



HAL
open science

Rapport final projet ALTERBIO - Aménagement à long terme du territoire et biodiversité en PACA

Laurent Bergès, C. Avon, Rémi Duflot, P. Roche, Ilse Geijzendorffer, Adeline Bellet, C. Ripert, F. Guerra, L. Lejour, T. Poblet

► **To cite this version:**

Laurent Bergès, C. Avon, Rémi Duflot, P. Roche, Ilse Geijzendorffer, et al.. Rapport final projet ALTERBIO - Aménagement à long terme du territoire et biodiversité en PACA. [Rapport de recherche] irstea. 2016, pp.83. hal-02605451

HAL Id: hal-02605451

<https://hal.inrae.fr/hal-02605451v1>

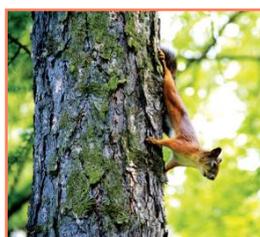
Submitted on 16 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Rapport final

**ALTERBIO : AMENAGEMENT A LONG
TERME DU TERRITOIRE
ET BIODIVERSITE EN PACA**



Septembre 2016

**Laurent Bergès, Catherine Avon,
Rémi Duflot, Philip Roche,
Ilse Geizendorffer, Adeline Bellet,
Chistian Ripert, Fabien Guerra,
Ludovic Lejour, Tomas Poblet**

UR Recover - 3275 Route Cézanne,
CS 40061, 13182 Aix-en-Provence



Région



Provence-Alpes-Côte d'Azur

Résumé

La trame verte et bleue en France repose sur un principe de conservation et de restauration des continuités écologiques des habitats au regard des exigences écologiques des espèces. Les objectifs du projet Alterbio étaient de fournir aux acteurs socio-économiques des outils d'aide à la décision pour construire ces trames vertes. Le projet associait deux bureaux d'études en environnement (G2C et Ecomed) et deux laboratoires de recherche en écologie du paysage (Irstea Aix et IMBE) ; il était structuré en trois volets : 1- Connaissances, 2- Modélisation et 3- Transfert. La contribution d'Irstea a porté sur les trois volets du projet. Ce rapport présente les différentes contributions d'Irstea.

Sur le volet "Connaissances", nous avons proposé un protocole de cartographie fine des habitats puis l'avons appliqué sur un site d'étude de 170 km² en Dracénie (région de Draguignan - 83) (section 4). Nous avons aussi contribué à définir un protocole pour sélectionner des espèces TVB et caractériser leur profil écologique (section 5).

Concernant le volet "Modélisation", le travail a commencé par une synthèse bibliographique sur les méthodes récentes d'analyse de connectivité des réseaux écologiques (section 6), et s'est poursuivi par un diagnostic de connectivité potentielle de la trame forestière en région PACA appliqué à l'Ecureuil roux (*Sciurus vulgaris*) à deux échelles spatiales (section 7). Nous avons ensuite comparé deux manières de modéliser les liens entre taches (distance de moindre coût ou distance de résistance basée sur les chemins multiples) et évaluer leur impact sur le diagnostic de connectivité (section 8). La section 9 propose une chaîne de traitement complète pour porter un diagnostic de connectivité à l'échelle espèce : elle combine : a- modèle de distribution spatiale, b- modèle de déplacement entre taches et c- modèle de connectivité fonctionnelle potentielle du réseau d'habitat. Cette chaîne de traitement a été appliquée en Dracénie à l'Alouette lulu (*Lullula arborea*). La dernière partie du rapport présente les avancées pour appliquer la chaîne de traitement de la section précédente pour porter un diagnostic de connectivité paysagère multi-espèces (section 10).

Pour le volet "Transfert", nous avons réalisé une formation auprès de chacun des deux bureaux d'étude partenaires du projet (G2C et Ecomed) qui a porté sur le transfert des outils de modélisation de l'habitat d'espèce et les analyses de connectivité par les graphes paysagers.

Une liste des valorisations réalisées au cours du projet et jusqu'à aujourd'hui est présentée en début de rapport (section 3). Toutes les sorties du projet peuvent servir d'outils d'aide à la décision pour l'élaboration des trames vertes à différentes échelles spatiales.

Mots-clés :

Trame verte, conservation de la biodiversité
Aménagement du territoire
Connectivité du paysage
Modèle de distribution d'espèce
Modèle de déplacement d'espèces
Graphes paysagers
Indices de connectivité
Diagnostic écologique
Cartographie d'habitat

Summary

The green and blue infrastructure in France is based on the principle of conservation and restoration of the ecological continuity of habitats in relation to species biological requirements. The aim of the project Alterbio was to provide socio-economic stakeholders with decision-making tools for the implementation of these ecological networks. The project Alterbio involved two environmental studies offices (G2C and Ecomed) and two landscape ecology research laboratories (Irstea Aix and IMBE); it was structured in three tasks: 1- Knowledge, 2- Modelling and 3- Transfer. The contribution from Irstea focused on the three tasks. This report presents the contributions from Irstea.

For the "Knowledge" task, we proposed a precise habitat mapping protocol and applied it to the Dracénie region (Section 4) and helped define a protocol to select species and identify their ecological profile (section 5).

Regarding the "Modeling" task, the work began with a literature review on the most recent methods of analysis of functional landscape connectivity (Section 6), which led to a diagnosis of potential connectivity of the forest network in PACA region applied to the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) at two spatial scales (section 7). Then, we compared two approaches to model the links between patches (cost distance or resistance distance based on multiple paths) and assessed their impact on the results of a connectivity analysis (section 8). Section 9 provides a complete processing chain to diagnose landscape connectivity for a given species: it combined: a- a species spatial distribution model, b- a model of species movement between patches and c- a model of functional connectivity of the species habitat network. We applied the methodology to the Woodlark (*Lullula arborea*) in the Dracénie region. The last part of the report presents the progress to apply the processing chain to a multi-species connectivity diagnosis (section 10).

For the "Transfer" task, we conducted training to each of the design offices (G2C and Ecomed) to transfer the modelling tools for species habitat distribution and landscape connectivity analysis.

The outputs of the project are presented at the beginning of this report (section 3). The outputs of the project can form valuable decision support tools for the implementation of green infrastructures at different spatial scales.

Key words:

Green infrastructures
Biodiversity conservation
Landscape planning
Landscape connectivity
Species distribution model
Species movement modelling
Landscape graphs
Connectivity indices
Ecological diagnosis
Habitat mapping

Sommaire

1	Contexte et objectifs du projet	6
1.1	<i>Le contexte : la Trame verte et bleue</i>	6
1.2	<i>Rappel des objectifs et du contenu du projet</i>	7
1.2.1	Finalité du projet	7
1.2.2	Contenu du projet	7
2	Contribution d'Irstea et plan du rapport	8
3	Liste des valorisations réalisées par Irstea	8
3.1	<i>Rapports</i>	8
3.2	<i>Communications orales ou posters</i>	8
3.3	<i>Publications</i>	9
3.4	<i>Formations</i>	9
4	Cartographie des habitats naturels	9
4.1	<i>Définition du protocole Habitat</i>	9
4.1.1	Relevé des habitats	9
4.1.2	Déterminer la Catégorie Générale d'habitat (GHC)	10
4.2	<i>Cartographie à échelle fine</i>	10
4.2.1	Proposition d'une typologie compatible photo-interprétation et typologie Habitat (base EBONE)	10
4.2.2	Photo-interprétation sur la zone pilote de la Dracénie (200km ²)	13
4.2.3	Cartographie régionale affinée	15
5	Sélection et profilage des espèces	15
5.1	<i>Critères de sélection permettant d'établir une liste d'espèces</i>	15
5.1.1	Critère 1	15
5.1.2	Critère 2 (en cas de catégories d'habitat autres que les grandes classes pré-remplies)	15
5.1.3	Critère 3 : l'espèce doit avoir une représentation à l'échelle régionale	15
5.1.4	Critère 4 : l'espèce doit avoir une forte représentation à l'échelle du territoire cible	16
5.1.5	Critère 5 : représentativité des espèces et des habitats	16
5.1.6	Critère 6 : représentativité des distances de dispersion et/ou des taxons pour la généralisation des résultats	16
5.2	<i>Constitution de la base "profilage des espèces"</i>	16
5.2.1	Protocole	16
5.2.2	Informations de base	16
5.2.3	Habitat(s) de l'espèce	17
5.2.4	Distance de dispersion	17
5.2.5	Viabilité de la population : taille et superficie	17
5.2.6	Domaine vital	17
5.3	<i>Résultats de la sélection et base de profilage des espèces</i>	18
6	Synthèse des approches récentes d'analyse de la connectivité des réseaux écologiques	22
6.1	<i>Qu'est-ce que la connectivité et comment l'analyser ?</i>	22
6.2	<i>La théorie des graphes en écologie du paysage et biologie de la conservation</i>	24
6.2.1	Éléments de base sur la théorie des graphes	24
6.2.2	Théorie des graphes et biologie de la conservation	25
6.2.3	Approche intégrative de la connectivité à développer par la théorie des graphes	27
6.3	<i>Outils et indices pour évaluer la connectivité des habitats</i>	27
6.3.1	Conefor	27
6.3.2	Les chemins multiples et <i>Circuitscape</i>	36
6.3.3	Autres outils, définition de l'habitat et validation empirique	38
6.4	<i>Conclusions</i>	39
7	Diagnostic de connectivité potentielle de la trame forestière en région PACA	40
7.1	<i>Introduction</i>	40
7.2	<i>Méthode d'analyse de la connectivité écologique</i>	40

7.2.1	Apport des approches issues de la théorie des graphes	40
7.2.2	Les différentes étapes d'une analyse de connectivité potentielle	41
7.3	<i>Diagnostic de connectivité potentielle aux échelles infrarégionale et régionale appliqué à une espèce forestière : l'écureuil roux</i>	43
7.3.1	Choix de l'espèce et des échelles spatiales.....	43
7.3.2	Occupation du sol en région PACA	43
7.3.3	Cartographie de l'habitat potentiel de l'Ecureuil roux	44
7.3.4	Modélisation des déplacements entre taches	44
7.3.5	Analyse de connectivité potentielle du réseau d'habitat.....	47
7.3.6	Diagnostic à l'échelle infrarégionale.....	48
7.3.7	Diagnostic à l'échelle régionale	52
7.4	<i>Synthèse des diagnostics et cohérence entre échelles</i>	60
7.5	<i>Conclusions et perspectives</i>	61
8	Approfondissement méthodologique sur la manière de modéliser les liens entre taches : évaluation de leur impact sur les sorties d'une analyse de connectivité.....	62
8.1	<i>Contexte et enjeux</i>	62
8.2	<i>Objectifs et démarche</i>	64
8.3	<i>Résultats</i>	64
8.4	<i>Discussion et conclusions</i>	66
9	Formalisation d'une chaîne de traitement pour porter un diagnostic de connectivité à l'échelle de l'espèce	69
9.1	<i>Introduction</i>	69
9.2	<i>Démarche</i>	69
9.3	<i>Résultats du cas d'étude</i>	74
9.4	<i>Conclusions</i>	74
10	Application de la chaîne de traitement à un diagnostic de connectivité multi-espèces	75
11	Conclusions générales	79
12	Références	80

1 Contexte et objectifs du projet

1.1 Le contexte : la Trame verte et bleue

Le Grenelle de l'environnement a reconnu l'importance de l'aménagement du territoire dans la préservation des milieux et de la biodiversité. L'étalement urbain et la construction d'infrastructures sont en effet les facteurs principaux de la fragmentation des habitats et de rupture des continuités écologiques donc de perte de biodiversité.

Pour cette raison, la loi Grenelle II portant engagement national pour l'environnement a prévu l'élaboration conjointe par l'Etat et le Conseil Régional d'un Schéma Régional de Cohérence Ecologique qui identifie, entre autres, les trames verte et bleue régionales en concertation étroite avec les collectivités locales, les acteurs socio-économiques, les associations de protection de l'environnement agréées et les experts scientifiques de la région dans un cadre cohérent garanti par l'Etat.

Pour aider les services en charge de la mise en place de la Trame verte et bleue, plusieurs guides méthodologiques ont été rédigés pour fournir des recommandations de construction ces réseaux écologiques (Allag-Dhuisme *et al.* 2010a, b). Mais ces guides n'ont pas levé l'ensemble des verrous méthodologiques, notamment ils ne proposent pas de méthode pour poser un diagnostic de la connectivité des réseaux d'habitats naturels.

Plus précisément, la démarche utilisée pour l'élaboration des TVB repose sur les 3 grandes étapes suivantes, synthétisées et comparées par Amsallem *et al.* (2010) à partir de 8 expériences nationales et régionales (Allemagne, Suisse, 5 régions françaises et 1 région espagnole) et par François *et al.* (2010) dans l'élaboration de 21 SCoT (schéma de cohérence territoriale) :

1. Définition de sous-trames (le plus souvent : zones humides, milieux ouverts, landes, forêts, milieux aquatiques) ;
2. Définition des réservoirs de biodiversité à partir de différents critères : zonages d'inventaire, réglementaires, de gestion ou de préservation (ZNIEFF, zones Natura 2000, réserves), présence de certaines espèces ou habitats patrimoniaux, remarquables, menacés), qualité des milieux avec un critère de perméabilité des milieux ou une analyse multicritère ;
3. Identification des corridors, mais les méthodes divergent et ne reposent pas sur des observations de terrain. L'identification des corridors est plus souvent réalisée à une échelle régionale et supra-régionale et correspond à des grands axes de déplacement, nommés zones de connexion écologique, permettant de relier les réservoirs de biodiversité entre eux.

L'identification des corridors repose sur l'analyse des continuités et discontinuités écologiques naturelles et artificielles du territoire en question. Trois méthodes ont été utilisées (Amsallem *et al.* 2010) :

- a. L'interprétation visuelle ;
- b. L'application d'un traitement par dilatation-érosion ;
- c. L'analyse de la perméabilité des milieux au déplacement des groupes d'espèces-cibles.

La dernière méthode est la plus évoluée et permet à partir de calculs sous SIG de définir une aire potentielle de déplacement des espèces cibles. Cette méthode a été mise en œuvre en Franche-Comté, au Pays Basque espagnol, en Suisse et en Rhône-Alpes et dans 5 SCoT sur 21.

Mais aucune des méthodes mises en œuvre ne permet de mener une analyse de l'état d'un réseau écologique sur des bases **prédictives, quantitatives et spatialement explicites**, ni de **hiérarchiser** au moyen d'indices l'importance de différentes zones d'habitats pour conserver la connectivité. Or, le développement des méthodes d'analyse de connectivité des réseaux écologiques basées sur les graphes paysagers, la modélisation des déplacements d'espèces et les indices de connectivité associés permet désormais de porter ce genre de diagnostic (Adriaensen *et al.* 2003 ; Saura et Torné 2009).

L'enjeu de ce projet était donc de traduire ces informations dans des plans d'aménagement de manière efficace, c'est-à-dire de passer d'une simple analyse descriptive ou complexe à un outil d'aide à la décision (Garcia-Feced *et al.* 2011). La démarche et les outils innovants que nous avons mis au point et testés dans ce projet (profilage d'espèces, cartographie d'habitats potentiels pour une liste définie d'espèces, analyse de connectivité fonctionnelle d'un réseau d'habitats) devront aider les acteurs responsables du territoire dans l'élaboration des SRCE et des autres documents de planification des collectivités territoriales.

1.2 Rappel des objectifs et du contenu du projet

1.2.1 Finalité du projet

Le but était de fournir des outils opérationnels aux acteurs socio-économiques pour une prise en compte de la conservation de la biodiversité et le maintien des continuités et fonctions écologiques dans le cadre de l'aménagement du territoire, grâce à la compréhension du fonctionnement des réseaux écologiques et la prévision de l'impact de l'étalement urbain sur les habitats naturels.

La démarche a consisté à valoriser et optimiser les connaissances scientifiques existantes en matière d'écologie pour développer une approche opérationnelle d'aménagement du territoire prenant en compte la préservation de la biodiversité et les fonctionnalités écologiques.

1.2.2 Contenu du projet

Le projet était structuré en trois composantes (Connaissances - Modélisation – Transfert, cf. Figure 1) dont les objectifs étaient les suivants :

- Composante "Connaissances" : elle visait dans un premier temps à capitaliser et à valoriser les données et informations sur les milieux naturels en PACA. La construction de ces données a alimenté les outils de modélisation de la composante "Modélisation" ; cette première phase avait pour objectif de fournir les éléments de réflexion permettant le développement d'une suite méthodologique "construction du socle de connaissances" (cartographie, sélection des espèces, profilage des espèces) au cours de la composante "Transfert" ;

- Composante "Modélisation" : en appliquant les outils d'analyse de réseau écologique basé sur la théorie des graphes et la modélisation des déplacements d'espèces, le projet a permis de proposer une démarche pour réaliser un diagnostic de connectivité d'un réseau de taches pour une espèce donnée qui débouche sur l'identification des éléments prioritaires du réseau pour le maintien de la connectivité globale ;

- Composante "Transfert" : cette composante a visé à élaborer des outils méthodologiques "métiers" pour définir les continuités écologiques (collecte des données, structuration de l'information, utilisation des modèles et calculs des indicateurs, interprétation et présentation des résultats) permettant de dépasser la simple analyse spatiale de l'occupation des sols et servant de support à la définition de la trame verte.

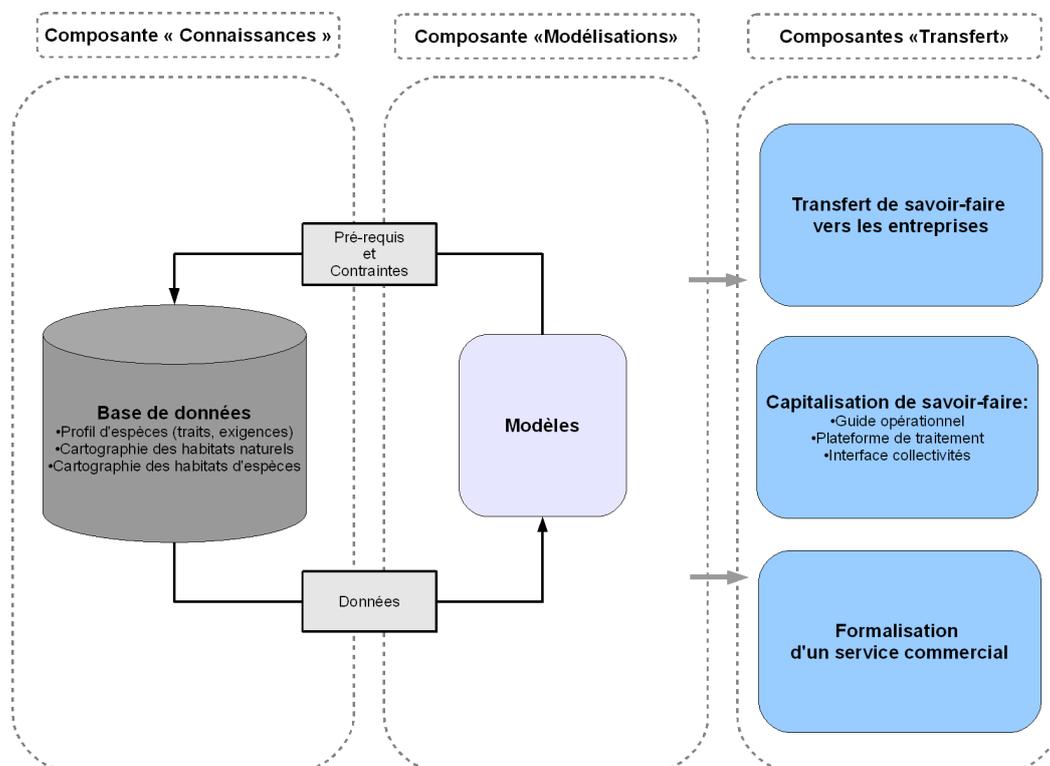


Figure 1. Structure générale du projet Alterbio.

2 Contribution d'Irstea et plan du rapport

La contribution d'Irstea a porté sur les trois volets du projet.

Sur le volet "Connaissances", nous avons proposé un protocole de cartographie fine des habitats (section 4) et participé à définir un protocole pour sélectionner les espèces et définir leur profil écologique (section 5).

Concernant le volet "Modélisation", le travail a commencé par une synthèse bibliographique sur les méthodes d'analyse de la connectivité des réseaux écologiques (section 6), qui a débouché sur un diagnostic de connectivité potentielle de la trame forestière en région PACA appliqué à l'Ecureuil roux (*Sciurus vulgaris*) à deux échelles spatiales (section 7). Nous avons ensuite comparé deux manières de modéliser les liens entre taches (distance de moindre coût ou distance de résistance basée sur les chemins multiples) et évaluer leur impact sur les sorties d'une analyse de connectivité (section 8). La section 9 propose une chaîne de traitement complète pour porter un diagnostic de connectivité à l'échelle espèce : elle combine a- modèle de distribution spatiale, b- modèle de déplacement entre taches et c- modèle de connectivité fonctionnelle potentielle du réseau d'habitat. Cette chaîne de traitement a été appliquée en Dracénie à l'Alouette lulu (*Lullula arborea*). La dernière partie du rapport présente les avancées pour appliquer la chaîne de traitement de la section précédente pour porter un diagnostic de connectivité multi-espèces (section 10).

Sur le volet "Transfert", nous avons réalisé une formation auprès de chacun des deux bureaux d'étude partenaires du projet (G2C et Ecomed) qui a porté sur le transfert des outils de modélisation de l'habitat d'espèce et les analyses de connectivité par les graphes paysagers. Les supports de formation ont été transmis aux deux bureaux d'études.

Une liste des valorisations réalisées au cours du projet et jusqu'à aujourd'hui est présentée en début de rapport (section 3).

3 Liste des valorisations réalisées par Irstea

3.1 Rapports

Avon, C., Bergès, L. (2013) Outils d'analyse de la connectivité des habitats. Rapport projet Alterbio, Irstea, Aix-en-Provence, 31 p.

Bergès, L., Avon, C. (2015) Diagnostic de la connectivité potentielle des trames forestières : cas d'étude en région méditerranéenne. Rapport projet Alterbio, Irstea, Aix-en-Provence, 31 p.

Guinguand, S. (2015) Recherche bibliographique sur la capacité de dispersion des oiseaux afin de modéliser le paysage et sa connectivité à l'aide de la théorie des graphes. Rapport de stage de Master 1 "Biodiversité, Ecologie, Environnement", UFR Chimie Biologie, Université Joseph Fourier, Grenoble, 24 p.

Duflot, R. (2015). Rapport d'avancement de contrat de post-doctorat. Irstea, Aix-en-Provence, 11 p.

3.2 Communications orales ou posters

Bergès, L., Roche, P., Avon, C., Geijzendorffer, I., Bellet, A., Ripert, C., Guerra, F., Lejour, L., Poblet, T. (2013) Analyse de la connectivité écologique potentielle : apports de la théorie des graphes pour l'élaboration des trames vertes. Journées Trames vertes et bleues, Irstea, Antony, 20 juin.

Avon, C., Bergès, L. (2014) Diagnostic de la connectivité fonctionnelle des trames vertes : cas d'étude en région méditerranéenne. 2^{èmes} Assises Régionales de la Biodiversité, Hôtel de Région, Marseille, 27 novembre.

Bergès, L., Avon, C., Duflot, R. (2015) Modélisation de la connectivité écologique fonctionnelle potentielle par les graphes paysagers : intérêts, limites et perspectives d'amélioration. Journées de la Modélisation à Irstea, Clermont-Ferrand, 2-3 Juin.

Avon, C., Bergès, L. (2015) Graph theory and least-cost path: how their combination improves habitat network connectivity analysis and helps prioritize conservation measures. ICCB-ECCB 2015, 27th International Congress for Conservation Biology - 4th European Congress for Conservation Biology, Montpellier, 2-6 Août.

Duflot, R., Bergès, L., Avon, C., Roche, P. (2015) Combining habitat suitability modelling and spatial graph for conservation planning. IUFRO – Landscape Ecology Conference, Tartu, Estonia, 23-30 Août 2015.

Duflot, R., Avon, C., Roche, R., Bergès, L. (2016) Combining habitat suitability models and spatial graphs for landscape conservation planning: a methodological framework. 46th Annual Meeting of

the Ecological Society of Germany, Austria and Switzerland (gfö), "150 years of ecology – lessons for the future", Marburg , 05 – 09 September 2016.

Avon, C., Bergès, L. (2016) How to prioritize habitat patches for conserving landscape connectivity? Use of least-cost versus resistance distances in graph models. International Conference on Ecological Science - SFE, 24-28 Octobre 2016.

3.3 Publications

Avon, C., Bergès, L., Roche, P. (2014) Comment analyser la connectivité écologique des trames vertes ? Cas d'étude en région méditerranéenne. *Sciences Eaux & Territoires*, 14, 14-19.

Avon, C. & Bergès, L. (2016) Prioritization of habitat patches for landscape connectivity conservation differs between least-cost and resistance distances. *Landscape Ecology* 31: 1551-1565.

Duflot, R., Avon, C., Bergès, L., Roche, P. (*soumis*) Combining habitat suitability modelling and spatial graphs for conservation landscape planning.

