



Influence de la structure du paysage sur les mouvements liés à la prospection chez la Paruline couronnée (*Seiurus aurocapilla*)

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

© MAYA LONGPRE-CROTEAU

Septembre 2019

Composition du jury :

Martin-Hugues St-Laurent, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Marc-André Villard, directeur de recherche, Mount Allison University

Joël Bêty, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Marc Bélisle, examinateur externe, Université de Sherbrooke

Dépôt initial le 19 avril 2019

Dépôt final le 10 septembre 2019

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 l'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 tout d'abord à remercier Marc André Villard pour sa direction durant cette aventure. Merci de m'avoir donné cette opportunité et de m'avoir poussée à poser les bonnes questions. Merci aussi, pour tes conseils, ta patience, et ton soutien durant ce processus. Je tiens aussi à remercier mon codirecteur Joël Bêty pour ses idées et ses nombreuses contributions à ce projet. Merci de m'avoir donné du recul et de m'avoir poussée à voir les choses d'un autre angle.

Je tiens aussi à remercier tous ceux qui m'ont aidé sur le terrain. À Valérie Bertrand pour ses contributions à ce projet à la fois au bureau et sur le terrain. À Catherine Geoffroy, Annick Antaya, Delphine DePierre et Charles Beaufils pour leur bon sens de l'humour et leur enthousiasme, qui ont grandement facilité mes deux étés de terrain.

J'aimerais aussi remercier tous les membres des laboratoires Bêty, Berteaux et St-Laurent de m'avoir accueillie parmi vous. Merci pour les nombreuses conversations scientifiques et sociales qui m'ont soutenue et inspirée. Merci aussi à Andréanne Beardsell et Alain Caron pour vos contributions à mes analyses statistiques.

Merci aussi à mes amis et ma famille à Montréal qui m'ont soutenue à distance durant mon séjour à Rimouski.

Je tiens aussi remercier les organismes subventionnaires sans qui ce projet de recherche n'aurait pu être réalisé, en particulier le CRSNG et le Fonds de fiducie de la faune du Nouveau-Brunswick. J'aimerais aussi remercier Eric Mazerolle et Kevin Topolniski, d'Acadian Timber Corp., pour leur aide lors de la sélection des sites d'étude et pour l'accès aux données géoréférencées sans lesquelles le projet n'aurait pu avoir lieu. Merci aussi à Érablière de la Montagne Verte, qui nous a donné accès à ses terres pour la réalisation de ce projet.

RÉSUMÉ

La sélection d'un territoire de reproduction par un individu est une étape critique dans son cycle de vie puisque cette décision peut avoir un effet majeur sur son aptitude phénotypique. Chez certaines espèces, les individus entreprennent une période de "prospection" durant laquelle ils récoltent de l'information qui leur permet d'augmenter la probabilité de sélectionner un site de haute qualité. La capacité qu'ont les prospecteurs d'accéder à un grand nombre de sites potentiels est donc un élément essentiel durant cette période. Dans le cadre de cette étude, nous avons donc examiné l'influence possible de la structure du paysage sur cette capacité des individus à visiter des territoires de reproduction potentiels durant la période de prospection. Notre étude a été effectuée dans le nord-ouest du Nouveau-Brunswick, où les forêts sont intensivement aménagées par l'industrie forestière. Plusieurs études ont montré que notre espèce cible, la Paruline couronnée (*Seiurus aurocapilla*), se déplace plus rapidement dans le paysage quand la couverture de forêt mature augmente et moins facilement lorsque le couvert de plantations de conifères augmente. Nous nous attendions donc à ce que la probabilité de capture d'individus en prospection dans des parcelles d'habitat propices à la reproduction diminue avec l'intensification de l'aménagement forestier dans le paysage environnant. Dans nos parcelles d'étude (n=6), nous avons capturé et bagué la majorité des mâles territoriaux durant la saison de reproduction. Ensuite, nous avons capturé passivement des individus de la fin juillet au début août à l'aide de filets japonais et de repasses de vocalisations. Au total, nous avons capturé 77 individus considérés comme étant des prospecteurs, c.-à-d. des individus non bagués qui provenaient vraisemblablement d'autres parcelles. Nous avons ensuite modélisé les effets de la structure du paysage à trois échelles spatiales sur les taux de capture des présumés prospecteurs. Le taux de capture était relié négativement à la proportion de plantations de conifères à l'échelle la plus fine (rayon de 500 m) et à la distance moyenne entre les parcelles de couvert considéré favorable au déplacement. Ce dernier facteur était important à toutes les échelles spatiales. Ces résultats suggèrent que la composition de la matrice et la configuration de l'habitat peuvent influencer les mouvements de prospection chez la Paruline couronnée. Ces résultats concordent avec ceux d'études antérieures indiquant que la Paruline couronnée est réticente à se déplacer dans des plantations de conifères et des milieux ouverts. Notre étude suggère donc que l'aménagement forestier intensif peut affecter l'accès aux sites de reproduction potentiels et, ultimement, réduire la probabilité d'occupation des fragments d'habitat relativement isolés. À l'échelle du paysage, ceci peut donc causer une réduction de la productivité des populations nicheuses, dans la mesure où l'habitat inoccupé ne constitue pas un piège écologique. L'accès restreint des prospecteurs aux fragments d'habitat éloignés peut aussi être exacerbé par une disponibilité réduite d'information publique et une densité plus faible de conspécifiques dans ces populations en déclin.

Mots clés : Structure du paysage, Prospection, Fragmentation, Connectivité, Dispersion, Aménagement forestier, Paruline couronnée, *Seiurus aurocapilla*

ABSTRACT

The selection of a breeding territory by an individual is a critical step in its life history, that can have major fitness consequences. In some species, individuals have been shown to undergo a “prospection” period, during which they collect information to increase their likelihood of selecting high-quality breeding sites. A prospector’s ability to access a large number of potential sites is therefore essential during this period. In this study, we investigated whether landscape structure can influence the ability of individuals to visit potential breeding territories during the dispersal period. Our study area was located in northwestern New Brunswick, where forests are intensively managed for forest products. Our focal species, the Ovenbird (*Seiurus aurocapilla*), has been shown to move more readily across the landscape when the proportion of mature deciduous forest cover increases and moves less readily when the proportion of conifer plantations in the landscape increase. We expected that the probability of capturing putative prospectors in potential breeding habitat patches would decrease with forest management intensity in the surrounding landscape. In each study plot (n=6), we captured, and colour banded the majority of territorial males in June. Then, we used constant-effort mist netting to capture individuals during the dispersal period, in late July and early August. We captured a total of 77 individuals deemed to be prospectors, i.e. unbanded individuals that likely came from other habitat patches. We then modelled the effects of landscape metrics at three spatial scales on capture rates of putative prospectors. Capture rates were negatively related to the proportion of conifer plantations at the finest scale (500m radius), as well as to the mean distance among patches deemed permeable to Ovenbird movements. This last variable was important at all spatial scales. These results suggest that both matrix composition and habitat configuration can influence Ovenbird movements during the prospecting period. These findings are consistent with previous studies indicating that Ovenbirds are reluctant to move through conifer plantations or open areas. Our study suggests that intensive forest management practices can affect access to potential breeding sites and, hence, could reduce the probability of occupancy of relatively isolated habitat fragments. Impeded access to remote habitat fragments by prospectors may then be exacerbated by the lower availability of local enhancements and public information in these gradually declining populations.

Keywords: Landscape structure, Prospecting, Fragmentation, Connectivity, Dispersal, Forest management, Ovenbird, *Seiurus aurocapilla*

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES	xiii
LISTE DES TABLEAUX	xv
LISTE DES FIGURES	xvi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1.....	13
1.1 RÉSUMÉ DE L'ARTICLE EN FRANÇAIS	13
1.2 LANDSCAPE STRUCTURE AND ITS EFFECTS ON PROSPECTION FOR A FUTURE BREEDING SITE IN A FOREST SONGBIRD	15
1.3 ABSTRACT.....	15
1.4 INTRODUCTION	17
1.5 METHODS.....	21
1.6 RESULTS.....	26
1.7 DISCUSSION.....	27
1.8 REFERENCES	31
1.9 TABLES AND FIGURES.....	44
CONCLUSION GÉNÉRALE	49
REFERENCES	53
ANNEXE	61

*LISTE DES TABLEAUX*Chapitre 1

Table 1. Fragmentation metrics used, along with their description. All classes level indices (mean proximity index, mean Euclidean nearest neighbour distance, connectivity index), are calculated using the distances among cover types deemed permeable to Ovenbird movements, unless otherwise specified.....44

Table 2. Candidate models and associated $\Delta AICc$ and degrees of freedom (df) at three spatial scales. Models with $\Delta AICc$ under 2.0 for a given spatial scale are shown in bold.....45

Table 3. Estimates ($\pm SE$) and p-values for the fixed parameters included in the most parsimonious models ($\Delta AICc < 2$) obtained at three spatial scales.....46

LISTE DES FIGURES

Introduction générale

Fig 1. Emplacement des sites de capture et de l'aire d'étude. Description complète de la carte des sites de capture dans le premier chapitre.....10

Chapitre 1

Figure 1. Map of the study area, showing landscape structure around the six study plots. One study plot is enlarged to provide greater detail. Buffers are shown for each spatial scale considered, that is 500 m, 1000 m and 2000 m radii (with 100m donuts). Grey corresponds to non-forest land cover (NFLC). Green represents the combination of old clearcuts (CC >20 yrs), partial harvest (PH), and non-treated forest (NH). Red designates conifer plantations (CP) and recent clearcuts (CC <5 yrs). Yellow represents clearcuts 5-20 yrs old (CC 5-20 yrs) The gray map in the lower left corner shows the location of the field sites in relation to the greater province.....47

Figure 2. Mean (+/- 95% CI) capture rate per site (number of individuals per 16 net-hour period) and a) proportion of conifer plantations within 500 m and b) mean Euclidean nearest neighbour distance of breeding habitat cover within 1 km.....48

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Contexte général

Changement du paysage et perte de biodiversité

Depuis plus d'un siècle, un déclin de la biodiversité est observé à l'échelle du globe (Newbold et al. 2015, Horvath et al. 2019). Plusieurs chercheurs croient que nous avons amorcé la 6e grande extinction (Ceballos et al. 2015, 2017, McGill et al. 2015). Ce déclin de la biodiversité coïncide avec l'Anthropocène, l'époque humaine. L'Anthropocène est caractérisé par un changement majeur de la biosphère. Plus de 50% du couvert végétal terrestre a été converti ou modifié et la composition de l'atmosphère a grandement changé (McGill et al. 2015). Le dernier siècle a vu la disparition de près de 200 espèces de vertébrés (Ceballos et al. 2015). Un huitième des espèces d'oiseaux, un quart des espèces de mammifères et plus de 40% des espèces d'amphibiens sont maintenant menacés (IUCN 2018). Malgré le manque d'information chez les plantes, celle-ci voit aussi un déclin rapide et un taux d'extinction élevé (Humphteys et al. 2019). En plus des extinctions observées, les populations de vertébrés comprennent 52% moins d'individus qu'il y a 40 ans (McGill et al. 2015), tandis que certaines communautés d'arthropodes ont vu leur biomasse diminuer de 10 à 60 fois depuis 1970 (Lister et Garcia 2018).

Une grande portion du déclin en biodiversité observé est attribué à la perte d'habitat (Owens and Bennett 2000, Pimm and Raven 2000, Ceballos et al. 2017, Decaëns et al. 2018, Horvath et al. 2019). Plusieurs espèces sont spécialistes, elles ont des exigences écologiques très précises, ou encore, sont endémiques, ou elles ne sont présentes que dans une portion restreinte de la planète. Ces espèces sont donc très vulnérables à la perte d'habitat (Myers et al. 2000, Brooks et al. 2002, Carrara et al. 2015), mais ce ne sont pas les seules espèces à risque. La perte d'habitats affecte toutes les espèces à l'échelle mondiale (Newbold et al. 2015). Présentement, les taux de déforestation les plus élevés sont observés dans les régions les plus riches en biodiversité, où une perte d'habitat entraîne un déclin disproportionné de la richesse spécifique (Myers et al. 2000, Brooks et al. 2002, Decaëns et al. 2018). Newbold et al. (2015) estiment qu'à l'échelle globale, les pressions liées au changement du couvert végétal ont déjà réduit le nombre d'individus de toutes espèces terrestres de 10,7%. En plus de la perte d'habitat, les activités anthropiques causent souvent une fragmentation de celui-ci. Or, plusieurs études montrent que la fragmentation amplifie les effets de la perte d'habitat (Haddad et al. 2015, Hanski, 2015, Fletcher et al. 2018).

La fragmentation des habitats

La fragmentation est le processus par lequel l'habitat d'une espèce focale est divisé en morceaux (fragments) (Fahrig 1997). Le phénomène de fragmentation coïncide généralement avec la perte d'habitat et la création d'une matrice plus ou moins perméable aux mouvements et peu ou pas propice à la reproduction de l'espèce en question (Villard et Metzger 2014), ce qui fait que l'on doit contrôler les effets de cette dernière afin d'analyser les effets de fragmentation proprement dits (Ewers et Didham 2006). L'importance relative des effets de la fragmentation et de la perte d'habitat fait l'objet d'un débat qui a débuté dans les années 1990-2000 (Fahrig, 1997, Tischendorf et Fahrig, 2000, Hanski, 2000) et se poursuit aujourd'hui (Fahrig 2013, 2017, Hanski 2015, Fletcher et al. 2018a). Une méta-analyse de Fahrig (2017) indiquait que parmi 118 études sur les effets de la fragmentation des habitats

qui contrôlaient pour la perte d'habitat, 76% d'entre elles montraient des effets positifs. L'auteure suggérait que l'impact négatif de la fragmentation d'habitat est une « idée zombie », qui persiste seulement à cause de son lien avec la perte d'habitat. En réponse, Fletcher et al. (2018) on fait remarquer que l'échantillon utilisé par Fahrig était incomplet et que ses conclusions étaient trop hâtives et qu'elles pourraient facilement être mal interprétées. Fahrig (2017) n'aurait pas tenu compte de plusieurs études sur la fragmentation indiquant des effets négatifs. La perte et la fragmentation d'habitat sont des phénomènes complexes ayant des conséquences potentielles multiples. Il faut donc s'efforcer de bien comprendre les répercussions des changements du paysage liés aux activités anthropiques pour adopter de meilleures stratégies de conservation.

