

OPHELIE PLANCKAERT

**ÉVALUATION DES COÛTS DE DÉPLACEMENT DE
LA MARTRE D'AMÉRIQUE DANS UNE SAPINIÈRE
BORÉALE AMÉNAGÉE**

Mémoire présenté
à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval
dans le cadre du programme de maîtrise en Sciences du Bois et de la Forêt
pour l'obtention du grade de maître ès sciences (M. Sc.)

DÉPARTEMENT DES SCIENCES DU BOIS ET DE LA FORÊT
FACULTE DE FORESTERIE ET DE GEOMATIQUE
UNIVERSITE LAVAL
QUEBEC

2009

Résumé

Contrairement à ce que décrivaient Fretwell et Lucas (1969) dans leur approche de distribution idéale libre, la sélection d'habitat est régie par un certain nombre de contraintes que prennent en compte les animaux chaque fois qu'ils se déplacent dans un paysage. Pourtant, ces contraintes sont rarement prises en compte dans les études de sélection des habitats, et leur évaluation est rare. Les modèles spatialement explicites, de plus en plus courants pour prédire les répartitions spatiales futures des populations animales, reposent donc le plus souvent sur des jugements experts à propos de paramètres tels que la résistance aux déplacements et l'horizon de perception. Enfin, la radio-télémetrie est la technique employée le plus communément pour récolter des données de déplacement, mais il s'agit d'une méthode coûteuse à laquelle d'autres alternatives existent. Cette étude a pour objectif de (1) développer une approche peu coûteuse permettant d'analyser des déplacements à partir de données de répartition spatiale, et (2) évaluer la valeur de deux paramètres (la résistance aux déplacements dans différents habitats et la résolution spatiale) intégrés dans les études de simulation appliquées à la martre d'Amérique (*Martes americana*).

Les données ont été obtenues par pistage hivernal entre 2004 et 2008 à la forêt Montmorency, 70 km au Nord de Québec, Canada. Pour chaque année de données, j'ai défini 150 scénarios de résistance, basés sur trois résolutions spatiales (5 m, 25 m et 100 m), 10 résistances aux déplacements en milieu ouvert (facteur de 4 à 1000) et cinq scénarios variant en termes d'effet de lisière ou de coûts associés aux jeunes peuplements (11-30 ans). J'ai ensuite simulé des trajets au moindre coût avec un système d'information géographique (SIG). Les points d'intersection entre les trajets simulés et les transects suivis constituaient des pistes de martes simulées qui étaient comparées aux pistes réelles de martes pour évaluer la performance de chaque modèle de résistance.

Dans 78 % des cas (45 % significatifs), les simulations ont mieux performé que le modèle nul correspondant (coûts égaux dans tous les habitats), suggérant que la structure en mosaïque du site d'étude limite les déplacements de la martre d'Amérique. Avec l'ajout d'un milieu intermédiaire (11-30 ans) entre le milieu ouvert (0-10 ans) et la forêt mature (> 31ans), le pourcentage de succès des simulations s'élevait à 93 % (53 % significatives), ce qui porte à croire que les milieux jeunes limitent davantage les déplacements que les

forêts matures. De plus, toutes les simulations avec une résolution spatiale de 100 m étaient significativement plus performantes que le modèle nul, ce qui laisse supposer que l'horizon de perception de la martre était au moins de 100 m. Cependant, la performance des modèles variait peu d'un coût hypothétique à un autre (à l'intérieur d'un scénario), ce qui ne m'a pas permis d'estimer la résistance précise pour chaque type d'habitat. L'étude des déplacements à partir de données ponctuelles de répartition spatiale semble prometteuse, et pourrait livrer des résultats utiles dans des paysages fortement fragmentés.

Mots-clés : simulations, trajets au moindre coût, résistance aux déplacements, *Martes americana*, pistage hivernal

Abstract

In contrast to the ideal free distribution (Fretwell and Lucas 1969) framework, animals have to face numerous constraints when moving through landscapes. However, these constraints have rarely been integrated, let alone quantified, into habitat selection studies. Spatially-explicit models are increasingly used to make predictions about distribution of animal populations, but they are based on subjective estimations of movement parameters such as resistance to movement and perceptual range. Finally, most ecologists studying movements collect data by radio-telemetry, but this is an expensive method to which alternatives exist. The objectives of this study were to (1) develop an inexpensive approach to analyze movements from spatial distribution data, and (2) estimate value of two parameters (movement resistance and perceptual range) integrated in simulation models of American martens (*Martes americana*).

Every winter from 2004 to 2008, marten tracks were located by snow-tracking. For each year, I designed 150 movement resistance scenarios differing by three spatial resolutions (5 m, 25 m, and 100 m), 10 resistance factors in open areas (range 4-1000), and five scenarios differing by edge effect and relative movement cost in young stands (age 11-30 y). With a Geographical Information System (GIS), 'least-cost' paths were generated across the study area, according to each cost scenario. Nearest-neighbor distances between points where simulated paths met transects and real marten tracks were used to assess simulation performance.

In 78 % of cases (45 % significant), resistance scenarios performed better than corresponding null models (equal resistance in all habitats), suggesting that mosaic structure of our study area did limit movements of American martens. Adding intermediate movement values for young forests increased simulation performance to 93 % (53 % significant), suggesting that movement resistance in young stands was higher than in mature forest. All simulations with a pixel size of 100 m performed significantly better than null models, suggesting that marten perceptual range was at least 100 m. However, model performance was similar among hypothetical movement costs in the open (within scenarios), preventing a reliable estimate of relative movement cost in the open. Studying

movements with snow-tracking data appears promising, and may yield useful results in highly fragmented landscapes.

Keywords: least cost path modeling, movement resistance, *Martes americana*, snow-tracking

Avant-Propos

Ce travail de maîtrise a ajouté à ma formation une spécialisation de recherche en écologie animale, en m'apportant beaucoup de connaissances et de compétences particulières à un domaine qui me passionne.

Je tiens particulièrement à remercier André Desrochers, le directeur de recherche de mon projet de maîtrise, pour son énergie débordante, ses idées stimulantes et l'aide précieuse (conseils et commentaires) qu'il m'a apportée pendant cette étude. Tout simplement merci d'avoir accepté de superviser mon projet.

Je tiens à remercier Eliot McIntire, pour ses conseils et ses commentaires formateurs, ainsi que Pierre Racine, pour son aide dans l'utilisation du logiciel ArcGIS.

Je remercie Victor Haumesser, Johan Bérubé et tous les étudiants qui m'ont aidée sur le terrain dans des conditions climatiques parfois extrêmes. Je remercie également le personnel de la forêt Montmorency qui m'a soutenue pendant la période de terrain et m'a transmis de nombreuses informations nécessaires à la rédaction de ce mémoire.

Merci enfin à ma famille et mes amis pour leur soutien tout au long de ce travail. Je tiens à remercier tout particulièrement Baptiste Legras.

L'article contenu dans ce mémoire sera soumis dans une revue scientifique internationale, c'est ce qui explique que le chapitre soit rédigé en anglais. André Desrochers en sera le deuxième auteur et j'en serai l'auteur principal.

Pour terminer cet avant-propos, j'aimerais simplement transmettre aux lecteurs les impressions que j'ai connues le jour de ma première visite à la forêt Montmorency (Québec, Canada). Imaginez un matin de décembre ensoleillé et clair après une chute de neige de 30 cm – un ciel bleu azur, de l'air frais, un sol couvert d'une épaisse couche de neige scintillante – seule la faune a perturbé cette tranquillité pour y laisser ses traces... L'imagination nous laisse deviner l'animal marchant ou bondissant à cet endroit précis quelques heures plus tôt... C'est dans ces conditions exceptionnelles que j'ai été initiée au pistage hivernal. De quoi simplement vouloir répéter l'expérience.

*Je dédie ce mémoire à mon père et à ma mère,
qui m'ont toujours encouragée dans mes choix*

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	iii
Avant-Propos.....	v
Table des matières.....	vii
Liste des tableaux.....	viii
Liste des figures.....	ix
Introduction générale.....	1
Intégration des données de déplacement dans les études de sélection d'habitat.....	2
Estimation des paramètres inclus dans les modèles spatialement explicites.....	3
Sur quel type de données peut-on se baser pour étudier les déplacements de la faune?.....	4
Chapitre 1: Resistance to movements of American marten in a boreal forest.....	6
Abstract.....	7
Introduction.....	8
Material and methods.....	10
Study area.....	10
Snow-tracking.....	10
Least-cost path analysis.....	11
Generating movement resistance maps.....	12
Generating the source-target layer and simulated tracks.....	14
Comparing locations of simulated and observed tracks.....	15
Comparing models.....	15
Results.....	17
Edge effects.....	17
Stand age.....	20
Spatial resolution.....	20
Resistance to movements in open areas.....	21
Discussion.....	22
Edge effects.....	23
Stand age.....	23
Spatial resolution and perceptual range.....	24
Resistance to movements in open areas.....	25
Future directions.....	26
Acknowledgements.....	27
Conclusion générale.....	28
Qualité de l'approche développée.....	28
Le cas de la forêt Montmorency.....	32
Bibliographie.....	34
Annexe 1. Commandes SAS.....	43

Liste des tableaux

Table 1. Example of resistance values in young forest when the landscape layer is Open/Young/Mature and resistance value in the open is set to 12.	13
Table 2. Summary of the five movement resistance maps	13
Table 3. Sampling effort of snow-tracking from 2004 to 2008.	17
Table 4. Percentage of the 500 simulations for which mean distance is smaller than median of mean distances for null model (constant resistance) of the corresponding year.	19

Liste des figures

Figure 1. Transects followed in winter 2008 (thick grey line) and marten tracks recorded the same year (black points).	11
Figure 2. Three classifications of habitat resistances (scenarios), applied to a selected part of the Montmorency forest.	12
Figure 3. Landscape matrix-grid with pixel size = 5 m (left panel), pixel size = 25 m (center) and pixel size = 100 m (right panel).....	14
Figure 4. Comparison between simulated and observed tracks.....	14
Figure 5. Mean performance of simulations with 10 resistance values for open areas, in relation with movement resistance in young forests and pixel size.....	20
Figure 6. Model performance with 10 movement resistances associated to open areas.	21

Introduction générale

Le modèle traditionnel de la distribution idéale libre tel que décrit par Fretwell et Lucas (1969) présume que les animaux sont libres dans leur choix d'habitat, connaissent parfaitement la profitabilité de chacun des habitats disponibles dans leur environnement, et se comportent de manière optimale en termes de sélection d'habitat. Cette théorie suppose que la sélection d'habitat ne présente aucun coût et c'est ce qui lui a valu quelques critiques (Abrahams 1986, Morris 1989, Pulliam and Danielson 1991, Jonsen et al. 2003, Tentelier et al. 2008). Les animaux sélectionnent les habitats qu'ils fréquentent dans le but de maximiser leur aptitude phénotypique (fitness) (voir Morris (1989), Lima et Zollner (1996), Jonsen et al. (2003), mais voir aussi la notion de « piège écologique » (Kristan 2003)) mais leur choix semble être affecté par un certain nombre de contraintes (Abrahams 1986, Morris 1989, Pulliam and Danielson 1991, Jonsen et al. 2003, Tentelier et al. 2008). Celles-ci expliquent possiblement pourquoi certains animaux tendent à se retrouver dans des habitats de qualité inférieure à celle des meilleurs habitats (Schlaepfer et al. 2002, Battin 2004). Certes, la fréquentation d'un habitat non idéal peut être due à une mauvaise détection des habitats disponibles (Lima and Zollner 1996) ou à une mauvaise évaluation de leur qualité (Orians and Wittenberger 1991). Mais des paramètres biotiques et abiotiques de l'environnement entrent aussi en jeu. Par exemple, la territorialité interspécifique (Connell 1961, Kotler 1984) et la territorialité intraspécifique (Svardson 1949) créent une hiérarchie sociale au sein d'une population ou d'une communauté d'espèces, et la dominance de certains individus restreint les individus soumis dans leur choix d'habitat (Cody 1978, Morris 1989). La répartition spatiale d'une espèce peut aussi être expliquée par celle des prédateurs (Kotler 1984, Rypstra et al. 2007, Valeix et al. 2009) ou par l'isolement des habitats (Diffendorfer et al. 1995, Debinski and Holt 2000, Bowne et al. 2006) parce que celui-ci augmente les distances parcourues (Thomas et al. 1992, Thomas and Jones 1993) et provoque donc une augmentation des coûts (dépenses énergétiques et risques de prédation (Van Dyck and Baguette 2005)) associés aux déplacements (Pyke et al. 1977). Il en résulte que chaque type d'habitat cumule un certain nombre de contraintes. La traversée de certains milieux hostiles génère des coûts élevés pour les animaux qui s'y aventurent (Wiens et al. 1993), et ces milieux constituent donc des barrières importantes pour des

individus qui se déplacent en quête d'un nouveau milieu (Mader 1984). Pourtant, la majorité des études s'intéressant à la répartition spatiale de la faune traitent de « choix » ou de « préférence » pour un habitat spécifique, laissant croire que le choix de fréquenter un habitat résulte de l'évaluation de la qualité des différents milieux plus que de l'évaluation des risques que chacun d'entre eux présente. Sachant que les animaux évaluent la qualité d'un habitat d'après un coût relatif qui tient compte des coûts et des bénéfices (Greenwood and Swingland 1983, Alexander et al. 2005, Drielsma et al. 2007), il semble essentiel d'intégrer l'ensemble de ces paramètres dans les études qui ont pour objectif d'évaluer la sélection d'habitat. Drielsma et al. (2007) ont par exemple proposé une approche de modélisation pour comprendre le lien entre le comportement animal et les caractéristiques spatiales du paysage, et leur modèle repose sur l'intégration des coûts de déplacement des animaux et des bénéfices de l'accès aux habitats. Cette démarche devrait être reproduite dans toute étude basée sur la sélection d'habitat.