Duflot, R., Avon, C., Bergès, L., Roche, P. (*en projet*) How to integrate the connectivity of ecological networks into regional planning? A comparison of a multi species-oriented and a habitat-oriented approach

3.4 Formations

Bergès, L., Avon, C., Duflot, R. (2015) Modélisation de l'habitat d'espèce et analyse de connectivité par les graphes paysagers. Ecomed 7-9 octobre 2015, Projet APRF Alterbio. Supports de formation de 20 heures (cours et TD).

Bergès, L., Avon, C., Duflot, R. (2016) Modélisation de l'habitat d'espèce et analyse de connectivité par les graphes paysagers. G2C 26-27 juillet 2016, Projet APRF Alterbio. Supports de formation de 10 heures (cours).

4 Cartographie des habitats naturels

4.1 Définition du protocole Habitat

En début de projet, une adaptation simplifiée du protocole habitat EBONE (projet européen FP7) a été réalisée pour réduire la lourdeur du protocole en éliminant les protocoles non nécessaires dans le cas de ce projet. Ainsi, sur la zone pilote de la Dracénie (83), la visite systématique de tous les habitats sur une surface de 0,25 ou 1 km² a été remplacée par la simple visite d'un habitat ciblé par un échantillonnage stratifié aléatoire. D'autre part, une adaptation et une traduction des codes environnementaux et des types de sol ont été réalisées. Le protocole de terrain ALTERBIO Habitat est disponible. Les données de terrain ont être saisies soit sur fiche papier, soit directement dans la base de données.

4.1.1 Relevé des habitats

Le protocole de description et de relevé des habitats est dérivé du protocole EBONE avec quelques simplifications. Le principe de la méthode est de suivre une série de règles qui permettent d'aboutir à un code d'habitat qui reflète la structure dominante des éléments constitutifs de l'habitat qu'ils soient relatifs à l'utilisation du sol (Urbain et Agricole), aux éléments non végétalisés (Sols nus, rochers, sables, eaux, etc.) ou bien aux végétaux (herbes, arbustes et arbres). Des règles de prévalence de l'élément le plus haut à l'élément le plus bas complètent des règles de recouvrement afin d'aboutir à des codes fixes.

Ainsi chaque habitat est identifié par un nom (le GHC ou Code Général d'Habitat), puis des indicateurs complémentaires sont saisis pour préciser les particularités et enfin un relevé des couverts des types biologiques et éléments minéraux est réalisé pour tous les éléments qui ont un recouvrement supérieur à 10%. Pour les types biologiques, les espèces végétales dominantes sont notées.

Dans Alterbio, une typologie complémentaire des habitats a également été créée pour la réalisation de la cartographie fine à partir de photographies aériennes. La clé d'identification fait l'objet d'un livrable à part. Cette typologie est en adéquation partielle avec la typologie GHC car il n'est pas possible de différencier toutes les strates de végétation et les types d'herbacées sur photographie aérienne.

4.1.2 Déterminer la Catégorie Générale d'habitat (GHC)

Pour décider la première partie du code on utilise l'arbre de décision ci-dessous :

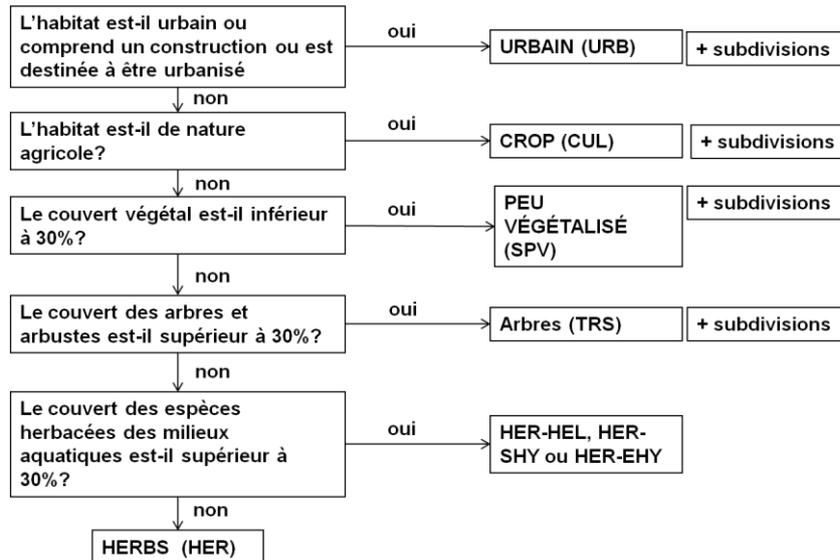


Figure 2. Arbre de décision pour l'identification des habitats sur le terrain (niveau 1).

Des sous-arbres de décisions permettent de compléter la première partie du code, les subdivisions de chacun des codes primaires (URB, CUL, SPV, HER et TRS) peuvent se combiner par deux en fonction de règles de dominance, mais les codes primaires ne se combinent pas.

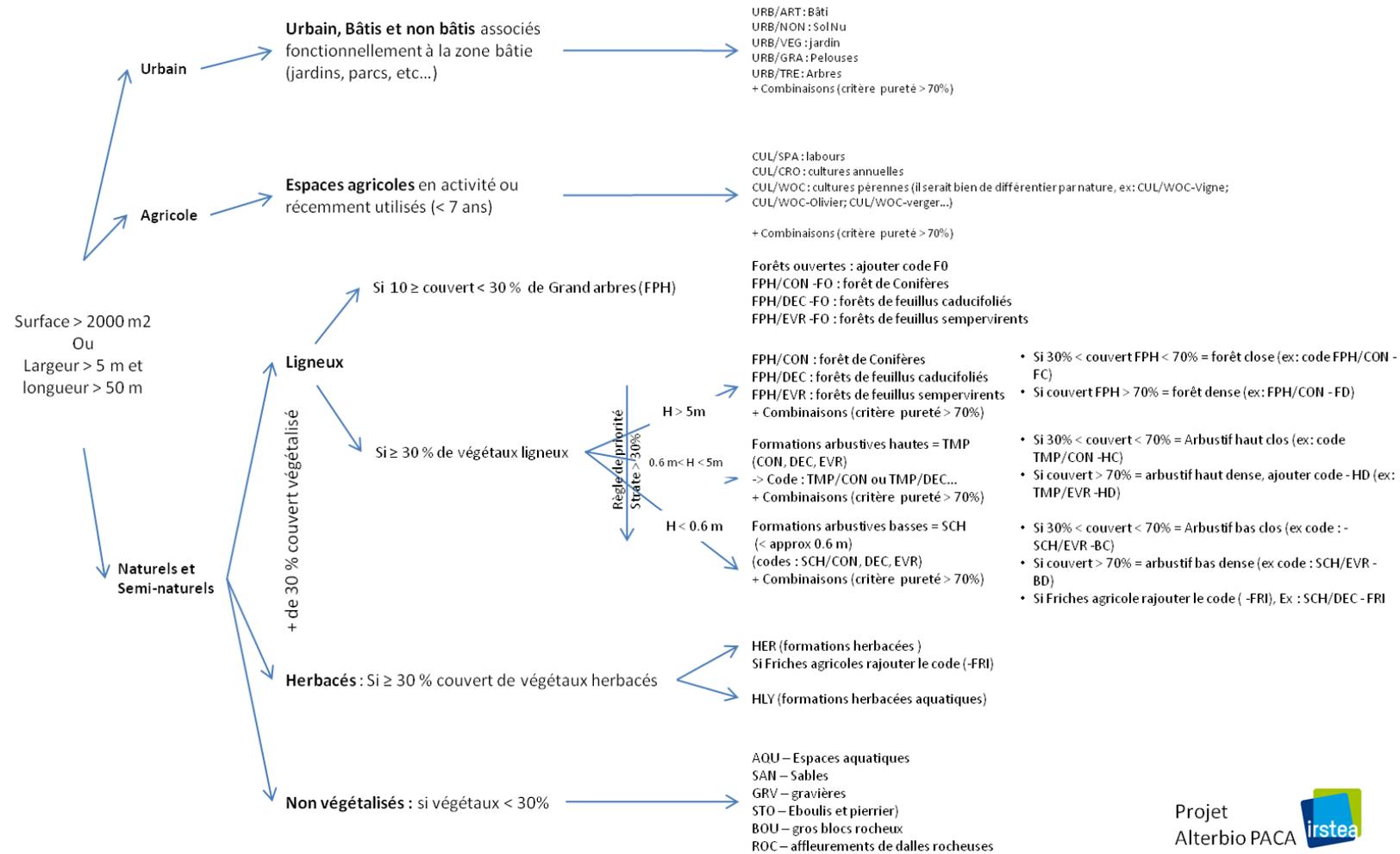
- Lorsqu'un sous-code a un recouvrement supérieur ou égal à 70%, on utilise un code unique ;
- Lorsque deux sous-codes ont des recouvrements compris entre 30 et 70%, on utilise un code combiné ;
- Lorsque plusieurs sous-codes ont des recouvrements équivalents, on utilise une règle de prévalence verticale.

4.2 Cartographie à échelle fine

4.2.1 Proposition d'une typologie compatible photo-interprétation et typologie Habitat (base EBONE)

La typologie utilisée a été proposée par nos soins sur la base d'un compromis entre la typologie EBONE utilisée pour les relevés d'habitats, les typologies utilisées par l'IFN V1 et V2 et le CRIGE PACA pour sa typologie OccSol. Une clé de détermination de la typologie a été réalisée (Figure 2 et Tableau 1).

Typologie de la Cartographie Fine – ALTERBIO PACA



Projet Alterbio PACA 
Philip ROCHE, Sept. 2012

Figure 3. Arbre de décision de la typologie de photo-interprétation de la cartographie fine.

Tableau 1. Typologie de la cartographie fine pour la Dracénie (83).

Niveau 1	Niveau 2	Niveau 3	Niveau 4 (GHC)	Densité Végétation	Hauteur Végétation
SPV	Peu Végétalisé	Eau	AQU	Nulle	Nulle
		Blocs rocheux	BOU	Nulle	Nulle
		Terre nue	EAR	Nulle	Nulle
		Rochers	ROC	Nulle	Nulle
URBAIN	Urbain Bâti	Bâti	URB/ART	Nulle	Nulle
		Bâti discontinu	URB/ART/GRA	Faible	Basse
			URB/ART/NON	Faible	Nulle
			URB/ART/TRE	Faible	Haute
			URB/ART/GRA/TRE	Faible	Haute
			URB/ART/VEG	Faible	Basse
			URB/ART/NON/GRA	Faible	Basse
	URB/NON/GRA	Faible	Basse		
	Urbain Végétalisé	Urbain pelouse	URB/NON/GRA/TRE	Faible	Haute
			URB/NON/TRE	Faible	Haute
			URB/NON	Nulle	Nulle
	Agricole Actif	Cultures Annuelles	URB/GRA	Forte	Basse
			URB/GRA/TRE	Forte	Haute
			URB/TRE	Forte	Haute
URB/VEG			Forte	Basse	
Agricole déprise	Cultures Perennes	Jardins	URB/VEG/GRA	Forte	Basse
		Cultures Annuelles	CUL/CRO	Faible	Basse
	Friche herbacée	Cultures Perennes	CUL/SPA	Faible	Nulle
		CUL/WOC-Eucalyptus	Moyenne	Moyenne	
		CUL/WOC-Olivier	Moyenne	Haute	
		CUL/WOC-Verger	Moyenne	Haute	
		CUL/WOC-Vigne	Moyenne	Moyenne	
		Fruticées Basses	HER-FRI	Forte	Basse
	SCH/DEC-BD		Forte	Basse	
	SCH/EVR/DEC-BC		Moyenne	Basse	
SCH/EVR/DEC-BD	Forte		Basse		
Fruticées Hautes	SCH/EVR/DEC-FRI	Forte	Basse		
	SCH/EVR-FRI	Forte	Basse		
	TMP/DEC-FRI	Forte	Moyenne		
	TMP/EVR/DEC-FRI	Forte	Moyenne		
Prairie	Pelouse	TMP/EVR-FRI	Forte	Moyenne	
Arbustif	Arbustif Ouvert	HER	Forte	Basse	
		Arbustif Sempervirent Ouvert	TMP/CON-HC	Faible	Moyenne
			TMP/EVR-BRU	Faible	Moyenne
			TMP/EVR-HC	Faible	Moyenne
		Arbustif Mixte Ouvert	SCH/EVR-BC	Faible	Basse
			TMP/CON/DEC-HC	Faible	Moyenne
			TMP/CON/EVR-HC	Faible	Moyenne
	TMP/EVR/DEC-HC		Faible	Moyenne	
	Arbustif Fermé	Régénération Conifère Dense	TMP/CON/DEC-HD	Forte	Moyenne
			TMP/CON-HD	Forte	Moyenne
			SCH/EVR-BD	Forte	Basse
		Arbustif Sempervirent Dense	TMP/CON/EVR-HD	Forte	Moyenne
			TMP/EVR-HD	Forte	Moyenne
			TMP/EVR/DEC-HD	Forte	Moyenne
SCH/DEC-BC			Forte	Basse	
Arbustif Décidus	TMP/DEC-HC	Faible	Moyenne		
	TMP/DEC-HD	Forte	Moyenne		
Forêt	Forêts Ouvertes	Forêts Conifères Ouvertes	FPH/CON-FO	Faible	Haute
			FPH/CON/EVR-FO	Faible	Haute
			FPH/CON-FC	Faible	Haute
		Forêts Mixtes Ouvertes	FPH/CON/EVR-FC	Faible	Haute
			FPH/CON-BRU	Faible	Haute
			FPH/CON/DEC-FC	Faible	Haute
			FPH/CON/DEC-FO	Faible	Haute
			FPH/EVR-FO	Faible	Haute
			FPH/EVR/DEC-FO	Faible	Haute
	Forêts Sempervirentes Ouvertes	FPH/EVR/DEC-FC	Faible	Haute	
		FPH/EVR-FC	Faible	Haute	
		FPH/DEC-FC	Faible	Haute	
	Forêts Fermées	Forêts Conifères Fermées	FPH/DEC-FO	Faible	Haute
			FPH/CON-FD	Forte	Haute
			FPH/CON/EVR-FD	Forte	Haute
		Forêts Mixtes Fermées	FPH/EVR/DEC-FD	Forte	Haute
			FPH/CON/DEC-FD	Forte	Haute
			FPH/EVR-FD	Forte	Haute

4.2.2 Photo-interprétation sur la zone pilote de la Dracénie (200km²)

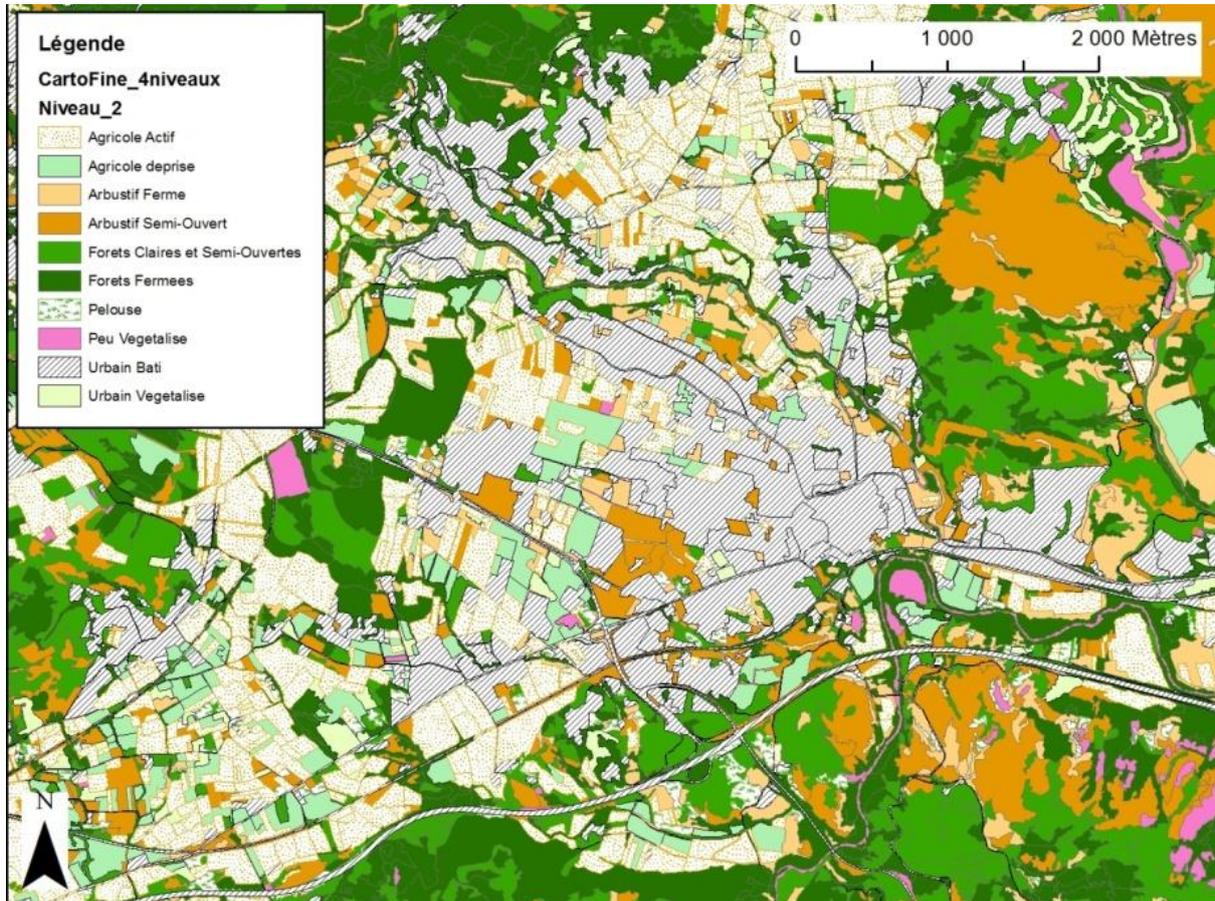


Figure 4. Extrait de la cartographie fine centré sur la commune du Muy (83) avec une typologie au niveau 2.

La cartographie fine de la région test de la Dracénie a été réalisée par photo-interprétation manuelle (sur ArcGIS) de photographies aériennes couleurs et infrarouge issues de la campagne d'ortho-photographies aériennes de l'IGN de 2008. Nous avons défini une unité cartographiable minimale de 2000 m² pour les taches et une longueur de 50 m et 5 m de large pour les structures linéaires (Figure 4 et Figure 5).

Suite à la numérisation d'une zone de 200 km², nous avons utilisé les taches d'habitat identifiées pour réaliser un plan d'échantillonnage stratifié aléatoire pour réaliser les relevés d'habitat, les relevés papillons, les points d'écoute oiseaux et les relevés de végétation.

Au cours de la numérisation, nous avons réalisé un certain nombre de sorties de terrain pour vérifier certaines attributions de catégories d'occupation du sol. La campagne de relevés d'habitats a servi également à juger la qualité de la cartographie réalisée.

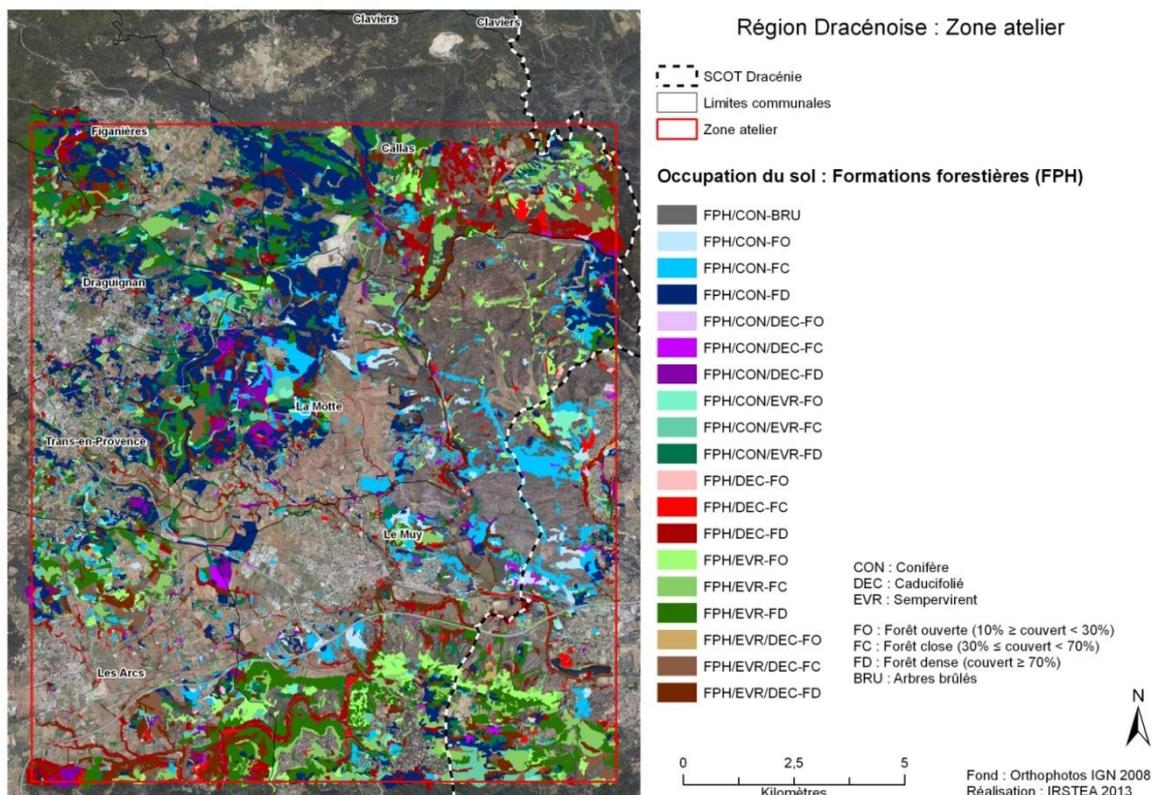


Figure 5. Cartographie fine de la zone de la Dracénois pour les formations forestières (niveau 4 de la typologie)

La matrice de confusion (Tableau 2) réalisée entre la cartographie fine et les relevés d'habitat de terrain selon la typologie EBONE indique une majorité d'identifications conformes (la ligne diagonale), mais également des confusions qui concernent principalement les formations arbustives hautes (TMP), notamment en ce qui concerne la nature des espèces dominantes (DEC – Décidus, EVR-Sempervirents et CON- Conifères) qui existent en mélanges complexes. Le coefficient de concordance kappa est égal à 0,49, ce qui indique une concordance modérée entre les deux classifications au niveau 4.

Il conviendrait donc soit d'affiner la photo-interprétation, soit d'utiliser des informations complémentaires pour améliorer la concordance. Il est à noter que le kappa calculé est réalisé sur des typologies à concordances partielles et de ce fait sous-évalue légèrement la concordance.

Tableau 2. Matrice de confusion entre la cartographie fine photo-interprétation (en lignes) et la typologie GHC/EBONE réalisée sur le terrain (en colonnes). Indice de concordance Kappa = 0,48.

Carto Fine vs GHC	CUL/CRO	CUL/WOC	FPH/CON	FPH/DEC	FPH/DEC/CON	FPH/DEC/EVR	FPH/EVR	FPH/EVR/CON	FPH/EVR/NLE	HER	TMP/DEC	TMP/EVR	TMP/EVR/CON	TMP/EVR/NLE	TMP/NLE	Total général
CUL/CRO	1															1
CUL/SPA		1														1
CUL/WOC		31								1						32
FPH/CON			17					4				2		1		24
FPH/DEC				9			2									11
FPH/DEC/CON			1		1			1								3
FPH/DEC/EVR				6		1	4					1				12
FPH/EVR			1	3			11					5				20
FPH/EVR/CON					1			4				1				6
HER	1									5		4				10
ROC										2						2
TMP/DEC				1			3			4	2					10
TMP/DEC/EVR				1					1	5		4	1	1		13
TMP/EVR			2	1			5			4	1	15		1	1	30
TMP/EVR/CON			1									1			1	3
Total général	2	32	22	21	2	1	25	9	1	21	3	33	1	3	2	178

4.2.3 Cartographie régionale affinée

La cartographie fine par photo-interprétation manuelle est lourde et ne pourrait pas être facilement réalisée au niveau régional avec un coût raisonnable. Nous sommes partis de l'hypothèse que différentes couches de données cartographiques disponibles en région PACA pouvaient être combinées pour réaliser une carte d'occupation du sol affinée en termes de résolution spatiale et de résolution thématique. Ainsi, nous avons combiné la carte OCSOL 2006, la couche végétation de la BD TOPO IGN, la couche V1 de L'IFN, la couche route de la BD Topo, la couche hydrologique de la base de données Carthage et nous avons réalisé à partir de la couche "bâti" de l'IGN une couche améliorée de délimitation des zones urbaines.

L'objectif était de réaliser un modèle sous ArcGis (Model Builder) qui permette de réaliser en routine sur l'ensemble de la région PACA une nouvelle cartographie thématique qui aura une unité minimale de cartographie variable entre 2000 m² et 2,5 ha selon les thèmes. Les thèmes les plus fins sont les couches forestières et les zones bâties.

