applications* 12(12): 375-389.
- Schonewald-Cox C.M., Buechner M. 1992. Park protection and public roads. Pages 373-395 in P. Fiedler and S. Jain, editors. *Conservation Biology: the theory and practice of nature conservation, preservation, and management*. Chapman and Hall, New York.
- Segura A., Castano-Santamaria J., Laiolo P., Obeso J.R. 2014. Divergent responses of flagship, keystone and resource-limited bio-indicators to forest structure. *Ecological Research* 29: 925-936.
- Seip C.R., Hodder D.P., Crowley S.M., Johnson C.J. 2018. Use of constructed coarse woody debris corridors in a clearcut by American martens (*Martes americana*) and their prey. *Forestry* 91: 506-513.
- Sergio F., Caro T., Brown D., Clucas B., Hunter J., Ketchum J., McHugh K., Hiraldo F. 2008. Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual Review of Ecology & Systematics* 39: 1-19.
- Serneels S., Lambin E. 2001. Impact of land-use changes on the wildebeest migration in the northern part of the Serengeti-Mara Ecosystem. *Journal of Biogeography* 28: 391-408.
- Sherburne S.S., Bissonette J.A. 1994. Marten subnivean access point use: response to subnivean prey levels. *Journal of Wildlife Management* 58: 400-405.
- Simons-Legaard E., Harrison D., Hepinstall-Cymerman J., Payer D. 2022. Sex-biased habitat selection by American marten in the Acadian Forest. *Landscape Ecology* 37: 2803-2817.
- Sirén A. P., Pekins P.J., Ducey M.J., Kilborn J.R. 2016. Spatial ecology and resource selection of a high-elevation American marten (*Martes americana*) population in the northeastern United States. *Canadian Journal of Zoology* 94(3): 169–180.
- Sirén A.P., Pekins P.J., Kilborn J.R., Kanter J.J., Sutherland C.S. 2017. Potential influence of high elevation wind farms on carnivore mobility. *The Journal of Wildlife Management* 81(8): 1505–1512.
- Smith A.C., Schaefer J.A. 2002. Home-range size and habitat selection by American marten (*Martes americana*) in Labrador. *Canadian Journal of Zoology* 80(9): 1602-1609.
- Soulé M.E., Terborgh J. 1999. *Continental conservation: scientific foundations of regional reserve networks*. Edited by M.E. Soulé et J. Terborgh. Island Press, Washington, DC. 227 p.

- Soverel N.O., Coops N.C., White J.C., Wulder M.A. 2010. Characterizing the forest fragmentation of Canada's national parks. *Environmental Monitoring and Assessment* 164: 481-499.
- Spear S.F., Balkenhol N., Fortin M.-J., McRae B.H., & Scribner K. 2010. Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: Considerations for parametrization and analysis. *Molecular Ecology* 19: 3576-3591.
- Spies T.A., Turner M.G. 1999. Dynamic forest mosaics. Pages 95-160 In: *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. M.L. Hunter Jr. (ed). Cambridge University Press, Cambridge. 698 p.
- Stabach J. A., Wittemyer G., Boone R.B., Reid R.S., Worden J.S. 2016. Variation in habitat selection by white-bearded wildebeest across different degrees of human disturbance. *Ecosphere* 7(8): e01428.
- Steven R., Castley J.G. 2013. Tourism as a threat to critically endangered and endangered birds: Global patterns and trends in conservation hotspots. *Biodiversity Conservation* 22: 1063-1082.
- Strickland M.A., Douglas C.W., Novak M., Hunziger N.P. 1982. Marten (*Martes americana*). Pages 599-612 in J.A. Chapman and G.A. Feldhamer, editors. *Wild mammals of north America: biology, management, economics*. The John Hopkins University Press, Baltimore, MD, USA.
- Sullivan T.P., Sullivan D.S., Lindgren P.M.F., Ransome D.B., Bull J.G., Ristea C. 2011. Bioenergy or biodiversity? Woody debris structures and maintenance of red-backed voles on clearcuts. *Biomass Bioenergy* 35: 4390-4398.
- Sullivan T.P., Sullivan D.S., Lindgren P.M.F., Ransome D.B. 2012. If we build habitat, will they come? Woody debris structures and conservation of forest mammals. *Journal of Mammalogy* 93: 1456-1468.
- Taylor P.D., Fahrig L., Henein K., Merriam G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571-573.
- Taylor A.R., Knight R.L. 2003. Wildlife responses to recreation and associated visitor perceptions. *Ecological Applications* 13: 951-963.
- Tee T.L., van Manen F.T., Kretzschmar P., Sharp S.P., Wong S.T., Gadas S., Ratnayeke S. 2021. Anthropogenic edge effects in habitat selection by sun bears in a protected area. *Wildlife Biology* 2021(2): wlb-00776.
- Terborgh J., Estes J.A., Paquet P.C., Ralls K., Boyd-Heger D., Miller B.J., Noss R.F. 1999. The role of top carnivores in regulating terrestrial ecosystems. In: Soule M.E,