Intégration des données de déplacement dans les études de sélection d'habitat

Addicott (1987) à la fin des années 1980', proposait déjà d'étudier les déplacements pour comprendre les processus écologiques en incluant des données de voisinage. Dans un contexte où l'organisation spatiale des paysages est sans cesse remodelée par des perturbations humaines (Bennett 1998 p. 13), on peut supposer que le comportement de déplacement joue aujourd'hui un rôle grandissant dans la survie des animaux (Drielsma et al. 2007). Les déplacements de la faune affectent directement des processus clés tels que la recherche de nourriture (Kennedy and Ward 2003, Sulok et al. 2004, Smith et al. 2007, Snider and Gilliam 2008), la recherche d'un partenaire sexuel (Kindvall et al. 1998, Demarais et al. 2000, Shine et al. 2001), la dispersion (Bollinger et al. 1993, Van Dyck and Baguette 2005, Nicholson et al. 2007) ou la migration (Bechet et al. 2003, Gowans et al. 2003). Wiens et al. (1993 p. 372) décrivait la sélection d'habitat comme un processus qui « détermine la probabilité que l'individu se déplace vers les habitats voisins », suggérant que les choix de déplacement des animaux (taux et trajets) reflètent directement leur choix d'habitat (Turchin 1991). Cela explique probablement pourquoi l'écologie contemporaine montre un intérêt grandissant pour la modélisation des déplacements (Hanski 1997 p. 78,

Turchin 1998). Un grand nombre de modèles spatio-temporels ont été développés pour analyser des données de déplacement (Ovaskainen et al. 2008). Leurs trajets ont été analysés en appliquant des modèles de diffusion (Ovaskainen and Cornell 2003, Ovaskainen 2004, Reeve et al. 2008), plus en particulier des modèles de trajets aléatoires corrélés (*correlated random walks*) (Kareiva and Shigesada 1983, Bovet and Benhamou 1988, McCulloch and Cain 1989, Bergman et al. 2000) ou biaisés (*biased random walks*) (Berg 1983).

Estimation des paramètres inclus dans les modèles spatialement explicites

Les modèles de simulations spatialement explicites (*spatially-explicit models*) permettent d'intégrer des phénomènes écologiques multiples dans les modèles de prédiction de répartition spatiale des populations (Dunning et al. 1995). Pourtant, dans la plupart des analyses qui appliquent ces modèles, les valeurs des paramètres ne sont pas connues et les auteurs appliquent des valeurs « biologiquement significatives » (McIntire and Fajardo 2009). Fahrig (2007) contestait l'usage abusif d'approximations dans les modèles, affirmant que les simulations effectuées à partir de la méthode du trajet au moindre coût (*least-cost path*) qui n'intègrent pas de données empiriques sur la résistance du paysage présentent des risques de mener à de fausses conclusions. D'après Adriaensen (2003), la sélection des valeurs attribuées à la résistance du paysage est une étape d'importance majeure dans les analyses de trajets au moindre coût. Pour remédier à ce manque d'informations, McIntire et Fajardo (2009) proposent de comparer plusieurs hypothèses composées à partir de données réelles pour étudier des processus difficilement mesurables comme les déplacements. Certains écologistes ont déjà appliqué cette approche pour quantifier directement certains paramètres intégrés dans les modèles, comme le temps de dispersion (Ovaskainen 2004) ou la résistance des habitats aux déplacements (Schadt et al. 2002, Desrochers et al. *Submitted*).

D'après Lima et Zollner (1996), les animaux basent leurs décisions de déplacement sur leur horizon de perception. L'horizon de perception d'un animal correspond à l'échelle spatiale au-delà de laquelle l'individu est réceptif à l'hétérogénéité du paysage (Kolasa 1989, Lima and Zollner 1996). C'est un paramètre comportemental qui varie en fonction des individus

et des espèces (Kolasa 1989, Kotliar and Wiens 1990), puisque le seuil de perception est défini par les capacités physiologiques des individus mais que le comportement des organismes peut aussi faire varier la valeur observée (Addicott et al. 1987, Kotliar and Wiens 1990). Les approches de modélisation des déplacements nécessitent l'intégration de données sur l'horizon de perception de l'espèce étudiée (Lima and Zollner 1996) parce que le choix de l'échelle spatiale doit être adapté au processus écologique et à l'espèce étudiés (Addicott et al. 1987). Le choix de la résolution est donc une étape cruciale dans les analyses de modélisation basées sur des cartes matricielles, parce que l'application d'une résolution spatiale inadaptée peut rendre le paysage différent de celui que perçoivent les individus étudiés et ainsi mener à de fausses conclusions (Adriaensen et al. 2003).

Sur quel type de données peut-on se baser pour étudier les déplacements de la faune?

La radio-télémetrie est l'une des méthodes les plus communément utilisées pour suivre les déplacements de la faune en écologie (Shine et al. 2001, Dyer et al. 2002, Castellon and Sieving 2006, Smith et al. 2007, Shepard et al. 2008, Opperl et al. 2009). Cette méthode offre des informations sur l'identité des individus, les relations sociales au sein des communautés animales (Alexander et al. 2005) et fournit un grand nombre d'observations par individu (Worton 1987, Ovaskainen et al. 2008). Mais elle reste une méthode coûteuse (Aebischer et al. 1993, Alexander et al. 2005), qui ne permet d'étudier qu'un échantillon de population de petite taille (Ovaskainen et al. 2008) et ne fournit que des données de présence. Lors de l'analyse des données, l'utilisation des habitats dans des proportions supérieures à leur disponibilité est expliquée par des choix positifs, des « préférences », alors que les habitats utilisés en proportions inférieures à leur disponibilité sont considérés comme « évités » (Conner et al. 2003). Comme mentionné précédemment, le choix d'habitat de la faune et donc ses choix de déplacement résultent de l'intégration d'une combinaison de contraintes et de bénéfices. Pour pouvoir aborder le choix des déplacements de la faune en termes de choix négatifs (contraintes) et de choix positifs (bénéfices), il paraît important d'ajouter des points d'absence aux points de présence dans les études des déplacements (Ovaskainen 2004). Cela peut être effectué à partir de données de répartition spatiale.

D'après Alexander et al. (2005), le pistage hivernal explique les relations entre la répartition spatiale du loup gris (*Canis lupus*) et les données environnementales aussi efficacement que la radio-téléométrie. Dans les régions géographiques qui reçoivent suffisamment de neige par hiver (Forrest 1988), le pistage hivernal est une technique peu coûteuse (Smallwood and Fitzhugh 1995, Alexander et al. 2005) qui peut fournir des données sur la répartition spatiale des mammifères terrestres (Erlinge 1977, Thompson et al. 1989, Corsi et al. 1999, D'Eon 2001). Évaluer la répartition spatiale par pistage consiste à répertorier les pistes laissées par les mammifères sur des tracés linéaires (« transects ») ou sur des sites pourvus d'appâts (Halfpenny et al. 1995). Grâce à cette technique qui ne peut être menée que dans des conditions climatiques particulières ou la qualité des pistes est préservée (Curtis 1995), les points des transects sans piste observée peuvent être considérés comme des points de pseudo-absence (Erlinge and Sandell 1986, D'Eon 2001, Alexander et al. 2005). Sachant qu'un trajet de déplacement est une suite de points localisés (Johnson et al. 2008), il est possible d'expliquer les déplacements de la faune à partir de données ponctuelles de répartition (Thomas et al. 1992, Cook et al. 2001). C'est pourquoi les données de répartition obtenues par pistage semblent permettre l'évaluation des déplacements hivernaux de la faune, à condition que les espèces étudiées se déplacent principalement au sol (Alexander et al. 2005) et que l'accès aux sites d'étude ne soit pas limité (Halfpenny et al. 1995).

Ce mémoire consiste en un chapitre décrivant mes recherches sur les coûts de déplacement de la martre d'Amérique (*Martes americana*) en forêt boréale aménagée au Québec (Canada). Les objectifs de cette étude étaient de (1) développer une approche peu coûteuse permettant d'analyser des déplacements à partir de données ponctuelles de répartition spatiale, et (2) évaluer la valeur de deux paramètres (la résistance aux déplacements dans différents milieux et la résolution spatiale) intégrés dans les études de simulation appliquées à la martre d'Amérique. Les informations contenues dans ce mémoire devraient être utiles aux écologistes impliqués dans des études qui incluent la création de modèles spatialement explicites ainsi qu'à ceux qui envisagent d'étudier l'habitat de sélection de la martre d'Amérique en forêt aménagée.

Chapitre 1: Resistance to movements of American marten in a boreal forest¹

¹ Ce chapitre sera soumis pour publication dans la revue «*Canadian Journal of Forest Research*», et les auteurs seront dans l'ordre : Ophélie PLANCKAERT et André DESROCHERS.

Abstract

Habitat use may result from the combined effects of perceived quality and access. The latter may be inferred from landscape composition and pattern, but is best measured from spatially-explicit modeling. However, spatially-explicit movement models require known movement costs for each particular patch type, and such costs have rarely been estimated empirically. We compared various landscape ‘resistance scenarios’ at three spatial resolutions to explain the use of boreal forest patches by wintering American marten (*Martes americana*).

Every winter from 2004 to 2008, marten tracks were located by GPS. A total of 1667 tracks from 749 km of snow-tracking transects were recorded at the Montmorency Research Forest, 70 km North of Québec City, Canada. Hypothetical cost scenarios differed by how much moving through open areas (age 0-10 y), open edges and young forests (age 11-30 y) cost relative to closed forest. With a Geographical Information System (GIS), ‘least-cost’ paths were generated across the study area, according to each cost scenario. Nearest-neighbor distances between points where simulated paths met transects and real marten positions were used as simulated tracks to assess simulation performance.

Simulations with movement resistance varying between forest stand types generally performed better than null models (i.e. with resistance held constant). Simulations including intermediate movement costs for young forests performed better than those featuring only forest and open patches (93 % vs. 55 % better than null model), suggesting that movement resistance in young stands (age 11-30 y) is intermediate between those of open and mature forest. All simulations with a pixel size of 100 meters performed significantly better than corresponding null models, suggesting that perceptual horizon of martens was at least 100 m. However, model performance was similar among hypothetical movement costs in the open (within scenarios), preventing a reliable estimate of relative movement cost in the open. Studying movements with snow-tracking data appears promising, and may yield useful results in highly fragmented landscapes.

Keywords: least cost path modeling, movement resistance, *Martes americana*, snow-tracking

Introduction

Habitat selection studies long assumed that access to habitats is a negligible constraint for animal movements in landscapes (Martin et al. 2008), but limitations in access are increasingly recognized. Taylor et al. (1993) described landscape connectivity as “the degree to which the landscape facilitates or impedes movements among resource patches”, suggesting that animal movements are affected by landscape structure. Roadways and forest fragmentation are known to constrain animal movements (Oxley et al. 1974, Mader 1984, Diffendorfer et al. 1995, review by Forman and Alexander 1998, Desrochers and Fortin 2000, Dyer et al. 2002, Castellon and Sieving 2006, Rico et al. 2007, Shepard et al. 2008). Thus, the movement behaviour of an animal through a habitat may depend on surrounding habitats, and the consideration of movement constraints therefore appears to be crucial in the development of habitat selection models (Bélisle and St. Clair 2002, Rhodes et al. 2005, Martin et al. 2008). Spatially explicit simulation models (Dunning et al. 1995), including least-cost path algorithms (Douglas 1994, Adriaensen et al. 2003) have become popular (Walker and Craighead 1997, Bunn et al. 2000, Ray et al. 2002, Larkin et al. 2004, Kautz et al. 2006) to model optimum movement routes of animals. These models can simulate animal movements based on the arrangement of different spatial features of a heterogeneous landscape, and hypothetical resistance (or costs) to movement associated to them. Ray and colleagues (2002) found that the least-cost path method was better than Euclidean distance measures to predict common toad (*Bufo bufo*) movements, and Sutcliffe et al. (2003) and Broquet et al. (2006) came to similar conclusions with studies on butterflies and American marten (*Martes americana*) respectively. These studies reveal that resistance to movement in landscape may be a key factor in explaining species distribution in heterogeneous habitats.

A description of the concept of movement resistance is essential if we plan to include movement resistance in habitat selection models. When Hargis et al. (1999) found lower capture rates of American martens in small forest patches, they suggested four potential reasons for avoidance: 1) These habitats do not provide sufficient shelter against predators; 2) Preferred prey may not be abundant in these habitats; 3) Thermal conditions may not be as optimal as in interior forest habitats; and 4) Energetic costs of movements might be

higher when home range is dispersed than in continuous forest patches. Former studies on various taxa showed that prey availability (Gardner and Gustafson 2004, Andruskiw et al. 2008), predation risk (Brown 1988, Seitz et al. 2001), thermal conditions (Buskirk et al. 1989, Chen et al. 1995) and energy costs (Chappell 1980, Thompson and Colgan 1994) vary among habitats (Mangel and Clark 1988 p. 46). The combination of these four features could translate into movement resistance as “perceived” by an animal when moving between habitats (Joly et al. 2003). However, such an aggregate, “perceived”, movement resistance has rarely been quantified, leading scientists to estimate input parameters in least-cost path models purely out of expert opinion. Some authors have criticized this practice, arguing that it may induce errors in predictions (Schadt et al. 2002, Adriaensen et al. 2003, Driezen et al. 2007, Fahrig 2007). To circumvent that, methods are needed to provide truly empirical movement resistance estimates. Recently, Chardon et al. (2003), Sutcliffe et al. (2003) and Verbeylen et al. (2003) compared model fit to occurrence data using different sets of movement resistance estimates, each associated to particular landscape attributes. In these models, the application of movement resistance values to different land cover types involves creating grid maps and choosing their resolution. However, map resolution is often evaluated subjectively in spatial models because the range over which individuals make their decisions as they move through landscapes (perceptual range: Zollner and Lima 1997) remains unknown for many species (Adriaensen et al. 2003).