Les premiers essais montrent que la cartographie régionale affinée se rapproche de la cartographie fine manuelle et permettrait de réaliser des analyses de connectivité à des échelles fines (Figure 6).



Figure 6. Zoom sur un secteur de la Dracénie pour le thème forêt pour comparer les différentes cartographies : à gauche OCSOL PACA, au milieu cartographie affinée, à droite cartographie fine manuelle.

5 Sélection et profilage des espèces

5.1 Critères de sélection permettant d'établir une liste d'espèces

5.1.1 Critère 1

- L'espèce n'est ni trop généraliste ou commune – niche trop large ou habitat commun (trop représenté / taches adjacentes), ni trop endémique ou spécialiste – niche trop étroite ou habitat restreint géographiquement

Pour exécuter une analyse de la connectivité correcte, il faut un nombre de taches d'habitat suffisant et des taches suffisamment distinctes les unes des autres.

- L'espèce n'a pas un comportement trop particulier qui nécessiterait un traitement fin à part : ex. *Bufo bufo* qui a fait l'objet de plusieurs publications, fines et élaborées ;

5.1.2 Critère 2 (en cas de catégories d'habitat autres que les grandes classes pré-remplies)

- L'habitat de l'espèce doit être facilement perceptible, c'est-à-dire exister dans les cartographies/nomenclatures existantes ou par croisement de celles-ci, donc sans travail de redéfinition/affinage de la nomenclature ;

5.1.3 Critère 3 : l'espèce doit avoir une représentation à l'échelle régionale

- L'espèce doit être présente dans toute la région ou dans différentes parties de la région, ou être présente au moins en dehors des territoires cibles.

Pour les espèces à distribution plus réduite : ex. espèces montagnardes, espèces du littoral ; les garder à condition qu'avec plusieurs espèces, cela permette de considérer plusieurs types de territoires de la région, ex. quelques espèces du littoral + quelques espèces montagnardes = espèces d'intérêt pour la région ?

- Un critère du nombre de mailles SILENE où l'espèce a été observée devra être appliqué : on pourrait par exemple fixer le seuil de rejet à moins de 15% des mailles SILENE de la région (soit l'équivalent de 1 département sur 6).
- Il faut aussi appliquer un seuil d'occurrence (nombre de relevés où l'espèce a été observée) sur les bases Silène et Ecomed : un seuil de 100 (?) occurrences paraît nécessaire
- Il faut enfin veiller à ce qu'une partie d'entre elles soit aussi présente sur les territoires cibles.

5.1.4 Critère 4 : l'espèce doit avoir une forte représentation à l'échelle du territoire cible

- l'espèce est principalement présente sur le territoire cible (ou à proximité), par rapport au reste de la région (esp. non traitée à l'échelle régionale) ;
- si ce n'est pas le cas, l'espèce présente des exigences écologiques qui justifient un traitement à l'échelle territoriale : habitat mal défini/confondu mais espèce importante ou habitat "fin" non appréhendable sur les cartographies existantes (nécessitant une redéfinition de la cartographie habitat et/ou un échantillonnage sur le terrain ;

Disposer d'espèces communes aux deux listes (régionales et territoriales) aura pour but de comparer l'apport d'une typologie plus fine des habitats par rapport à l'existant (en restant à l'échelle territoire), ou de déterminer et valider la présence de l'espèce (terrain à privilégier sur le territoire).

L'application des critères ci-dessus a permis d'aboutir à une liste de 20 à 50 espèces sur lesquelles une recherche bibliographie approfondie a été effectuée.

5.1.5 Critère 5 : représentativité des espèces et des habitats

- Les espèces choisies doivent être représentatives de la région PACA (compromis à trouver entre espèces inféodées à la région et espèces fréquentes ;
- Les principaux habitats de la région doivent être représentés et aussi les plus typiques à condition d'être suffisamment présent (nb. de taches, recouvrement géographique).

5.1.6 Critère 6 : représentativité des distances de dispersion et/ou des taxons pour la généralisation des résultats

- La gamme de dispersion doit être étendue ;
- Un ensemble de taxons doit être présent (mammifères, oiseaux, insectes, amphibiens ou reptiles...), mais en respect des autres critères (critère 1 : particularité de l'espèce).

5.2 Constitution de la base "profilage des espèces"

Rq : procéder en 2 étapes pour constituer une base utilisable. La première où les informations sont collectées ; la deuxième où à partir de la diversité de l'information collectée, on synthétise, harmonise et formalise (création du nb. de champs nécessaires, labels et contenus...).

5.2.1 Protocole

Les informations sont à rechercher dans différentes sources : études régionales ou en contexte similaire à privilégier dans tous les cas, WOS, SCOPUS, Google Scholar, mais aussi dans la littérature grise : rapports, recherche internet. D'autres sources à consulter : les 38 espèces trame verte et bleue dont 4 en PACA (<http://www.trameverteetbleue.fr/documentation-outils/syntheses-bibliographiques-especes>, l'IUCN, l'INPN, pour les reptiles : <http://www.reptile-database.org/> ; les amphibiens <http://amphibiaweb.org/search/index.html> ; infos avec citations y compris pour les espèces européennes.

Il est important de donner pour chaque espèce les références utilisées (ref.esp), et de mentionner la référence utilisée (ref.trait) lorsque cela concerne un trait particulier. Il faut rechercher l'information dans plusieurs études pour juger si l'information est concordante.

Utiliser les nomenclatures suivantes :

- plantes : Tela Botanica, BDNFF et BDNBE <http://www.tela-botanica.org/page:eflore> ou base plantes européennes <http://www.emplantbase.org/information.html> ;
- faune : <http://www.faunaeur.org/index.php>

Noter : genre, espèce, famille, ordre et classe avec version et date accès à la base.

5.2.2 Informations de base

- le nombre de mailles Silène occupées

- le nombre d'occurrence Silène
- un extrait de la carte (si possible)
- les coordonnées Silène
- le nombre d'occurrence et les coordonnées Ecomed
- un extrait de la carte Ecomed (si possible)
- la nature de l'habitat en classes simplifiées suivantes : forêt, garrigue, prairies/pelouses, cultures, milieux humides ; si plusieurs habitats, classement grossier selon l'importance pour l'espèce
- dispersion en "classe" : faible, moyenne, forte (ordre de grandeur en m plutôt)

5.2.3 Habitat(s) de l'espèce

- donner l'habitat de l'espèce : de préférence une description des exigences écologiques
- indiquer si possible un gradient de préférence lorsque l'espèce fréquente plusieurs habitats : l'habitat (s) que l'espèce fréquente le plus (là où l'espèce est la plus présente) sera noté 1, puis 2 pour l'habitat (s) moins fréquenté, 3 pour le peu fréquenté... Distinguer autant de classes que nécessaire mais les grouper autant que possible. A discuter selon ce que l'on est capable de préciser dans la définition de l'habitat (carto) ;
- préciser si c'est une espèce d'intérieur d'habitat (et la distance à partir de laquelle on la trouve = zone tampon, si mentionnée) ;
- préciser si l'habitat varie beaucoup en fonction du stade (juvénile et adulte) ou de la période (reproduction, saison hivernale...), ou de la fonction (gîte, alimentation, reproduction...);
- ressources alimentaires (type d'alimentation) ;
- préférence en termes de densité et hauteur de végétation ;
- sensibilité à la gestion et au dérangement ;
- degré de xérophilie (aride à perhumide) ;
- pour les végétaux : valeurs indicatrices environnementales (quelle base de données pour la région méditerranéenne ? bases existantes en forêt Ecoplant, ou plus continentale (Bioflor, Leda, Ellenberg...)) ;
- indiquer les éléments de l'habitat favorable : ex : sol nu, cailloux, blocs rocheux, poches d'eau...
- préciser les habitats évités ou défavorables, en mentionnant l'importance de cette évitement si cela est donné ;

Dans tous les cas, collecter autant d'informations que possibles. Par ex. la topographie (pente) peut être un frein aux déplacements.

5.2.4 Distance de dispersion

La donnée peut être hétérogène selon l'espèce, mais il ne s'agit pas des déplacements journaliers ni des migrations, mais de dispersion inter-populations (*cf.* fiche MNHN-SPN sur le chat sauvage ou le pipit farlouse pour mieux comprendre). Trouver plusieurs références concordantes. Conserver les données uniquement lorsqu'il y a eu pour les animaux du radio-pistage, de la génétique des populations (*i.e.* distance dispersion mesurée).

- distance maximale observée (à recueillir au minimum) ;
- distance moyenne ou médiane ;
- distinguer les distances de dispersion si elles sont différentes entre stade adulte et juvénile ;
- la distance de dispersion dite annuelle peut être notée si elle est donnée (territoire annuel : reproduction, alimentation, hivernage) ;

Collecter autant d'informations que possible et préciser à quoi cela renvoie : dans tous les cas, rechercher la probabilité associée à la distance.

5.2.5 Viabilité de la population : taille et superficie

Si possible, préciser le nombre d'individus et la superficie nécessaires pour assurer le devenir d'une population. Cette information pourra être utilisée en remplacement d'infos précises sur la distance de dispersion.

5.2.6 Domaine vital

Si possible, préciser la taille du domaine vital pour un individu (souvent distinction entre mâle et femelle). Cette information pourra être utilisée en remplacement de la distance annuel de dispersion ou de la viabilité de la population.

5.3 Résultats de la sélection et base de profilage des espèces

L'application des différents critères et des discussions entre tous les partenaires du projet a permis d'aboutir à une liste de **26 espèces animales** sur lesquelles *Ecomed* a effectué une recherche bibliographique approfondie, avec l'appui d'Irstea (Tableau 3). Un travail complémentaire a été effectué par l'IMBE sur la flore. Un extrait synthétique des informations pour trois espèces est fourni dans le Tableau 4. Un exemple de fiche détaillée est donné pour le lézard ocellé (*Timon lepidus*).

Tableau 3. Liste des 26 espèces de la région PACA sélectionnées pour effectuer une recherche bibliographique approfondie sur la biologie, l'écologie et les capacités de dispersion.

Nom scientifique	Nom français	Taxon
<i>Espèces forestières</i>		
<i>Accipiter gentilis</i>	Autour des palombes	Oiseau
<i>Lophophanes cristatus</i>	Mésange huppée	Oiseau
<i>Cerambyx cerdo</i>	Grand Capricorne	Insecte
<i>Zamenis longissimus</i>	Couleuvre d'Esculape	Reptile
<i>Martes martes</i>	Martre des pins	Mammifère
<i>Apodemus sylvaticus</i>	Mulot sylvestre	Mammifère
<i>Sciurus vulgaris</i>	Écureuil roux	Mammifère
<i>Autres espèces</i>		
<i>Emberiza hortulana</i>	Bruant ortolan	Oiseau
<i>Anthus campestris</i>	Pipit rousseline	Oiseau
<i>Athene noctua</i>	Chevêche d'Athéna	Oiseau
<i>Sylvia undata</i>	Fauvette pitchou	Oiseau
<i>Oenanthe hispanica</i>	Traquet oreillard	Oiseau
<i>Sylvia cantillans</i>	Fauvette passerinette	Oiseau
<i>Cisticola juncidis</i>	Cisticole des joncs	Oiseau
<i>Lullula arborea</i>	Alouette lulu	Oiseau
<i>Miniopterus schreibersii</i>	Minioptère de Schreibers	Mammifère
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	Petit Rhinolophe	Mammifère
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Grand Rhinolophe	Mammifère
<i>Myotis bechsteinii</i>	Murin de Bechstein	Mammifère
<i>Lacerta bilineata</i>	Lézard vert occidental	Reptile
<i>Timon lepidus</i>	Lézard ocellé	Reptile
<i>Malpolon monspessulanus</i>	Couleuvre de Montpellier	Reptile
<i>Psammodromus hispanicus</i>	Psammodrome d'Edwards	Reptile
<i>Zerynthia rumina</i>	Proserpine	Insecte
<i>Prionotropis hystrix azami</i>	Criquet hérisson	Insecte
<i>Zerynthia polyxena</i>	Diane	Insecte

Tableau 4. Extrait de la base de profilage des espèces pour trois espèces forestières : Autour des palombes, Mésange huppée et Grand Capricorne.

Nom scientifique	Nom français	Taxon	Capacité de dispersion	Domaine vital	Régime alimentaire principal	Habitats préférentiels
<i>Accipiter gentilis</i>	Autour des palombes	Oiseau	<ul style="list-style-type: none"> - Distance de dispersion des immatures : plusieurs diz. de km du lieu de naissance - Distance moyenne du nid : 343 m (max. 3090 m pour un mâle) pour couples urbains - Distance moyenne entre sites de chasse et site de nidification : 669 m (couples urbains) - Distance parcourue par des autours urbains : 6-15 km / jour - Distance de dispersion juvénile chez les mâles : 80 km (médiane) - Distance de dispersion juvénile chez les femelles : 34,5 km (médiane) - Distance de dispersion chez les mâles adultes de leur lieu de naissance : 49 km (médiane) - Distance de dispersion chez les femelles adultes de leur lieu de naissance : 64 km (médiane) 	<ul style="list-style-type: none"> - Taille du territoire : 3000-4000 ha (le plus souvent) - Taille du domaine vital : 3000-5000 ha - Taille du domaine vital en Allemagne : 500-6400 ha - Taille du domaine vital d'un couple en Amérique : 3500 ha en moyenne - Superficie moyenne visitée : 863 ha - Taille moyenne du domaine vital : 421 ha - Taille maximale du domaine vital en ville (couples urbains) : 1000 ha 	Oiseaux (90%), mammifères (8,4%), insectes et reptiles (1,6%)	Massifs forestiers de grande étendue
<i>Lophophanes cristatus</i>	Mésange huppée	Oiseau	<ul style="list-style-type: none"> - Distance de dispersion des jeunes : 10 à 70 km au maximum - Distance de dispersion forcée (après tempêtes) : < 3 km (max. : 5,5 km) - Distance du nid pour l'alimentation : 15-250 m 	<ul style="list-style-type: none"> Taille du territoire dans les forêts de résineux : 2-2,5 ha Taille du territoire d'alimentation : 3,6 ha 	Insectes et araignées, semences et graines (en hiver)	Typique des forêts d'épicéas, de sapins, de pins et à un moindre degré de mélèzes
<i>Cerambyx cerdo</i>	Grand Capricorne	Insecte	<ul style="list-style-type: none"> - Distance de dispersion des larves : jusqu'à plusieurs décimètres - Faible pouvoir de dispersion 		xylophage (larves), phytophage, fruits mûrs et sève (adultes)	Milieux comportant des chênes relativement âgés, des milieux forestiers mais aussi des arbres isolés

Exemple de fiche pour le Lézard ocellé *Timon lepidus* (Daudin, 1802)

A- Habitat de l'espèce

Le Lézard ocellé a été observé à 1200 m d'altitude dans les Alpes-Maritimes et à 1000 m dans les Bouches-du-Rhône. La plupart des paysages secs méditerranéens lui conviennent, en dehors des forêts denses et des zones de grandes cultures totalement dépourvues d'abris. Sur le plan climatique, on le rencontre depuis l'étage thermo-méditerranéen aride (température moyenne de janvier supérieure à 3°C avec des précipitations annuelles inférieures à 400 mm) jusqu'au supra-méditerranéen per-humide (températures moyennes de janvier comprises entre -3 et 0°C avec des précipitations annuelles pouvant excéder 1500 mm). Les arbres caractéristiques de ces étages climatiques sont l'olivier et le pistachier lentisque pour l'étage thermo-méditerranéen ; le chêne vert, le pin d'Alep, le genévrier oxycède pour l'étage méso-méditerranéen, et le pin noir, le pin sylvestre et les chênes à feuillage caduque (chêne pubescent dans le sud de la France) pour l'étage supra-méditerranéen. Dans le sud de la France, il se rencontre dans les steppes caillouteuses de la Crau ou de la plaine du Roussillon, dans les garrigues et maquis peu arborés, dans les escarpements rocheux littoraux (Calanques marseillaises), dans les vergers secs d'oliviers et d'amandiers, sur les crêtes ventées des montagnes et dans les gorges encaissées telles que les gorges du Tarn. Il manque dans les zones de marais, les prairies humides et les forêts denses (Cheylan et Grillet 2004, Mateo et Cheylan 2004, Pottier 2001, Vacher & Geniez 2010).

Préfère les endroits plutôt secs et buissonneux avec de nombreux refuges, mais parfois rencontré sur des terrains plus rocheux ou dans des zones sableuses. Parfois observé se chauffant au soleil sur le bord des routes. Essentiellement terrestre, mais grimpe aisément aux rochers et aux arbres (Arnold *et al.* 2004).

Dans les parties méditerranéennes de sa distribution, il occupe la plupart des habitats, avec une prédilection marquée pour les milieux secs peu arborés, de type pelouse ou garrigue basse, bien pourvus en amas de pierres, murets, affleurements rocheux. Les espèces végétales qui caractérisent le mieux son habitat sont alors le Brachypode rameux, le Thym, le Romarin, le Chêne kermès, le Chêne vert, les cistes et les filaires. Il vit, parfois voire souvent dans certaines régions, en association étroite avec le Lapin de garenne qui lui offre à la fois des gîtes sûrs (terriers) et une végétation rase favorable à ses activités de chasse (Geniez & Cheylan 2012).

Le Lézard ocellé est un hôte typique des milieux ouverts méditerranéens (Cheylan & Grillet, 2003 ; Grillet *et al.*, 2006). Il occupe en général les milieux secs, dégagés et bien ensoleillés : broussailles, garrigues, vignes, oliveraies, vieux murs et rochers (Le Garff, 1991). Il se rencontre donc dans les steppes caillouteuses de la Crau ou de la plaine du Roussillon, les escarpements rocheux littoraux des Calanques marseillaises ou encore dans les gorges encaissées telles que les gorges du Tarn (Grillet & Cheylan in Vacher & Geniez, 2010). Dans le Lot, l'espèce est liée aux milieux ouverts steppiques tels que les pelouses sèches piquetées de ligneux bas et de landes semi-fermées (Cheylan & Grillet, 2003). Il fréquente aussi les pelouses silicicoles ainsi que les dunes côtières en Charente-Maritime (Cheylan & Grillet, 2003). En Provence cristalline, il est assez abondant dans le massif des Maures, les forêts claires de chênes-lièges et tout spécialement dans les zones incendiées (Thirion & Doré, 2011). Sur l'île d'Oléron, il fréquente les milieux dunaires non arborés et plus particulièrement les dunes grises (Grillet & Cheylan in Vacher & Geniez, 2010).

Ses gîtes peuvent prendre la forme de pierres, de murs de pierres ou de terriers de Lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus, 1758)) (Grillet, 2008 ; Thirion & Doré, 2011), de souches ou d'anfractuosités (Ewald in Castanet & Guyetant, 1989 ; Diaz *et al.*, 2006). Le Lézard ocellé peut aussi utiliser, pour gîte, des constructions anthropiques comme des blockhaus, des pistes en ciment ou des terrasses (Cheylan & Grillet, 2004 ; Lesclaux, inedit in Thirion & Doré, 2011).

B- Distance de dispersion & domaine vital

La période dite active s'étend de début mars à la mi-novembre environ avec une intensité maximale en mai et juin. En mars, les sorties sont assez réduites et se limitent le plus souvent à un comportement de régulation thermique à proximité immédiate du gîte. En avril, l'activité devient un peu plus régulière mais reste concentrée vers le milieu de la journée. C'est surtout à partir de la deuxième moitié d'avril et au cours du mois de mai, lorsque les périodes ensoleillées augmentent et que les conditions météorologiques se stabilisent, que le rythme journalier s'accroît. Durant cette période, le comportement de thermorégulation occupe toujours plusieurs heures, mais il est relégué aux heures du matin et du soir. Le reste de la journée, le Lézard ocellé le consacre à rechercher sa nourriture ou un partenaire sexuel. En juin, les besoins thermiques deviennent accessoires. Le lézard peut alors effectuer des déplacements plus importants qui peuvent atteindre 250 à 300 m (Cheylan et Grillet 2004). Le Lézard ocellé est un animal plutôt solitaire, réputé peu tolérant vis-à-vis de ses congénères. Dans les régions continentales portugaises, Vicente (1989) présente le Lézard ocellé comme une espèce utilisant un vaste domaine vital, où les mâles sont très agressifs avec les autres individus du même sexe. Ces domaines vitaux comprennent en général un abri central, lequel est complété par des abris secondaires servant de refuges ponctuels (Cheylan et Grillet 2004).

Son domaine vital peut avoisiner 200 m² (Cheylan 1984).

Le Lézard ocellé est relativement sédentaire. Dans la presqu'île du Cap-Ferret (Gironde) les Lézards ocellés, qui s'abritent sous des plaques de béton de pistes allemandes, ne s'éloignent qu'exceptionnellement de plus de 5 m de leur abri (Grisser, *comm. pers.*). Un jeune mâle d'un an suivi 2 années consécutives, a exploité un domaine vital d'environ 40 m² ; tandis qu'un mâle adulte est resté dans une zone de 200 m² environ pendant 15 jours (Bischoff *et al.* 1984).

Une étude menée par Salvador *et al.* (2004) en Espagne indique des domaines vitaux compris entre 2 800 et 5 844 m² pour les femelles (100 % des points) et entre 1 424 et 22 106 m² pour les mâles (100 % des points). La différence est significative entre les sexes ainsi que selon le poids des individus. Ceci semble aller dans le sens que les plus vieux individus (les plus grands donc a priori les plus lourds) défendent leur territoire et possèdent un domaine vital plus petit que les individus les moins lourds, les plus jeunes.

Le Lézard ocellé hiberne 3 à 4 mois (de mi-novembre à mi-mars) dans un terrier assez profond qu'il creuse dans le sol, ou parmi les enchevêtrements de souches et de bois morts (Le Garff, 1991 ; Thirion & Doré, 2011). L'hibernation peut cependant être interrompue lors de périodes particulièrement chaudes (Thirion & Doré, 2011).

La période d'activité couvre 8 à 9 mois, de mars jusqu'à mi-novembre avec une intensité maximale en mai et juin qui correspond à l'accouplement (Cheylan & Grillet, 2004 ; Mateo, 2004). Toutefois, cette période peut varier selon les sites, la température et les conditions météorologiques (Mateo, 2004).

En raison de son caractère ectotherme (nécessité d'une thermorégulation via l'extérieur), le rythme circadien du Lézard ocellé varie fortement au fil du rythme circanien :

- En mars, les sorties sont assez réduites et se limitent le plus souvent à un comportement de régulation thermique à proximité immédiate du gîte (Cheylan & Grillet, 2004) ;

- En avril, l'activité devient plus régulière, mais reste concentrée en milieu de journée (Cheylan & Grillet, 2004) ;

- En mai et juin, comme les conditions météorologiques se stabilisent, le rythme journalier s'accroît (Cheylan & Grillet, 2004). Les individus passent de longues heures à thermoréguler en début et en fin de journée, tandis que le milieu du jour est consacré à la recherche de nourriture ou d'un partenaire (Cheylan & Grillet, 2004 ; Thirion & Doré, 2011). L'unique ponte à lieu 3 semaines environ après l'accouplement et les oeufs sont déposés dans une petite cavité de 7 à 9 cm de profondeur creusée par la femelle (Cheylan & Grillet, 2004).

A cette époque, les besoins de régulation thermique devenant accessoires, le Lézard ocellé a plus de temps pour vagabonder et peut s'aventurer sur des distances de 250 à 300 m (Cheylan & Grillet, 2004). Sur l'île d'Oléron, on estime que les distances de déplacements journaliers moyens durant le printemps se situent entre 26 et 101 m pour les mâles et entre 11 et 15 m pour les femelles et un déplacement de 490 mètres en une journée a même été observé chez un mâle (Thirion *et al.*, 2008 in Thirion & Doré, 2011);

- En juin-juillet, si les températures sont trop élevées, les individus peuvent se réfugier dans leur gîte aux heures les plus chaudes de la journée (Thirion & Doré, 2011 ; Grillet & Cheylan in Vacher & Geniez, 2010). Un jeune mâle suivi dans le sud de la France a été observé quittant son gîte à 7 h du matin pour thermoréguler pendant 2 ou 3 h puis se retirant dans son gîte de midi jusqu'à 16h-18h30 avant de redevenir actif jusqu'au coucher du soleil (Cheylan & Grillet, 2004) ;

- En août, l'activité se concentre plus encore le matin pour être assez réduite l'après-midi (Cheylan & Grillet, 2004) ;

- En septembre, l'activité journalière diminue fortement et l'activité de thermorégulation reprend de l'importance jusque vers la fin octobre où commencera le repos hivernal (Cheylan & Grillet, 2004). Les jeunes semblent avoir une activité automnale plus importante que les adultes (Cheylan & Grillet, 2004).