Les fragments d'habitats sont souvent de moins bonne qualité que leur parcelle d'origine (Franklin et al. 2002). Ceci peut être causé par des effets de bordure, où l'habitat est altéré par des interactions avec les milieux environnants (Murcia 1995, Fischer et Lindenmayer 2007). Les parcelles de petite superficie comprennent proportionnellement plus d'habitats de bordure. Les effets de bordure sont nombreux, tant sur la faune que sur les écosystèmes eux-mêmes. Ceci inclut des changements dans le microclimat, et dans la disponibilité de la lumière qui peuvent à leur tour modifier les processus écologiques de l'habitat (Murcia 1995). Les effets de bordures incluent aussi des conséquences directement liées aux interactions avec des populations humaines. Quand la fragmentation est causée par des activités anthropiques, les fragments qui en résultent deviennent plus vulnérables aux activités humaines, telles que les conflits entre humains et faune, les feux et, ultimement, une perte subséquente d'habitat (Laurance et Useche 2009). Les effets de bordure peuvent aussi créer des conditions favorables à certaines espèces et moins à d'autres (Murcia 1995, Franklin et al. 2002, Echeverria et al. 2007, Poulin et Villard 2011, Pfeifer et al. 2017). La fragmentation d'habitat entraîne souvent la colonisation par des espèces associées à la matrice, des espèces généralistes, ou des espèces envahissantes qui peuvent avoir des effets néfastes envers les

espèces indigènes (Flaspohler et al. 2001, Fischer et Lindenmayer 2007). De cette façon, la fragmentation peut augmenter la richesse spécifique globale d'un milieu tout en causant des déclin, voire même l'extinction locale d'espèces qui étaient présentes à l'origine (Ewers et Didham 2006, Banks-Leite et al. 2010, Hanski 2015).

On sait notamment que la fragmentation des habitats peut perturber la reproduction des espèces présentes à l'origine. Ainsi, plusieurs études ont rapporté une incidence plus élevée de la prédation et du parasitisme des nichées d'oiseaux près des bordures (Porneluzi et Faaborg 1999, Batary et Baldi 2004). Ces facteurs combinés causent un déclin dans le succès reproducteur des oiseaux qui y nichent. Sans un taux de reproduction ou une immigration suffisante, une population n'est pas viable. L'échange d'individus entre populations peut permettre la persistance de petites populations (Hanski 1999). En effet, Ward (2005) et Duarte et al. (2016) ont respectivement trouvé que l'immigration était le facteur qui déterminait la persistance de populations de Carouge à tête jaune (*Xanthocephalus xanthocephalus*) et de Paruline à dos noir (*Setophaga chrysoparia*). De plus, une dispersion efficace entre fragments permet de maintenir des échanges génétiques (Callens et al. 2011, Pavlacky et al. 2012, Stevens et al. 2018) qui contribuent à augmenter la résilience d'une population face à des pressions externes (Epps et al. 2005). Or, la perte de connectivité entre parcelles est l'une des plus importantes répercussions de la fragmentation des habitats (Haddad et al. 2015).

La connectivité

On distingue deux types de connectivité du paysage : la connectivité structurelle et la connectivité fonctionnelle (Baguette et al. 2013). La connectivité structurelle est la relation physique entre les éléments du paysage, tandis que la connectivité fonctionnelle est la réponse comportementale d'une espèce à la structure du paysage. Si le paysage est connecté structurellement, mais qu'une espèce n'est pas capable de s'y déplacer, il n'est pas

fonctionnellement connecté pour cette espèce. Une population devient susceptible à l'isolement par la fragmentation si le déplacement de ses individus est limité par la structure du paysage. Même les espèces hautement mobiles, telles que les oiseaux migrateurs, peuvent être affectées par la fragmentation du paysage. Par exemple, des expériences de 'gap-crossing' ont montré que plusieurs espèces d'oiseaux forestiers, incluant des espèces migratrices, étaient réticentes à se déplacer à travers une matrice contrastante, comme une coupe à blanc dans une forêt (Desrochers et Hannon 1997, Rail et al. 1997). Un manque de connectivité fonctionnelle peut affecter une population de plusieurs façons, soit en limitant les mouvements journaliers ou encore la dispersion d'individus entre populations (Fischer et Lindenmayer 2007).

La connectivité fonctionnelle joue un rôle critique lors de la dispersion, qui, à son tour, peut avoir des répercussions sur la viabilité des populations et, dans des cas extrêmes, sur le flux génétique (Baguette et al. 2013). La dispersion natale, soit le mouvement entre l'endroit où un individu est né et le site de sa première reproduction (Greenwood et Harvey 1982), est un des déplacements les plus importants dans la vie d'un individu. Outre les migrations saisonnières, la dispersion natale représente le plus grand déplacement effectué durant la vie des individus chez de nombreuses espèces (Greenwood et Harvey 1982, Paradis et al. 1998). Après leur première reproduction, plusieurs espèces deviennent fidèles à leur site de reproduction, revenant dans le même secteur année après année (Greenwood 1980). La dispersion natale joue donc un rôle crucial dans plusieurs processus démographiques, tels que la colonisation et le flux génétique (Paradis et al. 1998). Présentement, le processus par lequel un individu choisit son premier site de reproduction demeure très peu documenté. Considérant l'importance potentielle de ce processus de sélection sur la dynamique des populations, il est important de mieux comprendre si la fragmentation de l'habitat affecte celui-ci par le biais de ses effets sur la connectivité fonctionnelle des paysages.

Mouvements de prospection

Plusieurs études suggèrent que les animaux peuvent acquérir de l'information avant le début de la saison reproductive de façon à sélectionner le meilleur site disponible (Doolan and MacDonald 1996, Reed et al. 1999, Pärt et al. 2011, Davis et al. 2017). Cette acquisition d'information avant la sélection d'un site reproducteur s'appelle la prospection (Reed et al. 1999). En prospectant, des individus peuvent acquérir plusieurs types d'information, telles que la présence ou le succès reproducteur de conspécifiques, ou la disponibilité et la qualité des ressources (Smith et Shugart 1987, Reed et al. 1999, Pärt et al. 2011). La prospection a le potentiel d'améliorer grandement la qualité du site sélectionné (Reed et al. 1999). Cependant, il y a aussi des risques associés à ce phénomène qui pourraient diminuer l'aptitude phénotypique d'un organisme, tel que le risque de prédation, d'accident, ou de privations (Stamps 2001, Stamps et al. 2005). Le temps et l'énergie dédiés à la prospection pourraient aussi être consacrés à d'autres activités, tels que la reproduction. Un organisme ne peut pas prospecter et exploiter un habitat simultanément (Stamps 2001). Pour éviter ceci, certains organismes vont prospecter bien avant la période de reproduction (Reed et al. 1999). Plusieurs oiseaux migrateurs vont prospecter lors de la période de dispersion immédiatement après avoir quitté leur territoire natal, afin d'acquérir de l'information sur leurs conspécifique et la qualité d'habitat avant la période de reproduction (Löhrl 1959, Morton et al. 1991, Reed et al. 1999).

Malgré l'importance de la sélection de sites de reproduction dans la dynamique des populations, on dispose de peu de connaissances sur la prospection en raison des difficultés intrinsèques à l'étude de ce processus. Par exemple, le suivi simultané des individus en prospection et des individus en reproduction est difficile à effectuer sur le terrain. De telles études ne comprennent aussi qu'une seule facette de la prospection, c'est-à-dire le succès reproducteur des conspécifiques. Il n'y a pas de façon de savoir quelles autres informations sur la qualité de l'habitat sont acquises par un individu durant ces mouvements. Nos

connaissances sur la prospection proviennent donc seulement de quelques espèces dont le mode de vie facilite son étude (Doligez et al. 2004).

La Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*) est l'une de ces espèces. Elle niche en colonies sur des falaises côtières. Plusieurs études expérimentales sur la Mouette tridactyle suggèrent que les individus utilisent de l'information sur le succès reproducteur de leurs conspécifiques afin de choisir les meilleurs sites de nidification (Boulinier et McCoy 2008, Ponchon et al. 2017). Récemment, Ponchon et al. (2017) ont utilisé des émetteurs GPS pour étudier les mouvements d'individus ayant eu un succès ou un échec de reproduction. Les individus ayant échoué commençaient à prospecter peu de temps après leur échec, se déplaçant beaucoup plus dans la colonie et entre les colonies que les individus ayant eu un succès de reproduction. Ceci pourrait expliquer les différences en fidélité au site observées par Boulinier et McCoy, (2008). Ceux-ci ont documenté une diminution de fidélité au site quand un individu était dans une colonie ayant un taux de succès reproducteurs plus faible. Essentiellement, les individus revenaient l'année suivante quand le succès reproducteur moyen dans la colonie était relativement élevé.

La prospection a aussi été étudiée chez quelques espèces d'oiseaux migrateurs. Chez le Gobe-mouche à collier (*Ficedula albicollis*), Doligez et Danchin (2004) ont trouvé que la prospection a lieu plus souvent aux nids où les parents étaient plus actifs, autrement dit, où les parents étaient plus vigilants et nourrissaient plus leurs jeunes. Puisque les nids dont les parents sont plus actifs sont aussi associés au plus haut succès reproducteur, la prospection effectuée près de ces nids fournissait probablement des informations pertinentes aux prospecteurs (Doligez et al. 2004). Chez le Traquet motteux (*Oenanthe oenanthe*), Pärt et al. (2011) ont noté que 79% des prospecteurs établissaient un site de reproduction à l'endroit prospecté l'année précédente. Ils ont aussi découvert que ces individus avaient un succès reproducteur plus élevé que les autres individus de leur classe d'âge.

Pour plusieurs espèces d'oiseaux migrateurs, la période qui suit directement la nidification peut permettre l'acquisition de l'information publique et environnementale la plus utile (Reed et al. 1999, Ponchon et al. 2013, 2017). À cette période du cycle annuel, les individus peuvent acquérir des connaissances sur le paysage environnant. Celle-ci pourrait leur permettre de trouver plus rapidement les meilleurs sites de reproduction le printemps suivant, car la végétation est pleinement développée et la disponibilité des ressources est semblable à la saison reproductive. La dispersion natale chez les oiseaux migrateurs représente des déplacements de dizaines de kilomètres (Paradis et al. 1998, Tittler et al. 2009), ce qui est peu considérant leur capacité de déplacement. Toutefois, cette distance pourrait être réduite dans un paysage fragmenté. Par exemple, Lens et Dhondt (1994) ont constaté que de jeunes Mésanges huppées (*Lophophanes cristatus*) nées dans des fragments forestiers retardaient leur départ par rapport à d'autres individus nés dans des parcelles situées dans de grands massifs. Cela suggère une résistance de la matrice aux mouvements de ces oiseaux. Tout effet de la structure du paysage sur les mouvements de prospection pourrait avoir des répercussions sur la sélection de futurs territoires de reproduction et l'occupation optimale de l'habitat disponible (Schjørring et al. 1999, Bélisle 2005). Comprendre ces processus est donc important dans un contexte de changements rapides de la structure des paysages.

Problématique

La période de prospection peut vraisemblablement jouer un rôle important dans la sélection des sites de reproduction et, ultimement, influencer le succès de reproduction chez plusieurs espèces d'oiseaux (Reed et al. 1999). Toutefois, nous avons très peu de connaissances sur le comportement de prospection chez la majorité des espèces et encore moins sur l'effet de la structure du paysage sur les mouvements associés à la prospection. Certaines régions du Canada, comme le nord-ouest du Nouveau-Brunswick (Fig 1), sont soumises à un aménagement forestier intensif ayant une forte incidence sur la structure du paysage. En 2014, le gouvernement provincial du Nouveau-Brunswick a annoncé un plan d'aménagement

pour les terres de la couronne pour les 50 ans à venir. Ce plan inclut entre autres une augmentation de la proportion de plantations de conifères, qui passera de 12% à 21% (Province of New Brunswick 2014). Ces changements pourraient avoir des répercussions importantes sur le comportement et la démographie de plusieurs espèces. La Paruline couronnée (*Seiurus aurocapilla*) est particulièrement vulnérable aux changements dans la structure du paysage causés par l'aménagement forestier (Faaborg et al. 2010, Villard et Haché 2012) et est essentiellement associée aux peuplements matures de feuillus ou mixtes durant la période de reproduction (Porneluzi et al. 2011). Bien que de nombreuses études aient porté sur les effets de l'aménagement forestier sur la Paruline couronnée durant la saison de reproduction, les effets pouvant survenir durant la période de prospection n'ont jamais été étudiés. Il est important de mieux documenter les effets de la structure du paysage sur le comportement de prospection afin de mieux évaluer l'ensemble des effets potentiels des changements dans la structure du paysage sur la faune.

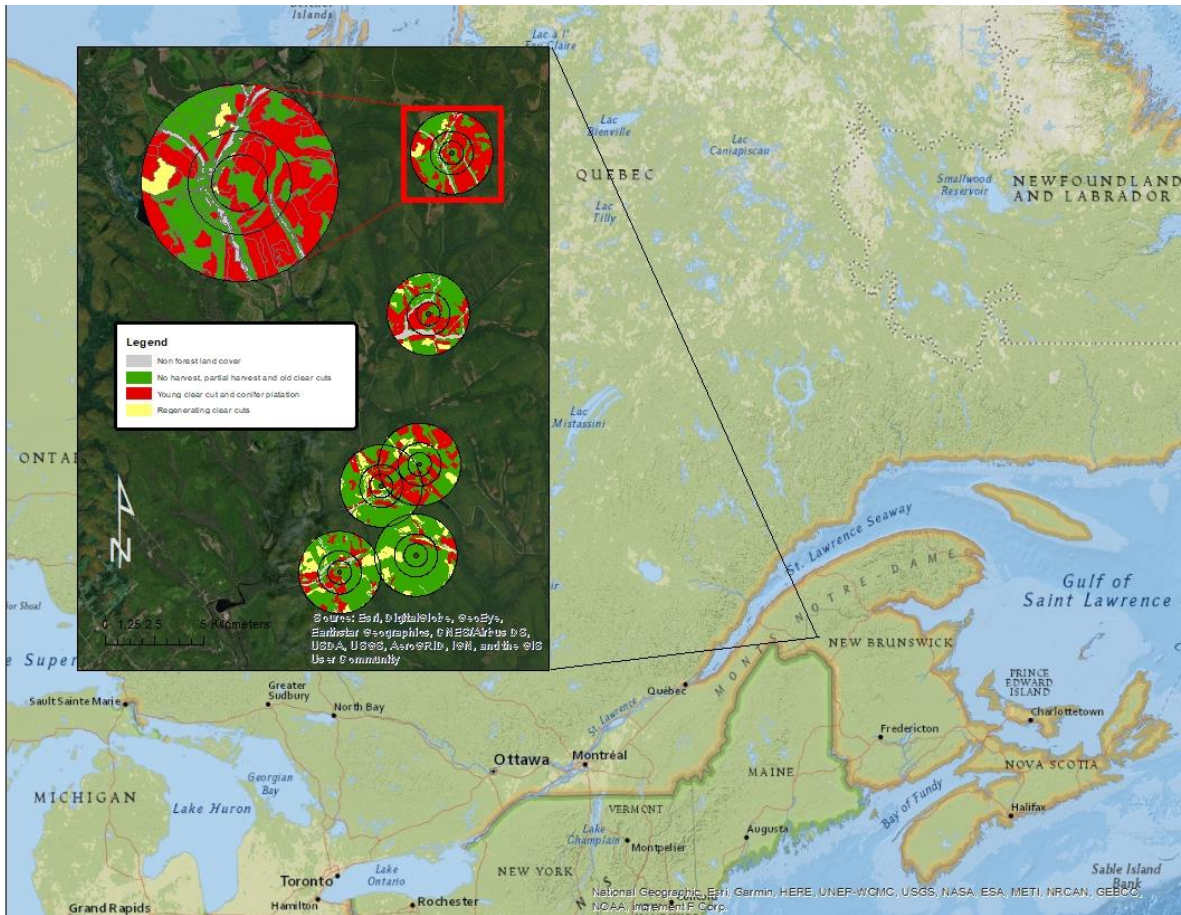


Fig 1. Emplacement des sites de capture et de l'aire d'étude. Description complète de la carte des sites de capture dans le premier chapitre.