Here, we compare the resistance of open, young and closed forest stands to movements of wintering American marten (*Martes americana*), at three spatial resolutions. We estimated relative movement resistance inside vs. outside of forest cover by comparing the spatial fit of least-cost path simulations to occurrence data, with different resistance parameters associated to forests, roads, and clear-cuts. Our approach illustrates the relevance of purely distributional data for the comparison of mechanistic hypotheses pertaining to animal movement.

Material and methods

Study area

Field work was carried out in Montmorency forest, Quebec (47° 19' N, 71° 9' W), a 66 km² boreal forest managed for timber and recreation. Balsam fir (*Abies balsamea*) and black spruce (*Picea mariana*) are the dominant tree-species, followed by white birch (*Betula papyrifera*), white spruce (*Picea glauca*) and aspen (*Populus tremuloides*) (Larouche 2005). In winter, temperature reaches -40°C and annual snow precipitation (November to April) generally exceeds 6 m (Environment Canada 2001). One of the management objectives of Montmorency forest is to recreate a stand mosaic that would normally reflect natural disturbances. To reach this goal, harvesting patches are separated into 3 groups (less than 10 ha, 10-30 ha, and 30-100 ha) and each group has the same total area. Moreover, harvests are spread out in time to obtain five main groups of stand ages: (1) regenerating (0-20 y), (2) young (21-40 y), (3) mature (41-60 y), (4) old-growth and (5) irregular (and mature or old-growth). Silvicultural practices result in a very dense road network (2.91 km/km²) across the area. No trapping or hunting is allowed in Montmorency forest, but outdoor activities (cross-country skiing and walking) are open to the public. All the required environmental data were provided by managers of Montmorency forest, who compile datasets from aerial photographs (scale 1:10 000), complete them with GPS data, and update them every year.

Snow-tracking

Spatial distribution of marten tracks was obtained by snow-tracking each winter from 2004 to 2008 inclusively. American martens are easy to track because they spend much of their time on the ground (Marshall 1951). Transects (length range: 200 m - 5000 m) were followed either on unplowed forestry roads or along straight N-S or E-W lines based on GPS, following multiples of 500 m on a Universal Transverse Mercator grid. Each marten path crossing a transect was recorded individually as a point occurrence of marten with a GPS receiver (Trimble GeoExplorer[®]) (Figure 1). All tracks showing the mustelid two-print track pattern, with two-print widths ranging from 8 – 13 cm were assumed to be

marten tracks. Fisher (*M. pennanti*) is unusual in the area, so we assume that species identification was not an issue. Transects were not surveyed more than one time each year.



Figure 1. Transects followed in winter 2008 (thick grey line) and marten tracks recorded the same year (black points). The thin grey line is the border of the Montmorency forest.

Least-cost path analysis

Landscape analyses and application of the least-cost path method were performed with ArcGIS 9.2 (ESRI 2007). The least-cost path method, as described by Adriaensen et al. (2003) was used to simulate movements of American martens. A least-cost analysis models animal movements according to 2 map layers: 1) a movement resistance layer on which the resistance of each matrix grid-cell is based on land-use type, and 2) a layer with source and target cells. Each simulated path starts from a source cell and reaches a target cell with the minimal cumulative resistance. A path for which the cumulative resistance value is X can

be interpreted as equivalent to moving through X cells with a resistance of 1 or through one cell with a resistance of X.

Generating movement resistance maps

To reflect habitat preferences of martens (details in the Discussion), we set resistance to movement according to habitat type. We ascribed the highest resistance to open areas with ten values ranging from 4 to 1000. Simulated movements with higher resistance in the open (1200 - 5000) often followed the border of the study area and were assumed to be out of a biologically realistic range. Assuming that mature forest stands offer the lowest resistance to movement, their values were set to 1 in all resistance maps. We used three main classifications of habitat-dependent resistance, or "scenarios" (Figure 2).

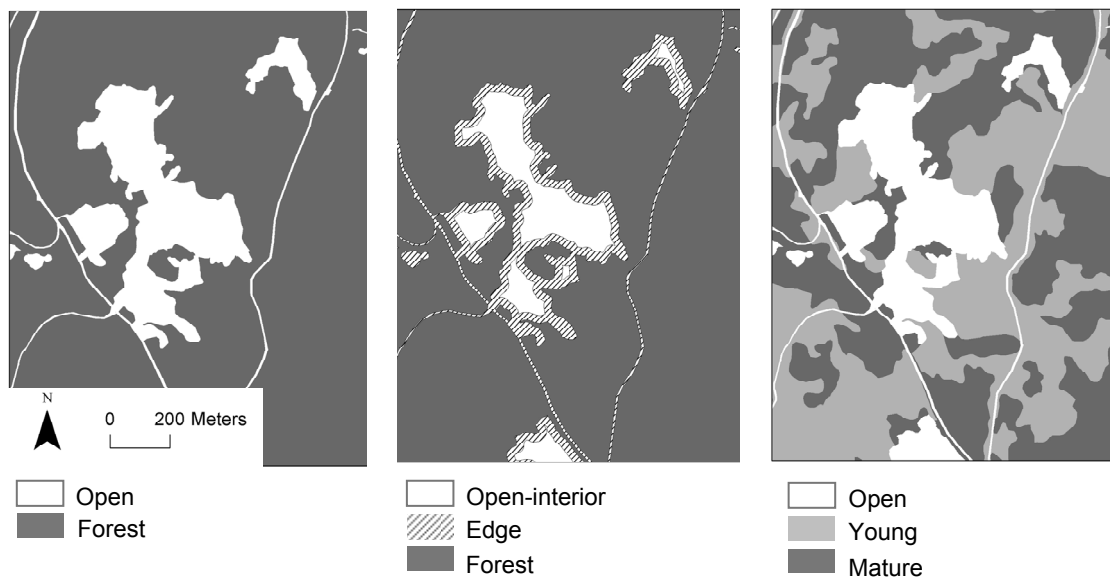


Figure 2. Three classifications of habitat resistances (scenarios), applied to a selected part of the Montmorency forest.

Each scenario was represented by its own series of 10 maps differing by resistance in open areas (see above). A first scenario partitioned the landscape into “Open” areas (stands 10 y old and less, roads, rivers, lakes, peat bogs, gravel-pits and islands) and “Forest” (> 10 y old stands). A second scenario partitioned the landscape into a) “Open-interior” (Open and > 25 m from “Forest”), b) “Edge” (Open and < 25 m from “Forest”), and “Forest”.

Resistance values for forest edges were set as half the resistance of open areas. A third scenario partitioned the landscape into: a) “Open”, b) “Young” (11-30 y old stands) and c) “Mature” (> 30 y old stands), with no edge effect. The latter scenario was itself subdivided in three subgroups, according to the resistance of young stands relative to that of open areas (one quarter, one half, and three quarters; Table 1).

Table 1. Example of resistance values in young forest when the landscape layer is Open/Young/Mature and resistance value in the open is set to 12.

Young/Open resistance ratio	Resistance		
	In the open	In young forest	In mature forest
1/4	12	3	1
1/2	12	6	1
3/4	12	9	1

The five movement resistance maps that were generated are presented in Table 2.

Table 2. Summary of the five movement resistance maps

Movement resistance maps	Young/Open resistance ratio
Open/Forest	-
Open/Edge/Forest	-
Open/Young/Mature	1/4
Open/Young/Mature	1/2
Open/Young/Mature	3/4

Map resolution, or pixel size, can be an important issue in least-cost path modeling, for purely practical reasons (“cracks”: Rothley 2005) or more biological ones (perceptual range: Zollner and Lima 1997). Thus, we ran all analyses with three map resolutions. We converted each map layer from vectorial to raster, first with a pixel size of 5 m, second with a pixel size of 25 m and third with a pixel size of 100 m. For a small pixel size (5 m), forest roads were continuous, but for coarser pixel sizes forest roads were discontinuous (25 m and 100 m). As resolution pixel size increased, loss of details in landscape pattern increased (Figure 3). Finally, a null model was also generated, for which resistance values were set to one in all habitat types. To summarize, we generated 151 resistance maps for each year,

composed of 10 costs in the open x 5 scenarios x 3 pixel sizes, plus a null model (constant resistance map).

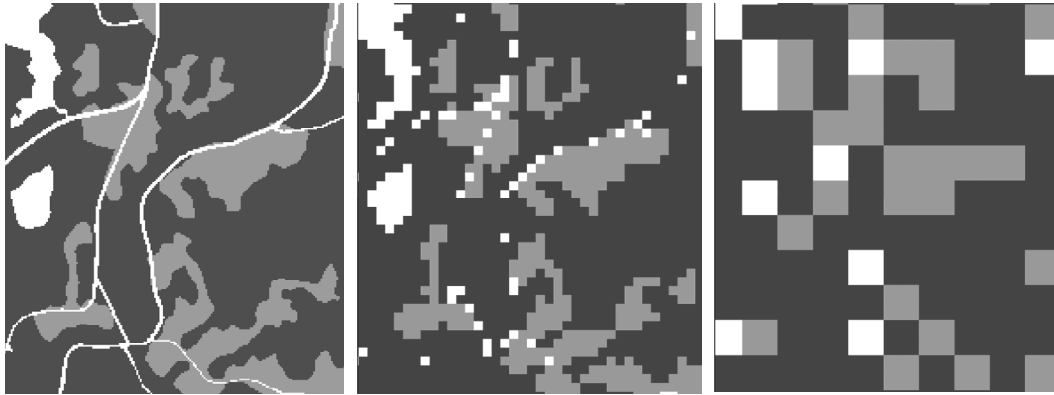


Figure 3. Landscape matrix-grid with pixel size = 5 m (left panel), pixel size = 25 m (center) and pixel size = 100 m (right panel). Each shade of grey corresponds to a specific habitat type: white = open, light grey = young forest and dark grey = mature forest.

Generating the source-target layer and simulated tracks

Every year and for each of the 151 resistance maps, we simulated marten movement paths connecting 100 random points along the western edge of the study area to another random point on the eastern edge of the study area. Once least-cost paths were obtained for every hypothetical movement resistance (one year, one pixel size, one set of habitat types, one resistance value in the open), we generated “simulated tracks” at each point where least-cost paths intersected a transect sampled in the field (see Figure 4).

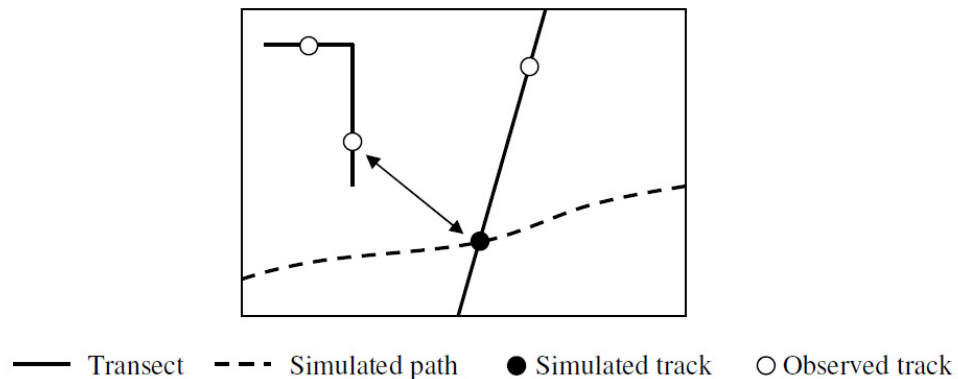


Figure 4. Comparison between simulated and observed tracks

Comparing locations of simulated and observed tracks

Each least-cost path model was tested by comparing location of its simulated tracks with location of our observed tracks. This was accomplished in three steps. First, we calculated the distance between each simulated track and the nearest observed track (Figure 4). Second, we weighted each distance by the inverse of the time passed between the last disturbance in the forest (wind > 20 km/h or snow fall > 3 cm) and the time when the marten track was observed. The latter step was necessary because as the snowless days accumulate, the number of tracks increases, and as a result, the distance between tracks and any simulated location will decrease. Third, we calculated the weighted mean distance between nearest observed and simulated tracks for each least-cost simulated path. In the first step of the approach, two reasons led us to measure distances from simulated tracks rather than from observed tracks. First, performance of each model has to be measured from all the simulated tracks created for the corresponding cost scenario. A nearest-neighbor approach from observed tracks would integrate only the 'best performing' simulated tracks, i.e., those located closest to observed tracks. Thus, all simulated tracks located on a transect without observed tracks (e.g. in a large clear-cut area) and far from any observed track would be unlikely to be taken into consideration.

Comparing models

Total length of covered transects varied between years, which led to a difference in the number of marten tracks recorded every year (Table 3). The more numerous recorded tracks were, the smaller was the distance between simulated and observed tracks. To eliminate the effect of marten track density, distance of each model was compared with performance of the null (constant resistance) model of the corresponding year. The performance of null model was measured as the mean of the 100 weighted mean distances between observed and simulated tracks. We preferred medians over means because of important skew in the distribution of weighted mean distances. The overall performance of each set of hypothetical movement resistance (scenario/pixel/resistance) was expressed as the proportion of 500 simulated paths (5 years, 100 simulated paths each year) that showed a mean distance smaller than the median of mean distances for null model of the

corresponding year. The performance of each simulated path (better than null model or not) was considered an independent Bernoulli trial. Thus, we analyzed model performance with generalized linear models with binomial error structure and logit link function (PROC GENMOD, SAS v. 9.1, Cary, NC, USA).