Dans la Crau, il est fréquent que les jeunes naissent dans les zones nues éloignées des sites occupés par les adultes (Cheylan & Grillet, 2004). Les femelles s'éloignent en effet des lieux qu'elles fréquentent habituellement pour déposer leurs œufs (Cheylan & Grillet, 2004). Ce comportement pourrait être une adaptation face au cannibalisme des adultes envers les jeunes (Cheylan & Grillet, 2004). Ces juvéniles se déplacent alors peu jusqu'au printemps suivant (Cheylan & Grillet, 2004). Ce n'est qu'à partir de mai-juin, lorsqu'ils auront acquis une certaine taille, qu'ils se disperseront hors de leur zone de naissance (Cheylan & Grillet, 2004). Cette situation amène ainsi à une ségrégation spatiale entre les jeunes Lézards ocellés de moins d'1 an et les individus plus âgés (Cheylan & Grillet, 2004).

C- Viabilité de la population

Les données concernant les densités sont très hétérogènes : 12,5 individus/ha en moyenne dans la cordillère Cantabrique, 1,1 à 40,8 individus/ha vers Madrid et entre 1 et 58 individus/ha au Portugal (Pérez-Mellado 1997). En 1977, Allen (*in* Bischoff *et al.* 1984) donnait des chiffres allant de 60 individus/ha dans la Serra de Cintra, au Portugal, à 18-34 individus/ha sur deux autres sites. Les densités de 30, 40 ou 60 individus à l'hectare sont très probablement surévaluées. Elles correspondent le plus souvent à des concentrations ponctuelles dans le temps ou dans l'espace et non à des valeurs moyennes calculées pour l'ensemble d'une population. En Crau, 176 individus différents âgés de un an et plus ont pu être capturés sur environ 40 ha, soit une densité minimale de 4,4 individus par hectare (Mateo et Cheylan 1997).

Les plus fortes densités continentales observées sont de 60 à 52 individus/ha, près de Madrid (Mateo, 2004). En France, les densités de population semblent nettement plus faibles. Ainsi, la densité de Lézard ocellé dans la plaine de Crau était estimée à 6,2 individus/ha entre 1992 et 1993 (Mateo & Cheylan, inédit in Doré *et al.*, 2011). C'est sans doute la plus importante population française observée à cette époque (Cheylan & Grillet, 2005). Depuis, celle-ci a depuis subi un déclin drastique et se maintient à des densités très basses (Cheylan & Grillet, 2005).

Si l'on considère un effectif minimum de 500 individus et une densité de 8 individus par hectare, une surface théorique de 60 ha semble nécessaire au maintien à moyen terme d'une population isolée de Lézard ocellé (Cheylan & Grillet, 2004). Cette base théorique de 500 individus (Franck & Soulé 1980 in Cheylan & Grillet, 2004) doit cependant être prise avec prudence, notamment parce que tous les individus d'une population ne participent pas à la reproduction (Cheylan & Grillet, 2004). En réalité, il est très difficile d'estimer les conditions minimales nécessaires à la survie d'une population de Lézard ocellé (Cheylan & Grillet, 2004).

D- Bibliographie

- Vacher J.-P. & Geniez M. (coords), 2010 – Les reptiles de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. Biotope, Mèze (Collection Parthénope) ; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 544 p.
- Arnold N., Ovenden D., Danflous S. & Geniez P. (2004). Le guide herpéto : 199 amphibiens et reptiles d'Europe. Edition Delachaux et Niestlé, 288 p.
- Pottier G. (2001). Répartition et habitat du Lézard ocellé *Lacerta lepida* Daudin, 1802 sur les Causses du Lot. Document Interne. Nature Midi Pyrénées, DIREN Midi Pyrénées, Conseil Régional Midi-Pyrénées et Conseil Général du Lot, Toulouse, 144 p.
- Mateo J.A. et Cheylan M. (1997) - *Lacerta lepida*. In GASC et coll. (éds): "Atlas of Reptiles and Amphibians of Europe". S.E.H., MNHNP, 246-247.
- Cheylan, M. et Grillet, P. 2004 – *Le Lézard ocellé*. Eveil Nature. Editions Belin. 95 p.
- Vicente L. A. (1989) - Sobre a história natural dos Répteis da ilha Berlenga a síndrome de insularidade. - Thèse de Doctorat, Universidade de Lisboa, 487 p.
- Pérez-Mellado V. (1998). « *Lacerta lepida* Daudin 1802 ». In : Fauna iberica, vol. 10 Reptiles, Salvador A. (coordinateur), Fauna iberica, Museo Nacional de Ciencias Naturales. Consejo Superior de Investigación Científicas, Madrid, pp. 198-207.
- Bischoff W., Cheylan M. et Böhme W. (1984) - *Lacerta lepida* Daudin 1802 - Perleidechse. In BÖHME W. (éd.) "Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas". Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, Band 2/1, II : 181-210.
- Cheylan M. (1984) - Croissance et détermination de l'âge chez le lézard ocellé (groupe *Lacerta lepida*, Sauria, Lacertidae) de France et du Maroc à partir de la squeletteochronologie. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 44 : 29-37.
- Cheylan M. (1984) - Les Reptiles du Languedoc-Roussillon : remarques d'ordre biogéographique et écologique. *Le Guêpier (Bull. G.R.I.V.E., Montpellier)*, 1 : 1-7.
- Geniez P. & Cheylan M. (2012). Les amphibiens et les reptiles du Languedoc-Roussillon, Atlas biogéographique. Ed. Biotope, 352 p.
- Bischoff W., Cheylan M. et Böhme W. 1984. *Lacerta lepida* Daudin 1802. In Böhme, W ed, Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Vol 2(1), Aula-Verlag. Wiesbaden : 181-210.
- Salvador A., Veiga J. P. et Esteban, M. 2004. Preliminary data on reproductive ecology of *Lacerta lepida* at a mountain site in Central Spain. *Herpetological Journal*, 14: 47-49.
- Cheylan M. & Grillet P. (2003). Le Lézard ocellé en France. Un déclin important. *Le courrier de la nature*. Numéro 204. Pages 25-31.
- Grillet P., Cheylan M. & Dusoulier F. (2006). Évolution des habitats et changement climatique : quelles conséquences pour les populations de Lézard ocellé, *Lacerta lepida* (Saurien, Lacertidés), en limite nord de répartition ?. *Ecologia mediterranea*. Numéro 32. Pages 63-72.
- Le Garff B. (1991). Les amphibiens et les reptiles dans leur milieu. Éditions Bordas. Baume-les-Dames. 246 pages.
- Thirion J.-M. & Doré F. (2011). Plan National d'Actions, Lézard ocellé *Timon lepidus* (2012-2016) - Version de janvier 2012 non soumise à consultation. Direction régionale de l'environnement, de l'aménagement et du logement de Poitou-Charentes. 138 pages.
- Grillet P. (2008). Biologie des extinctions et changements globaux : apport du Lézard ocellé *Lacerta lepida*, Daudin, 1802. Diplôme de l'École Pratique des Hautes Etudes, Montpellier.
- Castanet J. & Guyétant R. (coord.) (1989). Atlas de répartition des amphibiens et reptiles de France. Société herpétologique de France. Paris. 191 pages.
- Diaz J.-A., Monasterio C. & Salvador A. (2006). Abundance, microhabitat selection and conservation of eyed lizards (*Lacerta lepida*) : a radiotelemetric study. *Journal of zoology*. Numéro 268. Pages 295-301.
- Mateo J.-A. (2004). Lagarto ocelado - *Lacerta lepida*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Carrascal, L. M., Salvador, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Cheylan M. & Grillet P. (2005). Statut passé et actuel du Lézard ocellé (*Lacerta lepida*, Sauriens, Lacertidés) en France. Implication en termes de conservation. *Vie et milieu*. Volume 55. Pages 15-30.

6 Synthèse des approches récentes d'analyse de la connectivité des réseaux écologiques

6.1 Qu'est-ce que la connectivité et comment l'analyser ?

La notion de connectivité des habitats est un concept assez récent et issu principalement de l'écologie du paysage. Il repose sur l'hypothèse que la fragmentation des paysages exacerbe les déplacements des individus entre les taches d'habitats tant pour assurer la survie individuelle (reproduction, alimentation, repos...), que celle de l'espèce par le maintien d'échanges (de gènes) inter-populationnels (métapopulations). La connectivité ne peut être définie que d'un point de vue de l'espèce dans le sens où elle résulte de l'interaction entre une espèce et le paysage qu'elle occupe. Le degré de connectivité d'un paysage varie ainsi selon l'espèce considérée et sa capacité à l'utiliser et donc selon la composition et la configuration spatiale des habitats. Ainsi, un paysage donné n'aura pas la même connectivité pour une espèce à faible capacité de dispersion que pour une espèce à forte capacité ; et par exemple, une espèce forestière traversera plus difficilement un paysage composé d'habitats d'agriculture intensive qu'un paysage composé d'habitats contenant des éléments boisés. Bien que les questions liées à la connectivité puissent être assez fondamentales (recherche de patrons et de processus, fonctionnement des populations), celles-ci ont en général la particularité d'être particulièrement orientées vers la conservation et la gestion des habitats et des espèces, et les recherches sur la connectivité sont souvent très appliquées.

De nombreuses méthodes et outils ont été développés pour mesurer la connectivité des habitats à l'échelle du paysage, et selon Calabrese et Fagan (2004) ils peuvent être rattachés à trois grandes catégories, de la plus simple à la plus complexe : (1) la connectivité structurelle qui a pour objet le paysage puisqu'elle analyse les attributs paysagers tels que la taille des taches, leur nombre...; (2) la connectivité potentielle qui combine ces attributs et une information limitée sur la dispersion de l'espèce ; (3) la connectivité réelle qui repose sur l'observation des déplacements d'individus entre les taches, et donc sur une estimation réelle des liaisons entre les taches.

La connectivité réelle, bien que la plus informative, est aussi la plus coûteuse et la plus lourde à étudier (Figure 7), et ne peut être envisagée qu'à petite échelle. Elle s'appuie classiquement sur de la radio-télémetrie établissant le cheminement des individus, des méthodes de capture-marquage-recapture, ou sur des mesures du taux de colonisation ou d'immigration au niveau de la tache (lorsque les individus ne sont pas marqués). Elle peut aussi s'appuyer sur des données de génétique des populations qui renseignent sur la dispersion déjà réalisée des individus.

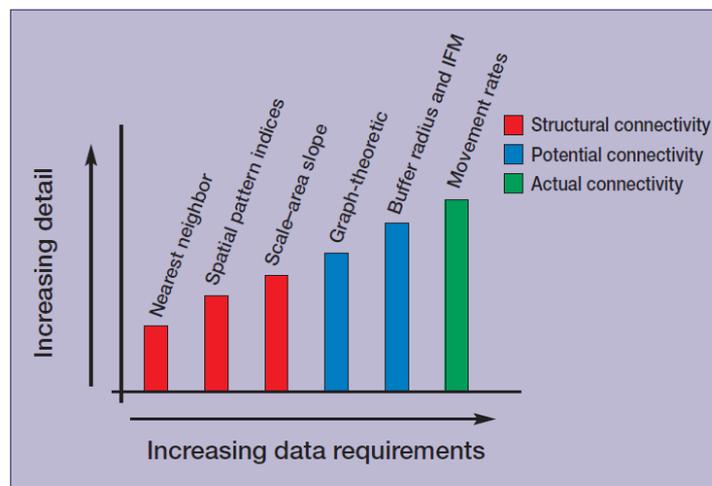


Figure 4. Schematic representation of the tradeoff between information content and data requirements among connectivity metrics. Both information content and data requirements increase going from nearest neighbor measures to actual movement rates. The embellishments to the metrics mentioned in the "modifications" section may alter the position of various metrics in the hierarchy, but in general, the tradeoff between information content and data requirements holds.

Figure 7. Compromis entre la quantité d'information à fournir au départ et la précision de l'information fournie à la sortie selon différentes méthodes, d'après Calabrese et Fagan (2004).

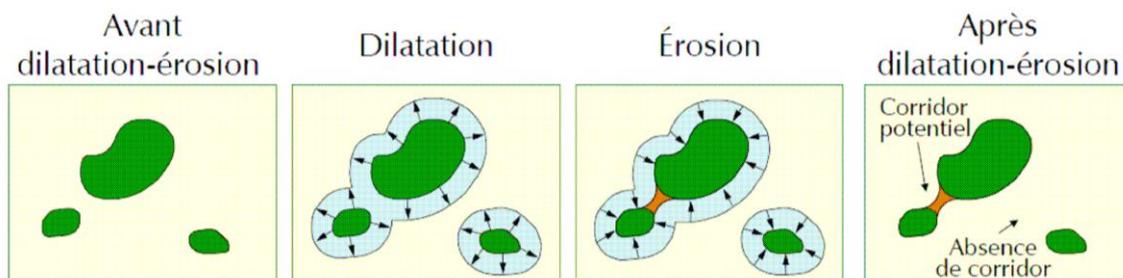


Figure 8. Procédure de dilatation-érosion de la tache pour déterminer l'emplacement de corridors entre les taches. D'après le Guide 2 pour la Trame verte et bleue (Allag-Dhuisme *et al.* 2010b).

La connectivité structurelle est la plus facile à collecter, mais a un intérêt très limité puisqu'elle ne tient pas compte des caractéristiques de l'espèce. La distance proximale (distance au plus proche voisin) a été largement utilisée car simple à obtenir, mais considérée comme un indice instable (*cf.* par ex. (Moilanen & Nieminen 2002)). La mise à disposition d'images aériennes et satellites, et l'utilisation d'outils SIG de plus en plus élaborés ont permis d'établir des cartographies et de calculer des données d'habitat spatialement explicites sur de grandes surfaces (ex. taille des habitats, nombre de taches, taille d'habitat-cœur, longueur de lisières...), mais ces indices restent difficile à relier avec la connectivité. Ainsi, Schumaker (1996) a regardé la corrélation entre types d'indices paysagers et succès de la dispersion, mais cette relation reste difficile à cerner et peut s'avérer instable selon le type de paysage ou le comportement de la dispersion (Tischendorf 2001). Pour généraliser ce type d'approche, il est nécessaire de mieux comprendre le lien entre ces indices et les mécanismes sous-jacents à la connectivité (démographie, dispersion, comportement). D'autres auteurs ont développé des approches différentes nécessitant seulement l'occurrence spatiale de l'espèce (données points ou maillage) sans données sur l'habitat. L'occurrence est calculée sur un raster pour différentes résolutions (changement du grain) ; puis, à partir de l'établissement de la courbe aire-échelle ("scale-area curve") représentant la surface de recouvrement de l'espèce en fonction du grain d'analyse, on déduit le niveau de fragmentation des populations (Kunin 1998 ; Fagan *et al.* 2002). Bien qu'elle ne nécessite pas de connaissances sur l'habitat de l'espèce, cette méthode est peu utilisée et doit être comparée avec des données de connectivité réelle.

La méthode de dilatation-érosion (Figure 8) telle qu'exposée dans le Guide 2 du Comop Trame verte et bleue (Allag-Dhuisme *et al.* 2010b) peut être considérée comme de la connectivité structurelle, dans le sens où c'est la trame qui est mise en avant plus que les spécificités de l'espèce. Bien que la distance de dilatation de la tache puisse être choisie en fonction de la distance de dispersion connue de l'espèce (demi-distance de dispersion en l'occurrence), cette méthode raisonne à l'échelle de la tache et de son voisinage mais pas au niveau du paysage global. De plus, seules les liaisons potentielles sont considérées pour la connectivité et non les taches elles-mêmes, ce qui conduit notamment à ignorer en grande partie l'écologie des espèces (qualité de la tache pour la population/individu, taille de la tache...).

La théorie des graphes intègre à la fois des indices d'habitat spatialement explicites et des données sur la dispersion des espèces, permettant l'étude de la connectivité potentielle. L'habitat de l'espèce est représenté par un ensemble de nœuds qui sont reliés entre eux par des liens. Ces liens sont modélisés de différentes manières selon le niveau d'information sur la dispersion qu'ils intègrent. La vision adoptée est celle d'un réseau d'habitats pour une région donnée dont on cherche à mesurer la connectivité pour une espèce (ou un ensemble d'espèces), c'est-à-dire la quantité d'habitat atteignable par l'espèce. Cette approche issue des mathématiques est utilisée depuis longtemps dans de nombreux domaines (réseaux de téléphonie, internet, réseaux d'infrastructures), mais ce n'est que depuis une dizaine d'années que son cadre conceptuel en écologie du paysage a été formalisé (Urban & Keitt 2001). Depuis, de nombreuses études ont utilisé la théorie des graphes pour développer des outils et des approches adaptés à l'écologie du paysage et aux questions de conservation des espèces.

Ce domaine de recherche appliquée est en plein développement pour appréhender au mieux la connectivité et répondre concrètement aux enjeux d'aménagement durable du territoire. La théorie des graphes offre un bon compromis entre l'investissement à fournir au départ (données d'entrée des modèles) et la qualité et la richesse de l'information fournie à la sortie (Figure 7). Elle est présentée comme un outil d'aide à la décision pour les choix d'aménagement du territoire, et la mise au point de logiciels gratuits tel *Conefor* (Saura & Torné 2009) l'a rendue accessible à l'ensemble des

scientifiques. Un des avantages de la théorie des graphes est sa souplesse d'utilisation car la modélisation peut s'effectuer avec peu ou beaucoup d'informations, avec des calculs au niveau de la tache ou du paysage, et ne nécessite pas de disposer des données d'occurrence de l'espèce.

Au contraire, les métriques d'incidence nécessitent généralement de connaître l'occurrence spatiale de l'espèce pour un grand nombre de taches, ce qui nécessite davantage de données d'entrée tout en restant dans le domaine de la connectivité potentielle. Cette information permet de mesurer l'incidence de chaque tache occupée sur l'ensemble de la population : par exemple on peut calculer la connectivité d'une tache cible comme fonction de la surface et du nombre de taches occupées dans un rayon donné (buffer paysager). Le modèle de métapopulation à fonction d'incidence (IFM) développé par Hanski (1994) et Hanski *et al.* (1996) couple ainsi l'occurrence spatiale de l'espèce au sein des taches avec une fonction de dispersion décrivant la diminution de la probabilité de dispersion avec la distance entre taches (caractérisées par leur surface). Les métriques d'incidence peuvent être toutefois calculées en l'absence de données d'occupation des taches par l'espèce (voir par ex. Moilanen & Hanski 2001) et se rapprochent alors de la théorie des graphes. Mais les approches restent différentes dans leur cadre conceptuel et leurs applications. L'IFM permet d'appréhender la capacité du paysage à héberger une métapopulation, ce qui peut être une information plus utile que la connectivité du paysage selon la question de conservation posée.

Au final, la théorie des graphes est une approche qui peut s'appliquer plus facilement à large échelle et pour différentes espèces. Elle repose sur une approche « réseau » et permet de distinguer les différents rôles de la tache au sein de celui-ci. C'est un outil très utile dans l'aide à la décision car elle permet de définir des priorités dans l'aménagement et la conservation des habitats^{1,2}.

6.2 La théorie des graphes en écologie du paysage et biologie de la conservation

6.2.1 Éléments de base sur la théorie des graphes

Urban et Keitt (2001) ont posé les concepts de la théorie des graphes pour la connectivité en écologie du paysage. De nombreux travaux ont depuis permis d'enrichir et d'approfondir la méthode d'analyse de la connectivité des habitats. Un graphe regroupe un ensemble de nœuds (« nodes ») qui représente les taches de l'habitat d'une espèce donnée dans un paysage donné. Cet habitat est donc important à délimiter et la théorie des graphes n'est pas le bon outil pour modéliser une espèce très généraliste. Le nœud est défini au minimum par les coordonnées spatiales de la tache, mais généralement aussi par la taille de la tache ; d'autres paramètres comme la qualité de l'habitat peuvent être ajoutés selon les informations dont on dispose et la finesse de l'analyse que l'on veut faire. Les nœuds sont reliés entre eux par des liens ou arêtes (« links », « edges » ou « boundaries ») dès lors qu'il y a une influence d'un nœud sur l'autre, on parle alors de graphes dirigés ou directionnels ; en cas d'influence mutuelle, on parle alors de graphes non dirigés ou bidirectionnels. Les flux entre les taches peuvent être abiotiques, par exemple la propagation du feu, ou biotiques, avec notamment la dispersion d'une espèce. Dans ce dernier cas, cela suppose un fonctionnement en métapopulations.

Au départ, l'utilisation de la théorie des graphes reposait surtout sur une vision binaire du paysage, l'espèce devant se déplacer au sein d'une matrice hostile pour atteindre une autre tache d'habitat. La modélisation des liens se fait alors de manière assez simple sur la base d'une distance euclidienne entre les taches, où la distance de lisière à lisière est préférée à la distance de centre à centre.

Une modélisation plus réaliste consiste à définir une probabilité de dispersion (p_{ij}) qui diminue en fonction de la distance de la tache à atteindre (d_{ij}) selon une relation qui peut être définie de différentes manières : classiquement une constante (θ) propre à la dispersion de l'espèce est intégrée tel que $p_{ij} = -e^{\theta d_{ij}}$ (Bunn *et al.* 2000). Dans ce cas, les liens sont dits pondérés. Des approches plus

¹ Nous ne présentons pas les modèles de populations spatialement explicites (SEPM) qui nécessitent beaucoup de données de départ (taux de dispersion, taux de mortalité...en lien avec le parasitisme et la prédation...), sont très lourds en termes de modélisation, et sont plutôt adaptés pour étudier la dynamique de la population. Une comparaison entre les SEPM et la théorie des graphes a montré que les deux méthodes présentaient les mêmes performances et que la théorie des graphes apportait même dans certains cas des informations supplémentaires (Minor et Urban 2007).

² Nous n'abordons pas l'ensemble des applications de la théorie des graphes en analyse spatiale car cela serait trop complexe et rendrait confus les points développés par la suite. Néanmoins, dans les analyses de chemin de moindre coût sur des données raster, l'algorithme utilise la théorie des graphes réduite à une cellule et ses voisins directs pour calculer le coût de déplacement cellule après cellule, sans que l'utilisateur ne s'en rende compte.

complexes permettent d'intégrer le paysage environnant les taches d'habitats en le considérant comme une mosaïque d'habitats plus ou moins perméables à l'espèce (cf. ci-après) ou en tenant compte du comportement de l'espèce. Par exemple, certaines espèces préfèrent se diriger vers des taches de meilleure qualité malgré un chemin plus coûteux à parcourir (Bowne *et al.* 2006).

La modélisation des taches d'habitat et de la dispersion d'une tache à l'autre, et donc du graphe, peut être ainsi très simple ou beaucoup plus complexe, nécessitant ainsi peu de données ou au contraire une très bonne connaissance de l'écologie de l'espèce. Cela dépend des données dont on dispose et des questions que l'on se pose.

Ensuite, de nombreux indices peuvent être calculés au niveau du paysage pour mesurer la connectivité globale du réseau, ou au niveau de la tache lorsque l'on cherche à mesurer l'importance de la tache pour le réseau selon différents critères. Des indices peuvent être calculés à un niveau intermédiaire si l'on est plus intéressé par les relations de voisinage c'est-à-dire à l'échelle de quelques taches proches (cf. Table 1 dans Rayfield *et al.* 2011).

6.2.2 Théorie des graphes et biologie de la conservation

Dans une optique de conservation de l'espèce, les objectifs sont généralement d'étudier la connectivité actuelle du paysage de manière à pouvoir évaluer les risques présents ou futurs. Les zones de fragilité du réseau peuvent être repérées pour orienter les choix de protection prioritaires pour les gestionnaires ; il peut s'agir par exemple des liens charnière dont dépend la connectivité de l'ensemble du réseau d'habitats pour l'espèce. De même, les zones de conflits avec d'autres usages présents ou à venir peuvent être mises en exergue, en superposant par exemple les projections de développement urbain dans les prochaines années. Pour diagnostiquer les taches ou les liens prioritaires, on procède généralement à l'enlèvement de la tache, puis on recalcule la connectivité globale du réseau sans cette tache.

L'étude de la connectivité actuelle peut aussi orienter les choix d'amélioration du réseau d'habitats présent : dans ce cas, on recalcule la connectivité globale du réseau considérant cette nouvelle tache. Dans les deux cas (enlèvement ou ajout de la tache), la différence entre les deux valeurs de l'indice de connectivité (réseau d'origine et réseau modifié) permet de quantifier l'importance d'une tache ou d'un lien pour la connectivité globale du réseau. Ceci permet *in fine* de déterminer les taches/liens les plus importants pour le réseau (cf. Figure 9 sur la protection du Grand Tétrás en Catalogne, tirée de Pascual-Hortal et Saura (2008), soit l'emplacement des taches/liens à restaurer qui amélioreraient sensiblement la connectivité du réseau, cf. Garcia-Feced *et al.* (2011). Si la connectivité spatiale des habitats est importante pour l'espèce, la connectivité temporelle l'est tout autant pour assurer la migration des espèces en réponse aux changements climatiques. Par exemple, Phillips *et al.* (2008) ont modélisé la dispersion temporelle des plantes dans la région du Cap en parallèle avec le déplacement de leurs habitats induit par les changements climatiques. Ce type d'étude reste toutefois assez marginal (Gimona *et al.* 2012).