- Terborgh J., editors. Continental conservation: scientific foundations of regional reserve networks. Washington, D.C., USA: Island Press.
- Thompson I.D. 1988. Habitat needs of furbearers in relation to logging in boreal Ontario. *Forestry Chronicle* 64: 251-261.
- Thompson I.D. 1991. Could marten become the spotted owl of eastern Canada? *The Forestry Chronicle* 67: 136-140.
- Thompson I.D. 1994. Marten populations in uncut and logged boreal forests in Ontario. *Journal of Wildlife Management* 58: 272-280.
- Thompson I.D., Harestad A.S. 1994. Effects of logging on American martens, and models for habitat management. *Martens, sables, and fishers: biology and conservation*. Comstock, Ithaca, New York, 355-367.
- Thompson I.D., Curran W.J. 1995. Habitat suitability for marten of second-growth balsam fir in Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* 73: 2059-2064.
- Thompson I.D., Fryxell J.M., Harrison D.J. 2012. Improved insight into use of habitat by American martens. In: Aubry K.B, Zielinski W.J, Raphael M.J, Proulx G, Buskirk, S.W., editors. *Biology and Conservation of martens, sables, and fishers*. Cornell University Press, Ithaca, New York; p. 209–230.
- Tigner J., Bayne E.M., Boutin S. 2015. American marten respond to seismic lines in northern Canada at two spatial scales. *PLoS One* 10(3): e0118720.
- Tournant P. 2013. Impact du paysage sur la distribution spatiale et génétique des colonies de petits rhinolophes. Thèse, Académie de Besançon, Université de Franche-Comte.
- Turner M.G., Gardner R.H., O'Neil R.V. 1995. Ecological Dynamics at Broad Scales. *BioScience* 45: 29-35.
- Uboni A.D., Smith D.W., Stahler D.R., Vucetich J.A. 2017. Selecting habitat to what purpose? The advantage of exploring the habitat-fitness relationship. *Ecosphere* 8: 1-13.
- Verma A.K. 2019. Sustainable development and environmental ethics. *International Journal on Environments Sciences* 10(1): 1-5.
- Verma A.K. 2021. Influence of climate change on balanced ecosystem, biodiversity, and sustainable development: an overview. *International Journal of Biological Innovations* 3(2): 331-337.
- Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarosik V., Maron J.L., Pergl J., Schaffner U., Sun Y., Pyšek P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis

- of their effects on species, communities, and ecosystems. *Ecology Letters* 14(7): 702-708.
- Vogt P., Ferrari J.R., Lookingbill T.R., Gardner R.H., Riitters K.H., Ostapowicz K. 2009. Mapping functional connectivity. *Ecological Indicators* 9:64–71.
- Volpe N.L., Robinson W.D., Frey S.J.K., Hadley A.S., Betts M.G. 2016. Tropical forest fragmentation limits movements, but not occurrence of a generalist pollinator species. *PLoS ONE* 11(12): e0167513.
- Wade A.A., Theobald D.M. 2009. Residential development encroachment on U.S. protected areas. *Conservation Biology* 24(1): 151-161.
- Waller J.S., Servheen C. 2005. Effects of transportation infrastructure on grizzly bears in northwestern Montana. *The Journal of Wildlife Management* 69(3): 985-1000.
- Ward M., Saura S., Williams B., Ramirez-Delgado J.P., Arafah-Dalmau N., Allan J.R., Venter O., Dubois G., Watson J.E.M. 2020. Just ten percent of global terrestrial protected area network is structurally connected via intact land. *Nature Communications* 11(1): 1-16.
- Watson J.E.M., Dudley N., Segan D.B., Hockings M. 2014. The performance and potential of protected areas. *Nature* 515: 67-73.
- Whittington J., St-Clair C.C., Mercer G. 2004. Path tortuosity and the permeability of roads and trails to wolf movement. *Ecology and Society* 9(1): 4.
- Wich S.A., Singleton I., Utami-Atmoko S.S., Geurts M.L., Rijksen H.D., van Schaik C.P. 2003. The status of the Sumatran orang-utan *Pongo abelii*: An update. *Oryx* 37: 49-54.
- Wiebe P. A., Thompson I. D., McKague C. I., Fryxell J. M., Baker J. A. 2014. Fine-scale winter resource selection by American martens in boreal forests and the effect of snow depth on access to coarse woody debris. *Écoscience* 21:123–132.
- Wiens J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3(4): 385-397.
- Williams M. 2003. *Deforesting the earth: from prehistory to global crisis*. University of Chicago Press, Chicago.
- Willis K.J., Gillson L., Brncic T.M. 2004. Ecology: How “virgin” is virgin rainforest? *Science* 304: 402-403.
- Wilson K.A., Carwardine J., Possingham H.P. 2009. Setting Conservation Priorities. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1162: 237-264.

- Wittmer H.U., McLellan B.N., Serrouya R., Apps C.D. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* 76(3): 568-579.
- Wittemyer G., Elsen P., Bean W.T., Coleman A., Burton O., Brashares J.S. 2008. Accelerated human population growth at protected area edge. *Science* 321: 123-126.
- Woodroffe R., Ginsberg J.R. 1998. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280: 2126-2128.
- Zeller K.A., Nijhawan S., Salom-Pérez R., Potosme S.H., Hines J.E. 2011. Integrating occupancy modeling and interview data for corridor identification: A case study for jaguars in Nicaragua. *Biological Conservation* 144: 892-901.
- Zeller K.A., Jennings M.K., Vickers T.W., Ernest H.B., Cushman S.A., Boyce W.M. 2018. Are all data types and connectivity models created equal? Validating common connectivity approaches with dispersal data. *Diversity and Distributions* 24: 868-879.
- Zeller K.A., McGarigal K., Whiteley A.R. 2020. Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology* 27(6): 777-797.
- Zhong L., Buckley R.C., Wardle C., Wang L. 2015. Environmental and visitor management in a thousand protected areas in China. *Biological Conservation* 181: 219-225.
- Zollner P.A., Lima S.L. 1999. Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology* 80: 1019-1030.