Results

Each year we recorded locations of > 247 marten tracks on over 100 km of transects (Table 3). The number of hours without snow or strong winds before sampling was 95.7 ± 29.8 (range 70 – 143, N = 5 years).

Because transect length varied from year to year, the number of simulated tracks per year ranged from 97,772 to 181,184 (Table 3). These values account for the number of marten tracks that were generated from the simulated paths of every year (500 for each set of resistance).

Numbers of simulated paths used to estimate performance of each model was smaller than 500 for some models because simulated paths did not always cross transects.

Of the 150 simulations with movement resistance varying among habitats, 117 (78.0 %) performed better than the corresponding null model, and 68 of those performed significantly better ($P < 0.05$; Table 4). Simulation performance varied among resistance simulations and will therefore be treated separately for each main group of resistance simulations.

Table 3. Sampling effort of snow-tracking from 2004 to 2008.

Year	Transects		Marten tracks	
	Transects on road (km)	Transects off-road (km)	Number of marten tracks recorded	Number of simulated tracks
2004	89	39	259	123,993
2005	86	19	260	97,772
2006	138	46	291	168,191
2007	116	28	247	137,041
2008	145	43	610	181,184
TOTAL	574	175	1 667	708,181

Edge effects

Simulations with forest, edge and open areas only performed better than null (constant resistance) models in 18 (60 %) of the 30 simulations, and significantly so in 11

simulations only. Simulations with forest and open areas only performed better than null models in 15 (50 %) of the 30 simulations, and significantly so in 9 simulations (Table 4). After accounting for pixel size and movement resistance in the open, there was no difference in performance between models considering edges as costly vs. less costly than 'core' open areas (linear contrast OF vs. OEF, $\chi^2 = 0.43$, $df = 1$, $P = 0.51$).

Table 4. Percentage of the 500 simulations for which mean distance is smaller than median of mean distances for null model (constant resistance) of the corresponding year. Each value shows the performance of a model (scenario/pixel/resistance) compared to null model. Scenarios were Open/Forest (OF), Open/Edge/Forest (OEF), or Open/Young/Mature with resistance in young forest set to one quarter (OYM14), half (OYM12), or three quarters (OYM34) of the resistance in the open. Percentages significantly greater than 50 in bold typeface.

Resistance in Open		Scenario				
		OF	OEF	OYM14	OYM12	OYM34
Pixel = 5 m						
	4	49.4	51.9	49.2	52.6	52.2
	8	51.0	49.6	52.1	52.5	54.3
	12	50.5	49.4	50.4	53.1	55.9
	16	49.9	51.3	51.5	55.3	57.6
	20	49.5	51.5	52.7	58.4	55.2
	60	46.1	50.1	51.0	52.4	52.6
	100	48.3	47.1	53.1	53.6	53.9
	200	49.9	49.2	51.5	51.3	53.3
	600	48.5	45.4	50.3	49.9	51.3
	1000	52.6	48.0	50.5	48.7	49.5
Pixel = 25 m						
	4	48.9	50.3	49.7	53.8	56.7
	8	48.5	50.1	52.8	55.1	54.7
	12	48.9	48.1	57.3	53.8	55.6
	16	48.4	49.5	55.0	54.2	54.0
	20	48.4	49.3	55.6	55.2	55.0
	60	49.4	51.0	55.4	52.8	55.2
	100	51.2	48.8	52.8	53.4	54.2
	200	51.0	51.8	53.4	54.0	54.2
	600	49.7	49.6	55.4	52.8	54.2
	1000	49.7	49.7	56.1	53.0	48.6
Pixel = 100 m						
	4	63.0	62.0	61.6	68.8	69.8
	8	61.4	61.8	68.4	67.4	68.2
	12	61.4	61.4	68.8	68.2	68.4
	16	61.4	61.4	67.6	68.0	67.8
	20	61.6	61.4	68.6	68.8	67.8
	60	51.5	61.2	68.0	67.4	67.6
	100	61.4	61.4	67.4	67.4	67.6
	200	61.2	61.6	67.2	67.0	66.6
	600	61.2	60.6	66.6	66.8	66.8
	1000	61.2	61.4	62.0	65.0	66.8

Stand age

Open areas, young and mature stands respectively covered 18 %, 26 % and 56 % of total area. Adding movement resistance estimates specific to young stands improved significantly the performance of least-cost simulations of marten movements after accounting for spatial resolutions and resistance in the open (linear contrast, OF/OEF vs. OYM simulations, $\chi^2 = 158.1$, $df = 1$, $P < 0.0001$; Table 4). After accounting for pixel size and resistance in the open, simulation performance was greater when movement resistance in young stands was set at 75 % than at 25 % of that in the open (linear contrast, $\chi^2 = 3.93$, $df = 1$, $P = 0.048$). Although statistically significant, Figure 5 indicates that changes in relative resistance in young stands had a very small impact on model performance. Simulations with resistance in young stands set at 50 % of that in the open yielded intermediate results (linear contrasts with 25 % and 75 % resistances: $\chi^2 < 1.3$, $df = 1$, $P > 0.27$).

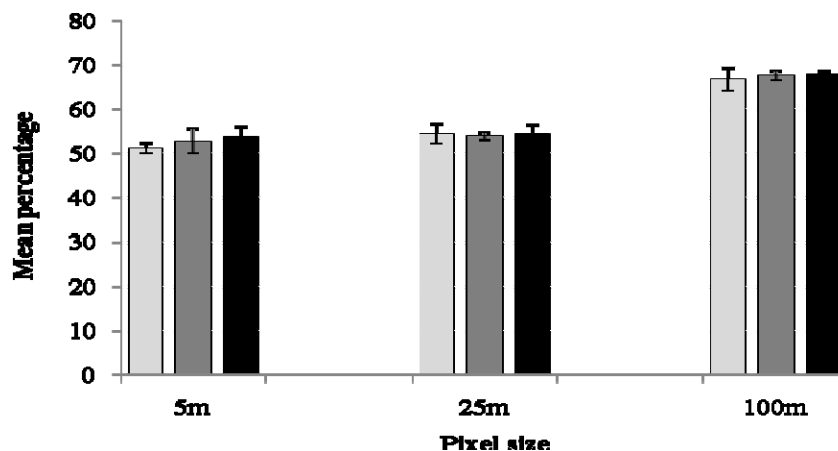


Figure 5. Mean performance of simulations with 10 resistance values for open areas, in relation with movement resistance in young forests and pixel size. Resistance in young forest was set to one quarter (light grey), half (dark grey), or three quarters (black) of the resistance in the open. Vertical bars are standard deviations.

Spatial resolution

After accounting for forest edge, stand age scenario and movement resistance in the open, spatial resolution (pixel size) had a major effect on model performance (Table 4; Figure 5). Pixel size of 100 m performed better than those of 5 m or 25 m (both linear contrasts:

$\chi^2 > 700.0$, $df = 1$, $P < < 0.0001$). Simulations with pixels of 25 m also performed better than those with pixels of 5 m ($\chi^2 = 5.3$, $df = 1$, $P < 0.02$), but the difference between 25 m and 5 m simulations was trivial (Figure 5).

Resistance to movements in open areas

After accounting for forest edge, stand age scenario and spatial resolution, model performance was highest when hypothetical resistance to movement in the open was 20 times higher than in mature forest (Figure 6). As a group, the lowest five resistances to movement performed better than the highest five resistances (Type III contrast, $\chi^2 = 9.5$, $df = 1$, $P < 0.002$). Using model performances as weights and a log scale for resistance, the mean estimate of movement resistance in the open was 45.3, but 95 % confidence limits covered the entire range of hypothetical costs, making this estimate unreliable.

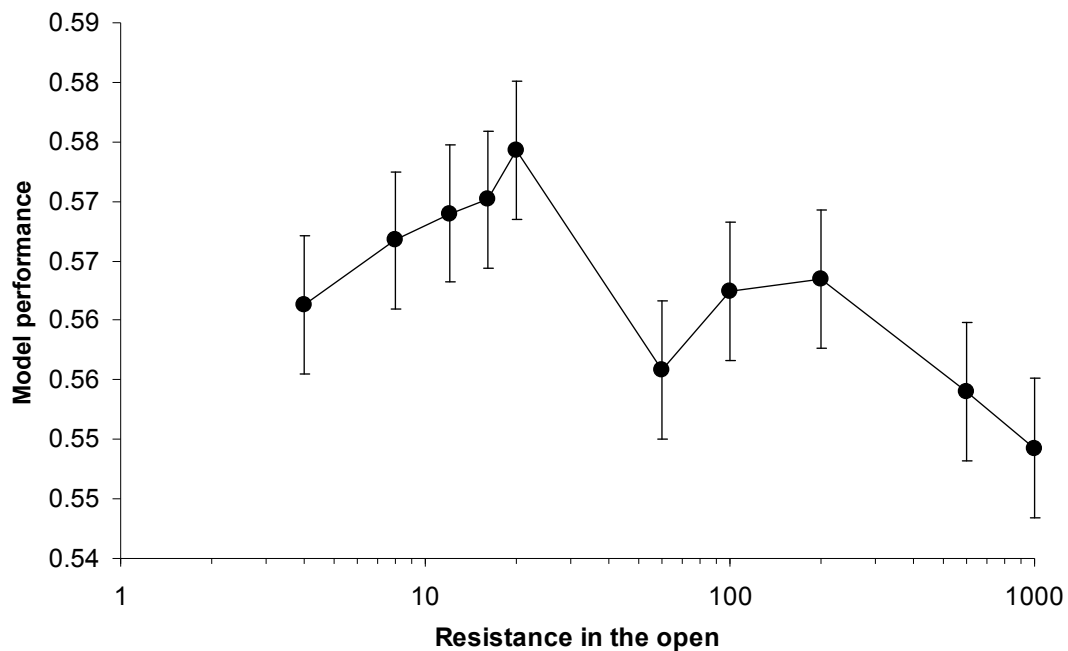


Figure 6. Model performance with 10 movement resistances associated to open areas. Model performance was obtained by calculating the proportion of models performing better than their corresponding null model. Performance estimates were corrected for scenario and pixel sizes shown in Table 4. Vertical bars are standard errors of estimates, obtained from inverse links of generalized linear models.

Discussion

Our results show that under appropriate conditions, simple assumptions about marten movement can explain a non-negligible part of the distribution of marten activity in a managed forest, particularly at coarse levels of spatial resolution. However, movement simulation performance varied somewhat between different assumptions about resistance to movement in open areas and regenerating forest stands.

First, how many martens could live in Montmorency forest? In Maine and Southern Québec, the average size for marten home range is 5.3 km² (Smith and Schaefer 2002). Martens exhibit intersexual territoriality, and home ranges of most males overlap home ranges of more than one female (Katnik et al. 1994). With its 66 km², Montmorency forest should therefore provide habitat for about 20-30 martens. However, this evaluation is only speculation, and further data about population density at Montmorency forest would be necessary to estimate precisely the population of American martens on the territory.

Why would martens avoid open areas? This species is generally associated with mature boreal forests (Spencer et al. 1983, Buskirk and Powell 1994, Bull et al. 2005, Andruskiw et al. 2008) and rarely uses open areas in winter (Soutiere 1979, Steventon and Major 1982, Raine 1983, Hargis and McCullough 1984, Potvin et al. 2000). Besides simple loss of foraging opportunity, numerous arguments were proposed to explain the avoidance of open areas. Hargis and McCullough (1984) concluded that foraging beneath the snow might be energetically costly for American martens. Despite their ability to dig through the snow, martens might experience less energetic costs when access to prey is provided by coarse woody debris or large rocks (Hargis and McCullough 1984). Thompson (1994) suggested that predation risk is higher in open areas than in forest because of a lack of shelter from avian predators.

In this study, we hypothesized that relative use of habitat types was representative of movement costs. However, the values of movement resistance that we estimated for each type of habitat are related to movement resistance in a reference habitat (forest with higher cover). It is important to keep in mind that we estimated relative movement resistance and not absolute movement resistance. Kyle and Strobeck (2003) showed that martens

movements are not limited by barriers in a heterogeneous landscape at a country scale, suggesting that openings might not necessarily have an actual cost.

Edge effects

Robinson (1953) suggested that American martens might avoid venturing far into open areas, specifically in winter. He found that martens never went out more than 25 yards (≈ 23 m) into the open despite the presence of bait. However, we found that considering forest edges as less resistant to movement than "core" open areas did not improve simulation performance. The lack of edge effect may have arisen from a difference between movement resistance of roads and clear-cut edges. In support of this idea, marten tracks were seldom observed in the first 25 m of open stands near forest, but were often recorded on narrow roads. Furthermore, Thomas et al. (1992), showed that the probability of occurrence in a good quality habitat decreases with distance to other good quality habitats. However, a concurrent study at Montmorency forest found that American martens approach forest road and clear-cut edges similarly (H. Frouin, pers. comm.), suggesting that marten response to both types of edges are similar.