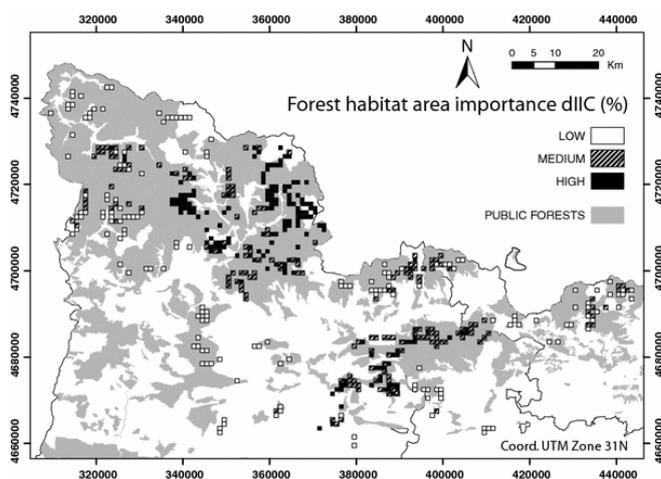


Figure 9 : Taches d'habitat du Grand Tétrás classées selon leur importance pour la connectivité du réseau par l'indice IIC en Catalogne. D'après Pascual-Hortal et Saura (2008).

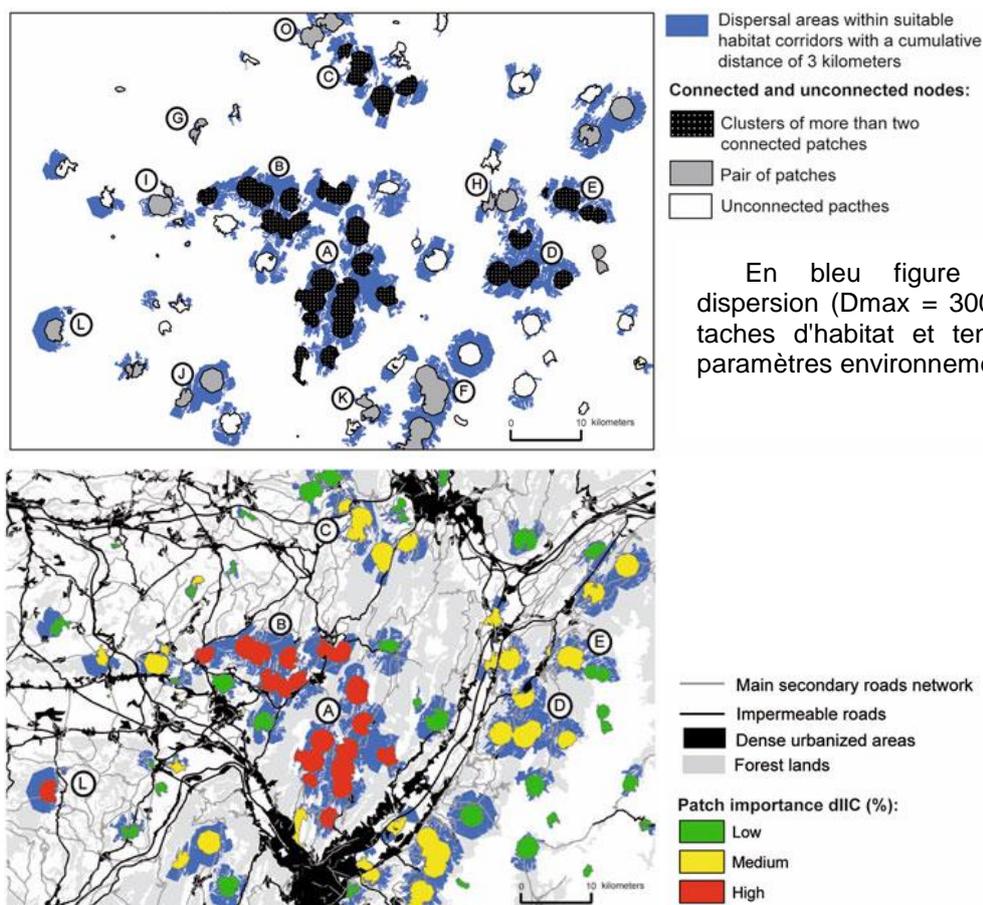


Figure 10 : Taches d'habitat de la Grenouille rousse classées selon leur importance pour la connectivité du réseau par l'indice IIC dans la vallée du Grésivaudan dans l'Isère. D'après Decout *et al.* (2012).

Dans l'analyse de réseaux écologiques, la théorie des graphes est très souvent présentée comme outil d'aide à la décision car elle permet d'orienter les choix des gestionnaires, des décideurs et des aménageurs de manière très concrète. Elle apparaît ainsi comme un outil fondamental à tester dans le cadre de la Trame Verte et Bleue où la mise en place concrète des SRCE bénéficierait d'une analyse écologique robuste et capable de donner des recommandations concrètes. L'avantage de cette méthode est aussi de pouvoir visualiser les résultats obtenus directement sur une carte (Figure 10), ce qui facilite la communication avec les gestionnaires et en fait un outil utile pour l'élaboration d'un plan de gestion ou de protection (Zetterberg *et al.* 2010). Néanmoins, il faut garder à l'esprit que les sorties des modélisations sont des orientations qui nécessitent ensuite une vérification sur le terrain.

La modélisation de la connectivité du paysage sera d'autant plus fiable et réaliste que le niveau d'informations sur les exigences écologiques et les capacités de dispersion de l'espèce sera élevé, mais le travail de modélisation sera aussi d'autant plus lourd. Pourtant, il n'est pas toujours nécessaire ni souhaitable d'utiliser un grand nombre d'informations selon les questions posées. Connaître la connectivité d'un habitat à large échelle pour un ensemble d'espèces peut être plus utile que connaître la connectivité pour une espèce particulière. Ainsi beaucoup d'auteurs modélisent la connectivité d'un habitat donné en envisageant une gamme de dispersion étendue de manière à concerner un ensemble d'espèces. Une approche similaire consisterait à superposer les graphes obtenus de manière indépendante pour chaque espèce, de manière à synthétiser l'information à un niveau supérieur. Modéliser plusieurs graphes peut aussi permettre d'analyser la connectivité de l'habitat pour une espèce dont la distance de dispersion est mal connue (Urban *et al.* 2009). L'approche est parfois simplifiée pour la rendre plus accessible aux gestionnaires qui peuvent parfois avoir du mal à s'y retrouver : la connectivité est propre à chaque espèce, et un corridor pour une espèce peut être une barrière pour une autre. Saura *et al.* (2011b) ont ainsi proposé une approche simplifiée de la connectivité forestière dans deux régions d'Espagne, et se sont consacrés seulement aux corridors physiques dans le paysage (connexions boisées reliant deux taches forestières), considérant que cela

permet de cerner les enjeux pour les espèces à faible capacité de dispersion (qui sont supposés être les plus sensibles à la fragmentation).

Mais comme nous l'avons déjà dit, cela dépend des questions posées et des objectifs de conservation (Galpern *et al.* 2011). Lorsqu'il s'agit de préserver ou restaurer des continuités écologiques pour le maintien de populations locales ou d'aboutir à l'établissement d'un plan de gestion pour une espèce particulière, une très bonne connaissance du mode de vie de l'espèce et de sa distribution sur la zone d'étude est requise. Dans les études récentes, on retiendra par exemple celles de Zetterberg *et al.* (2010) sur *Bufo bufo* et de Decout *et al.* (2012) sur *Rana temporaria*, où l'intégration d'informations précises sur les besoins écologiques et la dispersion selon le stade de développement de l'individu permet de mieux appréhender la connectivité réelle du paysage.

6.2.3 Approche intégrative de la connectivité à développer par la théorie des graphes

Le développement de la théorie des graphes en écologie et pour la conservation des espèces devrait permettre à l'avenir d'intégrer dans une même démarche à la fois les réseaux de gestionnaires (ou la société), les réseaux d'habitats et les relations complexes entre espèces (réseaux trophiques). Cette approche est qualifiée de « biogéographie de la conservation » dans une synthèse réalisée par Cumming *et al.* (2010). Trouver un cadre commun aux méta-communautés et aux processus de dispersion permet de tenir compte à la fois de l'interaction entre l'espèce et l'habitat mais aussi des interactions entre les espèces (compétition, prédation, pollinisation...). Certaines études ont ainsi intégré dans leur approche le processus de dispersion et la structure du réseau trophique (Melian et Bascompte 2002 ; Holland et Hastings 2008). En plus du réseau écologique, il est important de considérer le réseau social qui intervient (gestionnaires, exploitants, politiques, associations). Par exemple, il peut y avoir une bonne connectivité sur le plan écologique mais mauvaise entre les différents intervenants ; si une menace apparaît, les mesures nécessaires seront prises trop lentement. Pour cela, on peut considérer les caractéristiques du réseau social comme des attributs des nœuds du réseau écologique (par exemple niveau de protection ou de gestion des taches) et déterminer comment cela peut affecter la tache (perte ou dégradation). A l'inverse, le réseau social peut essayer d'intégrer en amont les caractéristiques du réseau écologique (Cumming *et al.* 2010).

6.3 Outils et indices pour évaluer la connectivité des habitats

6.3.1 Conefor

6.3.1.1 Le concept de 'disponibilité de l'habitat' comme consensus

Conefor (*Conefor Sensinode* auparavant) est un logiciel libre développé par Saura et Torné (Université de Lleida et Institut Polytechnique de Madrid). Ce logiciel évolue au fur et à mesure de l'avancée des connaissances sur la connectivité. Le calcul de la connectivité des habitats utilisait au départ un graphe spatial généralement construit selon un cheminement de distance minimale reliant les taches à l'échelle du réseau ou « minimum spanning tree » (Urban & Keitt 2001). Comme on le voit à gauche sur la Figure 11, il n'y a qu'un seul chemin possible pour se rendre d'une tache *i* à une tache *j*. Cette construction est très discutable dans le cadre de la connectivité du paysage : en effet, cela sous-entend que l'espèce connaît à l'avance le chemin le plus court à l'échelle du paysage, c'est-à-dire qu'elle est capable à chaque étape de faire le meilleur choix compte tenu de l'ensemble du réseau, ce qui est peu réaliste. Sous *Conefor*, le type de graphe construit est davantage réaliste, puisque tous les liens peuvent être répertoriés au départ du moment qu'ils correspondent aux caractéristiques définies par l'utilisateur sur la base de sa connaissance de l'espèce. Sur la Figure 11 à droite, on peut voir que plusieurs chemins relient les taches 1 et 3.

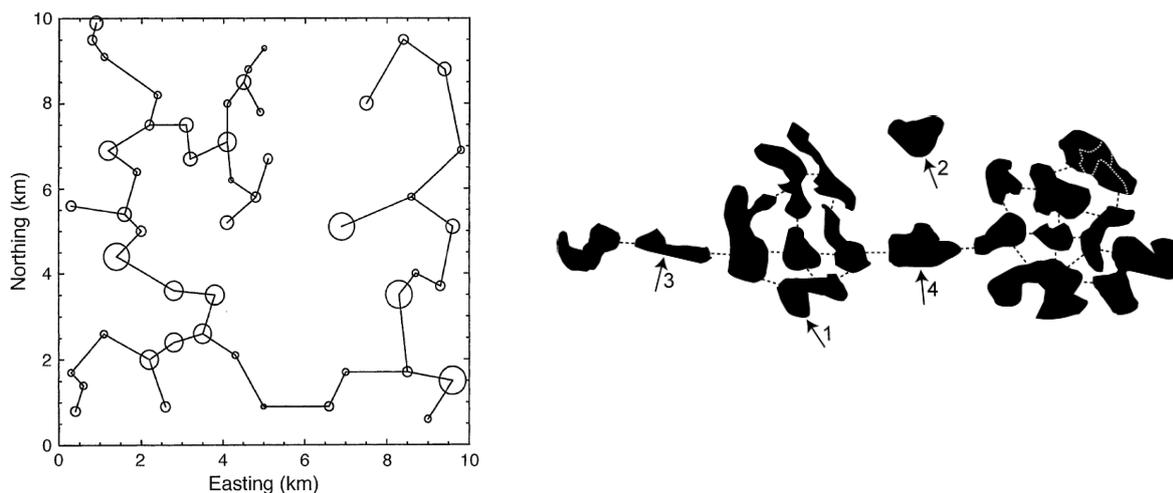


Figure 11. À gauche, un graphe représentant un paysage de 50 taches d'habitat (nœuds) reliées par le « minimum spanning tree » ou cheminement de distance minimale, selon Urban et Keith (2001). À droite, un graphe où plusieurs chemins peuvent relier deux taches (multigraphe) ; la tache 2 est à une distance supérieure au seuil de dispersion et n'est donc pas reliée au réseau ; d'après Saura et Pascual-Hortal (2007).

Une fois le graphe construit, différents types d'indices peuvent être calculés, selon la nature du graphe (cf. partie 6.2.1) et les éléments que l'on veut obtenir. De multiples indices ont été proposés, mais tous ne rendent pas compte des mêmes propriétés du réseau et n'ont pas la même robustesse (Pascual-Hortal & Saura 2006; Saura & Pascual-Hortal 2007). Ainsi la plupart d'entre eux rendent compte de propriétés topologiques du réseau n'informant pas sur la connectivité ou ne sont pas toujours capables de bien détecter des changements dans le réseau. La connectivité d'un paysage pour une espèce est déterminée à la fois par la quantité d'habitat et sa structuration dans l'espace. Pascual-Hortal & Saura (2006) propose de réconcilier les limites pointées précédemment (voir par exemple la synthèse de Fahrig (2003) avec le concept d'habitat disponible (« habitat availability » ou « reachability ») : la tache est elle-même considérée comme un espace où il y a de la connectivité (aucune fragmentation), en plus des liaisons entre les taches. Une grande tache isolée peut abriter une population et contribuer au maintien d'une espèce dans le paysage, plus qu'une tache située à une extrémité du réseau trop petite pour servir d'habitat³.

L'indice de connectivité doit ainsi tenir compte de la connectivité intra-tache et inter-tache, et être capable de détecter la perte (ou l'addition) d'un lien ou d'une tache comme toujours négative (ou positive) quel que soit le cas de figure (Figure 12A). Mais l'indice doit être aussi capable de déterminer l'importance de cette perte (ou addition), c'est-à-dire de prioriser la valeur de la tache/liens pour le réseau (Figure 13A).

Selon certains auteurs (Pascual-Hortal & Saura 2006 ; Saura & Pascual-Hortal 2007), les indices de connectivité des habitats ne remplissent pas ces conditions puisqu'ils ne sont pas capables de détecter les différentes situations possibles ou se trompent dans l'effet détecté (cf. Figure 12B et Figure 13B). Tenant compte de ces éléments, ces auteurs ont mis au point de nouveaux indices en cherchant toujours à mieux prendre en compte les différents aspects de la connectivité. Ces indices ont déjà été utilisés avec succès et ont montré leur supériorité par rapport à d'autres indices de connectivité dans plusieurs études menées par différentes équipes indépendantes (Laita *et al.* 2010 ; Pereira *et al.* 2011 ; Ribeiro *et al.* 2011 ; Awade *et al.* 2012 ; Decout *et al.* 2012 ; Zozaya *et al.* 2012).

³ On dépasse alors le concept de métapopulation stricte.

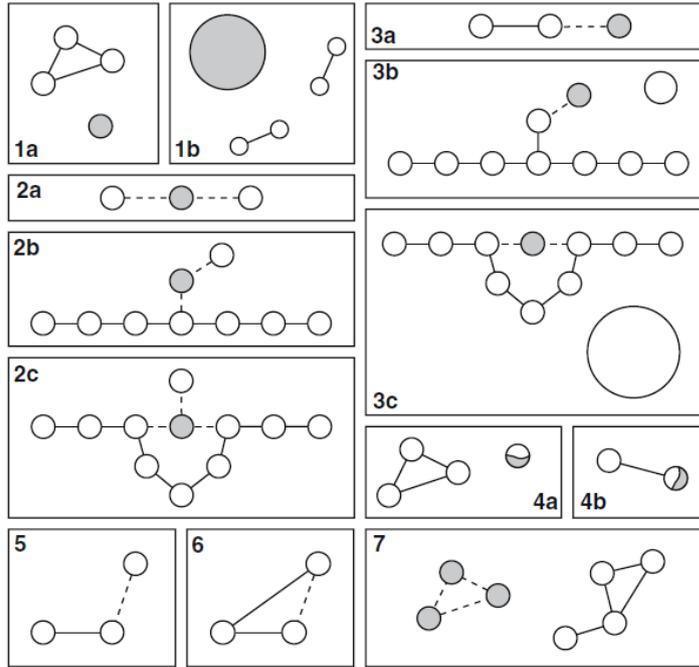


Figure 1. Different cases illustrating seven types of change corresponding to the loss of habitat patches (nodes, represented as circles of different areas), parts of patches, or connections between the patches (links, represented as lines). Patches (or parts of patches) that are lost are indicated in grey colour, and links that are lost are indicated by dashed lines. We assume that when a patch is lost also the links (functional connections) coming from it are lost. On the contrary, link loss does not imply the loss of the previously connected patches (cases 5 and 6 in Figure 1), and will be typically caused by the alteration of the land uses between the patches (e.g. construction of a road impeding the movement of certain species between those patches). The represented changes are: (1) loss of an unconnected patch (a patch with no links), (2) loss of a cutpatch, (3) loss of a connected patch but non-cutpatch, (4) loss of a part of a patch (with no link variation), (5) loss of a cutlink, (6) loss of a non-cutlink, (7) loss of an entire component (with more than one patch). In some cases more than one case per change type is included to illustrate some of the different reactions of certain indices depending on how that particular change occurs.

(A)

Table 1. Indices reaction to the different change types illustrated in Figure 1, indicating that: (–) the index decreases after that change, (+) the index increases after that change, (0) the index is not sensitive to that change.

Type of change	Index									
	L	NC	MSC	SLC	H	NH	GD	CCP	LCP	IIC
1. Loss of an unconnected patch (patch with no links)	0	–	+/0/–	0/–	0	+/0/–	0	+/0/–	–	–
2. Loss of a cutpatch	–	+	–	0/–	–	+/0/–	+/0/–	–	–	–
3. Loss of connected patch but non-cutpatch	–	0	–	0/–	–	+/0/–	+/0/–	+/0/–	–	–
4. Loss of part of a patch	0	0	–	0/–	0	0	0	+/0/–	–	–
5. Loss of a cutlink	–	+	–	0/–	–	–	0/–	–	–	–
6. Loss of a non-cutlink	–	0	0	0	–	–	+/0/–	0	0	–
7. Loss of an entire component (with more than one patch)	–	–	+/0/–	0/–	–	+/0/–	0/–	+/0/–	–	–

The indices reaction reported here considers all the different ways in which each type of change can occur, and not only the specific cases illustrated in Figure 1. Inconsistent behaviour of some indices, with their reaction depending on the particular way that type of change occurs, is indicated by combinations like (+/0/–) or (0/–).

(B)

Figure 12. (A) Perte d'un lien (en pointillé) et/ou d'une tache (en gris) entraînant des modifications de la connectivité du réseau plus ou moins importantes selon le cas. (B) Test de différents indices de connectivité des habitats pour leurs capacités à détecter les situations présentées en A. D'après Pascual-Hortal et Saura (2006).

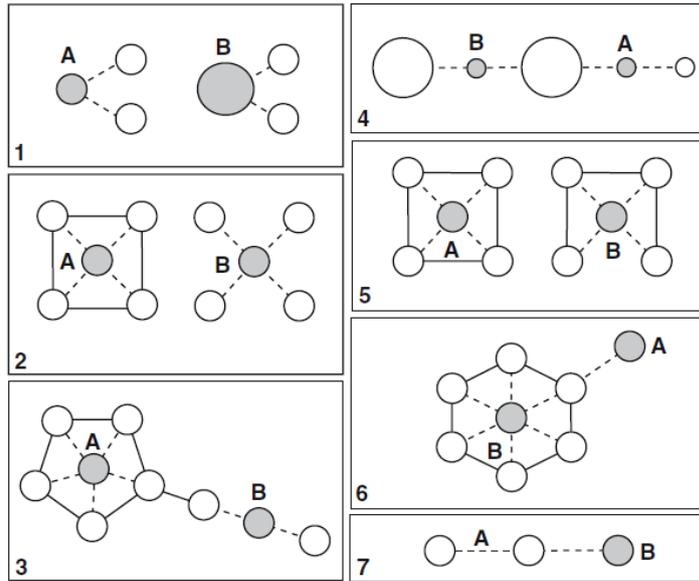


Figure 2. Seven cases to test the indices prioritization skills, each showing a single landscape in which two changes (element losses) can occur (either A or B can be lost, but not both at the same time). Patches that are lost are indicated in grey colour, and links that are lost are indicated by dashed lines. We assume that when a patch is lost also the links (functional connections) coming from it are lost. In all the cases the change B is considered to be worse (more important) than A for the following reasons: bigger size of the patch lost (1), loss of a patch that disconnects the graph or component (cutpatch) (2 and 3), smaller size of the remaining largest component (4), increased topological distance between remaining patches (5 and 6), and habitat loss and link loss (patch B and the link coming from it) vs. only link loss (only link A) (7). We would therefore require from an ideal index to always assign a higher importance value (higher dI) to element B than to element A.

(A)

Table 2. Prioritization skills of the indices for the different specific cases shown in Figure 2, indicating which element loss (either A or B) is considered more important (worse) in terms of dI [relative variation of the index after that loss, Eq. (8)].

Prioritization skills comparisons	Index									
	L	NC	MSC	SLC	H	NH	GD	CCP	LCP	IIC
1. Bigger size of the patch lost	=	=	B	B	=	=	=	B	B	B
2. Loss of a cutpatch (first case)	=	B	B	B	B	B	B	B	B	B
3. Loss of a cutpatch (second case)	A	B	B	B	A	A	B	B	B	B
4. Smaller size of the remaining largest component	=	=	=	B	=	=	=	B	B	B
5. Increased topological distance (first case)	=	=	=	=	B	A	A	=	=	B
6. Increased topological distance (second case)	B	=	=	=	B	B	A	=	=	B
7. Habitat + link loss vs. only link loss	=	A	A	=	=	A	=	A	B	B

Certain indices assign the same importance to both changes (=). An ideal index should give always more importance to B in these specific comparisons.

(B)

Figure 13. (A) Perte de taches (en gris) d'importance variable selon le cas. Dans tous les cas, les liens sont perdus (en pointillé) et la tache A est toujours moins importante que la tache B. (B) Test de différents indices de connectivité des habitats pour leurs capacités à détecter les situations présentées en A. D'après Pascual-Hortal et Saura (2006).

6.3.1.2 Plusieurs indices pertinents pour appréhender la connectivité

L'indice intégral de connectivité *IIC* (Pascual-Hortal & Saura 2006) considère les connections établies (en deçà d'un certain seuil de distance) entre deux taches *i* et *j* au sein d'un paysage de surface A_L : il tient compte dans son calcul de la taille des taches (a_i et a_j), et du nombre de liens dans le plus court chemin les reliant (n_{ij}), tel que :

$$IIC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{a_i a_j}{1+n_{ij}}}{A_L^2}$$

L'indice de probabilité de connectivité *PC* (Saura & Pascual-Hortal 2007) permet de prendre en compte la dispersion non pas de manière binaire mais sur la base d'une probabilité de dispersion entre taches p_{ij} , comme discuté précédemment (cf. partie 6.2.1.) :

$$PC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i a_j p_{ij}^*}{A_L^2} \quad (1)$$

où p_{ij}^* représente le meilleur chemin, c'est-à-dire le chemin de probabilité maximale entre les taches (valeur maximale du produit des p_{ij} ; si les taches sont directement reliées, p_{ij}^* est égal à p_{ij}).

Dans ces indices, la taille de la tache sert à qualifier la tache, mais d'autres propriétés peuvent être utilisées du moment qu'elles renseignent sur la qualité de l'habitat pour l'espèce. Pour ces deux indices *IIC* et *PC*, un seul chemin est considéré pour relier la tache *i* et la tache *j*, ce qui quelque part peut être gênant pour refléter la réalité de la dispersion de l'espèce, mais nous verrons plus loin que d'autres moyens existent pour prendre en compte les chemins multiples.

Les indices mesurent la connectivité du réseau mais peuvent être aussi décomposés de manière à évaluer l'importance de chaque tache et les différents rôles qu'elle peut jouer. Pour illustrer le propos avec l'indice *PC*, la valeur de la tache *k* est ainsi donnée par dPC_k qui est la différence relative entre la valeur du réseau intact *PC* et la valeur du réseau après enlèvement de la tache *k*. Trois rôles distincts peuvent être identifiés, qui intègrent dans un même cadre l'effet de la quantité et de la structuration de l'habitat sur la connectivité du paysage (Saura & Rubio 2010) : la contribution à la connectivité intra-tache, c'est-à-dire la capacité d'habitat (dPC_{intra}), la contribution aux flux entre taches, c'est-à-dire la capacité d'émettre ou recevoir des individus (dPC_{flux}), et la contribution comme relais (« stepping stones »), c'est-à-dire le rôle de la tache comme étape dans la dispersion (dPC_{conn}).

$$dPC_k = dPC_{intra_k} + dPC_{flux_k} + dPC_{conn_k} \quad (2)$$

- dPC_{intra_k} ne tient compte que des qualités intrinsèques de la tache *k* et correspond à $a_i a_j$ où $i = j$ dans l'équation (1), c'est-à-dire a_k^2 ; dPC_{intra_k} est donc le même que la tache soit connectée ou isolée.