Objectifs

Ce projet a pour but d'évaluer les effets de la structure du paysage sur les mouvements de prospection d'une espèce d'oiseau forestier. Plus précisément, mon objectif est de déterminer si les changements dans la composition du paysage et la fragmentation d'habitat associés à l'aménagement forestier intensif ont un impact sur le comportement de prospection chez la Paruline couronnée. Des translocations expérimentales suggèrent que la vitesse de

déplacement de cette espèce dans le paysage augmente avec la proportion de forêt mature (Bélisle et al. 2001, Gobeil et Villard 2002) et qu'elle semble réticente à se déplacer à travers les plantations d'épinettes (Villard et Haché 2012). Notre objectif est de comprendre comment la structure du paysage influence la prospection pour un futur site de reproduction. Nous soupçonnons qu'un nombre réduit de Paruline couronnée en prospection ait accès à des sites propices dans les paysages hautement fragmentés par la présence de plantations de conifères et autres types de matrices relativement imperméables aux mouvements.

Pour atteindre l'objectif de l'étude, nous avons capturé des Parulines couronnées dans divers paysages durant la période de prospection en fin d'été afin de déterminer si leur structure influençait le taux de capture de prospecteurs potentiels, ce qui, ultimement, pourrait affecter la colonisation de fragments d'habitat plus ou moins isolés et réduire le taux d'occupation d'habitat dans ces paysages.

Résultats

Nos résultats principaux confirment l'influence négative des plantations de conifères ainsi que l'importance de la distance moyenne entre les parcelles d'habitat pour notre espèce cible. À notre plus petite échelle spatiale, nous avons observé une corrélation importante entre le taux de capture de prospecteurs et la proportion de plantations confère dans le paysage voisin. Nous avons également observé qu'une distance moyenne élevée entre les parcelles était négativement corrélée à un taux de capture de prospecteur à toutes les échelles. Ces résultats suggèrent que la composition de la matrice et la configuration de l'habitat peuvent influencer les mouvements de prospection. Notre étude suggère donc que l'aménagement forestier intensif peut affecter la prospection chez la Paruline couronnée. Ceci pourrait réduire la probabilité d'occupation des fragments d'habitat relativement isolés et minimiser les taux ou la vitesse de recrutement dans ces fragments.

CHAPITRE 1

STRUCTURE DU PAYSAGE ET SES EFFETS SUR LA PROSPECTION POUR UN FUTUR SITE DE REPRODUCTION CHEZ UN OISEAU FORESTIER

1.1 RÉSUMÉ DE L'ARTICLE EN FRANÇAIS

La sélection d'un territoire de reproduction par un individu est une étape critique dans son histoire de vie, pouvant fortement affecter son aptitude phénotypique. Chez certaines espèces, les individus entreprennent une période de "prospection" au cours de laquelle ils récoltent des informations pour augmenter leurs chances de sélectionner un site de haute qualité. Dans cette étude, nous avons examiné si la structure du paysage pouvait influencer la capacité des individus à visiter des territoires de reproduction potentiels lors de la période de prospection. Plusieurs études ont montré que notre espèce cible, la Paruline couronnée (*Seiurus aurocapilla*), se déplace plus rapidement dans le paysage quand la couverture de forêt mature augmente et moins facilement lorsque le couvert de plantations de conifères augmente. Nous nous attendions donc à ce que la probabilité de capture d'individus en prospection dans des parcelles d'habitat de reproduction diminue avec l'intensification de l'aménagement forestier dans le paysage environnant. Dans nos parcelles d'étude (n=6), nous avons capturé et bagué la majorité des mâles territoriaux durant la saison de reproduction. Ensuite, nous avons capturé passivement des individus de la fin juillet au début août. Nous avons capturé un total de 77 individus considérés prospecteurs, c.-à-d. des individus non bagués qui provenaient vraisemblablement d'autres parcelles. Nous avons ensuite modélisé les effets de la structure du paysage à trois échelles spatiales sur les taux de capture des présumés prospecteurs. Les taux de capture étaient négativement reliés à la proportion de plantations de conifères à l'échelle la plus fine (rayon de 500 m) et à la distance moyenne

entre les parcelles de couvert considéré favorable au déplacement à toutes les échelles spatiales. Ces résultats suggèrent que la composition de la matrice et la configuration de l'habitat peuvent influencer les mouvements de prospection chez la Paruline couronnée. Notre étude indique que l'aménagement forestier peut affecter l'accès aux sites de reproduction potentiels et, ultimement, influencer l'occupation des fragments d'habitat relativement isolés.

Mots clés : Structure du paysage, Prospection, Fragmentation, Connectivité, Dispersion, Aménagement forestier, Paruline couronnée, *Seiurus aurocapilla*

Cet article, intitulé «*Landscape structure and its effects on prospection for a future breeding site in a forest songbird*», est destiné à être soumis pour publication dans la revue *The Condor*. Les coauteurs ont contribué : à l'idée originale (Maya Longpre-Croteau et Marc-André Villard), au financement (Marc-André Villard), à la méthodologie (Maya Longpre-Croteau, Marc-André Villard et Valérie Bertrand), à la récolte de données (Maya Longpre-Croteau et Valérie Bertrand), à leur analyse (Maya Longpre-Croteau et Valérie Bertrand) et à la rédaction (Maya Longpre-Croteau, Marc-André Villard et Joël Bêty).

1.2 LANDSCAPE STRUCTURE AND ITS EFFECTS ON PROSPECTION FOR A FUTURE BREEDING SITE IN A FOREST SONGBIRD

Maya Longpre-Croteau¹, Joël Bêty¹, Valérie Bertrand³, and Marc-André Villard²

¹Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1

²Department of Biology, Mount Allison University, 63B York St, Sackville, NB, Canada, E4L 1E2

³Département de biologie, Université de Moncton, 18 Antonine-Maillet Ave, Moncton, NB, Canada, E1A 3E9

1.3 ABSTRACT

The selection of a breeding territory by an individual is a critical step in its life history, that can have major fitness consequences. In some species, individuals have been shown to undergo a “prospection” period, during which they collect information to increase their likelihood of selecting high-quality breeding sites. In this study, we investigated whether landscape structure can influence the ability of individuals to visit potential breeding territories during the dispersal period. Our focal species, the Ovenbird (*Seiurus aurocapilla*), has been shown to move more readily across the landscape when the proportion of mature deciduous forest cover increases moves less readily when the proportion of conifer plantations in the landscape increase. We expected that the probability of putative prospectors in potential breeding habitat patches would decrease with forest management intensity in the surrounding landscape. In each study plot (n=6), we captured, and colour banded territorial males in June. Then, we used constant-effort mist netting to capture individuals during the dispersal period, in late July and early August. We captured a total of 77 individuals deemed to be prospectors, i.e. unbanded individuals that likely came from other plots. We then modelled the effects of landscape metrics at three spatial scales on capture rates of the putative prospectors. Capture rates were negatively related to the proportion of conifer plantations at the finest scale (500 m radius), and to the mean distance between patches deemed permeable to Ovenbird movements at all spatial scales. These results suggest that

both matrix composition and habitat configuration can influence Ovenbird prospecting movements. Our study thus suggests that intensive forest management can reduce access to potential breeding sites and, in turn, the overall productivity of such populations.

Keywords: Landscape structure, Prospecting, Fragmentation, Connectivity, Dispersal, Forest management, Ovenbird, *Seiurus aurocapilla*

1.4 INTRODUCTION

Agriculture, forest management, and urbanization are major causes of habitat loss and fragmentation, which in turn are among the main causes of biodiversity loss worldwide (Haddad et al. 2015). Current trends in land use predict a continued increase in habitat loss and fragmentation across most of the world's biomes (Newbold et al. 2015). Habitat fragmentation, the process by which habitat is broken apart by the creation of new land cover types, is considered harmful to a wide range of species, especially to ecological specialists (Carrara et al. 2015). The negative influence of habitat fragmentation on population size and overall biodiversity is becoming increasingly clear (Wiegand et al. 2005, Haddad et al. 2015, 2017). However, a recent paper (Fahrig 2017) has fuelled the debate on the relative influence of habitat loss versus fragmentation. While habitat loss is a recognized driving factor in the decline of global biodiversity, the importance of habitat fragmentation cannot be ruled out based on both theoretical and empirical evidence (Haddad et al. 2017, Fletcher et al. 2018a).

For instance, habitat fragmentation can negatively affect population viability through a reduction in functional connectivity (Aben et al. 2012, Vasudev et al. 2015), which represents a species' behavioural response to landscape structure (Taylor et al. 2006, Baguette et al. 2013). Functional connectivity reflects the relative ease with which individuals can move across the landscape. Hence, high functional connectivity increases the likelihood that individuals will detect and colonize small or relatively isolated habitat fragments (Matthysen and Currie 1996, Kristan 2006) and it is critical for the persistence of those populations (Haché and Villard 2010, Pavlacky et al. 2012, Duarte et al. 2016).

Because the movements of small organisms remain difficult to track with a good resolution over long periods (but see Ponchon et al. 2013 and Hallworth and Marra 2015), various indirect empirical approaches have been used to estimate functional connectivity,

such as translocation (Bélisle et al. 2001, Volpe et al. 2014, Betts et al. 2015) and gap crossing experiments (Desrochers and Hannon 1997, Bowman and Fahrig 2002). Such indirect approaches have generally been applied on adults, as it is easier to manipulate their motivation to move, e.g. through territorial challenges (gap crossing) or by translocating territorial individuals to compare their homing movements in different landscape structures. While Volpe et al. (2014) have reported that movement parameters were similar between post-translocation and daily movements in the Green Hermit (*Phaethornis guy*), these approaches may not accurately reflect natal dispersal movements because the motivation to move is different and individuals may not have the same knowledge of their landscape. In addition to these experimental approaches, many modelling programs now exist that help identify possible dispersal trends, these, however, require baseline information that must first be obtained in the field (circuitscape, linkagemapper). Genetic markers have also been used to assess the influence of landscape structure on dispersal (Callens et al. 2011, Pavlacky et al. 2012), but this approach is only relevant to larger spatial and temporal scales (Vandergast et al. 2019).

In birds, natal dispersal generally represents the longest movement an individual will perform over its lifetime, outside of migration (Greenwood and Harvey 1982). Additionally, it is difficult to characterize because the individual's destination is yet unknown. However, natal dispersal plays a crucial role in population dynamics and gene flow, as individuals become relatively site-faithful after their first successful reproduction in many species (Greenwood and Harvey 1982, Pärt and Gustafsson 1989).

In some species, individuals have been shown to gather information on potential breeding sites before selecting a territory (Reed et al. 1999, Doligez et al. 2004, Thériault et al. 2012). Gathering information on site quality gives individuals an advantage when the time comes to settle on a territory (Reed et al. 1999, Doligez et al. 2004, Ponchon et al. 2013), especially in migratory species, where younger individuals arrive later than more experienced

ones (Porneluzi et al. 2011, Sherry et al. 2016). Prospecting may provide information on habitat quality, food availability, and the location and breeding success of conspecific or even other species, leading to better-informed territory selection (Reed et al. 1999, Thomson et al. 2003, Nocera et al. 2006). Prospecting is often performed by dispersing individuals during or immediately after the breeding season, when social information and environmental cues are likely most available (Reed et al. 1999, Pärt et al. 2011, Ponchon et al. 2013, 2017). Moreover, individuals might use location cues provided by conspecific or even heterospecifics to select a breeding site (Thomson et al. 2003, Nocera et al. 2006, Betts et al. 2008, Thériault et al. 2012). Studies specifically examining prospecting behaviour are often limited to species whose life history facilitates its study, such as colonial species (Ponchon et al. 2017), species using nest boxes (Doligez et al. 2004) or species with territorial non-breeders (Pärt et al. 2011). Under these conditions it is possible to study non-breeding individuals interact and observe breeding conspecifics. While identifying prospecting individuals can be difficult, any movement occurring outside of an individual's breeding territory may be considered prospecting, as they may be acquiring information that could affect their choice of a future breeding site (Reed 1993).

Access to potential breeding sites by prospectors during the post-breeding period may be critical to facilitate immigration into a specific area. Using hand-reared individuals, Löhrl (1959) found that Collared Flycatchers (*Ficedula albicollis*) returned to breed in the general area where they spent the period just preceding the first prebasic molt (Löhrl 1959), demonstrating the importance of this period in breeding site selection. Very little is known about the effects of fragmented habitat on the movements of individuals prospecting at this period. One of the few studies on this subject found that newly independent juvenile Crested Tits (*Lophophanes cristatus*) born in habitat fragments showed a delayed departure relative to individuals born in controls (plots within large tracts of habitat), suggesting a reluctance to cross forest fragment edges or to move through the matrix (Lens and Dhondt 1994).

Delayed departure from a natal territory may limit the time available to prospect. Additionally, it may limit the quality of information gathered, as some public information is season-sensitive (Reed et al. 1999). In general, very little is known about prospecting behaviour and even less in the context of fragmented landscapes.

In this study, we investigated whether landscape structure can influence the prospecting movements of a migratory songbird, the Ovenbird (*Seiurus aurocapilla*). More specifically, we determined whether landscape composition and configuration can influence capture rates of individuals moving through potential breeding habitat during the dispersal period occurring between the breeding season and fall migration. While the movements taking place between the breeding season and fall migration are poorly documented, they are believed to reflect, at least in part, foraging behaviour and predator avoidance (Vitz 2008, Streby and Andersen 2012). Hence, public information and environmental cues may be acquired incidentally as individuals venture onto potential breeding sites (Nocera et al. 2006). We assumed that movements taking place during the dispersal period could provide habitat cues, location cues, or public information to prospecting individuals. In turn, any effect of landscape structure on these movements could have implications for prospectors' ability to collect such information.

Translocation studies suggest that Ovenbirds move more readily across the landscape as the proportion of mature forest cover increases (Bélisle et al. 2001, Gobeil and Villard 2002) and that they are reluctant to move across certain matrix types such as clearcuts (Bélisle and Desrochers 2002, Robichaud et al. 2002, Valente et al. 2019) and conifer plantations (Villard and Haché 2012). Yet, individuals tend to move faster when experimentally released in plantations than in deciduous forest, suggesting that they avoid crossing plantation edges (Geoffroy et al. 2019). Our objective is to understand how landscape structure influences prospecting movements during the post-fledging period. We predicted that the likelihood of capturing prospecting individuals in potential breeding habitat (i.e., mature deciduous stands)

will be negatively affected by the fragmentation of mature forest and by the proportion of conifer plantations and other matrix types relatively impermeable to movement, such as recent clearcuts (<5 years).