Stand age

In our study, the allocation of an intermediate resistance to young forest (11-30 y old stands) at a 100 m resolution substantially improved the performance of least-cost path simulations. This result suggests that stands of young forest are not as permeable to marten movement as mature stands are. However, we were not able to evaluate the relative resistance of young forest in comparison to open patches. An alternative explanation for the improved model performance with resistance specific to young stands is that the attribution of different "cost" values to young and mature forests may have incorporated factors unrelated to movement resistance. In winter, martens seem to primarily forage for large prey like squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*, *Glaucomys sabrinus*), and snowshoe hares (*Lepus americanus*) (Zielinski et al. 1983, Thompson and Colgan 1990, Poole and Graf 1996, Cumberland et al. 2001) and feed on small rodents incidentally (Thompson and Colgan 1990, Poole and Graf 1996). Those prey undoubtedly occur in different densities in

young and old forest stands, thereby influencing track counts. Snowshoe hares (*Lepus americanus*) require dense understories that provide visual obstruction from one meter high above snow cover (Wolfe et al. 1982, Pietz and Tester 1983, Litvaitis et al. 1985), such as in "young stands" and many "mature stands" in our simulations. Red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*), the most abundant species of squirrel in Montmorency forest, is mostly found in mature coniferous forest with overlapping canopies (Thompson et al. 1989, review by Steele 1998, Forsey and Baggs 2001, Nyquist et al. 2007), such as in "mature forest" in our simulations. We interpret lack of foraging opportunity as an increment in cost to movement. Thus, movement costs in young stands might be higher than in mature forest because of a lower hunting success.

Spatial resolution and perceptual range

Broquet et al. (2006), in their study on the effect of landscape structure to dispersal of American marten, repeated least-cost paths simulations with six grid cell sizes (10, 25, 50, 75, 100 and 500 m), but did not find significantly different results between them, except at 500 meters for which performance was lower. In our study, the coarsest (100 m) resolution landscapes led to highly discontinuous roads and simulated more realistic marten tracks than fine resolution maps. Unlike the effect of stand age, the effect of spatial resolution on movement simulation performance cannot be explained by a confounding effect of prey density on marten track locations. Instead, it suggests that forestry roads are highly permeable to marten movements. However, martens moving through forested areas do deflect their movements when approaching roads (H. Frouin, personal communication), suggesting that movement resistance is nevertheless higher on roads than in forest. Rothley (2005) defined as "cracks" the "shortcuts" across costly linear barriers represented in a raster form. In a forest where road network is particularly high like in our study area, these "cracks" may represent locations on narrow roads that martens use to move from a forest stand to another one. This phenomenon confirms that considering the explicit spatial structure of landscapes is useful to understand marten movements (Hargis et al. 1999, Rhodes et al. 2005).

Koehler and Hornocker (1977) and Robinson (1953) observed that martens cross openings wider than 100 m but never hunt or feed on bait in these habitats. This distance of 100 m may be a coarse approximation of the perceptual range of the species, at least in winter. Zollner and Lima (1997) estimated the perceptual range of white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) at about 20 meters and Zollner (2000) estimated it between 120 m and 400 m for three species of squirrels (*Tamias striatus*, *Sciurus carolinensis*, *S. niger*). Because perceptual range of animals might correlate positively with body mass (Mech and Zollner 2002), its value for American martens could be higher than 100 meters. To test this hypothesis, our method could be applied in the future to coarser spatial resolutions.

Hargis and colleagues (1999) captured no marten in landscapes where forest patch width did not exceed 100 m. Although habitat width was not taken into consideration explicitly in our models, the application of a 100 m resolution to the land-use map may have created large forest patches and eliminated narrow forest patches. As a result, coarse resolution maps may have inadvertently created only suitably wide habitats, thus contributing to model performance.

Resistance to movements in open areas

Broquet et al. (2006) who studied the effects of landscape structure to dispersal of American martens, applied a friction value of 50 to unforested and open areas (< 20y-old) and a friction value of 1 to forested cover. They found that distances integrating movement resistance performed better than Euclidean distance in a heterogeneous landscape, suggesting that open areas act as barriers to marten movements. Although model performance peaked at resistance values between 10 and 100 in our analyses, there was insufficient variation in simulation performance to yield a reliable estimation of marten-specific movement cost in open areas. We suspect that movement resistance could not be estimated because of low forest fragmentation at Montmorency forest. Like us, Schadt et al. (2002) were unable to estimate movement resistance. They explained it by a lack of variability in landscape connectivity. By contrast, Desrochers et al. (*Submitted*), who worked in a fragmented landscape (< 50 % forest cover with sparse forest patches), were able to evaluate movement resistance in openings for ovenbirds (*Seiurus aurocapilla*). It

therefore appears that movement cost or resistance estimation is highly dependent on the actual structure of the landscape under study.

Loss of habitat and the size and proximity of open areas have been shown to affect marten carrying capacity (Hargis et al. 1999). Hargis et al. (1999) recommended to retain < 25 % of openings in landscapes larger than 9 km², and Potvin et al. (2000) suggested that martens can survive in landscapes with < 30-35 % of recent clear-cuts (< 20 y-old). Thompson and Harestad (1994) proposed a model of American marten response to fragmented landscape and predicted an increase of occurrence probability when clear-cuts are dispersed, small (1-3 ha) and count for no more than 25 % of landscape surface. They predicted a decline when stem removal reaches 20-30 % of total surface. Soutiere (1979) found martens in landscapes with > 50 % clear-cuts, although abundance was smaller than in undisturbed forests. Chapin et al. (1998), who worked in the same region as Soutiere, observed that maximum percentage of clear-cut in home ranges of martens was 40 %. None of these fragmentation thresholds is reached at Montmorency forest because regenerating forest (1-20 y-old) covers 20-25 % of the area. This might explain why movement simulations did not always perform well in our study. This conclusion might be evidence that the mosaic landscape applied to Montmorency forest may not severely limit marten movements through habitats.

Future directions

Most of the authors who previously applied the least-cost path simulating method with a resistance grid map to measure landscape structural connectivity described land-use types with few variables (Chardon et al. 2003, Sutcliffe et al. 2003) or included numerous habitat types in their models (Verbeylen et al. 2003, Driezen et al. 2007). However, we believe that a basic modelling framework presents the potential to be adapted to a wide range of applications (Mangel and Clark 1988, p.63) and facilitate movement analyses (Ovaskainen 2004). For these two reasons, we advise modellers to be parsimonious and limit the quantity of input variables in their least-cost path analyses.

Our study shows that simple distributional data can help understanding elusive movement parameters of an animal species, such as perceptual range and movement cost. However, the choice of the right spatial scale seems to be crucial in spatially explicit simulation models and more studies about perceptual range would be useful to refine these models. Although it was probably not significant to population persistence in our study, matrix resistance might thwart animal movements through more fragmented landscapes. We hope that more studies will be carried out in the future with the goal of estimating relative movement resistance. This would improve the precision of spatially explicit models elaborated to estimate future populations' abundance and distribution.

Acknowledgements

Financial support for this work was provided by a Natural Sciences and Engineering research Council of Canada (NSERC) Discovery Grant to AD. We thank all the field assistants and former students who contributed to the collection of our 5-years data set. Material maintenance was possible on the field thanks to the employees of Montmorency forest, and we are grateful to them for their help.

Conclusion générale

Les objectifs de ce mémoire étaient de développer une approche peu coûteuse permettant d'analyser les déplacements de la martre d'Amérique à partir de données ponctuelles de répartition spatiale, et d'évaluer la valeur de deux paramètres (la résistance aux déplacements dans différents milieux et la résolution spatiale) intégrés dans les études de simulation appliquées à la martre. Au total, 75 500 trajets de martres hypothétiques ont été créés par la méthode du trajet au moindre coût. La performance de 150 modèles a été évaluée en comparant la position des pistes simulées de martres aux pistes enregistrées pendant 5 années de pistage hivernal. Les résultats ont montré que des hypothèses simples sur les déplacements de la martre d'Amérique pouvaient fournir des informations utiles à la quantification de certains paramètres intégrés dans les modèles spatialement explicites.

Qualité de l'approche développée

La majorité des martres juvéniles dispersent entre le mois d'avril et le mois de septembre (Quick 1956, Archibald and Jessup 1984, Bull and Heater 2001). En hiver, les quelques jeunes qui n'ont pas atteint leur propre territoire cohabitent avec des adultes (Bull and Heater 2001) et la superposition des domaines vitaux prend fin au printemps avec une territorialité intrasexuelle particulièrement marquée (Bull and Heater 1995). Les données de cette étude ayant été récoltées en hiver, les déplacements étudiés correspondent donc davantage aux déplacements quotidiens qu'aux déplacements de dispersion, et chaque trajet de martres simulé à travers le territoire peut être interprété comme l'enchaînement des déplacements de plusieurs individus hypothétiques.

J'ai analysé la répartition hivernale de la martre avec la méthode des trajets aux moindres coûts (*least-cost paths*) pour comparer plusieurs modèles de déplacement à partir de données de pistage hivernal. Le pistage hivernal est une méthode peu coûteuse puisqu'elle requiert peu de matériel, même si les données doivent être récoltées par un personnel qualifié et expérimenté pour identifier exactement les pistes de mammifères observées (Halfpenny et al. 1995). Le pistage est par ailleurs une méthode utilisée pour obtenir directement des données de déplacement, puisque certains auteurs suivent les pistes de mammifères à rebours afin d'enregistrer les caractéristiques de leurs déplacements (Ciucci et al. 2003, Bergman et al. 2006, Vigeant-Langlois 2007). Toutefois, dans certains cas de structure paysagère, cette méthode présente des inconvénients,

communs à la technique de radio-télémétrie. Les méthodes avec lesquelles sont collectées les données de déplacement par GPS présentent en effet des biais qui sont réduits dans les bases de données de répartition spatiale. C'est le cas par exemple des erreurs de positionnement GPS dues à l'effet de fermeture de canopée (DeCesare et al. 2005), qui peuvent affecter des caractéristiques de déplacement comme la longueur des trajets ou le degré de tortuosité si l'erreur de position n'est pas en chaque point la même. Des données de répartition spatiale enregistrées par GPS présentent le même risque de biais, mais il est réduit puisque la position de chaque point est une position absolue dans l'espace (et non relative aux autres positions à proximité). Ce risque s'amenuise donc à mesure que l'échelle spatiale des éléments environnementaux considérés dans les analyses augmente. On notera toutefois que l'autocorrélation spatiale est un biais qui existe autant dans les données de télémétrie (Aebischer et al. 1993) que les données de répartition obtenues par pistage (Bowman and Robitaille 1997, Bergman et al. 2006). Lors de pistage, les empreintes d'un individu aux mouvements tortueux pourraient être enregistrées à plusieurs reprises sur un même transect. De plus, plusieurs transects pourraient traverser le domaine vital d'un seul individu, les pistes de martres enregistrées lors de l'inventaire de ces deux transects seraient alors corrélées spatialement. Cependant, dans cette étude, les distances utilisées dans les analyses statistiques ont été mesurées à partir des pistes de martre simulées, et seule la piste observée la plus proche était considérée. Cela semble éliminer le biais lié au regroupement des pistes d'un même individu, et donc le risque d'avoir mal interprété les tests statistiques pour cause d'autocorrélation spatiale. Notre étude montre finalement que des données de répartition spatiale obtenues à partir de pistage hivernal peuvent être utilisées pour étudier les déplacements de la faune. Le fait de ne pas pouvoir estimer le coût de déplacement dans les différents habitats de manière significative semble relever de l'aménagement du site d'étude plus que de la méthode utilisée.

L'évaluation des coûts de déplacement en écologie à partir de l'application des trajets aux moindres coûts (*least-cost paths*) est une approche récente mais prometteuse. Les coûts de déplacement sont appelés « connectivité du paysage » par certains auteurs, parce qu'ils dépendent à la fois des caractéristiques de déplacement de l'espèce dans le paysage, des risques de mortalité et de la structure du paysage (revue de Tischendorf and Fahring 2000). Ils ont été évalués ces dernières années, mais parfois de manière faussée (Tischendorf and Fahring 2000). Certaines des études dont le but était de mesurer la connectivité du paysage ont en effet ignoré jusqu'à trois critères essentiels, à savoir les déplacements des animaux au sein des habitats, les risques de

mortalité encourus dans chacun d'eux et les effets de lisières (Tischendorf and Fahring 2000). Les études récentes basées sur la méthode du trajet aux moindres coûts appliquée pour évaluer les coûts de déplacement dans différents types d'habitat accordent un coût plus élevé aux habitats de moindre qualité (Schadt et al. 2002, Sutcliffe et al. 2003, Driezen et al. 2007). De cette façon, les déplacements des animaux au sein des habitats et les risques de mortalité sont pris en compte dans les analyses (Tischendorf and Fahring 2000). Pourtant, cette méthode n'a été développée que dernièrement, et seules quatre études ont appliqué cette approche aux vertébrés (Schadt et al. 2002, Verbeylen et al. 2003, Driezen et al. 2007, Desrochers et al. *Submitted*). Desrochers et al. (*Submitted*) conseillaient de ne pas complexifier les cartes de résistances avec des combinaisons de paramètres, pour pouvoir évaluer les coûts de déplacement dans chaque type d'habitat spécifique. Cela favorise l'application des résultats dans les modèles spatialement explicites, des modèles qui sont de plus en plus utilisés pour comparer l'impact de différents plans d'aménagement sur les déplacements des espèces animales. Les déplacements des animaux entre les habitats sont essentiels pour permettre les échanges génétiques entre les populations, ils réduisent ainsi le risque de disparition de populations viables (Sutcliffe et al. 2003). L'évaluation des coûts de déplacement dans chaque type d'habitat par l'application des simulations multiples au moindre coût est donc particulièrement utile pour les espèces menacées, parce que cette méthode permet d'affiner les modèles de prédiction future de ces espèces. Les espèces faisant l'objet de plans de conservation particuliers sont souvent spécialistes en termes de sélection d'habitat (Sutcliffe et al. 2003), ce qui facilite nettement l'évaluation des coûts de déplacement dans les différents types d'habitats. Cette méthode est aussi adaptée pour tester différents scénarios d'aménagement dans le cadre de situations conflictuelles entre conservationnistes et exploitants du territoire.