- dPC_{flux_k} dépend à la fois de l'attribut de la tache *k* et de sa position au sein du réseau et correspond à la somme des $a_i a_j p_{ij}^*$ dans l'équation (1) où $i \neq j$. Les liens n'entrent pas en ligne de compte en tant que tels dans le sens où c'est le rôle d'habitat émetteur ou d'habitat récepteur qui est évalué, à savoir si la tache *k* est bien reliée aux autres taches du réseau.

- dPC_{conn_k} au contraire mesure si la tache ou le lien *k* contribue à connecter le réseau, donc ne dépend que de la position de la tache/liens *k* dans le réseau. Ceci correspond donc à une partie de la somme des $a_i a_j p_{ij}^*$ dans l'équation (1) où $i \neq k \neq j$. La tache ou le lien *k* contribue seulement s'ils font partie du meilleur chemin reliant *i* et *j* (p_{ij}^*).

L'importance respective de chaque part de l'indice varie selon que la connectivité ou au contraire la quantité d'habitat compte beaucoup pour l'espèce et selon les facultés de dispersion de celle-ci.

Dans le cas où la probabilité de dispersion entre deux taches p_{ij} est définie par la fonction $e^{-\theta d_{ij}}$, l'indice *PC* est à rapprocher de l'indice de capacité de métapopulation *IFM* (λ_m) de Hanski et Ovaskainen (2000) ou son extension (Moilanen et Nieminen 2002). Contrairement à *PC*, l'*IFM* ne considère pas le meilleur chemin dans son calcul (c'est-à-dire p_{ij}^*). Saura et Rubio (2010) argumentent

en conséquence que λ_m n'intègre pas le rôle de tache relais (dPC_{conn_k}), mais pour autant il reste à démontrer que celui-ci ne peut être calculé qu'avec p_{ij}^* . L'indice λ_m n'intègre pas non plus l'effet de la tache elle-même puisqu'il doit exister des liaisons (fonctionnement en métapopulation), donc il n'y a pas de part équivalente à dPC_{intra_k} . Comme nous l'avons exposé plus haut (cf. partie 6.2.1) les indices *IFM* utilisent généralement des données d'occurrence mais surtout ne reposent pas sur une analyse « du réseau » ; pour autant, les deux approches peuvent se compléter car l'indice *PC* ne peut pas prédire les dynamiques spatio-temporelles des populations. Pour de longues distances de dispersion, λ_m et *PC* (dPC_{flux_k}) peuvent prédire les mêmes taches comme prioritaires pour la connectivité du réseau (Visconti & Elkin 2009). Par ailleurs, si d'autres auteurs ont aussi tenté d'appréhender les différents rôles joués par la tache, cela nécessite des indices calculés de manière différente, rendant la comparaison difficile voire caduque (Figure 14).

Les indices *IIC* et *PC* peuvent être comparés, notamment dans leur priorisation des taches (*dIIC* et *dPC*). Toutefois *PC* renseignerait davantage sur le flux d'individus car il donne un poids plus grand aux taches transportant un large flux (Bodin & Saura 2010). Selon les auteurs, il faut préférer *PC* si le but est d'étudier les flux sans chercher à savoir s'ils viennent de taches voisines ou plus lointaines : c'est typiquement le cas lorsqu'on souhaite s'assurer qu'un ensemble de taches puissent constituer le territoire d'une espèce. L'indice *IIC* semble plus adapté dans les études à long terme où l'on cherche à savoir si les populations peuvent se mélanger et constituer avec le temps des métapopulations. Ce résultat a été confirmé par Neel (2008) où l'indice *IIC* est mieux corrélé à la diversité génétique que l'indice *PC*. L'indice *IIC* qualifie donc davantage « l'atteignabilité » du réseau que le flux d'individus le parcourant. Baranyi *et al.* (2011) font aussi remarquer que l'indice *IIC* permet de repérer plus facilement les taches les plus importantes en leur attribuant des valeurs très distinctes des autres taches, alors qu'avec *PC* la priorisation des taches est moins marquée (Figure 15).

Table 5. Sets of metrics proposed in previous graph-based landscape analyses to quantify the different roles of habitat patches in the landscape and the different aspects related to connectivity.

	Metric	Description	Units
Bunn <i>et al.</i> (2000), Urban and Keitt (2001)	Recruitment	Habitat area (or quality-weighted habitat area).	Area
	Dispersal flux	Dispersal away from the natal patch, calculated as the product of patch area (or quality-weighted area) by the direct dispersal probability p_{ij} .	Area
	Graph diameter	“Longest shortest path” between the two most distant patches. Total inter-patch distance an organism needs to traverse to span the largest cluster.	Distance
Jordán <i>et al.</i> (2003)	Degree	Number of neighbouring patches directly connected to a patch.	No. neighbours
	Clustering coefficient	Average fraction of the node's neighbours that are also neighbours with each other.	Unitless
	Topographical distance	Number of links between two nodes combined with the permeability values of the links. A higher permeability means smaller topographical distance.	Permeability values
	Maximal connected local population size	Sum of the patch quality (as an estimate of local population size) of all patches connected to the major component of the landscape.	Habitat quality/ population size
Ferrari <i>et al.</i> (2007)	Graph diameter	See above.	Distance
	<i>F</i> index	Proportion of habitat in the largest contiguous patch relative to the proportion of habitat found in the largest cluster.	Unitless
Jordán <i>et al.</i> (2007)	Degree	Number of neighbouring patches directly connected to a patch.	No. neighbours
	Topological/topographical distance	The topological distance of two nodes, i and j , is the minimum number of links forming a path through which i is reachable from j in a network. See above for the topographical distance.	No. links/permeability values
	Metapopulation size	Sum of the patch quality (as an estimate of local population size) of all patches connected to the major component of the landscape.	Habitat quality/ population size
Minor and Urban (2007)	Quality-weighted area	Patch area multiplied by patch quality.	Area
	Degree	See above.	No. neighbours
	Influx/outflux	Same as dispersal flux described above but differentiating from incoming and outgoing fluxes from a patch.	Area
	Betweenness centrality	Frequency with which a patch falls between other pairs of patches in the network. It is calculated by finding the shortest paths between every pair of patches in the landscape and then counting the number of times those paths cross each node (Bodin and Norberg 2007).	No. paths

Figure 14. D'autres auteurs ont tenté de mesurer les différents rôles joués par la tache, mais les métriques ne sont pas calculées de la même façon, ce qui rend la comparaison impossible. D'après Saura et Rubio (2010).

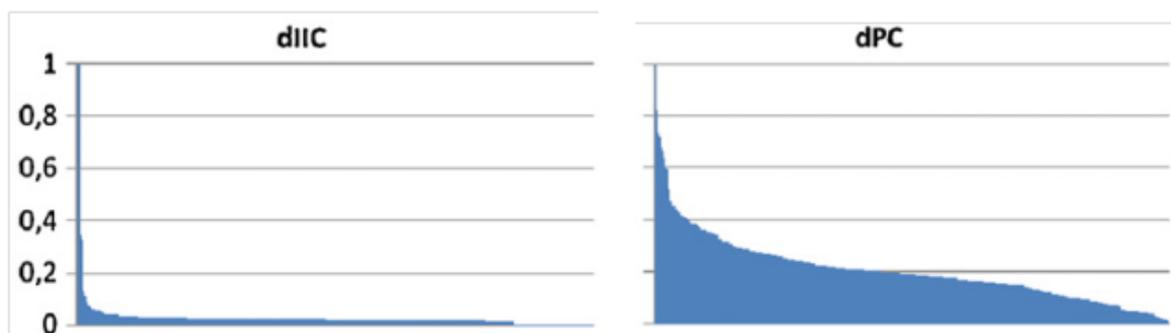


Figure 15. Illustration de la priorisation des tâches pour le réseau selon IIC ou PC. La figure représente l'ordination des valeurs (normalisées) de la tâche. D'après Baranyi *et al.* (2011).

De même, un décrochement dans les valeurs de l'indice IIC global en fonction de la distance de dispersion pourrait aussi illustrer le fait qu'un changement dans la distance de dispersion peut changer complètement la connectivité de l'habitat pour l'espèce (Laita *et al.* 2011).

Comparer les indices *IIC* et *PC* peut se faire au moyen de l'indice de connectivité équivalente *EC*, qui est calculé comme la racine carrée de leur numérateur (Awade *et al.* 2012). L'indice *EC* est ainsi un indice plus parlant dans le sens où l'on peut comparer directement sa variation avec la variation de l'attribut de l'habitat : ainsi dans le cas où l'attribut de la tâche est sa surface, l'indice *EC* correspond à la taille d'une tâche unique (connectivité maximale) qui aurait la même valeur de *PC* ou *IIC* que l'habitat présent dans le paysage. On peut donc comparer directement la valeur *EC* avec les pertes ou les gains d'habitat avérés dans le paysage, ce qui est davantage visualisable et pratique pour le gestionnaire.

Cet indice *EC* permet de s'affranchir aussi de la délimitation de la fenêtre paysagère (dénominateur des indices *IIC* et *PC*), qui peut être parfois subjective ou sans logique écologique (ex. limite administrative). De plus, lorsque l'habitat couvre une faible surface, la valeur de l'indice de connectivité *PC* ou *IIC* peut être très faible : la disparité dans l'importance des tâches pour le réseau ou l'évolution du paysage ne sont alors pas suffisamment reflétés par les variations de ces indices (et d'autant plus pour les habitats naturellement peu présents dans le paysage). L'indice *EC* ne rencontre pas ce problème.

Une optique un peu différente concerne les indices de centralité qui cherchent à évaluer dans quelle mesure la tâche est centrale dans le réseau, c'est-à-dire dans quelle mesure la tâche peut influencer ou être influencée par le réseau. La grande différence avec les indices précédents est que la centralité de la tâche est évaluée dans le réseau intact et non par retrait. Cette approche ne tient pas compte de l'existence ou de l'absence de chemins alternatifs, et ne s'intéresse qu'à la tâche elle-même. Une comparaison d'un ensemble d'indices par Estrada et Bodin (2008) a montré que l'indice *BC* peut rendre compte de la capacité de la tâche à maintenir la connectivité des habitats dans le paysage : BC_k reflète la quantité de chemins les plus courts reliant les tâches *i* et *j* (g_{ij}) et passant par la tâche *k* ($g_{ij}(k)$) tel que :

$$BC_k = \frac{g_{ij}(k)}{g_{ij}}$$

L'indice BC_k évalue donc l'importance de la tâche *k* comme relais entre les tâches *i* et *j*, ce qui est à rapprocher de la part connecteur précédente ($dPCconn_k$ ou $dIICconn_k$). Bodin et Saura ont collaboré de manière à trouver un cadre commun à ces deux visions et à pallier leurs inconvénients éventuels (Bodin & Saura 2010). En effet, *BC* évalue la potentialité de la dispersion par la tâche *k* mais pas les conséquences de la perte de *k* pour le réseau : il est donc plus difficile à interpréter que *PC* ou *IIC*. Mais ces derniers n'évaluent pas ce que la perte de *k* implique pour la dispersion future : réorientation des individus vers les routes de dispersion restantes et augmentation éventuelle de la concurrence...⁴

⁴Ce point rejoint la théorie du circuit, dans laquelle les liens ne sont capables de drainer qu'une certaine quantité d'individus, voir plus loin dans le texte (partie 6.3.2.2).

Les auteurs estiment ainsi qu'aucun des indices n'est capable d'évaluer la vulnérabilité future du réseau (suite à la perte de k) alors que cela permettrait sans doute d'adapter encore mieux la gestion ou la protection des taches en amont. De plus, l'indice BC_k n'intègre ni la surface des taches ni la longueur/probabilité des liens (seulement le nombre de liens) contrairement à $dIIC_{conn_k}$ ou dPC_{conn_k} . Ces deux derniers indices permettent surtout d'identifier les taches/liens charnières du réseau, mais sont moins aptes à évaluer la valeur des autres taches comme le fait BC , car les indices deviennent alors très faibles.

Sans détailler davantage leur démarche (Bodin & Saura 2010), l'élément à retenir est la création d'un indice mixte BC_k construit selon IIC (BC_k^{IIC}) ou selon PC (BC_k^{PC}). Cet indice mixte est ainsi à considérer comme la quatrième part de l'équation (2) puisque directement comparable aux trois autres et complémentaire. Dans certains cas, la valeur de dPC_{conn_k} peut être très faible alors que pour autant BC_k^{PC} est élevé : la tache k peut drainer beaucoup de flux, c'est-à-dire beaucoup de chemins principaux passent par elle, mais son élimination peut être facilement compensée. Sur un exemple illustré par la Figure 16, on voit que la tache 9 draine davantage de flux que la tache 4, et est aussi plus importante pour la connectivité à longue distance⁵ ; au contraire alors que les taches 5–8 drainent une partie des flux, la perte de l'une d'entre elles est compensable par les trois autres pour la connectivité à longue distance, la part dPC_{conn_k} est donc nulle. Ainsi il n'y a pas toujours de cohérence entre BC_k^{PC} et dPC_{conn_k} . Les auteurs proposent donc de regarder en premier lieu la valeur de l'indice BC_k^{PC} et, si celle-ci est élevée, de regarder ensuite dPC_{conn_k} pour savoir si la tache joue en plus un rôle de relais clé pour la connectivité à longue distance.*

Une étude de Baranyi *et al.* (2011) a montré la pertinence de l'utilisation de plusieurs indices pour apporter des informations distinctes sur le réseau et la priorisation des taches. La comparaison des indices $dIIC$, $dIIC_{flux_k}$, $dIIC_{conn_k}$, dPC , dPC_{flux_k} , dPC_{conn_k} , BC_k (et d'autres) a montré que si $dIIC$, $dIIC_{flux_k}$, dPC , dPC_{flux_k} sont très corrélés (notamment parce que la part flux est dominante dans l'indice global), les indices BC , $dIIC_{conn_k}$ et dPC_{conn_k} sont distincts de tous les autres et chacun apportent une information unique (Figure 17).

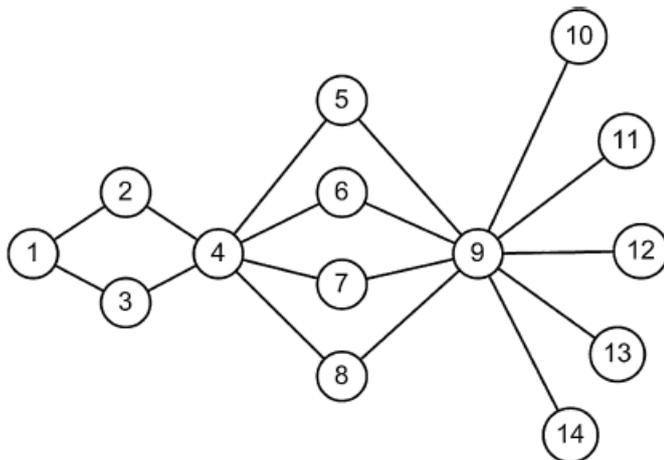


Figure 16. Schéma illustrant un réseau de 14 taches de surface équivalente où les liens sont tels que $p_{ij} = 0,5$. L'indice $dPC_{conn_k} = 0$ pour toutes les taches excepté les taches 9 et 4 (dPC_{conn_k} est de 30,2% et 12,2% respectivement). L'indice $BC_k^{PC} = 32,8\%$ pour la tache 9, 15,2% pour la tache 4, 1,7% pour les taches 5–8, 1,6% pour les taches 2–3, 0,42% pour la tache 1, et 0 pour toutes les autres taches. Les valeurs représentent un pourcentage de PC pour le paysage intact. D'après Bodin et Saura (2010).

⁵ Par exemple, la perte de la tache 9 entraîne la perte des liens avec les taches 10–14 alors que la perte de la tache 4 entraîne la perte des liens des taches 1–3.

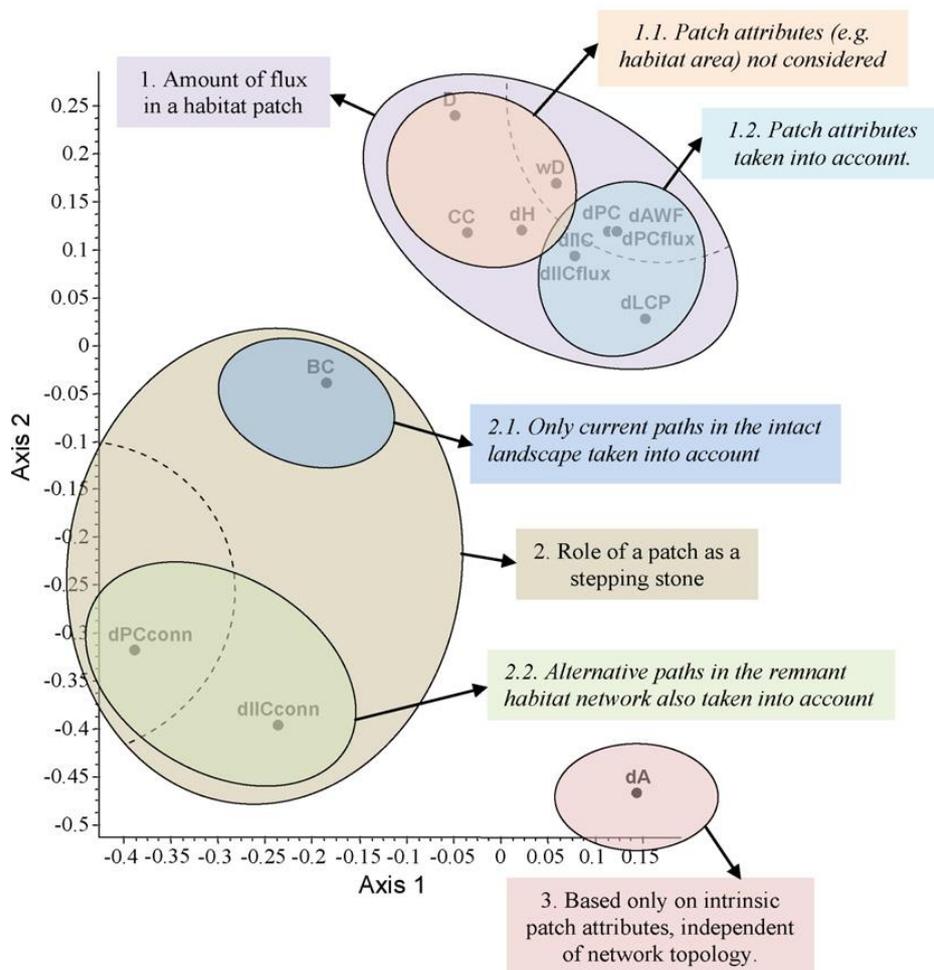


Figure 17. Comparaison de différents indices selon le rang de priorisation de la tache (analyse NMDS sur les deux premiers axes). On voit nettement que BC , IIC_{conn_k} et PC_{conn_k} indiquent des propriétés différentes du réseau, alors que les autres indices (haut du graphe) sont relativement corrélés. La connectivité intra reste à part (dA_k tenant compte uniquement des propriétés de la tache).

La théorie des graphes telle que développée par Saura et son équipe apparaît donc comme une méthode de choix pour modéliser la connectivité des habitats et l'utilisation de l'outil *Conefor* devrait être d'une grande utilité pour aider à l'élaboration et l'évaluation de la Trame Verte et Bleue. L'évaluation de l'importance de la tache et du lien pour le réseau permet de définir des priorités dans les actions de protection ou de restauration à mener, ce qui est crucial tenant compte de la réalité du terrain (moyens limités pour ces actions et intérêts divergents dans l'usage de l'espace). D'autre part, la possibilité d'exécuter des traitements sur de vastes zones d'études et comportant donc un grand nombre de taches répond à un besoin de projection des trames d'habitats à l'échelle régionale, nationale et transfrontalière pour la prise en compte de la connectivité à large échelle.

Plusieurs études se sont déjà attachées à analyser la connectivité de la trame forestière avec *Conefor*, par exemple à l'échelle européenne pour analyser les changements de la connectivité sur 10 ans (Saura *et al.* 2011a) ou la connectivité des espaces forestiers protégés considérant l'impact des autoroutes (Gurrutxaga *et al.* 2011). A l'échelle régionale, certaines études ont pour objectif d'aider les gestionnaires dans leurs choix de sylviculture et de protection des corridors forestiers (Saura *et al.* 2011b) ou d'amélioration de la connectivité par les accrues (Garcia-Feced *et al.* 2011), ou cherchent à vérifier le rôle d'habitats forestiers protégés pour la connectivité globale de la trame forestière (Laita *et al.* 2010).

6.3.2 Les chemins multiples et *Circuitscape*

6.3.2.1 Les chemins multiples et la réponse à une matrice paysagère composite

L'adaptation de la théorie des graphes à la dispersion des espèces entre taches d'habitat a aussi cherché à identifier plus finement les corridors, c'est-à-dire à tenir compte du fait qu'il peut exister plusieurs chemins de dispersion entre deux taches étant donné le comportement de l'espèce et les éléments de la mosaïque paysagère. Les approches de type CMTC (« conditional minimum transit costs ») et MSP (« multiple shortest paths ») identifient tous les chemins existant entre deux taches puis ne conservent que ceux définis en-deçà d'un seuil de distance de coût (Theobald 2006 ; Pinto & Keitt 2009) : CMTC identifie tous les chemins de moindre coût passant par chaque point donné du paysage (cellule du raster)⁶, et MSP procède par itération en enlevant des segments des différents chemins pour définir ceux de moindre coût. Il faut donc au départ définir une carte de coût où un coût est attribué à chaque élément du paysage selon la difficulté/l'énergie dépensée par l'espèce pour le traverser. L'habitat de l'espèce se voit attribuer un coût nul (ou le plus faible), et c'est donc la mosaïque paysagère que l'on cherche à qualifier selon sa perméabilité à l'espèce, c'est-à-dire selon qu'elle favorise ou non la dispersion de l'espèce. Par exemple, les routes ont généralement le coût le plus élevé pour la plupart des mammifères car elles sont considérées comme infranchissables (barrière) ou causant une forte mortalité (filtre).

Plusieurs types de cartes de coût peuvent être définies selon que l'on cherche à connaître le coût de déplacement dans n'importe quelle direction (carte de coût relatif ou carte de friction) ou le coût du déplacement entre deux taches d'habitat identifiées, qui ne sera pas le même selon le sens de la dispersion (carte de coût cumulé).

Dans tous les cas, il faut disposer de suffisamment de connaissances sur l'habitat de l'espèce et sur sa difficulté à traverser les autres milieux pour être capable d'appréhender correctement l'effet de la matrice paysagère sur l'espèce. Les cartes de coût ont été utilisées au départ pour modéliser les déplacements d'espèces cibles avant de servir à répondre à la question plus large de la connectivité des habitats. Les méthodes CMTC et MSP restent toutefois basées sur le calcul de chemins de moindre coût qui, malgré leur caractère ici multiple, impliquent toujours que l'espèce ait la perception d'un cheminement optimal entre les taches d'habitat.

6.3.2.2 *Circuitscape* et la théorie du circuit

Une approche différente des chemins multiples a été développée par l'équipe de McRae (McRae 2006 ; Mcrae *et al.* 2008) avec la théorie du circuit (extension de la théorie des graphes) qui permet de modéliser les flux d'individus/de gènes par analogie avec le passage du courant électrique. Le logiciel libre *Circuitscape* mis au point par ces chercheurs modélise les liens entre les taches comme des résistances : plus il y a de liens entre deux taches d'habitat plus la résistance effective est faible, car il y a davantage de flux et de redondance entre les chemins. Si cette propriété est sans doute appréciable à l'échelle du paysage, cela semble plus discutable à l'échelle du lien, car cela sous-entend que le lien sature en termes de flux⁷.

L'hypothèse faite dans les calculs est qu'un individu choisit à chaque étape un lien selon sa conductance (qualité d'habitat) au regard de la conductance des autres liens. La théorie du circuit est donc particulièrement adaptée dans l'hypothèse où le déplacement de l'espèce est « aléatoire » plutôt qu'orienté à longue distance (chemin de moindre coût), et complète avantageusement les approches précédentes. Dans le cas où il y a une seule connexion entre deux taches, la distance de résistance est égale à la distance de moindre coût ; dans le cas où il y a deux connexions identiques, la distance de résistance sera égale à la moitié de la distance de moindre coût. La distance de résistance prend en compte à la fois la distance et le coût de franchissement, mais aussi l'ensemble des chemins disponibles : ainsi, elle est plus à même de rendre compte de la réalité de la dispersion des espèces et de l'hétérogénéité du paysage que la distance de moindre coût (Figure 18). Toutefois, dans le cas

⁶ L'indice *BC* présenté dans la partie précédente compte le nombre de chemins de moindre coût reliant deux taches mais pour attribuer une valeur à la tache elle-même, pas pour les identifier spatialement.