1.5 METHODS

Study Area

The study was conducted in a northern hardwood forest of northwestern New Brunswick, Canada, 20-35 km northeast of Edmundston (47° 31' 12N, 68° 8' 13W) (Figure 1). The study area is characterized by shade-tolerant deciduous forest codominated by sugar maple (*Acer saccharum*), American beech (*Fagus grandifolia*), and yellow birch (*Betula alleghaniensis*) on well-drained sites and red (*Picea rubens*) or black spruce (*P. mariana*) and balsam fir (*Abies balsamea*) in mesic or poorly drained sites. The region of the province is intensively managed for timber and features various types of partial cutting or shelterwood harvesting in deciduous stands, and clearcuts followed by spruce plantations in conifer-dominated stands. We selected 6 mature forest fragments large enough to encompass a 6 ha study plot. Plots were between 2 km and 22 km from one another. These forest fragments were characterized by mature deciduous forest dominated by sugar maple and yellow birch, with minimal signs of recent anthropogenic disturbance, except for the production of maple syrup (sugar bushes).

Focal Species

The Ovenbird is a neotropical migrant that breeds in the temperate deciduous or mixed forests of eastern North America (Porneluzi et al. 2011). It both nests and forages in deciduous leaf litter (Porneluzi et al. 2011). Males arrive first on the breeding grounds in the spring and quickly establish a territory (Thériault et al. 2012). In our study area, the breeding

season begins in mid-May and lasts for approximately 2 months. Adult Ovenbirds tend to be site faithful (Haché and Villard 2010), especially when they fledge young (Thériault et al. 2012), making the selection of their first territory particularly crucial.

Capture and Manipulations

Ovenbirds were captured under the animal care permit #16-13 at the University of Moncton. In each study plot, we then conducted constant-effort mist netting using four 12 m mist nets, from July 29, 2017 to August 9, 2017. Nets were arranged in pairs to create two 24 m net lanes, 100 m apart and at least 100 m from the forest edge. We used playbacks of conspecific vocalizations (songs) for the entire mist netting period. A speaker connected to an mp3 players was placed at eye level in vegetation adjacent to each net lane. Nets were opened at sunrise and closed 4 hours later, unless wind speed was too high, or precipitations lasted more than 30 min. Each plot was visited every 3 days, except when adverse weather caused delays (never more than 2 days). Sampling effort was equal in each plot, for a total of 30 site days and 480 net hours. Foreign individuals could be discriminated from local ones as we had previously banded 70-90% ($n = 50$) of all males holding territories in each study plot. Breeding females were not targeted for banding before the beginning of the study as they were much less responsive to playbacks. Additionally, we were unlikely to capture local hatch year individuals at the period we targeted as juvenile birds quickly leave their natal territory (Streby et al. 2011b, Vitz and Rodewald 2011) and, indeed, show very low site fidelity (Hann 1937). Therefore, the unbanded individuals we captured were deemed to be prospectors.

Each newly captured individual was banded using a numbered metal band and two rectrices (r_3) were plucked, symmetrically, for ageing purposes. Only birds captured for the first time during the study were included in the analysis. Following Donovan and Stanley

(1995), we used the wear angle of the rectrix to assign individuals to age groups ($<77.92^\circ$ for HY/SY and $>90.05^\circ$ for AHY/ASY), where HY/SY are birds in their first year of life and AHY/ASY are those born before the previous year. Individuals were classified HY/SY if they still retained the rectrices grown in the nest and had yet to undergo their definitive prebasic molt. Individuals were classified as AHY/ASY if they were considered to be in their definitive plumage. Following Bayne and Hobson (2001a), we used the midpoint between the two angles (84°) to separate these age groups.

Landscape Characterization

Landscape metrics were quantified using the GIS database of Acadian Timber Corp. Two different landscape classifications were performed: one with seven land cover types, to emphasize the effects of silvicultural treatments on landscape permeability, and the other with four broader cover types, which were used to calculate fragmentation indices. The 7 cover types used in the initial characterization were: conifer plantation, recent clearcut ($> 60\%$ basal area removed, <5 years old), regenerating clearcut ($> 60\%$ basal area removed, 5-20 years old), old clearcut ($> 60\%$ basal area removed, >20 years old), partial harvest ($< 40\%$ basal area removed), no treatment, and non-forest land cover types (mostly roads and bodies of water). These 7 categories were then grouped based of our knowledge of Ovenbird habitat use and previous translocation studies into 4 categories: low permeability to movement (conifer plantation, recent clearcut), high permeability (old clearcuts, partial harvest, no treatment), intermediate permeability (5-20 years old regenerating forest), and lastly, non-forest land cover (mostly roads and bodies of water).

After characterizing the landscape, we determined the proportion of each land class at three radii around the plots: 500 m, 1 km, and 2 km (Figure 1). These radii were selected to investigate the effects of landscape structure on movements at local and landscape scales around each plot. While warbler dispersal usually occurs in the distances of tens of kilometres

(Tittler et al. 2009), it is likely that landscape structure immediately adjacent to breeding habitat has the greatest influence on accessibility. Distances greater than 2 km were excluded because study plots were small and landscape homogeneity tended to increase with spatial scale in our study area. Proportions of each land cover type were calculated using a donut, which excluded a 100 m radius around the point located at mid-distance between the two net pairs in each plot. The distance of 100 m was deemed to represent the distance at which individuals could hear the playback.

Fragmentation indices were also calculated at three scales matching those of the habitat proportions, but without excluding the first 100 m radius to avoid biasing calculations of fragmentation indices. Fragmentation metrics were calculated with FRAGSTATS (McGarigal and Eucard 2015). We quantified 8 landscape metrics: patch area, patch perimeter/area ratio, proximity index, mean proximity index, mean Euclidean nearest neighbour distance, connectivity index, class-level edge density and total edge density (see Table 1 for complete explanation of fragmentation metric calculations). Patch area was selected to determine whether prospecting was more frequent in larger patches, whereas patch perimeter/area ratio was included to determine the influence of patch shape. The proximity index, mean proximity index, and mean Euclidean nearest neighbour distance were selected to characterize the structural isolation of focal patches (Wang et al. 2014). The connectivity index was used to quantify structural connectivity, whereas class (all patches of a same type) and landscape level edge densities were selected to detect potential edge effects.

Statistical Analyses

We modelled the influence of landscape structure on daily capture rate using general linear mixed models (GLMM) with a Poisson distribution. All GLMMs were fitted using the `glmer` function from the `lme4` package (Bates et al. 2015) and performed using R (v. 3.4.3) (Core Team 2017). Daily capture rate was calculated as the number of new individuals

captured on a given day on a given plot as net hours remained constant on each day and plot. Given that we obtained repeated measures of capture rate on each plot, we considered study plot ID as a random variable (intercept). Explanatory variables were carefully selected to represent a range of hypotheses about potential landscape effects on prospecting movements, while restricting their number to account for sample size (Table 2). Conifer plantation and recent clearcut cover were selected as they have been shown to negatively affect Ovenbird movements (Bélisle et al. 2001, Villard and Haché 2012). Regenerating habitats were selected as they are often used by young Ovenbirds during the post fledging period (Streby et al. 2011b). Breeding habitat cover and patch area were tested as a highly positive correlation between capture rate and habitat amount could reflect the capture of local birds. Patch perimeter area ratio was chosen to reflect patch shape as a narrow patch may funnel birds into nets and increase capture rates. Patch proximity index, mean proximity index, mean Euclidean nearest neighbour distance and connectivity index were included as they reflect different measures of landscape connectivity and fragmentation. Class and landscape level edge densities were tested as Ovenbirds have previously been thought to be reluctant to cross edges (Bélisle et al. 2001), and thus we would expect lower capture rates in landscapes with high edge density. We also selected the interaction between percentage of permeable land cover and habitat structure, however high correlation between variables greatly limited possible combinations (see below).

We tested 17 a priori models selected to reflect both landscape composition and configuration. However, a few a priori models were removed due to collinearity (VIF) (see Table 2). All explanatory variables were standardized to a mean of zero and unit variance. We then used the Akaike information criterion corrected for small sample size (AICc) to evaluate the performance of individual variables and models using the function `ICtab` in R (Burnham and Anderson 2002). Overdispersion was tested using the function `overdisp_fun` from the package `lme4` (Bates et al. 2015). We ran 18 models (including a null model) at

each of the three spatial scales and selected those with a $\Delta\text{AICc} < 2$ from the best model at each spatial scale. The values reported in the results section are means \pm CI95%, while marginal R^2 are calculated using the function `r.squaredGLMM` and represented as percentages.

1.6 RESULTS

A total of 84 individuals were captured during the study. Of these, 7 were known territorial males that we had banded on the same site during the breeding season, and they were therefore excluded from subsequent analyses. Most (92%) of the unbanded individuals we captured were classified as HY/SY birds. Hatch year birds are considered most likely to be prospecting for a future breeding territory because they have not had the chance to collect information on breeding site quality yet (Reed 1993, Boulinier et al. 1996, Davis et al. 2017). However, as AHY individuals may also be prospecting, especially after a failed breeding attempt (Reed et al. 1999), we considered any individual found on a plot on which it did not previously hold a territory a putative prospector as they could have been acquiring information for future reproduction, i.e. prospecting (Ward 2005b).

Two models explaining daily capture rate of Ovenbird deemed to be prospectors were among the best ($\Delta\text{AICc} < 2$) at the smallest spatial scale (see Table 2 for all ΔAICc values). The proportion of conifer plantations surrounding a plot was the top predictors of capture rate at this scale (Table 2; Model 1). The likelihood of capturing individuals decreased with the proportion of conifer plantations, which explained 40% of the variation in the capture rate (Figure 2a, Table 3). The second-best model at the 500 m radius scale included the mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN) among cover types deemed permeable to Ovenbird movements (Table 3; Model 12). Capture rates decreased with mnENN and this variable explained 39% of the variation in the capture rate.

The mnENN of vegetation cover deemed permeable to movements within 1 km also had a negative influence on the likelihood of capturing individuals (Table 3; Model 12), explaining 60% of the variation in the capture rate (Figure 2b). Although the mean proximity index (mnPROX) and mnENN both quantify the isolation of a focal site, the model containing the mnPROX (model 13) was not among the best models at the finest spatial scales (<1 km).

At the coarsest spatial scale considered (2 km radius), three models were within a $\Delta AICc$ of 2 from the best model, which contained mnPROX (Table 2; Table 3). The models including either mnPROX, the connectivity index, the percentage of partially harvested (< 40% basal area removed) deciduous stands in the surrounding landscape or the mnENN explained a similar proportion of the variation in capture rates (27%-32%). The lower explanatory power and the similarity in performance among a few models may indicate that landscape structure was too similar among plots to detect the influence of specific predictors of capture rate at that spatial scale.

1.7 DISCUSSION

As predicted, the probability of capturing Ovenbirds in potential breeding habitat during the late-summer dispersal period was influenced by landscape composition and configuration, though the specific metrics involved varied with spatial scale. At the finest spatial scale considered, the proportion of conifer plantation had a negative effect on Ovenbird capture rate, whereas structural connectivity appeared to have a consistent effect at all spatial scales. Overall, these results suggest that prospecting Ovenbirds were less likely to access habitat fragments either surrounded by conifer plantations or relatively isolated from potential breeding habitat. Hence, our results indicate that both landscape-level structural connectivity and landscape composition influenced Ovenbird movements (i.e. functional connectivity) during the dispersal period. In turn, this could affect habitat

occupancy by influencing the ability of individuals to obtain information about potential breeding territories.

While the effects of landscape composition and structure have never been tested at this period, the negative influence of conifer plantations on Ovenbird movements is consistent with results from previous studies. Experimental translocations of male Ovenbirds in the same study region suggested that they were reluctant to move across this cover type (Villard and Haché 2012). Another study in the same study region showed that radio-tracked, translocated Ovenbirds released in conifer plantations tended to move faster than those released in mature deciduous forest (Geoffroy et al. 2019). Taken together, these findings suggest that Ovenbirds avoid crossing plantations when moving through deciduous forest, but that they accelerate their movements once in this matrix type. The negative influence of conifer plantations on Ovenbird prospecting reported here may reflect an apparent reluctance to cross plantation edges, which is consistent with findings by Valente et al. (2019).

Landscape composition was rarely among our top models. Indeed, mature deciduous forest cover was not among the best predictors of Ovenbird capture rates at any scale, despite representing prime breeding habitat. Assuming constant population densities and no restrictions to movement, we would expect that greater cover of potential breeding habitat would translate into a greater number of prospectors. The lack of correlation between Ovenbird capture rates and mature deciduous forest cover may reflect the fact that individuals captured in our study plots were not born locally and were actually dispersing. While the exact origin of the birds we captured is unknown, warbler natal dispersal usually occurs on the scale of tens of kilometers (Tittler et al. 2009), therefore our capture rate would not be correlated with the proportion of breeding habitat at the scales we studied, but rather with the immediate landscape structures that influence prospecting movements.

During the dispersal period, Ovenbirds have been shown to frequently move across young forest stands and densely vegetated wetlands (Streby et al. 2011b, Streby and Andersen 2012). They are thought to use such cover types to benefit from their greater food availability (insects and fruits) (Streby et al. 2011a). This may explain not only the lack of relationship between breeding habitat cover and capture rates, but also why partially harvested deciduous forest cover was included in one of the best models at the 2 km scale as partial harvesting releases dense regeneration, which may be especially suitable to Ovenbirds during the dispersal period.

Our results suggest that habitat fragmentation can have an important, negative influence on Ovenbird prospecting behaviour. The only variable included in the best models at all spatial scales was the mean Euclidean nearest neighbour distance. Patches of permeable cover may have acted as stepping stones, facilitating movement through the landscape. While the Ovenbird seems to be able to disperse over long distances (Haché et al. 2014), impediments to prospecting may still have important negative consequences on immigration into specific sites (Reed et al. 1999, Haché and Villard 2010, Duarte et al. 2016). In severely fragmented landscapes, substantial habitat might be unoccupied owing to a lower probability of access by potential immigrants. Impeded access to remote habitat fragments by prospectors may then be exacerbated by the lower availability of local enhancements and public information in these gradually declining populations.

While we observed significant differences in capture rates of prospectors as a function of landscape structure, these trends may be even sharper in landscapes with urban or agricultural matrices. Future studies should be conducted in such landscape in order to assess the generality of the patterns we detected. Additionally, studies of prospecting could also be aided by the use of tracking technologies. While options are still limited for small animals, we may soon be able to track the movements of small passerines over long-enough periods.

This would allow us to determine whether territories visited by prospectors are revisited in the spring, even if an individual does not succeed in establishing a territory there.

Additionally, it would be interesting to investigate the influence of landscape grain on prospecting behaviour. While we found that the distance among habitat patches is important to functional connectivity, even smaller habitat patches in conifer plantations may also be used as stepping stones to access larger patches. These patches may not be ideal for reproduction, because small patches face higher levels of nest predation (Jenkins et al. 2017) and a conifer matrix may boost nest predator populations (Poulin and Villard 2011), but they may still be important to maintaining functional connectivity in the landscape.