L'approche abordée dans cette étude diffère beaucoup de la plupart des études de sélection d'habitat. D'une part, elle s'appuie sur des données de déplacement, alors que l'approche classique consiste à comparer des données d'occurrence de l'espèce avec des données de disponibilité/proximité des ressources. Dans l'approche classique décrite par Neu et al. (1974), les différents types d'habitat sont classés par catégorie et la proportion d'utilisation de chaque habitat est mesurée. Cette méthode est basée sur une analyse statistique du ki-carré, et reste donc assez simple à appliquer. Toutefois, elle ne tient aucunement compte de la structure du paysage. Conner et al. (2003) ont appliqué une approche basée sur le calcul des distances entre les individus et les ressources disponibles. Avec cette méthode, l'habitat sélectionné n'est plus

seulement considéré comme un type de couvert forestier; il acquiert des caractéristiques géométriques (taille et forme) et des caractéristiques de voisinage (types de couverts adjacents). L'utilisation des données de mouvements est une démarche qui inclut quant à elle tous les paramètres de la configuration spatiale du paysage (i.e. isolement des habitats). Ces caractères spatiaux paraissent cruciaux dans les études de sélection d'habitat puisque les animaux se déplacent dans des paysages hétérogènes et dynamiques. D'autre part, notre étude est basée sur des choix négatifs (contraintes du paysage) plutôt que sur des choix positifs des ressources (sélection). D'après Martin et al. (2008), la répartition spatiale des animaux sur un territoire dépend à la fois des contraintes intrinsèques (propres au métabolisme de chaque individu), des contraintes extrinsèques (contraintes environnementales et obstacles aux déplacements) et des décisions propres aux individus. La plupart des études de sélection d'habitat ne tiennent compte que du choix final de l'individu, au risque d'aboutir à de mauvaises conclusions sur les préférences d'habitats (Martin et al. 2008). L'idéal serait d'inclure à la fois les contraintes et les préférences des animaux dans les études de sélection d'habitat, en combinant l'approche classique de fonction de sélection de ressources (RSF) avec l'approche basée sur les contraintes. Pour ce faire, le suivi radio-téléométrique permettrait dans un premier temps d'évaluer les domaines vitaux des individus étudiés ainsi que les préférences d'habitats. Dans un deuxième temps, les trajets au moindre coût pourraient être simulés à partir des domaines vitaux et les cartes hypothétiques de résistance formées à partir des connaissances obtenues sur les choix d'habitat. Enfin, les coûts de déplacement des animaux dans chaque type d'habitat pourraient être évalués à partir de données de pistage hivernal. Un tel raisonnement permettrait très probablement une évaluation précise des coûts de déplacement d'une espèce dans ses différents habitats.

Bien que la répartition spatiale de la martre d'Amérique dépende des caractéristiques structurales des peuplements forestiers comme le degré de fermeture de la canopée, l'âge des peuplements ou la hauteur des arbres (Bowman and Robitaille 2005), ses déplacements hivernaux sont motivés par la recherche de proies à très fine échelle (Vigeant-Langlois 2007). Notre étude a d'ailleurs révélé que l'intégration indirecte de la densité des proies dans les types d'habitat des modèles pouvait nettement améliorer l'estimation des coûts de déplacement de la martre. Une prochaine étude dans laquelle les coûts seraient attribués en fonction de la densité des proies et de l'âge des peuplements pourrait sans doute améliorer l'évaluation des coûts de déplacement. Pour cela, la densité des proies pourrait être intégrée indirectement, en considérant des variables

caractéristiques de l'habitat des proies (e.g. la densité du sous-bois pour le lièvre d'Amérique) en plus des variables caractéristiques de l'habitat de la martre (e.g. l'âge des peuplements). Cela permettrait de prendre en compte une variable qui peut être quantifiée plus facilement que la densité des proies elle-même. L'intégration des proies dans les modèles en augmenterait toutefois la complexité, et rendrait les résultats plus difficilement applicables dans les modèles spatialement explicites de prédiction de répartition spatiale des populations.

Le cas de la forêt Montmorency

La forêt Montmorency est une forêt expérimentale dans laquelle de nouvelles techniques sylvicoles et de nouveaux aménagements forestiers sont testés pour favoriser le maintien de la biodiversité forestière tout en exploitant les ressources forestières disponibles. Le but ultime de la gestion sur le territoire est de recréer les perturbations naturelles pour aboutir à la formation d'une forêt semblable à la forêt présente pendant la période préindustrielle. Entre 1970 et 1990, le principal objectif du système d'aménagement forestier au Québec était de maximiser le volume de bois récolté. Pour cela, les aménagistes choisissaient d'optimiser la croissance forestière en récoltant les peuplements mûrs et surannés (accroissement annuel moyen en diminution) et en favorisant l'installation des peuplements plus jeunes (accroissement en augmentation) (MRNF 2003). Le ministère des ressources naturelles (MRNF 2003) a enregistré une hausse de 30 % du prélèvement de bois en forêt publique aménagée entre 1970 et 1990. Le problème de la diminution de la biodiversité a ramené l'aménagement forestier au premier plan (Potvin 1998) et suscité la création de nouvelles lois et de réglementations visant à protéger l'environnement forestier au Québec (e.g. *Loi sur les forêts* (Gouvernement du Québec 1996a)). À la forêt Montmorency, presque la totalité du territoire a été coupée dans les années 1940 et 1960. De nouvelles mesures sont actuellement en cours pour préserver les vieilles forêts, reconstituer des forêts irrégulières, tout en testant divers traitements de coupe. Les coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS) sont par exemple appliquées sur la majorité des sites de coupe, mais 5 % de la superficie de la zone de production de bois est désormais destinée à des coupes partielles. La structure en mosaïque de la forêt Montmorency est elle aussi particulière, puisque la quantité de coupes, leur taille et leur aménagement sont inusités pour la région. Au Québec, le règlement sur les normes d'intervention (RNI, (Gouvernement du Québec 1996b)) limite la superficie maximale de coupe d'un seul tenant à 150 ha dans la zone de la sapinière, et oblige les ingénieurs sylvicoles à maintenir une lisière boisée (hauteur > 3 m) de 60 à 100 mètres entre les aires de coupe. Les animaux comme la martre d'Amérique qui ont besoin de zones de forêt

profonde n'utilisent cependant pas fréquemment ces zones boisées (Hargis et al. 1999). Notre étude a montré que la structure en mosaïque de la forêt Montmorency, caractérisée par des coupes dispersées et de petites tailles sur une faible proportion du territoire, semble être un aménagement favorable aux déplacements de la martre d'Amérique. Toutefois, pour pouvoir généraliser cette conclusion et éventuellement l'étendre à d'autres espèces forestières locales, il sera nécessaire d'évaluer les coûts de déplacement des autres espèces présentes à la forêt Montmorency.

Les évaluations de l'horizon de perception et de la résistance des déplacements hivernaux de la martre d'Amérique dans les habitats ouverts et dans les peuplements jeunes, bien qu'imprécises, sont des premières estimations pour l'espèce. Elles sont probablement meilleures que les valeurs improvisées dans la plupart des modèles de prédiction de la répartition d'espèces animales. Pour affiner l'évaluation de l'horizon de perception de la martre, d'autres études pourraient appliquer notre méthodologie à des échelles supérieures à 100 m.

Bibliographie

- Abrahams, M. V. 1986. Patch choice under perceptual constraints - A cause for departures from an ideal free distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **19**:409-415.
- Addicott, J. F., J. M. Aho, M. F. Antolin, D. K. Padilla, J. S. Richardson, and D. A. Soluk. 1987. Ecological neighborhoods - Scaling environmental patterns. *Oikos* **49**:340-346.
- Adriaensen, F., J. P. Chardon, G. De Blust, E. Swinnen, S. Villalba, H. Gulinck, and E. Matthysen. 2003. The application of "least-cost" modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* **64**:233-247.
- Aebischer, N. J., P. A. Robertson, and R. E. Kenward. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* **74**:1313-1325.
- Alexander, S. M., P. C. Paquet, T. B. Logan, and D. J. Saher. 2005. Snow-tracking versus radiotelemetry for predicting wolf-environment relationships in the Rocky Mountains of Canada. *Wildlife Society Bulletin* **33**:1216-1224.
- Andruskiw, M., J. M. Fryxell, I. D. Thompson, and J. A. Baker. 2008. Habitat-mediated variation in predation risk by the American marten. *Ecology* **89**:2273-2280.
- Archibald, W. R., and R. H. Jessup. 1984. Population dynamics of the pine marten (*Martes americana*) in the Yukon Territory. Pages 81-97 in R. Olson, R. Hastings, and F. Geddes, editors. *Northern ecology and resource management*. University of Alberta Press, Edmonton, Alberta, Canada.
- Battin, J. 2004. When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* **18**:1482-1491.
- Bechet, A., J. F. Giroux, G. Gauthier, J. D. Nichols, and J. E. Hines. 2003. Spring hunting changes the regional movements of migrating greater snow geese. *Journal of Applied Ecology* **40**:553-564.
- Bélisle, M., and C. C. St. Clair. 2002. Cumulative effects of barriers on the movements of forest birds. *Conservation Ecology* **5**.
- Bennett, A. F. 1998. Linkages in the landscape - The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. IUCN, Gland, Switzerland.
- Berg, H. C. 1983. *Random walks in biology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Bergman, C. M., J. A. Schaefer, and S. N. Luttich. 2000. Caribou movement as a correlated random walk. *Oecologia* **123**:364-374.
- Bergman, E. J., R. A. Garrott, S. Creel, J. J. Borkowski, R. Jaffe, and E. G. R. Watson. 2006. Assessment of prey vulnerability through analysis of wolf movements and kill sites. *Ecological Applications* **16**:273-284.
- Bollinger, E. K., S. J. Harper, and G. W. Barrett. 1993. Inbreeding avoidance increases dispersal movements of the meadow vole. *Ecology* **74**:1153-1156.
- Bovet, P., and S. Benhamou. 1988. Spatial analysis of animal movements using a correlated random-walk model. *Journal of Theoretical Biology* **131**:419-433.
- Bowman, J., and J. F. Robitaille. 2005. An assessment of expert-based marten habitat models used for forest management in Ontario. *Forestry Chronicle* **81**:801-807.
- Bowman, J. C., and J. F. Robitaille. 1997. Winter habitat use of American martens *Martes americana* within second-growth forest in Ontario, Canada. *Wildl. Biol.*:97-105.

- Bowne, D. R., M. A. Bowers, and J. E. Hines. 2006. Connectivity in an agricultural landscape as reflected by interpond movements of a freshwater turtle. *Conservation Biology* **20**:780-791.
- Broquet, T., N. Ray, E. Petit, J. M. Fryxell, and F. Burel. 2006. Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*). *Landscape Ecology* **21**:877-889.
- Brown, J. S. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **22**:37-47.
- Bull, E. L., and T. W. Heater. 1995. Intraspecific predation on American marten. *Northwestern naturalist* **76**:132-134.
- Bull, E. L., and T. W. Heater. 2001. Home range and dispersal of the American marten in Northeastern Oregon. *Northwestern naturalist* **82**:7-11.
- Bull, E. L., T. W. Heater, and J. F. Shepherd. 2005. Habitat selection by the American marten in northeastern Oregon. *Northwest Science* **79**:37-43.
- Bunn, A. G., D. L. Urban, and T. H. Keitt. 2000. Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management* **59**:265-278.
- Buskirk, S. W., S. C. Forrest, M. G. Raphael, and H. J. Harlow. 1989. Winter resting site ecology of marten in the central Rocky Mountains. *Journal of Wildlife Management* **53**:191-196.
- Buskirk, S. W., and R. A. Powell. 1994. Habitat ecology of fishers and American martens. Pages 283-296 in S. W. Buskirk, A. S. Harestad, M. G. Raphael, and R. A. Powell, editors. *Martens, sables, and fishers: biology and conservation*. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Castellon, T. D., and K. E. Sieving. 2006. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conservation Biology* **20**:135-145.
- Chapin, T. G., D. J. Harrison, and D. D. Katnik. 1998. Influence of landscape pattern on habitat use by American marten in an industrial forest. *Conservation Biology* **12**:1327-1337.
- Chappell, M. A. 1980. Thermal energetics and thermoregulatory costs of small arctic mammals. *Journal of Mammalogy* **61**:278-291.
- Chardon, J. P., F. Adriaensen, and E. Matthysen. 2003. Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). *Landscape Ecology* **18**:561-573.
- Chen, J. Q., J. F. Franklin, and T. A. Spies. 1995. Growing-season microclimatic gradients from clear-cut edges into old-growth douglas fir forests *Ecological Applications* **5**:74-86.
- Ciucci, P., M. Masi, and L. Boitani. 2003. Winter habitat and travel route selection by wolves in the northern Apennines, Italy. *Ecography* **26**:223-235.
- Cody, M. L. 1978. Habitat selection and interspecific territoriality among the sylvid warblers of England and Sweden. *Ecological Monographs* **48**:351-396.
- Connell, J. H. 1961. Influence of interspecific competition and other factors on distribution of barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* **42**:710-&.
- Conner, L. M., M. D. Smith, and L. W. Burger. 2003. A comparison of distance-based and classification-based analyses of habitat use. *Ecology* **84**:526-531.
- Cook, L. M., R. L. H. Dennis, and P. B. Hardy. 2001. Butterfly-hostplant fidelity, vagrancy and measuring mobility from distribution maps. *Ecography* **24**:497-504.