⁷ Dans le cas du courant électrique, le flux à partir de la source est continu et la résistance du milieu ne laisse passer qu'une certaine quantité de flux. Dans le cas de la dispersion des espèces, une émission continue d'individus est rare, et il faudrait que le nombre d'individus émis soit plus important que celui drainé par la résistance du lien pour qu'il y ait saturation du lien. McRae *et al.* (2008) émettent l'hypothèse que cela peut se produire s'il y a une compétition intra-spécifique : celle-ci sera d'autant plus forte au niveau du lien qu'il y aura peu de liens dans le paysage.

de cheminements aléatoires, la présence de chemins multiples peut conduire à l'errance de l'espèce (l'espèce « tourne en rond »). C'est donc à la fois une résistance et un temps de déplacement (temps de commutation) entre tâches faibles qui indiquent que l'individu disperse efficacement entre les tâches. La Figure 19 illustre la modélisation par le chemin de moindre coût et par la théorie du circuit à partir d'une carte de coût du paysage : les avantages de la théorie du circuit pour modéliser la connectivité du paysage sont certains.

Selon McRae *et al.* (2008), la distance de résistance pourrait avantageusement remplacer la distance topologique utilisée dans le calcul de l'indice *IIC*. De la même façon, l'auteur invite à utiliser les résultats de la théorie du circuit dans la priorisation des tâches/liens par enlèvement de l'élément du réseau. À notre connaissance, il n'y a pas eu d'études combinant ces deux approches, mais il paraît opportun de les utiliser de manière complémentaire. Par exemple, *Circuitscape* pourrait permettre d'identifier précisément où se situent les passages des espèces (et les points fragiles ou à améliorer) une fois que les tâches essentielles pour le réseau ont été identifiées par *Conefor*. L'usage de *Circuitscape* paraît *a priori* difficile à mettre en œuvre sur de larges régions, à moins de réduire le nombre de tâches entre lesquelles les flux sont étudiés. La faisabilité de la modélisation dépendra aussi, comme pour toutes les méthodes basées sur les cartes de coût, de la taille de la cellule élémentaire de coût car plus celle-ci sera petite, plus il y aura d'étapes/de calculs dans le chemin entre deux tâches données.

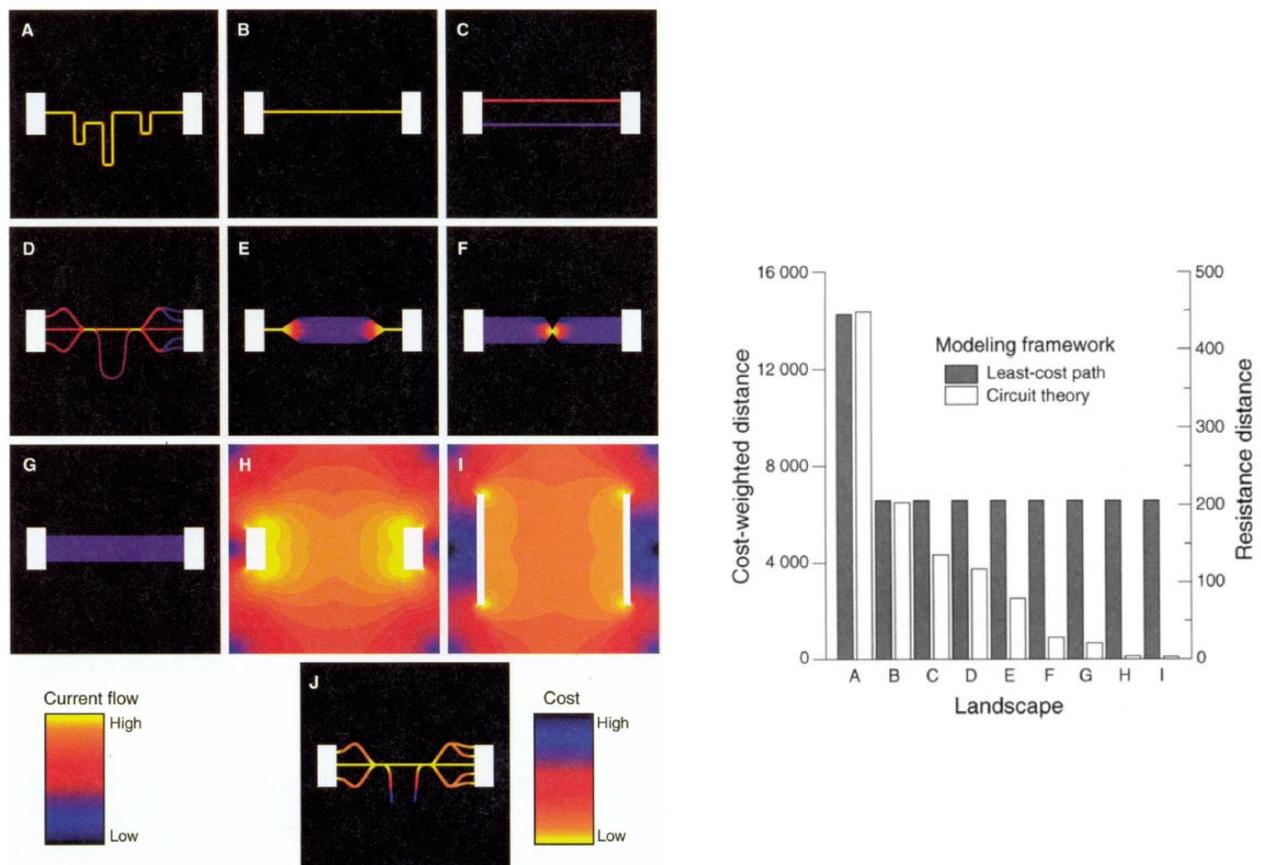


Figure 18. Cartes de courant et calculs de distance de moindre coût et de distance de résistance selon plusieurs configurations paysagères entre deux tâches. De A à I : l'intensité du courant et donc le flux de la dispersion augmente du bleu vers le jaune. En jaune figurent les points fragiles (« pinch points ») où le flux est maximal mais rétréci (étranglement). J : le chemin de moindre coût figure en jaune. La comparaison entre D et J montre que pour un même paysage, la modélisation selon le chemin de moindre coût ne montre ni les points d'étranglement ni les chemins alternatifs selon les auteurs. La distance de résistance (à droite) diminue régulièrement avec la multiplication des chemins, contrairement à la distance de moindre coût. D'après McRae *et al.* (2008).

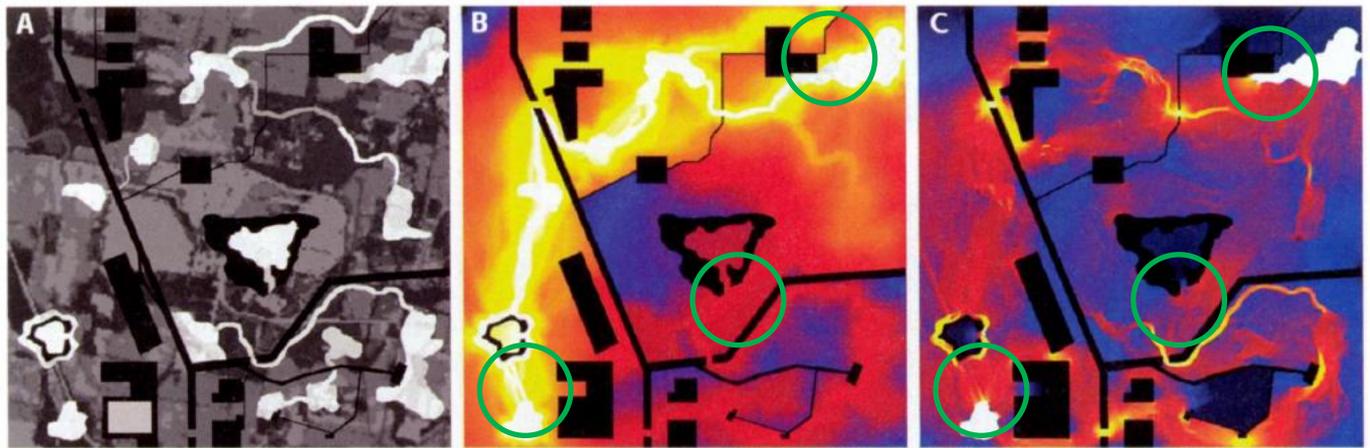


Figure 19. Cartes d'un paysage complexe représentant : A, la carte de coût avec en blanc les taches d'habitat (valeur de coût nulle ou la plus faible), en noir les taches de non habitat (valeur infinie), en gris les milieux intermédiaires (valeurs intermédiaires) ; B, la carte de chemin de moindre coût entre deux taches (en haut à droite et en bas à gauche) ; C, la carte de courant pour les mêmes taches, voir légende Figure 18. La carte de chemin de moindre coût (B) peut faire apparaître les habitats cul-de-sac et les corridors ne conduisant à rien comme des espaces favorables à la dispersion (cercles verts), alors que la carte de courant (C) analyse bien ces éléments comme défavorables à la connectivité. Deux itinéraires possibles apparaissent avec la modélisation du courant et un seul avec le chemin de moindre coût. D'après McRae *et al.* (2008).

6.3.3 Autres outils, définition de l'habitat et validation empirique

Il existe d'autres outils de modélisation de la connectivité des habitats dont beaucoup ont été créés pour mettre en place ou étudier la connectivité structurelle de l'habitat, c'est-à-dire qu'ils se focalisent sur l'emplacement des corridors physiques (ex. *Guidos*). D'autres apparaissent aujourd'hui obsolètes ou rébarbatifs car ils nécessitent un aller-retour avec plusieurs outils SIG. Parmi les outils récents et assez complets (c'est-à-dire utilisables sans faire appel à trop d'autres outils), on citera *Graphab* mis au point par Foltête *et al.* (2012) à l'Université de Franche-Comté : ressemblant à *Conefor*, il n'en offre pas tous les indices performants tels que *IIC* et a encore été peu utilisé (peu d'études des auteurs et aucune étude extérieure) ; il offre toutefois la possibilité d'ajouter des données d'observations au graphe créé, ce qui permet soit de modifier les attributs des taches, soit d'attribuer des valeurs de connectivité aux observations selon le voisinage de liens/taches dans lequel elles se trouvent.

Il peut être en effet intéressant d'améliorer le modèle avec un petit jeu de données *ad hoc* mais il est encore plus important de valider le modèle avec des données empiriques, tout en sachant que pour ne pas se retrouver confronté au problème de départ — difficulté à établir la carte de présence et de déplacement de l'espèce — c'est l'exploitation des sorties de l'analyse de réseau, notamment celles hiérarchisant les taches ou les liens (*Conefor*) qui doit orienter l'échantillonnage de validation. Par exemple, on peut échantillonner l'espèce au sein des taches et des liens prioritaires de manière à vérifier que l'espèce est bien présente et circule bien dans ces éléments. Un plan d'échantillonnage élaboré en fonction des sorties d'une première analyse peut aussi servir à une deuxième analyse permettant d'affiner les recommandations.

Funconn est un logiciel qui s'intègre à *ArcGis* et qui permet d'établir la cartographie de l'habitat d'une espèce donnée, avec les corridors et les liens entre les taches. Selon la quantité d'informations dont on dispose sur l'espèce, le nombre d'étapes peut varier fortement, mais dans tous les cas on peut définir précisément l'habitat de l'espèce en intégrant les éléments évités (routes, lisières...), la mosaïque paysagère selon la carte de coûts, ainsi que le type de liaisons entre taches. Il n'y a aucun indice de connectivité calculé avec *Funconn*. Mais il peut sans doute faciliter le travail de construction de la carte d'habitat de l'espèce préalablement à l'analyse de la connectivité elle-même, et ce directement et sous un même outil SIG. En effet, la modélisation de l'habitat de l'espèce en préalable à l'analyse de connectivité peut être utile : une cartographie de l'occupation du sol ne permet pas d'appréhender l'habitat de l'espèce de manière satisfaisante lorsqu'on dispose d'informations sur ses exigences écologiques (taille minimale de la tache, effet lisière, topographie...). Certains outils modélisent la présence de l'espèce en fonction de différents paramètres environnementaux, sur la base de relevés d'occurrence et d'environnement, de manière ensuite à l'extrapoler à l'ensemble de la

zone d'étude (*Maxent*, *PRESENCE*). Il faut toutefois faire attention à n'intégrer que des paramètres locaux, c'est-à-dire qualifiant uniquement la tache d'habitat elle-même et pas son contexte, car cela peut venir à l'encontre de la modélisation de la connectivité. En effet, une tache peut ne pas être de qualité suffisante pour être un habitat mais jouer le rôle de relais et influencer la connectivité à l'échelle du réseau (approche du type *Conefor*) ; de même, une route peut représenter la mortalité maximale pour la dispersion mais ne pas être influente à longue distance (l'espèce peut s'alimenter à proximité). Ce type d'approche n'a pas été conçu au départ pour s'intégrer avec des outils élaborés de modélisation de la connectivité. Il faut donc faire attention au couplage de cette modélisation de l'habitat avec la modélisation de la connectivité par les outils présentés plus haut.

6.4 Conclusions

Le but de cette synthèse n'était pas de présenter l'ensemble des outils existants pour modéliser la connectivité, ce qui n'aurait dans tous les cas pas beaucoup de sens. Nous avons plutôt cherché à présenter un aperçu des différentes approches existantes, puis détaillées celles qui paraissent les plus prometteuses, et dont les outils sont assez bien développés et déjà utilisés. La multiplicité des outils disponibles s'explique à la fois par la diversité des domaines dont ils sont issus (génétique des populations, écologie du paysage, modélisation spatiale, écologie de la dispersion...) et par l'intensité de la recherche où les études cherchent à améliorer les outils précédents ou à s'adapter à un cas particulier, sans que cela soit toujours justifié ou réutilisable ensuite. Il en résulte une difficulté, notamment pour les gestionnaires, à faire le tri devant ce large choix. Il est important de garder à l'esprit que cela dépend des questions que l'on se pose, du type de données dont on dispose et des applications voulues. Dans l'ensemble des études réalisées, il ressort toujours la nécessité de valider la réalité de la dispersion par des données empiriques. Les modèles même les plus complexes ne peuvent tenir compte de l'ensemble des facteurs intervenant sur la présence de l'espèce et sa dispersion. Pour autant, la robustesse de certains logiciels comme *Conefor* et leur capacité à orienter les choix justifient pleinement leur emploi dans la protection et la conception des réseaux écologiques.

Dans la section suivante, nous avons modélisé la connectivité paysagère pour une espèce forestière généraliste en utilisant les graphes paysagers et l'indice *IIC* dans la région PACA et des données cartographiques disponibles sur l'occupation du sol (*Corinne Land Cover*, *Crige PACA*). Nous avons appliqué une gamme de dispersion étendue de manière à représenter la dispersion d'un ensemble d'espèces.

7 Diagnostic de connectivité potentielle de la trame forestière en région PACA

7.1 Introduction

La connectivité écologique est devenue l'une des préoccupations majeures pour les politiques publiques d'aménagement du territoire et de conservation de la biodiversité pour répondre à la perte et à la fragmentation des habitats naturels engendrées par l'augmentation des pressions anthropiques (artificialisation des terres, intensification des pratiques de gestion...). La connectivité représente le degré selon lequel le paysage facilite ou contraint le mouvement des espèces (gènes, individus) entre taches d'habitats favorables (Taylor *et al.* 1993).

La politique TVB a pour objectif de "rétablir les flux d'espèces de faune et de flore sauvages entre les zones de haute valeur écologique". Plusieurs guides méthodologiques ont été élaborés et fournissent des recommandations pour bâtir ces réseaux écologiques, avec une volonté affichée de cohérence entre les échelons locaux (SCoT), régionaux (SRCE) et national (Allag-Dhuisme *et al.* 2010a).

Pourtant, la mise en œuvre de la TVB en France repose souvent sur des analyses cartographiques assez sommaires (zonage des habitats, zonage de la présence des espèces) et des analyses spatiales simples pour la détermination des continuités écologiques (méthode d'érosion-dilatation). Les méthodes utilisées manquent de reproductibilité et n'intègrent que très partiellement les concepts d'écologie du paysage.

Or, l'enjeu pour la construction des trames est bien de passer d'une simple analyse descriptive du paysage à une analyse fonctionnelle du paysage, tenant compte de l'écologie des espèces et de leurs capacités de dispersion (Garcia-Feced *et al.* 2011).

La question centrale pour l'aménagement du territoire peut se formuler ainsi (Theobald *et al.* 2000 ; Gurrutxaga *et al.* 2010 ; Foltête *et al.* 2014) : où doit-on agir de manière efficace au niveau d'un territoire pour maintenir ou restaurer la biodiversité ? Cette question générale peut être décomposée en trois points :

- (1) quelles taches et corridors sont importants pour la connectivité d'une espèce, c'est-à-dire quelles taches ou corridors faut-il conserver en priorité ?
- (2) où faut-il modifier le réseau écologique d'une espèce pour améliorer sa connectivité globale (restauration de taches ou de corridors entre taches) ?
- (3) quels vont être les impacts d'un changement d'occupation du sol ou d'une autre pression sur le réseau écologique d'une espèce (mesures d'aménagement) ?

Dans ce projet, nous présentons les approches récentes d'analyse de la connectivité écologique qui permettent d'aller plus loin que toutes les autres démarches et constituent de véritables outils d'aide à la décision pour les aménagistes et les gestionnaires. Dans ce rapport, nous détaillons un diagnostic de connectivité potentielle d'un réseau d'habitat (point 1 ci-dessus) mais n'abordons pas les deux autres points, qui nécessitent des analyses complémentaires. L'approche "théorie des graphes appliquée à l'écologie du paysage" a déjà été présentée en détail dans le rapport d'avancement Année 1 (Avon & Bergès 2013). Cependant, nous en reprenons les points essentiels pour bien comprendre les différentes étapes de la démarche. Nous appliquons un diagnostic de connectivité potentielle à l'Ecureuil roux en région méditerranéenne à deux échelles spatiales emboîtées :

- (1) au niveau infrarégional dans un contexte d'habitat assez fragmenté (5100 km²) ;
- (2) à l'échelle de l'ensemble de région PACA (31400 km²).

Ces diagnostics de connectivité potentielle à deux échelles spatiales emboîtées permettent d'alimenter les réflexions sur la cohérence des trames à différentes échelles spatiales (PLU, SCoT, SRCE, TVB national).

7.2 Méthode d'analyse de la connectivité écologique

7.2.1 Apport des approches issues de la théorie des graphes

Les méthodes développées pour mesurer la connectivité des habitats peuvent être classées en trois grandes catégories : connectivité structurelle, réelle et potentielle. D'un côté du gradient, la connectivité structurelle a pour objet le paysage puisqu'elle repose sur l'analyse des attributs paysagers : la mise à disposition d'images aériennes et satellites et l'utilisation de Systèmes d'Information Géographique (SIG) de plus en plus élaborés ont permis d'établir des cartographies et

de calculer des données d'habitat spatialement explicites sur de grandes surfaces (ex. taille des habitats, nombre de taches, taille d'habitat-cœur, longueur de lisières...). La connectivité structurelle est la plus facile à collecter, mais a un intérêt très limité puisqu'elle ne tient pas compte des caractéristiques et des besoins de l'espèce. La méthode de dilatation-érosion telle qu'exposée dans le Guide 2 du COMOP TVB peut être considérée comme de la connectivité structurelle, dans le sens où c'est la trame qui est mise en avant plus que les spécificités de l'espèce (Allag-Dhuisme *et al.* 2010b). Cette méthode raisonne à l'échelle du voisinage de la tache mais pas au niveau du paysage global et ignore en grande partie l'écologie de l'espèce (qualité de l'habitat, capacité de dispersion selon la nature de la matrice).

De l'autre côté du gradient, la connectivité réelle repose sur l'observation des déplacements d'individus entre les taches, et donc sur une estimation réelle des liaisons entre les taches. La connectivité réelle, la plus informative, est aussi la plus coûteuse et la plus lourde à étudier, et ne peut être envisagée qu'à petite échelle. Elle s'appuie classiquement sur la radio-téléométrie établissant le cheminement des individus, des méthodes de capture-marquage-recapture, ou des mesures du taux de colonisation ou d'immigration au niveau de la tache. Elle peut aussi s'appuyer sur des données de génétique des populations qui renseignent sur la dispersion déjà réalisée des individus.

Entre ces deux types de connectivité, la connectivité potentielle, intermédiaire entre les deux précédentes, combine des attributs paysagers et une information plus limitée sur l'espèce notamment sa capacité de dispersion. L'analyse de la connectivité potentielle a connu ces dernières années d'importantes avancées grâce au développement d'outils performants et la formalisation de différents concepts. En particulier, la théorie des graphes appliquée à l'écologie du paysage constitue un bon compromis entre nature et quantité des données à intégrer dans la modélisation, temps de calcul et pertinence de l'information fournie en terme de connectivité (Calabrese & Fagan 2004). L'habitat de l'espèce est représenté par un ensemble de nœuds (les taches d'habitat) qui sont reliés entre eux par des liens représentant la dispersion des individus, le tout constituant un graphe (Urban & Keitt 2001). La vision adoptée est celle d'un réseau d'habitats pour une région donnée dont on cherche à mesurer la connectivité pour une espèce (ou un ensemble d'espèces). La connectivité du paysage dépend non seulement de la quantité et de la structuration de l'habitat dans le paysage, mais aussi de la capacité de l'espèce à l'utiliser.

Pascual-Hortal et Saura (2006) ont ainsi établi le concept d'habitat disponible ou atteignable, tenant compte à la fois de la connectivité intra-tache et de la connectivité inter-tache : d'une part, la taille et la qualité intrinsèque de la tache d'habitat contribuent au maintien de la population locale, et d'autre part les liaisons entre les taches d'habitat permettent les échanges d'individus (et de gènes), autorisent l'accès à d'autres ressources et facilitent la dispersion sur une plus longue distance, l'ensemble assurant la viabilité de la population à l'échelle du réseau d'habitat. La mise au point d'un ensemble d'indices rendant compte des propriétés fonctionnelles du réseau, et non plus seulement de ses propriétés topologiques, constitue une avancée méthodologique majeure pour analyser le degré de connectivité écologique d'un paysage (Saura & Pascual-Hortal 2007 ; Saura & Rubio 2010 ; Avon & Bergès 2013). Ces indices permettent aussi de mesurer les changements de connectivité s'opérant en fonction des pressions anthropiques exercées sur le paysage : modification de l'occupation du sol, intensification des pratiques, création d'infrastructures linéaires de transport, changements climatiques (Pascual-Hortal & Saura 2008 ; Fu *et al.* 2010 ; Gurrutxaga *et al.* 2011 ; Clauzel *et al.* 2013 ; Girardet *et al.* 2013 ; Gurrutxaga & Saura 2014).

Un atout essentiel de ces indices réside dans la possibilité d'identifier les taches ou les liens les plus importants pour maintenir ou améliorer la connectivité globale du réseau pour une espèce (Urban *et al.* 2009 ; Galpern *et al.* 2011). C'est pourquoi ils sont de plus en plus utilisés dans les travaux de conservation et de restauration des réseaux d'habitats (Gurrutxaga *et al.* 2011 ; Clauzel *et al.* 2013 ; Girardet *et al.* 2013). Combinée à d'autres approches existantes sous SIG, la démarche constitue un outil prometteur d'aide à la décision pour les gestionnaires, les aménagistes et les décideurs afin d'orienter les choix d'aménagement du territoire et les mesures de conservation, et prioriser les actions à une échelle plus locale : études écologiques fines, aménagement d'infrastructures, mesures de gestion adaptées (Foltête *et al.* 2014).

7.2.2 Les différentes étapes d'une analyse de connectivité potentielle

Pour quantifier la connectivité potentielle, le logiciel *Conefor* (www.conefor.org/), (Saura & Torné 2009) nécessite en entrée des données sur la connectivité structurelle (organisation spatiale des taches d'habitat) et sur les capacités de dispersion des espèces analysées (Figure 1). Les informations requises par *Conefor* comportent deux fichiers au format texte (un fichier de nœuds et un fichier de connexions) et d'autres paramètres que l'utilisateur doit spécifier dans l'interface du logiciel.

Le fichier de nœuds contient la liste des taches d'habitat existant dans le paysage et leurs attributs. L'attribut d'un nœud est la caractéristique qui est considérée comme pertinente pour l'analyse, à savoir : la superficie de l'habitat, la qualité de l'habitat, la qualité pondérée par la surface ou encore d'autres attributs (densité de population, surface d'habitat-cœur, capacité de charge).

Le fichier de connexions contient les informations nécessaires pour caractériser les liens entre chaque paire de nœuds dans le paysage, et peut se présenter de trois manières différentes : (1) fichier de lien, (2) fichier de distance ou (3) fichier de probabilité.