To minimize declines in functional connectivity, we recommend that management plans protect large patches of mature unbroken forest and include small patches potentially acting as stepping stones among larger patches, whenever possible. Unbroken breeding habitat is ideal for successful reproduction whereas stepping stones of permeable cover should facilitate movement through the landscape (Fischer and Lindenmayer 2007, Baguette et al. 2013). Lastly, we suggest that the cover of relatively inhospitable matrix types, such as conifer plantations, is minimized because it seems to impede movement significantly and may also increase nest predation risk (Poulin and Villard 2011). Understanding how landscape structure effects prospection and, ultimately, dispersal, is crucial because of its influence on population dynamics.

1.8 REFERENCES

- Aben, J., F. Adriaensen, K. W. Thijs, P. Pellikka, M. Siljander, L. Lens, and E. Matthysen (2012). Effects of matrix composition and configuration on forest bird movements in a fragmented Afromontane biodiversity hot spot. *Animal Conservation* 15:658–668.
- Baguette, M., S. Blanchet, D. Legrand, V. M. Stevens, and C. Turlure (2013). Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews* 88:310–326.
- Banks-Leite, C., R. M. Ewers, and J. Metzger (2010). Edge effects as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest. *Oikos* 119:918–926.
- Batary, P., and A. Baldi (2004). Evidence of an Edge Effect on Avian Nest Success. *Conservation Biology* 18:389–400.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, and S. Walker (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67:1–48.
- Bayne, E. M., and K. A. Hobson (2001). Effects of Habitat Fragmentation on Pairing Success of Ovenbirds : Importance of Male Age and Floater Behavior. *Auk* 118:380–388.
- Bélisle, M. (2005). Measuring landscape connectivity : The challenge of behavioural landscape ecology. *Ecology* 86:1988–1995.
- Bélisle, M., and A. Desrochers (2002). Gap-crossing decisions by forest birds: an empirical basis for parameterizing spatially-explicit, individual-based models. *Landscape Ecology* 17:219–231.
- Bélisle, M., A. Desrochers, and M. Fortin (2001). Influence of Forest Cover on the Movements of Forest Birds : A Homing Experiment. *Ecology* 82:1893–1904.
- Betts, M. G., K. J. Gutzwiller, M. J. Smith, W. D. Robinson, and A. S. Hadley (2015).

- Improving inferences about functional connectivity from animal translocation experiments. *Landscape Ecology* 30:585–593.
- Betts, M. G., A. S. Hadley, N. Rodenhouse, and J. J. Nocera (2008). Social information trumps vegetation structure in breeding-site selection by a migrant songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275:2257–2263.
- Boulinier, T., and K. D. McCoy (2008). Public information affects breeding dispersal in a colonial bird : Kittiwakes cue on neighbours. *Biology Letters*:538–540.
- Bowman, J., and L. Fahrig (2002). Gap crossing by chipmunks: an experimental test of landscape connectivity. *Canadian Journal of Zoology* 80:1556–1561.
- Brooks, T. M., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, A. B. Rylands, W. R. Konstant, P. Flick, J. Pilgrim, S. Oldfield, G. Magin, and C. Hilton-Taylor (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16:909–923.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson (2002). *Model Selection and Multimodel Inference* 2nd ed. Berlin: Springer-Verlag New York, Inc.
- Callens, T., P. Galbusera, E. Matthysen, E. Y. Durand, M. Githiru, J. R. Huyghe, and L. Lens (2011). Genetic signature of population fragmentation varies with mobility in seven bird species of a fragmented Kenyan cloud forest. *Molecular Ecology* 20:1829–1844.
- Carrara, E., V. Arroyo-Rodríguez, J. H. Vega-Rivera, J. E. Schondube, S. M. de Freitas, and L. Fahrig (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation* 184:117–126.
- Ceballos, G., P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky, A. Garcia, R. M. Pringle, and T. M. Palmer (2015). Accelerated Modern Human-Induced Species Losses: Entering the Sixth Mass

- Extinction. *Science Advances* 1:e1400253.
- Ceballos, G., P. R. Ehrlich, and R. Dirzo (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114:E6089–E6096.
- Core Team, R. (2017). R: A language and environment for statistical computing.
- Davis, K. L., K. L. Schoenemann, D. H. Catlin, K. L. Hunt, M. J. Friedrich, S. J. Ritter, J. D. Fraser, and S. M. Karpanty (2017). Hatch-year Piping Plover (*Charadrius melodus*) prospecting and habitat quality influence second-year nest site selection. *Auk* 134:92–103.
- Decaëns, T., B. Martins, A. Feijoo, J. Oszwald, S. Dol, T. Deca, X. A. De Sartre, D. Bonilla, G. G. Brown, Y. Andrea, C. Criollo, et al. (2018). Biodiversity loss along a gradient of deforestation in Amazonian agricultural landscapes. *Conservation Biology* 32:1380–1391.
- Desrochers, A., and S. J. Hannon (1997). Gap Crossing Decisions by Forest Songbirds during the Post-Fledging Period. *Conservation Biology* 11:1204–1210.
- Doligez, B., T. Pärt, and E. Danchin (2004). Prospecting in the collared flycatcher: Gathering public information for future breeding habitat selection? *Animal Behaviour* 67:457–466.
- Donovan, T. M., and C. M. Stanley (1995). A new method of determining Ovenbird age on the basis of rectrix shape. *Journal of Field Ornithology* 66:247–252.
- Doolan, S., and D. MacDonald (1996). Dispersal and extra-territorial prospecting by slender-tailed meerkats (*Suicata suricatta*) in the south-western Kalahari. *Journal of Zoology* 240:59–73.
- Duarte, A., F. W. Weckerly, M. Schaub, and J. S. Hatfield (2016). Estimating golden-cheeked warbler immigration: Implications for the spatial scale of conservation.

Animal Conservation 19:65–74.

Echeverria, C., A. C. Newton, L. Antonio, J. M. Reybenayas, and D. A. Coomes (2007). Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Global Ecology and Biogeography* 16:426–439.

Epps, C. W., P. J. Palsbøll, J. D. Wehausen, G. K. Roderick, R. R. Ramey, and D. R. McCullough (2005). Highways block gene flow and cause a rapid decline in genetic diversity of desert bighorn sheep. *Ecology Letters* 8:1029–1038.

Ewers, R. M., and R. K. Didham (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81:117–142.

Faaborg, J., R. T. Holmes, A. D. Anders, K. L. Bildstein, M. Katie, S. A. G. Jr, P. Heglund, K. A. Hobson, A. E. Jahn, D. H. Johnson, S. C. Latta, et al. (2010). Conserving migratory land birds in the New World : Do we know enough ? *Ecological Applications* 20:398–418.

Fahrig, L. (1997). Relative Effects of Habitat Loss and Fragmentation on Population Extinction. *The Journal of Wildlife Management* 61:603–610.

Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40:1649–1663.

Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48:1–23.

Fischer, D. B., and J. Lindenmayer (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265–280.

Flaspohler, D. J., S. A. Temple, and R. N. Rosenfieldt (2001). Effects of Forest Edges on Ovenbird Demography in a Managed Forest Landscape. *Society for Conservation Biology* 15:173–183.

- Fletcher, R. J., R. K. Didham, C. Banks-leite, J. Barlow, R. M. Ewers, J. Rosindell, R. D. Holt, A. Gonzalez, R. Pardini, E. I. Damschen, F. P. L. Melo, et al. (2018a). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation* 226:9–15.
- Fletcher, R. J., B. E. Reichert, and K. Holmes (2018b). The negative effects of habitat fragmentation operate at the scale of dispersal. *Ecology* 99:1–11.
- Franklin, A., B. Noon, and T. George (2002). What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology* 25:20–29.
- Geoffroy, C., M. Fiola, M. Bélisle, and M.-A. Villard (2019). Functional connectivity in forest birds: evidence for species-specificity and anisotropy. *Landscape Ecology*:1–15.
- Gobeil, J.-F., and M.-A. Villard (2002). Permeability of three boreal forest landscape types to bird movements as determined from experimental translocations. *Oikos* 98:447–458.
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140–1162.
- Greenwood, P. J., and P. H. Harvey (1982). The Natal and Breeding Dispersal of Birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:1–21.
- Haché, S., K. A. Hobson, E. M. Bayne, S. L. Van Wilgenburg, and M.-A. Villard (2014). Tracking natal dispersal in a coastal population of a migratory songbird using feather stable isotope ($\delta^{2}H$, $\delta^{34}S$) tracers. *PLoS ONE* 9:e94437.
- Haché, S., and M.-A. Villard (2010). Age-specific response of a migratory bird to an experimental alteration of its habitat. *Journal of Animal Ecology* 79:897–905.
- Haddad, N. M., L. A. Brudvig, J. Clobert, K. F. Davies, A. Gonzalez, R. D. Holt, T. E. Lovejoy, J. O. Sexton, M. P. Austin, C. D. Collins, W. M. Cook, et al. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1:e1500052.

- Haddad, N. M., A. Gonzalez, L. A. Brudvig, M. A. Burt, D. J. Levey, and E. I. Damschen (2017). Experimental evidence does not support the Habitat Amount Hypothesis. *Ecography* 40:48–55.
- Hallworth, M. T., and P. P. Marra (2015). Miniaturized GPS Tags Identify Non-breeding Territories of a Small Breeding Migratory Songbird. *Scientific Reports* 5:11069.
- Hann, H. W. (1937). Life History of the Oven-Bird in Southern Michigan. *Wilson* 49:976–976.
- Hanski, I. (1999). Habitat Connectivity , Habitat Continuity , and Metapopulations in Dynamic Landscapes. *Oikos* 87:209–219.
- Hanski, I. (2015). Habitat fragmentation and species richness. *Journal of Biogeography* 42:989–993.
- Horvath, Z., R. Ptacnik, C. F. Vad, and J. M. Chase (2019). Habitat loss over six decades accelerates regional and local biodiversity loss via changing landscape connectance. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.13260>
- Humphreys, A. M., R. Govaerts, S. Z. Ficinski, E. N. Lughadha, and M. S. Vorontsova (2019). Global dataset shows geography and life form predict modern plant extinction and rediscovery. *Nature - Ecology & Evolution*.
- IUCN (2018). The IUCN Red list of Threatened Species. *IUCN*. [Online.] Available at www.iucnredlist.org.
- Jenkins, J. M. A., F. R. Thompson, and J. Faaborg (2017). Behavioral Development and Habitat Structure Affect Postfledging Movements of Songbirds. *The Journal of Wildlife Management* 81:144–153.
- Kennedy, C. M., and P. P. Marra (2010). Matrix mediates avian movements in tropical forested landscapes : Inference from experimental translocations. *Biological Conservation* 143:2136–2145.

- Kristan, W. B. I. (2006). Sources and expectations for hierarchical structure in bird-habitat associations. *Condor* 108:5–12.
- Laurance, W. F., and D. C. Useche (2009). Environmental Synergisms and Extinctions of Tropical Species. *Conservation Biology* 23:1427–1437.
- Lens, L., and A. A. Dhondt (1994). Effects of Habitat Fragmentation on the Timing of Crested Tit *Parus-Cristatus* Natal Dispersal. *Ibis* 136:147–152.
- Lister, B. C., and A. Garcia (2018). Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115:E10397–E10406.
- Löhrl, H. (1959). Zur Frage des Zeitpunktes einer Prügung auf die Heimatregion beim Halsbandschniipper (*Ficedula albicollis*). *Journal of Ornithology* 17:132-140.
- Matthysen, E., and D. Currie (1996). Habitat fragmentation reduces disperser success in juvenile nuthatcher *Sitta europaea*: evidence from patterns of territory establishment. *Ecography* 19:67–72.
- McGarigal, K., and E. Eduard (2015). FRAGSTATS 4.2.1.603.
- McGill, B. J., M. Dornelas, N. J. Gotelli, and A. E. Magurran (2015). Fifteen forms of biodiversity trend in the anthropocene. *Trends in Ecology and Evolution* 30:104–113.
- Morton, M. L., M. W. Wakamatsu, M. E. Pereyra, and G. a Morton (1991). Postfledging dispersal, habitat imprinting, and philopatry in a montane, migratory sparrow. *Ornis Scandinavica* 22:98–106.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 10:58–62.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.

- Newbold, T., L. N. Hudson, S. L. L. Hill, S. Contu, I. Lysenko, R. A. Senior, L. Börger, D. J. Bennett, A. Choimes, B. Collen, J. Day, et al. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520:45–50.
- Nocera, J. J., G. J. Forbes, and L.-A. L. Giraldeau (2006). Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:349–355.
- Owens, I. P., and P. M. Bennett (2000). Ecological basis of extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:12144–12148.
- Paradis, E., S. R. Baillie, W. J. Sutherland, and R. D. Gregory (1998). Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67:518–536.
- Pärt, T., D. Arlt, B. Doligez, M. Low, and A. Qvarnström (2011). Prospectors combine social and environmental information to improve habitat selection and breeding success in the subsequent year. *Journal of Animal Ecology* 80:1227–1235.
- Pärt, T., and L. Gustafsson (1989). Breeding dispersal in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*): possible causes and reproductive consequences. *Journal of Animal Ecology* 58:305–320.
- Pavlacky, D. C., H. P. Possingham, A. J. Lowe, P. J. Prentis, D. J. Green, and A. W. Goldizen (2012). Anthropogenic landscape change promotes asymmetric dispersal and limits regional patch occupancy in a spatially structured bird population. *Journal of Animal Ecology* 81:940–952.
- Pfeifer, M., V. Lefebvre, C. A. Peres, C. Banks-leite, O. R. Wearn, C. J. Marsh, S. H. M. Butchart, V. Arroyo-Rodríguez, J. Barlow, A. Cerezo, L. Cisneros, et al. (2017). Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature* 551:187–191.

- Pimm, S. L., and P. Raven (2000). Extinction by numbers. *Nature* 403:843–845.
- Ponchon, A., D. Grémillet, B. Doligez, T. Chambert, T. Tveraa, J. Gonzalez-Solis, and T. Boulinier (2013). Tracking prospecting movements involved in breeding habitat selection: Insights, pitfalls and perspectives. *Methods in Ecology and Evolution* 4:143–150.
- Ponchon, A., L. Iliszko, D. Grémillet, T. Tveraa, and T. Boulinier (2017). Intense prospecting movements of failed breeders nesting in an unsuccessful breeding subcolony. *Animal Behaviour* 124:183–191.
- Porneluzi, P. A., and J. Faaborg (1999). Season-Long Fecundity, of Ovenbirds in Survival, and Viability Fragmented and Unfragmented Landscapes. *Conservation Biology* 13:1151–1161.
- Porneluzi, P., M. A. Van Horn, and T. M. Donovan (2011). Ovenbird (*Seiurus aurocapilla*). In *The Birds of North America* (P. G. Rodewald, Editor). 2nd edition. The Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Poulin, J. F., and M.-A. Villard (2011). Edge effect and matrix influence on the nest survival of an old forest specialist, the Brown Creeper (*Certhia americana*). *Landscape Ecology* 26:911–922.
- Province of New Brunswick (2014). A strategy for crown lands forest management: putting our resources to work.
- Rail, J.-F., D. Marcel, A. Desrochers, and J. Huot (1997). Territorial Responses of Boreal Forest Birds to Habitat Gaps. *Condor* 99:976–980.
- Reed, J. M. (1993). A Parametric Method for Comparing Dispersal Distances. *Condor* 95:716–718.
- Reed, M., T. Boulinier, E. Danchin, and L. W. Dring (1999). Informed Dispersal - Prospecting by Birds for Breeding Sites. In *Current Ornithology* (J. V. Nolan, Editor).