- Corsi, F., E. Dupre, and L. Boitani. 1999. A large-scale model of wolf distribution in Italy for conservation planning. *Conservation Biology* **13**:150-159.
- Cumberland, R. E., J. A. Dempsey, and G. J. Forbes. 2001. Should diet be based on biomass? Importance of larger prey to the American marten. *Wildlife Society Bulletin* **29**:1125-1130.
- Curtis, R. 1995. Outdoor action guide to animal tracking. Outdoor action Program, Princeton University, Princeton, New Jersey, United States.
- D'Eon, R. G. 2001. Using snow-track surveys to determine deer winter distribution and habitat. *Wildlife Society Bulletin* **29**:879-887.
- Debinski, D. M., and R. D. Holt. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* **14**:342-355.
- DeCesare, N. J., J. R. Squires, and J. A. Kolbe. 2005. Effect of forest canopy on GPS-based movement data. *Wildlife Society Bulletin* **33**:935-941.
- Demarais, S., K. V. Miller, and H. A. Jacobson. 2000. White-tailed deer. Pages 601-628 in S. Demarais and P. K. Krausman, editors. *Ecology and management of large mammals in North America*. Prentice-hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.
- Desrochers, A., M. Bélisle, J. Morand-Ferron, and J. Bourque. *Submitted*. Resistance is not futile: integrating GIS and homing experiments to measure avian movement costs in landscapes. *Ecology*.
- Desrochers, A., and M. J. Fortin. 2000. Understanding avian responses to forest boundaries: a case study with chickadee winter flocks. *Oikos* **91**:376-384.
- Diffendorfer, J. E., M. S. Gaines, and R. D. Holt. 1995. Habitat fragmentation and movements of 3 small mammals (*Sigmodon*, *Microtus*, and *Peromyscus*). *Ecology* **76**:827-839.
- Douglas, D. H. 1994. Least-cost path in GIS using an accumulated cost surface and slopelines. *Cartographica* **31**:37.
- Drielsma, M., S. Ferrier, and G. Manion. 2007. A raster-based technique for analysing habitat configuration: The cost-benefit approach. *Ecological Modelling* **202**:324-332.
- Driezen, K., F. Adriaensen, C. Rondinini, C. P. Doncaster, and E. Matthysen. 2007. Evaluating least-cost model predictions with empirical dispersal data: A case-study using radiotracking data of hedgehogs (*Erinaceus europaeus*). *Ecological Modelling* **209**:314-322.
- Dunning, J. B., D. J. Stewart, B. J. Danielson, B. R. Noon, T. L. Root, R. H. Lamberson, and E. E. Stevens. 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications* **5**:3-11.
- Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel, and S. Boutin. 2002. Quantifying barrier effects of roads and seismic lines on movements of female woodland caribou in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **80**:839-845.
- Environment Canada. 2001. Indicateurs et normales climatiques pour la station de la forêt Montmorency (1971-2000). Centre de Ressources en Impacts et Adaptation au Climat et à ses Changements, Montréal, Québec, Canada.
- Erlinge, S. 1977. Spacing strategy in stoat *Mustela erminea*. *Oikos* **28**:32-42.
- Erlinge, S., and M. Sandell. 1986. Seasonal-changes in the social organization of male stoats, *Mustela erminea* - An effect of shifts between 2 decisive resources. *Oikos* **47**:57-62.
- ESRI. 2007. GIS and Mapping Software. Version 9.2.

- Fahrig, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology* **21**:1003-1015.
- Forman, R. T. T., and L. E. Alexander. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**:207-+.
- Forrest, L. R. 1988. *Field guide to tracking animals in snow*. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania, USA.
- Forsey, E. S., and E. M. Baggs. 2001. Winter activity of mammals in riparian zones and adjacent forests prior to and following clear-cutting at Copper Lake, Newfoundland, Canada. *Forest Ecology and Management* **145**:163-171.
- Fretwell, S. D., and H. L. Lucas, Jr. 1969. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* **19**:16-36.
- Gardner, R. H., and E. J. Gustafson. 2004. Simulating dispersal of reintroduced species within heterogeneous landscapes. *Ecological Modelling* **171**:339-358.
- Gouvernement du Québec. 1996a. *Loi sur les forêts*. Éditeur officiel du Québec.
- Gouvernement du Québec. 1996b. *Règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine public*. Éditeur officiel du Québec.
- Gowans, A. R. D., J. D. Armstrong, I. G. Priede, and S. McKelvey. 2003. Movements of Atlantic salmon migrating upstream through a fish-pass complex in Scotland. *Ecology of Freshwater Fish* **12**:177-189.
- Greenwood, P. J., and I. R. Swingland. 1983. Animal movement: approaches, adaptations, and constraints. Pages 1-6 *in* P. J. Greenwood and I. R. Swingland, editors. *The ecology of animal movement*. Oxford University Press, New York, New York, USA.
- Halfpenny, J. C., R. W. Thompson, S. C. Morse, T. Holden, and P. Rezendes. 1995. Snow-tracking. *in* W. J. a. K. Zielinski, T. E., editor. *American marten, fisher, lynx, and wolverine: survey methods for their detection*. United States Department of Agriculture.
- Hanski, I. 1997. Metapopulation dynamics: from concepts and observations to predictive models. Pages 69-91 *in* I. A. Hanski and M. E. Gilpin, editors. *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic press, San Diego, California, USA.
- Hargis, C. D., J. A. Bissonette, and D. L. Turner. 1999. The influence of forest fragmentation and landscape pattern on American martens. *Journal of Applied Ecology* **36**:157-172.
- Hargis, C. D., and D. R. McCullough. 1984. Winter Diet and Habitat Selection of Marten in Yosemite-National-Park. *Journal of Wildlife Management* **48**:140-146.
- Johnson, D. S., J. M. London, M. A. Lea, and J. W. Durban. 2008. Continuous-time correlated random walk model for animal telemetry data. *Ecology* **89**:1208-1215.
- Joly, P., C. Morand, and A. Cohas. 2003. Habitat fragmentation and amphibian conservation: building a tool for assessing landscape matrix connectivity. *Comptes Rendus Biologies* **326**:S132-S139.
- Jonsen, I. D., R. A. Myers, and J. M. Flemming. 2003. Meta-analysis of animal movement using state-space models. *Ecology* **84**:3055-3063.
- Kareiva, P. M., and N. Shigesada. 1983. Analyzing insect movement as a correlated random-walk *Oecologia* **56**:234-238.

- Katnik, D. D., D. J. Harrison, and T. P. Hodgman. 1994. Spatial relations in a harvested population of marten in Maine. *Journal of Wildlife Management* **58**:600-607.
- Kautz, R., R. Kawula, T. Hoctor, J. Comiskey, D. Jansen, D. Jennings, J. Kasbohm, F. Mazzotti, R. McBride, L. Richardson, and K. Root. 2006. How much is enough? Landscape-scale conservation for the Florida panther. *Biological Conservation* **130**:118-133.
- Kennedy, P. L., and J. M. Ward. 2003. Effects of experimental food supplementation on movements of juvenile northern goshawks (*Accipiter gentilis atricapillus*). *Oecologia* **134**:284-291.
- Kindvall, O., K. Vessby, A. Berggren, and G. Hartman. 1998. Individual mobility prevents an Allee effect in sparse populations of the bush cricket *Metrioptera roeseli*: an experimental study. *Oikos* **81**:449-457.
- Koehler, G. M., and M. G. Hornocker. 1977. Fire effects on marten habitat in Selway-Bitterroot Wilderness. *Journal of Wildlife Management* **41**:500-505.
- Kolasa, J. 1989. Ecological-systems in hierarchical perspective - Breaks in community structure and other consequences. *Ecology* **70**:36-47.
- Kotler, B. P. 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology* **65**:689-701.
- Kotliar, N. B., and J. A. Wiens. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure - A hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* **59**:253-260.
- Kristan, W. B. 2003. The role of habitat selection behavior in population dynamics: source-sink systems and ecological traps. *Oikos* **103**:457-468.
- Kyle, C. J., and C. Strobeck. 2003. Genetic homogeneity of Canadian mainland marten populations underscores the distinctiveness of Newfoundland pine martens (*Martes americana atrata*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **81**:57-66.
- Larkin, J. L., D. S. Maehr, T. S. Hoctor, M. A. Orlando, and K. Whitney. 2004. Landscape linkages and conservation planning for the black bear in west-central Florida. *Animal Conservation* **7**:23-34.
- Larouche, C. 2005. Effet du patron de répartition des coupes et des variables du milieu sur les pertes par chablis dans les lisières. Cas de la sapinière à bouleau blanc de l'Est. Thèse M.Sc., Université Laval, Québec, Québec, Canada.
- Lima, S. L., and P. A. Zollner. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* **11**:131-135.
- Litvaitis, J. A., J. A. Sherburne, and J. A. Bissonette. 1985. Influence of understory characteristics on snowshoe hare habitat use and density. *Journal of Wildlife Management* **49**:866-873.
- Mader, H. J. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. *Biological Conservation* **29**:81-96.
- Mangel, M., and C. W. Clark. 1988. *Dynamic modeling in behavioral ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Marshall, W. H. 1951. Pine Marten as a Forest Product. *Journal of Forestry* **49**:899-905.
- Martin, J., C. Calenge, P. Y. Quenette, and D. Allaine. 2008. Importance of movement constraints in habitat selection studies. *Ecological Modelling* **213**:257-262.
- McCulloch, C. E., and M. L. Cain. 1989. Analyzing discrete movement data as a correlated random-walk. *Ecology* **70**:383-388.

- McIntire, E. J. B., and A. Fajardo. 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* **90**:46-56.
- Mech, S. G., and P. A. Zollner. 2002. Using body size to predict perceptual range. *Oikos* **98**:47-52.
- Morris, D. W. 1989. Density-dependant habitat selection - Testing the theory with fitness data. *Evolutionary Ecology* **3**:80-94.
- MRNF. 2003. Croissance de la forêt publique du Québec sous aménagement: évolution mesurée à partir des placettes-échantillons permanentes Ministère des Ressources Naturelles, de la Faune et des Parcs, Québec, Québec, Canada.
- Neu, C. W., C. R. Byers, and J. M. Peek. 1974. Technique for analysis of utilization-availability data *Journal of Wildlife Management* **38**:541-545.
- Nicholson, K. L., W. B. Ballard, B. K. McGee, and H. A. Whitlaw. 2007. Dispersal and extraterritorial movements of swift foxes (*Vulpes velox*) in northwestern Texas. *Western North American Naturalist* **67**:102-108.
- Nyquist, B., R. Tyson, and K. Larsen. 2007. Modelling recolonization of second-growth forest stands by the north american red squirrel *Tamiasciurus hudsonicus*. *Bulletin of Mathematical Biology* **69**:1311-1339.
- Oppel, S., A. N. Powell, and D. L. Dick. 2009. Using an algorithmic model to reveal individually variable movement decisions in a wintering sea duck. *Journal of Animal Ecology* **78**:524-531.
- Orians, G. H., and J. F. Wittenberger. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist* **137**:S29-S49.
- Ovaskainen, O. 2004. Habitat-specific movement parameters estimated using mark-recapture data and a diffusion model. *Ecology* **85**:242-257.
- Ovaskainen, O., and S. J. Cornell. 2003. Biased movement at a boundary and conditional occupancy times for diffusion processes. *Journal of Applied Probability* **40**:557-580.
- Ovaskainen, O., M. Luoto, I. Ikonen, H. Rekola, E. Meyke, and M. Kuussaari. 2008. An empirical test of a diffusion model: Predicting clouded apollo movements in a novel environment. *American Naturalist* **171**:610-619.
- Oxley, D. J., M. B. Fenton, and G. R. Carmody. 1974. Effects of roads on populations of small mammals *Journal of Applied Ecology* **11**:51-59.
- Pietz, P. J., and J. R. Tester. 1983. Habitat selection by snowshoe hares in North Central Minnesota. *Journal of Wildlife Management* **47**:686-696.
- Poole, K. G., and R. P. Graf. 1996. Winter diet of marten during a snowshoe hare decline. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **74**:456-466.
- Potvin, F. 1998. La martre d'Amérique (*Martes americana*) et la coupe à blanc en forêt boréale : une approche télémétrique et géomatique. Thèse Ph.D., Université Laval, Québec, Québec, Canada.
- Potvin, F., L. Belanger, and K. Lowell. 2000. Marten habitat selection in a clearcut boreal landscape. *Conservation Biology* **14**:844-857.
- Pulliam, H. R., and B. J. Danielson. 1991. Sources, sinks, and habitat selection - A landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist* **137**:S50-S66.
- Pyke, G. H., H. R. Pulliam, and E. L. Charnov. 1977. Optimal foraging - Selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* **52**:137-154.
- Quick, H. F. 1956. Effects of exploitation on a marten population. *Journal of Wildlife Management* **20**:267-274.

- Raine, R. M. 1983. Winter habitat use and responses to snow cover of fishers (*Martes pennanti*) and marten (*Martes americana*) in Southeastern Manitoba Canadian Journal of Zoology-*Revue Canadienne De Zoologie* **61**:25-34.
- Ray, N., A. Lehmann, and P. Joly. 2002. Modeling spatial distribution of amphibian populations: a GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodiversity and Conservation* **11**:2143-2165.
- Reeve, J. D., J. T. Cronin, and K. J. Haynes. 2008. Diffusion models for animals in complex landscapes: incorporating heterogeneity among substrates, individuals and edge behaviours. *Journal of Animal Ecology* **77**:898-904.
- Rhodes, J. R., C. A. McAlpine, D. Lunney, and H. P. Possingham. 2005. A spatially explicit habitat selection model incorporating home range behavior. *Ecology* **86**:1199-1205.
- Rico, A., P. Kindlmann, and F. Sedlacek. 2007. Barrier effects of roads on movements of small mammals. *Folia Zoologica* **56**:1-12.
- Robinson, W. B. 1953. Coyote control with compound 1080 stations in national forests. *Journal of Forestry* **51**:880-885.
- Rothley, K. 2005. Finding and filling the "cracks" in resistance surfaces for least-cost modeling. *Ecology and Society* **10**:10.
- Rypstra, A. L., J. M. Schmidt, B. D. Reif, J. DeVito, and M. H. Persons. 2007. Tradeoffs involved in site selection and foraging in a wolf spider: effects of substrate structure and predation risk. *Oikos* **116**:853-863.
- Schadt, S., F. Knauer, P. Kaczensky, E. Revilla, T. Wiegand, and L. Trepl. 2002. Rule-based assessment of suitable habitat and patch connectivity for the Eurasian lynx. *Ecological Applications* **12**:1469-1483.
- Schlaepfer, M. A., M. C. Runge, and P. W. Sherman. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:PII S0169-5347(0102)02580-02586.
- Seitz, R. D., R. N. Lipcius, A. H. Hines, and D. B. Eggleston. 2001. Density-dependent predation, habitat variation, and the persistence of marine bivalve prey. *Ecology* **82**:2435-2451.
- Shepard, D. B., A. R. Kuhns, M. J. Dreslik, and C. A. Phillips. 2008. Roads as barriers to animal movement in fragmented landscapes. *Animal Conservation* **11**:288-296.
- Shine, R., M. J. Elphick, P. S. Harlow, I. T. Moore, M. P. LeMaster, and R. T. Mason. 2001. Movements, mating, and dispersal of red-sided gartersnakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*) from a communal den in Manitoba. *Copeia*:82-91.
- Smallwood, K. S., and E. L. Fitzhugh. 1995. A track count for estimating mountain lion *Felis concolor californica* population trend. *Biological Conservation* **71**:251-259.
- Smith, A. C., and J. A. Schaefer. 2002. Home-range size and habitat selection by American marten (*Martes americana*) in Labrador. *Canadian Journal of Zoology-*Revue Canadienne De Zoologie** **80**:1602-1609.
- Smith, J. R., R. A. Sweitzer, and W. F. Jensen. 2007. Diets, movements, and consequences of providing wildlife food plots for white-tailed deer in Central North Dakota. *Journal of Wildlife Management* **71**:2719-2726.
- Snider, S. B., and J. F. Gilliam. 2008. Movement ecology: Size-specific behavioral response of an invasive snail to food availability. *Ecology* **89**:1961-1971.
- Soutiere, E. C. 1979. Effects of timber harvesting on marten in Maine. *Journal of Wildlife Management* **43**:850-860.

- Spencer, W. D., R. H. Barrett, and W. J. Zielinski. 1983. Marten habitat preferences in the Northern Sierra-Nevada. *Journal of Wildlife Management* **47**:1181-1186.
- Steele, M. A. 1998. *Tamiasciurus hudsonicus*. *Mammalian Species* **586**:1-9.
- Steventon, J. D., and J. T. Major. 1982. Marten use of habitat in a commercially clear-cut forest *Journal of Wildlife Management* **46**:175-182.
- Sulok, M., N. A. Slade, and T. J. Doonan. 2004. Effects of supplemental food on movements of cotton rats (*Sigmodon hispidus*) in northeastern Kansas. *Journal of Mammalogy* **85**:1102-1105.
- Sutcliffe, O. L., V. Bakkestuen, G. Fry, and O. E. Stabbetorp. 2003. Modelling the benefits of farmland restoration: methodology and application to butterfly movement. *Landscape and Urban Planning* **63**:15-31.
- Svardson, G. 1949. Competition and habitat selection in birds. *Oikos* **1**:157-174.
- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein, and G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* **68**:571-573.
- Tentelier, C., T. Guillemaud, S. Ferry, and X. Fauvergue. 2008. Microsatellite-based parentage analysis reveals non-ideal free distribution in a parasitoid population. *Molecular Ecology* **17**:2300-2309.
- Thomas, C. D., and T. M. Jones. 1993. Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*) from population refuges - Lessons for conservation in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology* **62**:472-481.
- Thomas, C. D., J. A. Thomas, and M. S. Warren. 1992. Distributions of occupied and vacant butterfly habitats in fragmented landscapes. *Oecologia* **92**:563-567.
- Thompson, I. D. 1994. Marten populations in uncut and logged boreal forests in Ontario. *Journal of Wildlife Management* **58**:272-280.
- Thompson, I. D., and P. W. Colgan. 1990. Prey choice by marten during a decline in prey abundance. *Oecologia* **83**:443-451.
- Thompson, I. D., and P. W. Colgan. 1994. Marten activity in uncut and logged boreal forests in Ontario. *Journal of Wildlife Management* **58**:280-288.
- Thompson, I. D., I. J. Davidson, S. Odonnell, and F. Brazeau. 1989. Use of track transects to measure the relative occurrence of some boreal mammals in uncut forest and regeneration stands. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **67**:1816-1823.
- Thompson, I. D., and A. S. Harestad. 1994. Effects of logging on American martens, and models for habitat management. Pages 357-367 in S. W. Buskirk, A. S. Harestad, M. G. Raphael, and R. A. Powell, editors. *Martens, sables and fishers: biology and conservation*. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Tischendorf, L., and L. Fahrig. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* **90**:7-19.
- Turchin, P. 1991. Translating Foraging Movements in Heterogeneous Environments into the Spatial-Distribution of Foragers. *Ecology* **72**:1253-1266.
- Turchin, P. 1998. *Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Valeix, M., A. J. Loveridge, S. Chamaille-Jammes, Z. Davidson, F. Murindagomo, H. Fritz, and D. W. Macdonald. 2009. Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: Spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* **90**:23-30.

- Van Dyck, H., and M. Baguette. 2005. Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? *Basic and Applied Ecology* **6**:535-545.
- Verbeylen, G., L. De Bruyn, F. Adriaensen, and E. Matthysen. 2003. Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology* **18**:791-805.
- Vigeant-Langlois, C. 2007. Mouvements de la martre d'Amérique dans une sapinière boréale humide. Thèse M. Sc., Université Laval, Québec, Québec, Canada.
- Walker, R., and L. Craighead. 1997. Least-cost-path analysis. *in* Proceedings of the 17th Annual ESRI international users conference on Analysing wildlife movement corridors in Montana using GIS, San Diego, California, USA.
- Wiens, J. A., N. C. Stenseth, B. Vanhorne, and R. A. Ims. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* **66**:369-380.
- Wolfe, M. L., N. V. Debye, C. S. Winchell, and T. R. McCabe. 1982. Snowshoe hare cover relationships in Northern Utah. *Journal of Wildlife Management* **46**:662-670.
- Worton, B. J. 1987. A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling* **38**:277-298.
- Zielinski, W. J., W. D. Spencer, and R. H. Barrett. 1983. Relationship between food-habits and activity patterns of pine martens. *Journal of Mammalogy* **64**:387-396.
- Zollner, P. A. 2000. Comparing the landscape level perceptual abilities of forest sciurids in fragmented agricultural landscapes. *Landscape Ecology* **15**:523-533.
- Zollner, P. A., and S. L. Lima. 1997. Landscape-level perceptual abilities in white-footed mice: perceptual range and the detection of forested habitat. *Oikos* **80**:51-60.

Annexe 1. Commandes SAS

```
options nodate nonumber; run;
goptions device = pdf devmap = winansi keymap = winansi
          rotate = landscape noprompt
horigin = 0.4in vorigin = 0.4in
vsize = 7.0in hsize = 10.0in
          ftext = swiss
          ;
ods pdf file = "Z:\Personnel\PLANCKAERT Ophélie\SAS\ModelResults.pdf";
ods noResults;
title "";

proc format library = work;
    value $scen 'Nul' = 'Null model' 'OF' = 'Open vs forest' 'OEF' = 'Open/Edge/Forest'
'OYM12' = 'Open/Young/Mature' 'OYM14' = 'Open/Young/Mature'
'OYM34' = 'Open/Young/Mature';
run;
PROC IMPORT OUT = orig
DATAFILE = "Z:\Personnel\PLANCKAERT Ophélie\SAS\ModelResults.xls"
DBMS = EXCEL REPLACE;
SHEET = "PourSAS$";
GETNAMES = YES;
MIXED = NO;
SCANTEXT = YES;
USEDATE = YES;
SCANTIME = YES;
RUN;
data op;
    set orig;
    if pixel = 999 then delete; * 1ere ligne était pour avoir les bons formats - supprimer;
run;
proc sort data = op;
    by CostOpen scenario pixel;
title1 "Test de toutes les combinaisons vs 50%";
proc genmod data = op;
    ods select none;
    by CostOpen scenario pixel;
    model NBetter/NSamples = /dist = binomial;* INTERCEPT teste si proportion
differe de 0.5;
    ods output parameterestimates = tests_50pct (where = (Parameter = "Intercept"));
run;
data ModelTests;
    merge op tests_50pct (keep = CostOpen scenario pixel Chisq ProbChisq);
    by CostOpen scenario pixel;
```

```

run;
data ModelTests;
  set ModelTests;
  Better = (PCTbetter > 050);
  SignifBetter = (ProbChisq < 0.05);
run;
ods select all;
proc means data = ModelTests sum mean n maxdec = 3;
  title1 "Performance: tous les modeles";
  var better SignifBetter;
run;
proc means data = ModelTests sum mean n maxdec = 3;
  title1 "Performance: modeles OF";
  where scenario = "OF";
  var better SignifBetter;
run;
proc means data = ModelTests sum mean n maxdec = 3;
  title1 "Performance: modeles OEF";
  where scenario = "OEF";
  var better SignifBetter;
run;
proc genmod data = op;
  ods select modelinfo nobs classlevels modelfit type3 contrasts lsmeans;
  title1 "Performance: modeles OF vs OEF";
  class CostOpen pixel scenario;
  model NBetter/NSamples = CostOpen scenario pixel/dist = binomial type3;
  contrast 'OEF vs OF' scenario -1 1 0 0 0;
  contrast 'OEF/OF vs OYM' scenario 3 3 -2 -2 -2;
  contrast 'OYM: 12 vs 14' scenario 0 0 1 -1 0;
  contrast 'OYM: 12 vs 34' scenario 0 0 1 0 -1;
  contrast 'OYM: 14 vs 34' scenario 0 0 0 1 -1;
  contrast '5m vs 25m' pixel 1 -1 0;
  contrast '5m vs 100m' pixel 1 0 -1;
  contrast '25m vs 100m' pixel 0 1 -1;
  contrast 'Cost < 60 vs > = 100' CostOpen -1 -1 -1 -1 -1 1 1 1 1 1;
  lsmeans scenario pixel costopen;
  ods output lsmeans = lsmeans;
run;
* calcul du cout;
data lsmeans;
  set lsmeans;
  lCost = log(CostOpen);
run;
proc means data = lsmeans p5 mean p95;
  ods select none;
  where effect = "CostOpen";
  var lCost;

```

```

weight estimate;
ods output summary = t1;
run;
data t2;
set t1;
cost = exp(lCost_mean);
lcl = exp(lCost_p5);
ucl = exp(lCost_p95);
label lcl = "Lower confidence limit" ucl = "Upper confidence limit";
run;
proc print data = t2;
ods select all;
var cost lcl ucl;
run;
* Estimé entre 4 et 1000 - inutilisable";
PROC EXPORT DATA = Modeltests
OUTFILE = "Z:\Personnel\PLANCKAERT Ophélie\SAS\ModelResults.xls"
DBMS = EXCEL REPLACE;
SHEET = "vs_50pct";
RUN;
PROC EXPORT DATA = lsmeans
OUTFILE = "Z:\Personnel\PLANCKAERT Ophélie\SAS\ModelResults.xls"
DBMS = EXCEL REPLACE;
SHEET = "lsmeans";
RUN;

title1 "Performance vs pixelsize pour toutes les combinaisons CostOpen et Scenario";
proc sort data = op;
by CostOpen scenario;
proc genmod data = op;
ods select none;
by CostOpen scenario;
class pixel;
model NBetter/NSamples = pixel/dist = binomial type3;
ods output type3 = tests_pixel;* (where = (Parameter = "Pixel"));
run;
PROC EXPORT DATA = tests_pixel
OUTFILE = "Z:\Personnel\PLANCKAERT Ophélie\SAS\ModelResults.xls"
DBMS = EXCEL REPLACE;
SHEET = "tailles_pixels";
RUN;

title1 "Performance vs scenario pour toutes les combinaisons CostOpen et Pixel";
proc sort data = op;
by CostOpen pixel;
proc genmod data = op;
ods select none;

```

```
by CostOpen pixel;
class scenario;
model NBetter/NSamples = scenario/dist = binomial type3;
ods output type3 = tests_scenario;* (where = (Parameter = "Scenario"));
run;
PROC EXPORT DATA = tests_scenario
OUTFILE = "Z:\Personnel\PLANCKAERT Ophélie\SAS\ModelResults.xls"
DBMS = EXCEL REPLACE;
SHEET = "scenarios";
RUN;

ods pdf close;
```