Plenum Publishers, New York, pp. 189–259.

Robichaud, I., M.-A. Villard, and C. Machtans (2002). Effects of forest regeneration on songbird movements in a managed forest landscape of Alberta, Canada. *Landscape Ecology* 17:247–262.

Schjørring, S., J. Gregersen, and T. Bregnballe (1999). Prospecting enhances breeding success of first-time breeders in the Great Prospecting enhances breeding success of first-time breeders in the great cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Animal Behaviour* 57:647–654.

Sherry, T. W., R. T. Holmes, P. Pyle, and M. A. Patten (2016). American Redstart (*Setophaga ruticilla*). In *The Birds of North America* (P. G. Rodewald, Editor). 3rd edition. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Smith, T. M., and H. H. Shugart (1987). Territory Size Variation in the Ovenbird: The Role of Habitat Structure. *Ecology* 68:695–704.

Stamps, J. (2001). Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches. In *Dispersal* (J. Colbert, E. Danchin, A. Dhondt and J. Nichols, Editors). Oxford University Press, Oxford, pp. 230–242.

Stamps, J. A., V. V. Krishnan, and M. L. Reid (2005). Search costs and habitat selection by dispersers. *Ecology* 86:510–518.

Stevens, K., K. A. Harrison, F. E. Hogan, R. Cooke, and R. H. Clarke (2018). Reduced gene flow in a vulnerable species reflects two centuries of habitat loss and fragmentation. *Ecosphere* 9:1–15.

Streby, H. M., and D. E. Andersen (2012). Movement and Cover-type Selection by Fledgling Ovenbirds (*Seiurus aurocapilla*) after Independence from Adult Care. *The Wilson Journal of Ornithology* 124:620–625.

Streby, H. M., S. M. Peterson, D. E. Andersen, H. M. Streby, S. M. Peterson, and D. E.

- Andersen (2011a). Invertebrate availability and vegetation characteristics explain use of nonnesting cover types by mature-forest songbirds during the postfledging period. *Journal of Field Ornithology* 82:406–414.
- Streby, H. M., S. M. Peterson, T. L. McAllister, and D. E. Andersen (2011b). Use of Early-Successional Managed Northern Forest by Mature-Forest Species during the Post-Fledging Period. *Condor* 113:817–824.
- Taylor, P. D., L. Fahrig, and A. K. With (2006). Landscape Connectivity: A Return to the Basics. In *Connectivity conservation* (K. R. Crooks and M. Sanjayan, Editors). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 29–43.
- Thériault, S., M.-A. Villard, and S. Haché (2012). Habitat selection in site-faithful ovenbirds and recruits in the absence of experimental attraction. *Behavioral Ecology* 23:1289–1295.
- Thomson, R. L., J. T. Forsman, and M. Monkkonen (2003). Positive interactions between migrant and resident birds : testing the heterospecific attraction hypothesis. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1140-0>
- Tischendorf, L., and L. Fahrig (2000). On the Usage and Measurement of Landscape Connectivity. *Oikos* 90:7–19.
- Tittler, R., M.-A. Villard, and L. Fahrig (2009). How far do songbirds disperse? *Ecography* 32:1051–1061.
- Valente, J. J., R. A. Fischer, T. B. Ryder, and M. G. Betts (2019). Forest fragmentation affects step choices, but not homing paths of fragmentation-sensitive birds in multiple behavioural states. *Landscape Ecology* 34:1–6.
- Vandergast, A. G., B. E. Kus, K. L. Preston, and K. R. Barr (2019). Distinguishing recent dispersal from historical genetic connectivity in the coastal California gnatcatcher. *Scientific Reports* 9:1355.

- Vasudev, D., R. J. F. Jr, V. R. Goswami, and M. Krishnadas (2015). From dispersal constraints to landscape connectivity : lessons from species distribution modeling. *Ecography* 38:967–978.
- Villard, M.-A., and S. Haché (2012). Conifer plantations consistently act as barriers to movement in a deciduous forest songbird: A translocation experiment. *Biological Conservation* 155:33–37.
- Villard, M.-A., and J. P. Metzger (2014). Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology* 51:309–318.
- Vitz, A. C. (2008). Survivorship, habitat use, and movements for two species of forest birds. (Doctoral dissertation, The Ohio State University).
- Vitz, A. C., and A. D. Rodewald (2011). Influence of Condition and Habitat Use on Survival of Post-Fledging Songbirds. *Condor* 113:400–411.
- Volpe, N. L., A. S. Hadley, D. W. Robinson, and M. G. Betts (2014). Functional connectivity experiments reflect routine movement behavior of a tropical hummingbird species. *Ecological Applications* 24:2122–2131.
- Wang, X., F. G. Blanchet, and N. Koper (2014). Measuring habitat fragmentation: An evaluation of landscape pattern metrics. *Methods in Ecology and Evolution* 5:634–646.
- Ward, M. P. (2005). The Role of Immigration in the Decline of an Isolated Migratory Bird Population. *Conservation Biology* 19:1528–1536.
- Wiegand, T., E. Revilla, and K. A. Moloney (2005). Effects of Habitat Loss and Fragmentation on Population Dynamics. *Conservation Biology* 19:108–121.
- Zuckerberg, B., and W. F. Porter (2010). Thresholds in the long-term responses of breeding birds to forest cover and fragmentation. *Biological Conservation* 143:952–962.

1.9 TABLES AND FIGURES

Table 1. Fragmentation metrics used, along with their description. All classes level indices (mean proximity index, mean Euclidean nearest neighbour distance, connectivity index), are calculated using the distances among cover types deemed permeable to Ovenbird movements, unless otherwise specified.

Fragmentation index	Description
Patch area	Patch area (ha)
Patch perimeter / Area ratio	Patch perimeter to area ratio (m/m ²).
Patch proximity index	Calculated for a focal patch as the sum of all patch areas (of a single class) divided by the nearest edge-to-edge distance squared between the focal patch and other patches of the same class within a specified radius.
Mean proximity index (mnPROX)	Mean proximity indices for each patch of a certain class.
Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	The mean of the shortest edge-to-edge distance between each patch of a same class with its nearest neighbour within a search radius.
Connectivity index	A measure (percentage) of how functionally connected patches of a particular class are compared to the total possible joining's of all patch types in the landscape. A functional distance of 50 m was chosen, on the basis of gap-crossing experiments on forest songbirds (Desrochers and Hannon 1997, Rail et al. 1997).
Edge density (Class – low permeability)	The sum of all edge segments of a class (here the “low permeability class”) divided by the total landscape area in hectares.
Landscape edge density	The sum of all edge segments in the landscape, divided by total landscape area in hectares.

Table 2. Candidate models and associated ΔAICc and degrees of freedom (df) at three spatial scales. Models with ΔAICc under 2.0 for a given spatial scale are shown in bold.

Model	Fixed variables	ΔAICc			df
		500 m	1 km	2 km	
1	Percent cover of plantation	0.0	11.5	3.1	3
2	Percent cover of plantation and recent clearcuts	3.9	13.1	4.4	3
3	Percent cover of regenerating clearcuts	4.4	14.2	5.0	3
4	Percent cover of partial harvest	6.2	13.1	0.7	3
5	Percent cover of no treatment cover	7.1	14.7	5.2	3
6	M3 + M4 + M5		16.0	2.5	5
7	Percent cover of permeable habitat	4.3	13.1	4.1	3
8	Patch area	6.6	13.9	2.5	3
9	Patch perimeter / Area ratio	7.4	14.6	5.2	3
10	Patch proximity index	6.9	14.1	3.8	3
11	Mean proximity index (mnPROX)	5.5	6.0	0.0	3
12	Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	1.2	0.0	1.4	3
13	Connectivity index	5.7	14.6	0.6	3
14	Edge density (Class - low permeability)	7.2	14.5	5.0	3
15	Total edge density	7.0	14.6	5.2	3
16	M7 * M11	6.5	3.1	2.8	5
17	M7 * M12		5.0		5
18	null (random factor only)	5.0	12.2	2.7	2

Table 3. Estimates (\pm SE) and p-values for the fixed parameters included in the most parsimonious models (Δ AICc < 2) obtained at three spatial scales.

Scale	Model	Fixed parameters	Estimate	\pm SE	p-values
500 m	1	Conifer plantation proportion	-0.69	0.21	0.001
	12	Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	-0.71	0.26	0.007
1 km	12	Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	-0.96	0.22	< 0.001
	11	Mean proximity index (mnPROX)	0.57	0.22	0.009
2 km	13	Connectivity index	0.60	0.26	0.020
	4	Partial harvest proportion	0.60	0.25	0.017
	12	Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	-0.54	0.25	0.032

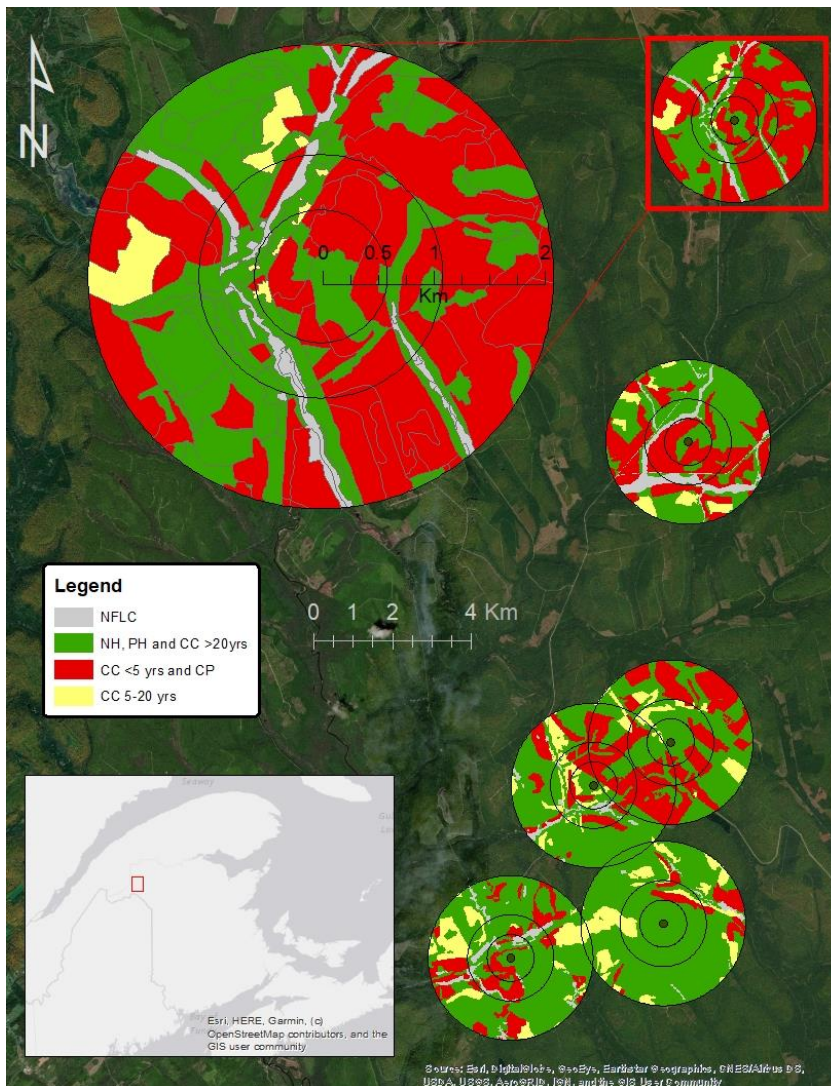


Figure 1. Map of the study area, showing landscape structure around the six study plots. One study plot is enlarged to provide greater detail. Buffers are shown for each spatial scale considered, that is 500 m, 1000 m and 2000 m radii (excluding the first 100 m in radius). Within buffers, gray corresponds to non-forest land cover (NFLC). Green represents the combination of old clearcuts (CC >20 yrs), partial harvest (PH), and non-treated forest (NH). Red designates conifer plantations (CP) and recent clearcuts (CC <5 yrs). Yellow represents clearcuts 5-20 yrs old (CC 5-20 yrs) The gray map in the lower left corner shows the location of the field sites in relation to the greater province.

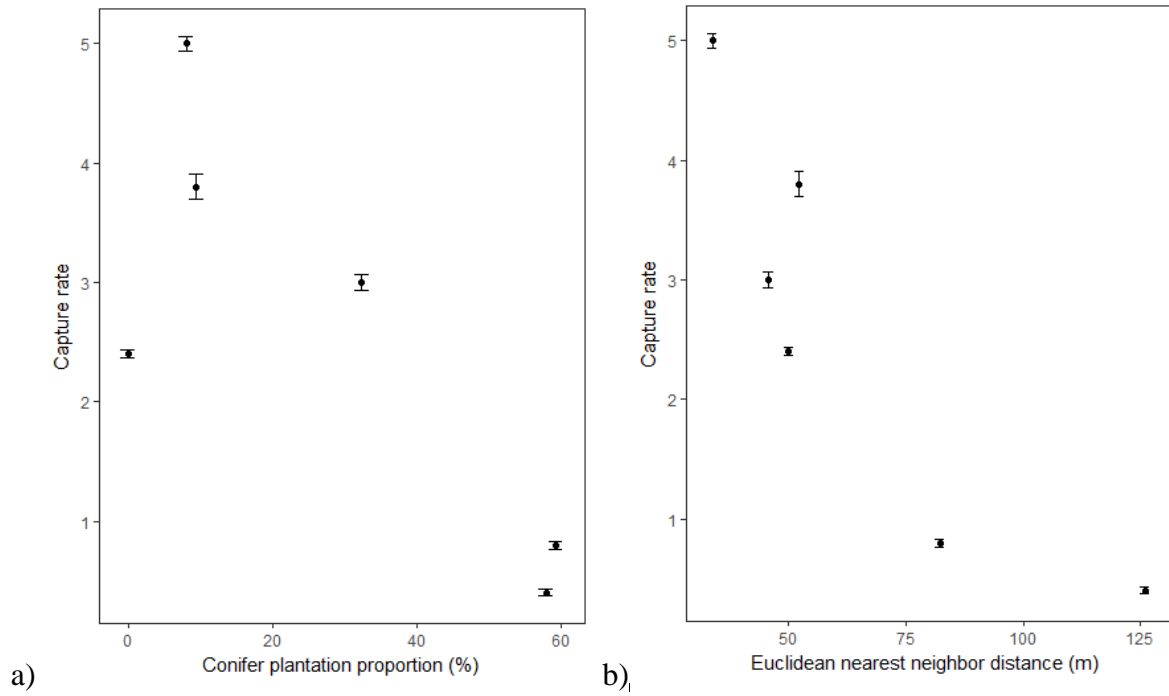


Figure 2. Mean (\pm 95% CI) capture rate per site (number of individuals per 16 net-hours) and a) proportion of conifer plantations within 500 m and b) mean Euclidean nearest neighbour distance of breeding habitat cover within 1 km.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif de mon étude était de déterminer dans quelle mesure la structure du paysage influence les mouvements de prospection d'oiseaux à la recherche d'un futur territoire de reproduction. Mes résultats corroborent l'importance de la connectivité structurelle du paysage chez la Paruline couronnée (Bélisle et al. 2001, Villard et Haché 2012), mais durant une période à laquelle ceci n'a jamais été étudié. Comprendre les mouvements à cette période nous permet de mieux comprendre non seulement l'histoire de vie de cette espèce, mais aussi davantage prévoir les répercussions des actions humaines telles que l'aménagement forestier. À une échelle fine (rayon de 500 m), la proportion de plantation est négativement corrélée au taux de capture des prospecteurs. La faible perméabilité des plantations de conifères a aussi été observée chez la même espèce durant la saison de reproduction suite à des translocations expérimentales (Villard et Haché 2012). Nos résultats confirment que cette tendance observée lors de la période de reproduction continue lors de la prospection.

Parmi les meilleurs modèles candidats à toutes les échelles spatiales considérées est la distance moyenne entre les parcelles d'habitat. Le taux de capture des prospecteurs diminue avec l'augmentation de la distance moyenne entre les parcelles d'habitat environnant. Cette relation est attendue, car une distance élevée entre les parcelles signifie des mouvements plus longs à travers la matrice. De plus, nos prospecteurs sont globalement jeunes, il est possible que ceux-ci soient moins aptes à se déplacer sur de plus grandes

distances que des oiseaux nicheurs. Globalement, la composition et la configuration du paysage, donc sa structure, semblent avoir une influence significative sur les mouvements chez la Paruline couronnée durant la période de prospection. La restriction des déplacements à cette période peut avoir des répercussions sur le futur succès de reproduction de ces individus.

Limites de l'étude et perspectives futures

J'ai choisi la Paruline couronnée en tant qu'espèce focale, car plusieurs études suggèrent qu'elle est sensible à la structure des paysages (Gobeil et Villard 2002, Villard et Haché 2012). Cependant, à ma connaissance, cette sensibilité relative n'a jamais été étudiée dans le contexte de la prospection pour un futur territoire de reproduction. Dans le cadre de cette étude, j'ai capturé des individus dans des paysages forestiers sous aménagement intensif durant la période où l'on s'attend à ce que les individus effectuent de la prospection (fin-juillet, début août). J'ai ensuite relié, à trois échelles spatiales, les taux de capture à des variables de structure du paysage. Cette méthodologie repose toutefois sur certaines suppositions. J'ai présumé que les individus capturés dans le cadre du projet étaient en prospection pour de futurs territoires. En effet, la simple présence d'un individu dans un habitat de nidification dans lequel il ne détient pas de territoire peut être considérée comme étant de la prospection (Reed et al. 1999). Cela dit, je n'ai pas observé de comportements spécifiques reliés à la prospection. Des études futures pourraient documenter la présence d'individus sur des territoires au moment de la prospection et lors de la saison de reproduction suivante afin de déterminer la proportion d'individus capturés en fin d'été qui revisitent les mêmes territoires l'année suivante.

Avec la miniaturisation des technologies permettant le suivi des mouvements de petits animaux sur des périodes de plus en plus longues, nos connaissances des mouvements de prospection devraient bientôt devenir beaucoup plus précises. Présentement, la prospection est très peu étudiée, particulièrement chez les oiseaux migrateurs non coloniaux.

S'il s'avère que la fragmentation des habitats diminue le recrutement d'individus en restreignant les mouvements de prospection, comme le suggèrent nos résultats, ceci pourrait affecter fortement la persistance des populations dans les milieux fragmentés (Zuckerberg et Porter 2010, Duarte et al. 2016). Des parcelles d'habitat pourraient être créées ou protégées dans la matrice afin d'agir comme 'marchepieds' facilitant le déplacement de plusieurs espèces dans le paysage (Fischer et Lindenmayer 2007), incluant la Paruline couronnée. Les émetteurs miniaturisés pourraient permettre de déterminer si les parcelles visitées en prospection sont revisitées au début de la période de reproduction, même si ces individus ne réussissent pas à y établir un territoire.

Au-delà des développements technologiques, il reste encore beaucoup à apprendre à propos de l'influence de la structure du paysage sur les mouvements de prospection. Il serait intéressant d'élargir la portée de mon étude pour inclure d'autres types de paysages, tels que les paysages agricoles ou urbains. J'ai à la fois maximisé la diversité du paysage étudié tout en me limitant à des paysages sous aménagement forestier. Ceci a limité la variabilité des paysages échantillonnés. En augmentant le nombre de paysages étudié, il serait aussi possible d'utiliser des modèles statistiques plus élaborés (incluant l'effet de plusieurs variables et des interactions entre celles-ci) et de vérifier si les effets détectés sont aussi présents dans des paysages plus complexes.

Mes résultats vont dans le même sens que plusieurs articles antérieurs (Bélisle et al. 2001, Gobeil et Villard 2002, Robichaud et al. 2002, Kennedy et Marra 2010, Villard et Haché 2012) et révèle également que la connectivité structurelle du paysage agit sur les mouvements de prospection. Très peu d'études ont été effectuées sur la prospection et encore moins sur l'effet de la structure du paysage durant cette période. Considérant la vitesse à laquelle le monde se transforme, comprendre comment la fragmentation du paysage affecte toutes les phases de la vie d'un organisme est particulièrement important. Mon étude a permis d'en apprendre davantage sur l'influence de la structure du paysage pendant la période de

prospection. Bien que chaque espèce réagisse différemment à son environnement, il est possible que les tendances détectées dans notre étude soient observées chez des espèces semblables. Toutefois, il nous reste encore beaucoup à apprendre sur le comportement de prospection dans des milieux fragmentés.

REFERENCES

- Baguette, M., S. Blanchet, D. Legrand, V. M. Stevens, and C. Turlure (2013). Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews* 88:310–326.
- Banks-Leite, C., R. M. Ewers, and J. Metzger (2010). Edge effects as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest. *Oikos* 119:918–926.
- Batary, P., and A. Baldi (2004). Evidence of an Edge Effect on Avian Nest Success. *Conservation Biology* 18:389–400.
- Bélisle, M. (2005). Measuring landscape connectivity: The challenge of behavioural landscape ecology. *Ecology* 86:1988–1995.
- Bélisle, M., A. Desrochers, and M. Fortin (2001). Influence of Forest Cover on the Movements of Forest Birds: A Homing Experiment. *Ecology* 82:1893–1904.
- Boulinier, T., and K. D. McCoy (2008). Public information affects breeding dispersal in a colonial bird: Kittiwakes cue on neighbours. *Biology Letters*:538–540.
- Brooks, T. M., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, A. B. Rylands, W. R. Konstant, P. Flick, J. Pilgrim, S. Oldfield, G. Magin, and C. Hilton-Taylor (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16:909–923.
- Callens, T., P. Galbusera, E. Matthysen, E. Y. Durand, M. Githiru, J. R. Huyghe, and L. Lens (2011). Genetic signature of population fragmentation varies with mobility in seven bird species of a fragmented Kenyan cloud forest. *Molecular Ecology* 20:1829–1844.
- Carrara, E., V. Arroyo-Rodríguez, J. H. Vega-Rivera, J. E. Schondube, S. M. de Freitas, and L. Fahrig (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation* 184:117–126.
- Ceballos, G., P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky, A. Garcia, R. M. Pringle, and T. M. Palmer

- (2015). Accelerated Modern Human-Induced Species Losses: Entering the Sixth Mass Extinction. *Science Advances* 1:e1400253.
- Ceballos, G., P. R. Ehrlich, and R. Dirzo (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114:E6089–E6096.
- Davis, K. L., K. L. Schoenemann, D. H. Catlin, K. L. Hunt, M. J. Friedrich, S. J. Ritter, J. D. Fraser, and S. M. Karpanty (2017). Hatch-year Piping Plover (*Charadrius melodus*) prospecting and habitat quality influence second-year nest site selection. *Auk* 134:92–103.
- Decaëns, T., B. Martins, A. Feijoo, J. Oszwald, S. Dol, T. Deca, X. A. De Sartre, D. Bonilla, G. G. Brown, Y. Andrea, C. Criollo, et al. (2018). Biodiversity loss along a gradient of deforestation in Amazonian agricultural landscapes. *Conservation Biology* 32:1380–1391.
- Desrochers, A., and S. J. Hannon (1997). Gap Crossing Decisions by Forest Songbirds during the Post-Fledging Period. *Conservation Biology* 11:1204–1210.
- Doligez, B., T. Pärt, and E. Danchin (2004). Prospecting in the collared flycatcher: Gathering public information for future breeding habitat selection? *Animal Behaviour* 67:457–466.
- Doolan, S., and D. MacDonald (1996). Dispersal and extra-territorial prospecting by slender-tailed meerkats (*Suicata suricatta*) in the south-western Kalahari. *Journal of Zoology* 240:59–73.
- Duarte, A., F. W. Weckerly, M. Schaub, and J. S. Hatfield (2016). Estimating golden-cheeked warbler immigration: Implications for the spatial scale of conservation. *Animal Conservation* 19:65–74.
- Echeverria, C., A. C. Newton, L. Antonio, J. M. Reybenayas, and D. A. Coomes (2007). Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Global Ecology and Biogeography* 16:426–439.

- Epps, C. W., P. J. Palsbøll, J. D. Wehausen, G. K. Roderick, R. R. Ramey, and D. R. McCullough (2005). Highways block gene flow and cause a rapid decline in genetic diversity of desert bighorn sheep. *Ecology Letters* 8:1029–1038.
- Ewers, R. M., and R. K. Didham (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81:117–142.
- Faaborg, J., R. T. Holmes, A. D. Anders, K. L. Bildstein, M. Katie, S. A. G. Jr, P. Heglund, K. A. Hobson, A. E. Jahn, D. H. Johnson, S. C. Latta, et al. (2010). Conserving migratory land birds in the New World : Do we know enough ? *Ecological Applications* 20:398–418.
- Fahrig, L. (1997). Relative Effects of Habitat Loss and Fragmentation on Population Extinction. *The Journal of Wildlife Management* 61:603–610.
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40:1649–1663.
- Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48:1–23.
- Fischer, D. B., and J. Lindenmayer (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265–280.
- Flaspohler, D. J., S. A. Temple, and R. N. Rosenfieldt (2001). Effects of Forest Edges on Ovenbird Demography in a Managed Forest Landscape. *Society for Conservation Biology* 15:173–183.
- Fletcher, R. J., R. K. Didham, C. Banks-leite, J. Barlow, R. M. Ewers, J. Rosindell, R. D. Holt, A. Gonzalez, R. Pardini, E. I. Damschen, F. P. L. Melo, et al. (2018a). Is habitat fragmentation good for biodiversity ? *Biological Conservation* 226:9–15.
- Fletcher, R. J., B. E. Reichert, and K. Holmes (2018b). The negative effects of habitat fragmentation operate at the scale of dispersal. *Ecology* 99:1–11.
- Franklin, A., B. Noon, and T. George (2002). What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology* 25:20–29.

- Gobeil, J.-F., and M.-A. Villard (2002). Permeability of three boreal forest landscape types to bird movements as determined from experimental translocations. *Oikos* 98:447–458.
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140–1162.
- Greenwood, P. J., and P. H. Harvey (1982). The Natal and Breeding Dispersal of Birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:1–21.
- Haddad, N. M., L. A. Brudvig, J. Clobert, K. F. Davies, A. Gonzalez, R. D. Holt, T. E. Lovejoy, J. O. Sexton, M. P. Austin, C. D. Collins, W. M. Cook, et al. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1:e1500052.
- Hanski, I. (1999). Habitat Connectivity , Habitat Continuity , and Metapopulations in Dynamic Landscapes. *Oikos* 87:209–219.
- Hanski, I. (2015). Habitat fragmentation and species richness. *Journal of Biogeography* 42:989–993.
- Horvath, Z., R. Ptacnik, C. F. Vad, and J. M. Chase (2019). Habitat loss over six decades accelerates regional and local biodiversity loss via changing landscape connectance. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.13260>
- Humphreys, A. M., R. Govaerts, S. Z. Ficinski, E. N. Lughadha, and M. S. Vorontsova (2019). Global dataset shows geography and life form predict modern plant extinction and rediscovery. *Nature - Ecology & Evolution*.
- IUCN (2018). The IUCN Red list of Threatened Species. IUCN. [Online.] Available at www.iucnredlist.org.
- Kennedy, C. M., and P. P. Marra (2010). Matrix mediates avian movements in tropical forested landscapes : Inference from experimental translocations. *Biological Conservation* 143:2136–2145.
- Laurance, W. F., and D. C. Useche (2009). Environmental Synergisms and Extinctions of Tropical Species. *Conservation Biology* 23:1427–1437.

- Lister, B. C., and A. Garcia (2018). Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115:E10397–E10406.
- Löhrl, H. (1959). Zur Frage des Zeitpunktes einer Prügung auf die Heimatregion beim Halsbandschniipper (*Ficedula albicollis*). *Journal of Ornithology* 17:132-140.
- McGill, B. J., M. Dornelas, N. J. Gotelli, and A. E. Magurran (2015). Fifteen forms of biodiversity trend in the anthropocene. *Trends in Ecology and Evolution* 30:104–113.
- Morton, M. L., M. W. Wakamatsu, M. E. Pereyra, and G. a Morton (1991). Postfledging dispersal, habitat imprinting, and philopatry in a montane, migratory sparrow. *Ornis Scandinavica* 22:98–106.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 10:58–62.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Newbold, T., L. N. Hudson, S. L. L. Hill, S. Contu, I. Lysenko, R. A. Senior, L. Börger, D. J. Bennett, A. Choimes, B. Collen, J. Day, et al. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520:45–50.
- Owens, I. P., and P. M. Bennett (2000). Ecological basis of extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:12144–12148.
- Paradis, E., S. R. Baillie, W. J. Sutherland, and R. D. Gregory (1998). Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67:518–536.
- Pärt, T., D. Arlt, B. Doligez, M. Low, and A. Qvarnström (2011). Prospectors combine social and environmental information to improve habitat selection and breeding success in the subsequent year. *Journal of Animal Ecology* 80:1227–1235.
- Pavlacky, D. C., H. P. Possingham, A. J. Lowe, P. J. Prentis, D. J. Green, and A. W. Goldizen (2012). Anthropogenic landscape change promotes asymmetric dispersal and limits

- regional patch occupancy in a spatially structured bird population. *Journal of Animal Ecology* 81:940–952.
- Pfeifer, M., V. Lefebvre, C. A. Peres, C. Banks-leite, O. R. Wearn, C. J. Marsh, S. H. M. Butchart, V. Arroyo-Rodríguez, J. Barlow, A. Cerezo, L. Cisneros, et al. (2017). Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature* 551:187–191.
- Pimm, S. L., and P. Raven (2000). Extinction by numbers. *Nature* 403:843–845.
- Ponchon, A., D. Grémillet, B. Doligez, T. Chambert, T. Tveraa, J. Gonzalez-Solis, and T. Boulinier (2013). Tracking prospecting movements involved in breeding habitat selection: Insights, pitfalls and perspectives. *Methods in Ecology and Evolution* 4:143–150.
- Ponchon, A., L. Iliszko, D. Grémillet, T. Tveraa, and T. Boulinier (2017). Intense prospecting movements of failed breeders nesting in an unsuccessful breeding subcolony. *Animal Behaviour* 124:183–191.
- Porneluzi, P. A., and J. Faaborg (1999). Season-Long Fecundity, of Ovenbirds in Survival, and Viability Fragmented and Unfragmented Landscapes. *Conservation Biology* 13:1151–1161.
- Porneluzi, P., M. A. Van Horn, and T. M. Donovan (2011). Ovenbird (*Seiurus aurocapilla*). In *The Birds of North America* (P. G. Rodewald, Editor). 2nd edition. The Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Poulin, J. F., and M.-A. Villard (2011). Edge effect and matrix influence on the nest survival of an old forest specialist, the Brown Creeper (*Certhia americana*). *Landscape Ecology* 26:911–922.
- Province of New Brunswick (2014). A strategy for crown lands forest management: putting our resources to work.
- Rail, J.-F., D. Marcel, A. Desrochers, and J. Huot (1997). Territorial Responses of Boreal Forest Birds to Habitat Gaps. *Condor* 99:976–980.
- Reed, M., T. Boulinier, E. Danchin, and L. W. Dring (1999). Informed Dispersal -

- Prospecting by Birds for Breeding Sites. In *Current Ornithology* (J. V. Nolan, Editor). Plenum Publishers, New York, pp. 189–259.
- Robichaud, I., M.-A. Villard, and C. Machtans (2002). Effects of forest regeneration on songbird movements in a managed forest landscape of Alberta, Canada. *Landscape Ecology* 17:247–262.
- Schjørring, S., J. Gregersen, and T. Bregnballe (1999). Prospecting enhances breeding success of first-time breeders in the Great Prospecting enhances breeding success of first-time breeders in the great cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Animal Behaviour* 57:647–654.
- Smith, T. M., and H. H. Shugart (1987). Territory Size Variation in the Ovenbird: The Role of Habitat Structure. *Ecology* 68:695–704.
- Stamps, J. (2001). Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches. In *Dispersal* (J. Colbert, E. Danchin, A. Dhondt and J. Nichols, Editors). Oxford University Press, Oxford, pp. 230–242.
- Stamps, J. A., V. V. Krishnan, and M. L. Reid (2005). Search costs and habitat selection by dispersers. *Ecology* 86:510–518.
- Stevens, K., K. A. Harrisson, F. E. Hogan, R. Cooke, and R. H. Clarke (2018). Reduced gene flow in a vulnerable species reflects two centuries of habitat loss and fragmentation. *Ecosphere* 9:1–15.
- Tischendorf, L., and L. Fahrig (2000). On the Usage and Measurement of Landscape Connectivity. *Oikos* 90:7–19.
- Tittler, R., M.-A. Villard, and L. Fahrig (2009). How far do songbirds disperse? *Ecography* 32:1051–1061.
- Villard, M.-A., and S. Haché (2012). Conifer plantations consistently act as barriers to movement in a deciduous forest songbird: A translocation experiment. *Biological Conservation* 155:33–37.
- Villard, M.-A., and J. P. Metzger (2014). Beyond the fragmentation debate: A conceptual

model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology* 51:309–318.

Ward, M. P. (2005). The Role of Immigration in the Decline of an Isolated Migratory Bird Population. *Conservation Biology* 19:1528–1536.

Zuckerberg, B., and W. F. Porter (2010). Thresholds in the long-term responses of breeding birds to forest cover and fragmentation. *Biological Conservation* 143:952–962.

ANNEXE

Annexe 1. Tables de corrélation entre les variables fixes aux trois échelles spatiales.

500M	Percent cover of plantation	Percent cover of plantation and recent clearcuts	Percent cover of regenerating clearcuts	Percent cover of partial harvest	Percent cover of no treatment cover	Percent cover of permeable habitat	Patch area	Patch perimeter / Area ratio	Patch proximity index	Mean proximity index (mnPROX)	Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	Connectivity index	Edge density (Class - low permeability)	Total edge density
Percent cover of plantation	1	0.92	-0.58	-0.83	0.46	-0.92	-0.72	0.38	0.07	-0.16	0.89	-0.14	0.26	0.24
Percent cover of plantation and recent clearcuts	0.92	1	-0.22	-0.84	0.19	-0.99	-0.92	0.65	0.08	-0.15	0.88	0.03	0.46	0.4
Percent cover of regenerating clearcuts	-0.58	-0.22	1	0.38	-0.82	0.25	-0.11	0.37	-0.07	0	-0.42	0.34	0.23	0.2
Percent cover of partial harvest	-0.83	-0.84	0.38	1	-0.61	0.89	0.82	-0.65	-0.44	-0.33	-0.75	-0.28	-0.7	-0.51
Percent cover of no treatment cover	0.46	0.19	-0.82	-0.61	1	-0.27	-0.05	-0.06	0.45	0.5	0.32	0.08	0.25	0.11
Percent cover of permeable habitat	-0.92	-0.99	0.25	0.89	-0.27	1	0.92	-0.67	-0.17	0.05	-0.86	-0.09	-0.52	-0.43
Patch area	-0.72	-0.92	-0.11	0.82	-0.05	0.92	1	-0.84	-0.16	0	-0.74	-0.22	-0.68	-0.56
Patch perimeter / Area ratio	0.38	0.65	0.37	-0.65	-0.06	-0.67	-0.84	1	0.49	0.34	0.27	0.6	0.9	0.82
Patch proximity index	0.07	0.08	-0.07	-0.44	0.45	-0.17	-0.16	0.49	1	0.92	-0.21	0.9	0.73	0.4
Mean proximity index (mnPROX)	-0.16	-0.15	0	-0.33	0.5	0.05	0	0.34	0.92	1	-0.32	0.85	0.69	0.33
Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	0.89	0.88	-0.42	-0.75	0.32	-0.86	-0.74	0.27	-0.21	-0.32	1	-0.3	0.15	0.06
Connectivity index	-0.14	0.03	0.34	-0.28	0.08	-0.09	-0.22	0.6	0.9	0.85	-0.3	1	0.76	0.35
Edge density (Class - low permeability)	0.26	0.46	0.23	-0.7	0.25	-0.52	-0.68	0.9	0.73	0.69	0.15	0.76	1	0.78
Total edge density	0.24	0.4	0.2	-0.51	0.11	-0.43	-0.56	0.82	0.4	0.33	0.06	0.35	0.78	1

1KM	Percent cover of plantation	Percent cover of plantation and recent clearcuts	Percent cover of regenerating clearcuts	Percent cover of partial harvest	Percent cover of no treatment cover	Percent cover of permeable habitat	Patch area	Patch perimeter / Area ratio	Patch proximity index	Mean proximity index (mnPROX)	Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	Connectivity index	Edge density (Class - low permeability)	Total edge density
Percent cover of plantation	1	0.96	-0.47	-0.85	-0.03	-0.97	-0.9	0.53	0.23	-0.69	0.73	-0.82	0.6	0.39
Percent cover of plantation and recent clearcuts	0.96	1	-0.31	-0.82	-0.19	-0.99	-0.98	0.71	0.47	-0.63	0.59	-0.85	0.73	0.45
Percent cover of regenerating clearcuts	-0.47	-0.31	1	0.66	-0.8	0.38	0.18	-0.11	0.37	0.11	-0.18	0.51	-0.36	-0.61
Percent cover of partial harvest	-0.85	-0.82	0.66	1	-0.38	0.88	0.75	-0.55	-0.29	0.57	-0.5	0.82	-0.74	-0.55
Percent cover of no treatment cover	-0.03	-0.19	-0.8	-0.38	1	0.08	0.3	-0.17	-0.45	0.07	-0.12	-0.05	0.08	0.37
Percent cover of permeable habitat	-0.97	-0.99	0.38	0.88	0.08	1	0.97	-0.67	-0.46	0.61	-0.6	0.89	-0.75	-0.45
Patch area	-0.9	-0.98	0.18	0.75	0.3	0.97	1	-0.72	-0.6	0.52	-0.53	0.88	-0.76	-0.38
Patch perimeter / Area ratio	0.53	0.71	-0.11	-0.55	-0.17	-0.67	-0.72	1	0.75	-0.21	-0.11	-0.65	0.92	0.78
Patch proximity index	0.23	0.47	0.37	-0.29	-0.45	-0.46	-0.6	0.75	1	-0.04	-0.15	-0.47	0.71	0.26
Mean proximity index (mnPROX)	-0.69	-0.63	0.11	0.57	0.07	0.61	0.52	-0.21	-0.04	1	-0.83	0.2	-0.12	0.03
Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	0.73	0.59	-0.18	-0.5	-0.12	-0.6	-0.53	-0.11	-0.15	-0.83	1	-0.31	-0.06	-0.3
Connectivity index	-0.82	-0.85	0.51	0.82	-0.05	0.89	0.88	-0.65	-0.47	0.2	-0.31	1	-0.84	-0.56
Edge density (Class - low permeability)	0.6	0.73	-0.36	-0.74	0.08	-0.75	-0.76	0.92	0.71	-0.12	-0.06	-0.84	1	0.8
Total edge density	0.39	0.45	-0.61	-0.55	0.37	-0.45	-0.38	0.78	0.26	0.03	-0.3	-0.56	0.8	1

2KM	Percent cover of plantation	Percent cover of plantation and recent clearcuts	Percent cover of regenerating clearcuts	Percent cover of partial harvest	Percent cover of no treatment cover	Percent cover of permeable habitat	Patch area	Patch perimeter / Area ratio	Patch proximity index	Mean proximity index (mnPROX)	Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	Connectivity index	Edge density (Class - low permeability)	Total edge density
Percent cover of plantation	1	0.96	-0.9	-0.89	-0.47	-0.96	-0.88	0.78	0.07	-0.58	0.81	-0.69	0.5	0.57
Percent cover of plantation and recent clearcuts	0.96	1	-0.91	-0.79	-0.65	-0.99	-0.87	0.9	0	-0.51	0.79	-0.67	0.59	0.58
Percent cover of regenerating clearcuts	-0.9	-0.91	1	0.67	0.43	0.85	0.63	-0.84	0.27	0.33	-0.57	0.34	-0.38	-0.78
Percent cover of partial harvest	-0.89	-0.79	0.67	1	0.19	0.83	0.83	-0.62	-0.3	0.58	-0.77	0.82	-0.53	-0.48
Percent cover of no treatment cover	-0.47	-0.65	0.43	0.19	1	0.67	0.65	-0.67	-0.12	0.24	-0.5	0.45	-0.59	-0.07
Percent cover of permeable habitat	-0.96	-0.99	0.85	0.83	0.67	1	0.93	-0.88	-0.14	0.52	-0.81	0.75	-0.66	-0.52
Patch area	-0.88	-0.87	0.63	0.83	0.65	0.93	1	-0.68	-0.47	0.55	-0.8	0.87	-0.7	-0.26
Patch perimeter / Area ratio	0.78	0.9	-0.84	-0.62	-0.67	-0.88	-0.68	1	-0.09	-0.18	0.55	-0.49	0.73	0.73
Patch proximity index	0.07	0	0.27	-0.3	-0.12	-0.14	-0.47	-0.09	1	0.04	0.06	-0.52	0.55	-0.26
Mean proximity index (mnPROX)	-0.58	-0.51	0.33	0.58	0.24	0.52	0.55	-0.18	0.04	1	-0.91	0.7	0.12	0.22
Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	0.81	0.79	-0.57	-0.77	-0.5	-0.81	-0.8	0.55	0.06	-0.91	1	-0.86	0.28	0.07
Connectivity index	-0.69	-0.67	0.34	0.82	0.45	0.75	0.87	-0.49	-0.52	0.7	-0.86	1	-0.58	-0.01
Edge density (Class - low permeability)	0.5	0.59	-0.38	-0.53	-0.59	-0.66	-0.7	0.73	0.55	0.12	0.28	-0.58	1	0.46
Total edge density	0.57	0.58	-0.78	-0.48	-0.07	-0.52	-0.26	0.73	-0.26	0.22	0.07	-0.01	0.46	1

Annexe 2. Tables des valeurs des variables fixes à tous les sites, aux trois échelles spatiales.

500M	Sites					
	A	B	C	D	E	F
Percent cover of plantation	9	32	0	9	59	59
Percent cover of plantation and recent clearcuts	34	32	0	9	59	59
Percent cover of regenerating clearcuts	16	0	0	5	2	0
Percent cover of partial harvest	29	0	76	30	0	0
Percent cover of no treatment cover	21	62	25	52	40	42
Percent cover of permeable habitat	66	62	100	87	42	42
Patch area	42	65	113	88	39	41
Patch perimeter / Area ratio	191	155	42	78	168	107
Patch proximity index	7	25	0	3	5	0
Mean proximity index (mnPROX)	79	223	0	99	14	6
Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	63	60	0	67	147	219
Connectivity index	11	17	0	0	0	0
Edge density (Class - low permeability)	43	35	0	28	57	5
Total edge density	91	98	0	51	70	44

1KM	Sites					
	A	B	C	D	E	F
Percent cover of plantation	31	25	8	29	48	50
Percent cover of plantation and recent clearcuts	42	25	8	30	48	51
Percent cover of regenerating clearcuts	11	2	7	7	2	0
Percent cover of partial harvest	20	7	48	27	1	5
Percent cover of no treatment cover	22	56	38	30	41	34
Percent cover of permeable habitat	53	65	92	65	44	39
Patch area	121	224	321	193	141	89
Patch perimeter / Area ratio	257	126	44	106	200	125
Patch proximity index	184	70	4	27	26	88
Mean proximity index (mnPROX)	672	721	644	1015	194	77
Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	34	46	50	52	82	126
Connectivity index	11	20	100	10	10	4
Edge density (Class - low permeability)	56	47	14	43	55	40
Total edge density	107	84	24	68	90	71

2KM	Sites					
	A	B	C	D	E	F
Percent cover of plantation	24	15	6	30	51	34
Percent cover of plantation and recent clearcuts	30	18	7	43	52	36
Percent cover of regenerating clearcuts	8	12	14	7	4	5
Percent cover of partial harvest	30	24	36	26	9	17
Percent cover of no treatment cover	28	41	42	20	31	32
Percent cover of permeable habitat	66	76	92	52	43	54
Patch area	695	820	1061	562	418	295
Patch perimeter / Area ratio	107	96	54	131	127	95
Patch proximity index	330	454	26	53	99	827
Mean proximity index (mnPROX)	5112	4229	2107	1503	421	625
Mean Euclidean nearest neighbour distance (mnENN)	40	48	50	81	90	85
Connectivity index	8	6	8	5	4	2
Edge density (Class - low permeability)	39	37	13	49	47	44
Total edge density	70	72	42	71	65	73