(1) le fichier de lien représente un modèle binaire de connexion : une connexion existe entre deux nœuds qui sont séparés par une distance inférieure à la distance de dispersion seuil spécifiée par l'utilisateur ;

(2) le fichier de distance est le moyen le plus courant pour les utilisateurs standard, qui indique la distance entre toutes les paires de nœuds. Ces distances peuvent être des distances euclidiennes (linéaire) ou des distances effectives (distance de moindre coût) qui tiennent compte des différentes capacités de mouvement et du risque de mortalité d'une espèce pour traverser les différents types d'occupation du sol (Adriaensen *et al.* 2003 ; Theobald 2006). Le logiciel autorise la saisie d'un fichier de connexion partiel (seules les paires de nœuds directement liées sont renseignées, les autres étant considérées comme non connectées) ;

(3) dans le modèle de connexion probabiliste, le logiciel calcule automatiquement les probabilités de dispersion entre toutes les paires de nœuds à partir d'une fonction exponentielle décroissante de la distance entre les nœuds (Saura & Pascual-Hortal 2007). La fonction utilisée est définie par l'utilisateur en précisant la valeur de probabilité de dispersion pour une certaine distance. L'utilisateur peut aussi calculer les probabilités de dispersion sans passer par le logiciel ou les mesurer directement par un suivi des déplacements entre taches ou des méthodes de capture-recapture, et les fournir ensuite en tant que fichier de probabilité d'entrée dans *Conefor*.

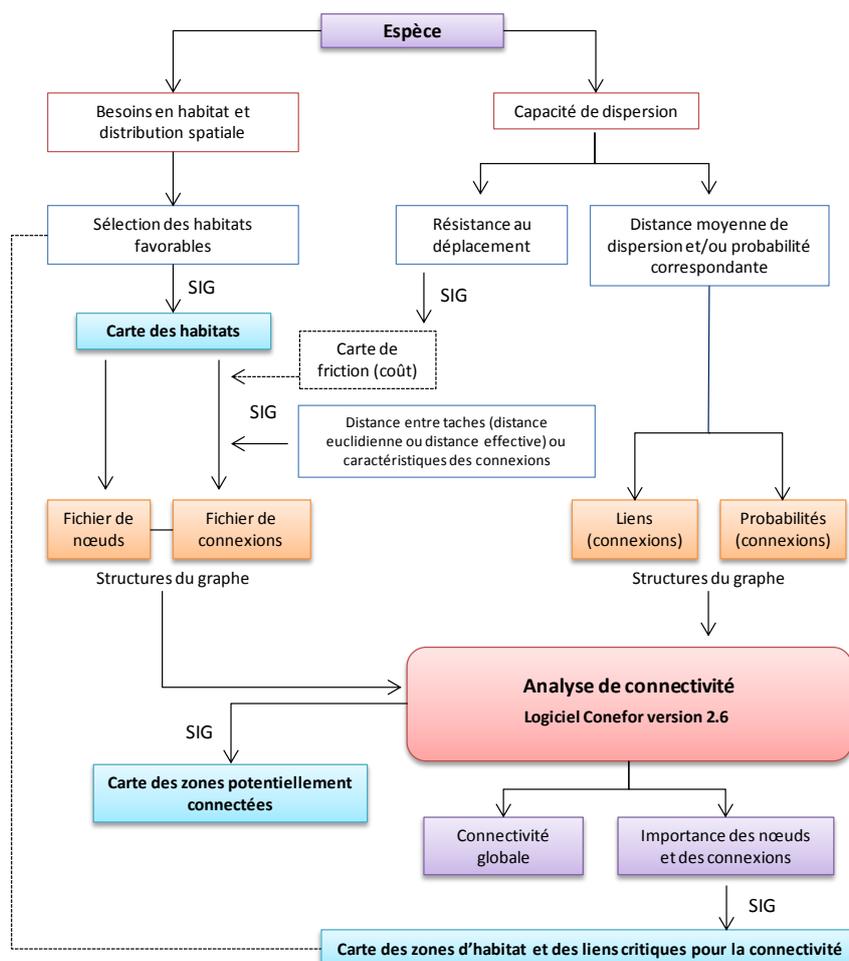


Figure 20. Schéma de la démarche d'analyse de connectivité potentielle d'un réseau de taches d'habitat pour une espèce avec le logiciel *Conefor* (tiré de Saura & Torné 2009).

7.3 Diagnostic de connectivité potentielle aux échelles infrarégionale et régionale appliqué à une espèce forestière : l'écureuil roux

7.3.1 Choix de l'espèce et des échelles spatiales

L'analyse de connectivité potentielle a été appliquée à l'écureuil roux (*Sciurus vulgaris* L. 1758), qui est un mammifère forestier généraliste : les choix faits dans les différentes étapes de l'analyse pour cette espèce peuvent s'appliquer à un ensemble d'autres espèces forestières⁸. La démarche a été construite sur la base de la bibliographie, en mettant l'accent sur les articles scientifiques traitant de la connectivité des habitats pour l'écureuil, des effets du paysage environnant et de la codification de la résistance du paysage (Verbeylen *et al.* 2003a ; Verbeylen *et al.* 2003b ; Verbeylen *et al.* 2009 ; Wauters *et al.* 2010).

Dans un premier temps, nous avons modélisé la connectivité potentielle pour l'écureuil roux dans l'ouest de la région PACA (≈5100 km²), comprenant le PNR des Alpilles à l'ouest, le PNR du Lubéron au nord et la Montagne Sainte-Victoire au sud-est (rectangle rouge sur la Figure 21). Cette zone dispose d'un couvert forestier plus faible que l'ensemble de la région PACA (et où la surface d'habitat potentiel pour l'écureuil roux représente 8% de la surface totale), de larges plaines agricoles et urbanisées, et de nombreuses infrastructures à fort impact sur les déplacements d'espèces (LGV, autoroutes, lit et canal de la Durance). Cette analyse à une échelle infrarégionale permet d'identifier finement les zones d'habitat restant isolées du reste du réseau et les éléments charnières permettant le maintien des flux d'individus entre populations.

Ensuite, nous avons étendu la modélisation pour la même espèce à l'ensemble de la région PACA, soit une zone de 31400 km² sur laquelle la surface d'habitat de l'espèce représente 26,5% (Figure 21). La modélisation a été effectuée à partir des mêmes fonds cartographiques (donc de même résolution) et en suivant la même démarche, permettant de dresser une image de la connectivité du réseau d'habitat à plus large échelle.

7.3.2 Occupation du sol en région PACA

D'après la carte d'occupation du sol "ocsol 2006"⁹ (www.crige-paca.org/), la forêt constitue la première occupation du sol en région PACA (37,8%, Tableau 5). L'urbain continu et discontinu représente 3,1% et le bâti diffus, très caractéristique de la région PACA, couvre près de 2,3%. Le réseau routier et ferroviaire et ses dépendances couvrent une faible surface (0,3%) comme les cours et voies d'eau (0,3%). Les autres occupations majeures sont les maquis et garrigues (10,3%), les pelouses et pâturages (6,5%) la végétation clairsemée (6,5%) et la forêt et la végétation arbustive en mutation (5,9%). On peut noter que les zones incendiées ne représentent qu'une infime surface (0,01%) à la date de la carte.

Tableau 5. Taux de couverture des différents types d'occupation du sol en région PACA selon la carte "ocsol 2006" (nomenclature CRIGE PACA). Les types sont rangés par ordre croissant de numérotation.

Code	Intitulé CRIGE PACA 2006	Taux de couverture
111	Tissu urbain continu	0,2%
112	Tissu urbain discontinu	2,9%
113	Bâti diffus	2,3%
121	Zones industrielles ou commerciales	0,7%
122	Réseau routier et ferroviaire et espaces associés	0,3%
311	Forêts de feuillus	12,8%
312	Forêts de conifères	19,8%
313	Forêts mélangées	5,2%
321	Pelouses et pâturages naturels	6,5%
322	Landes subalpines	0,9%
323	Maquis et garrigues	10,3%
324	Forêts et végétation arbustive en mutation	5,9%
332	Roches nues	4,3%
333	Végétation clairsemée	6,5%
334	Zones incendiées	0,01%
511	Cours et voie d'eau	0,3%

⁸ Il faut veiller à ce que les préférences d'habitats, la distance de dispersion et la capacité de dispersion à travers la mosaïque d'habitats soient proches pour assimiler d'autres espèces aux résultats de l'analyse réalisée pour l'écureuil.

⁹ Cette carte est une carte dérivée de la couverture Corine Land Cover à une résolution plus fine et qui intègre de types d'occupation du sol spécifiques à la région, comme le bâti diffus (code 113).

7.3.3 Cartographie de l'habitat potentiel de l'Ecureuil roux

Tout d'abord, les taches d'habitat et la distance entre les taches ont été préparées sous SIG (Figure 21) : l'habitat de l'écureuil a été défini à l'échelle de la région PACA comme les taches forêt de plus de 10 ha (codes 311, 312 et 313), situées à moins de 2100 m d'altitude et couverte à 100% par la forêt sur un pixel de 100 m de résolution. L'habitat potentiel de l'espèce représente 8417 km², soit 26,5% du territoire étudié.

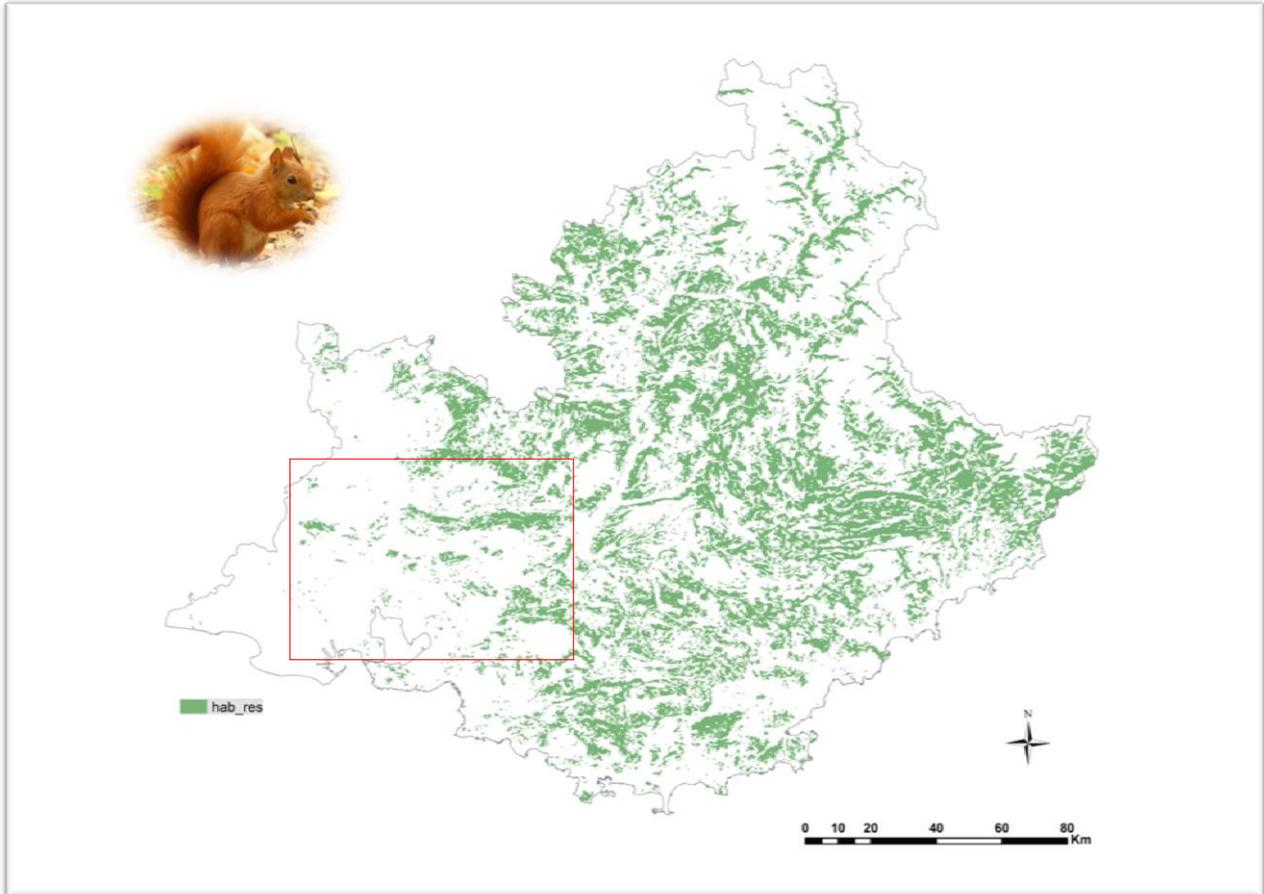


Figure 21. Carte de l'habitat potentiel de l'Ecureuil roux (*Sciurus vulgaris* L. 1758) sur la région PACA. L'habitat de l'écureuil a été défini à l'échelle de la région PACA comme les taches forêt de plus de 10 ha (code 311, 312 et 313), situées à moins de 2100 m d'altitude et couverte à 100% par de la forêt sur un pixel de 100 m de résolution. Le rectangle rouge localise la zone d'analyse infrarégionale.

7.3.4 Modélisation des déplacements entre taches

Nous avons analysé une gamme de dispersion, ce qui a plusieurs avantages : (a) tenir compte de la disparité de l'information ou de l'incertitude sur la distance de dispersion, (b) recouvrir plusieurs types de dispersion (juvénile ou autre), (c) appliquer les résultats aux autres espèces entrant dans la gamme de dispersion, et (d) analyser les changements de connectivité du réseau selon la distance de dispersion (Saura & Rubio 2010).

La distance de dispersion de l'écureuil est bien renseignée dans la littérature, et nous avons retenu 5 distances allant de 200 m (déplacements journaliers) à 6000 m (distance maximale des individus dispersant loin), 700 m étant la médiane de dispersion de l'écureuil. Les liens potentiels entre taches sont donc retenus pour des taches distantes au maximum de 6000 m. Le paysage en dehors des taches d'habitat n'est pas une simple matrice hostile mais une mosaïque d'habitats dans laquelle l'espèce disperse plus ou moins facilement. L'espèce atteindra d'autant plus facilement une autre tache que le parcours pour l'atteindre sera court et peu coûteux (reflet de l'énergie dépensée, de la mortalité...). Il est donc préférable de tenir compte d'une distance de coût plutôt que d'une distance euclidienne entre taches (Verbeylen *et al.* 2003a ; Magle *et al.* 2009 ; Fu *et al.* 2010 ; Gurrutxaga *et al.* 2011).

La carte d'habitat est donc convertie en carte de friction en attribuant un coefficient de résistance à chaque type d'habitat, sur la base de la bibliographie (Adriaensen *et al.* 2003). Nous avons utilisé un

travail préalable (Verbeylen *et al.* 2003a) en adaptant les informations fournies à la nomenclature régionale "ocsol". L'étude citée avait évalué la performance du codage de la friction des différents types d'occupation du sol en testant quelles combinaisons de codages de friction prédisaient au mieux la présence de l'espèce, par comparaison de modèles statistiques. Dans le cas où aucune étude préalable n'est disponible, le codage de la friction peut être réalisé par avis d'expert ou par comparaison avec d'autres espèces proches. Mais dans ce cas, un test de sensibilité des coefficients de friction utilisé est nécessaire pour vérifier la stabilité des résultats (par ex. en faisant varier de $\pm 50\%$ la valeur chaque coefficient).

Pour l'Ecureuil roux, nous avons obtenu une carte de coût en cinq classes (1, 10, 300, 800 et 1000), où une friction de 1 est attribuée à l'habitat de l'espèce et une friction de 1000 est affectée aux zones les plus difficiles à traverser pour l'écureuil : autoroutes, urbain dense, neiges éternelles,... (Figure 22 et Figure 26). Un coefficient de 10 à 800 a été affecté aux autres types d'occupation du sol selon que ceux-ci étaient végétalisés et contenaient des arbres. A partir de cette carte, un calcul de chemin de moindre coût (cmc) a été effectué sous SIG pour fournir la distance de coût entre toutes les taches d'habitat (Figure 23).

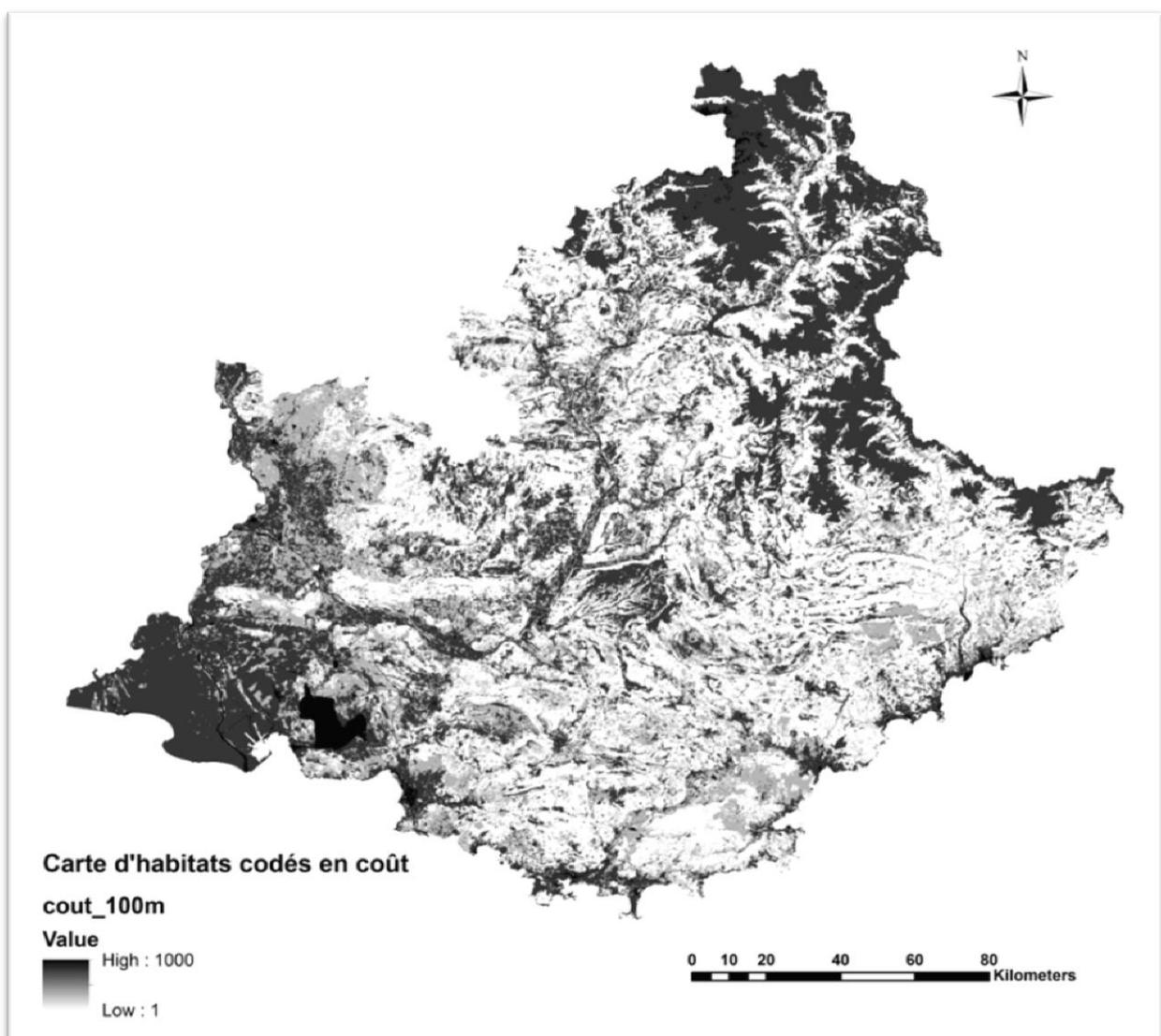


Figure 22. Carte de résistance au déplacement pour l'Ecureuil roux à l'échelle de la région PACA. Le coût de déplacement est représenté par un dégradé de blanc à noir reflétant un gradient croissant de difficulté de déplacement selon l'habitat de la typologie "ocsol 2006" : une friction de 1 (zones en blanc) a été attribuée à l'habitat de l'espèce et une friction de 1000 (zones en noir) aux zones les plus difficiles à traverser (autoroutes, urbain dense notamment).

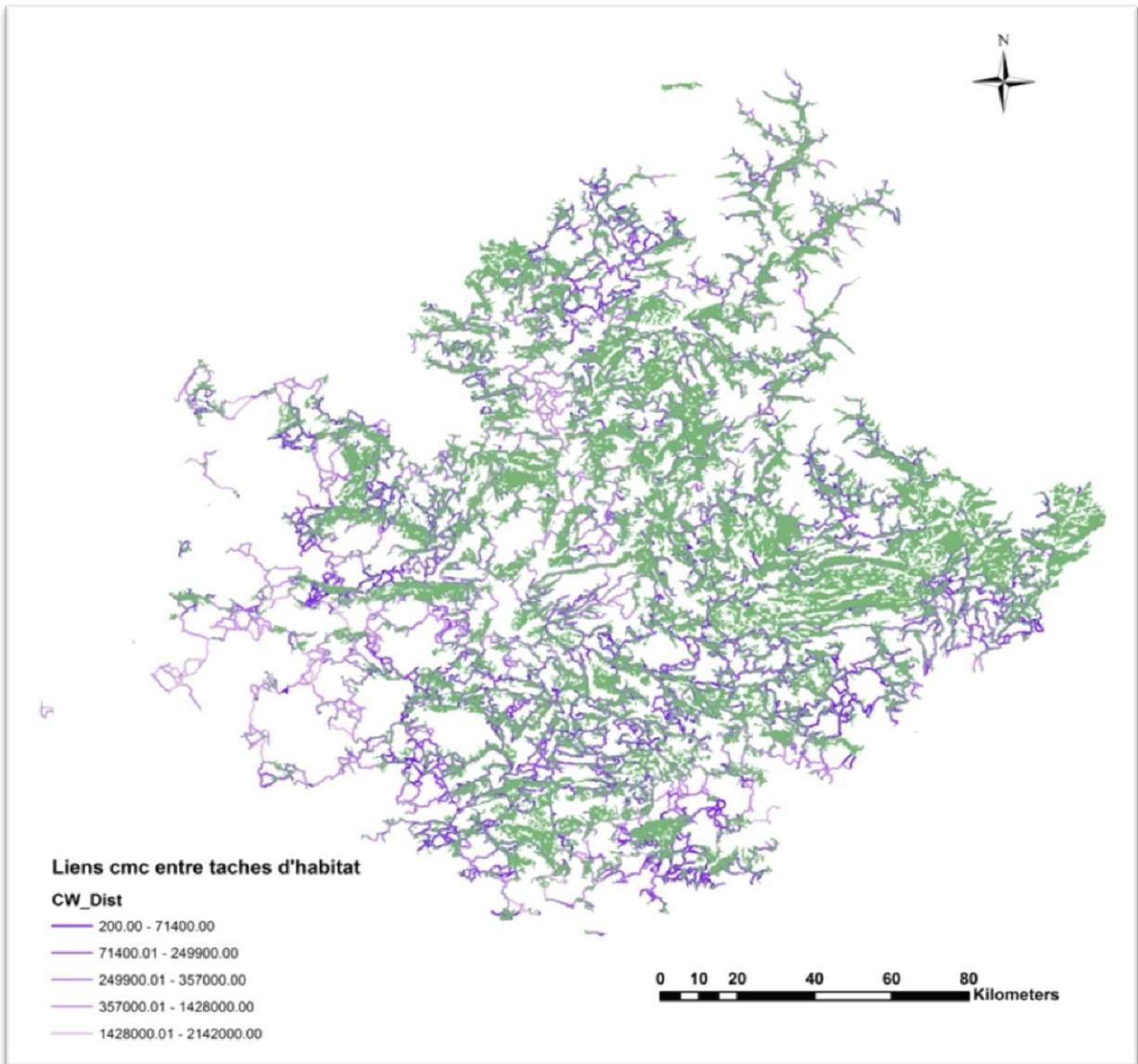


Figure 23. Carte des chemins de moindre coût (cmc) entre les taches d'habitat potentiel pour l'Ecureuil roux à l'échelle de la région PACA. Les cmc courts sont représentés en figuré foncé et les cmc longs sont représentés en figuré clair. Sont représentés les cmc entre taches situées à moins de 6000 m en distance équivalente de coût. L'échelle des valeurs de distance affichées correspond aux distances de coût, c'est-à-dire qu'elles intègrent la résistance du paysage : un déplacement sur la carte de 1 m dans une occupation du sol ayant une friction de 1 équivaut à une distance de coût de 1, alors qu'un déplacement de 1 m dans une occupation du sol ayant une friction de 1000 équivaut à une distance de coût de 1000.

7.3.5 Analyse de connectivité potentielle du réseau d'habitat

Les taches¹⁰ et les liens sous forme de distances de moindre coût sont injectés dans le logiciel *Conefor* pour analyser la connectivité potentielle, selon les différentes distances de dispersion (Figure 24). Le logiciel calcule un indice global de connectivité pour l'ensemble du réseau et la contribution de chaque tache à la connectivité globale. Dans cette analyse, nous avons utilisé l'indice intégral de connectivité *IIC* (Pascual-Hortal & Saura 2006), qui considère les connections établies (en deçà d'un certain seuil de distance) entre deux taches *i* et *j* au sein d'un paysage de surface A_L : le calcul du *IIC* tient compte de la taille des taches (a_i et a_j), et du nombre de liens pour le plus court chemin les reliant (nl_{ij}), selon la formule suivante :

$$IIC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{a_i a_j}{1+nl_{ij}}}{A_L^2} \quad (1)$$

La contribution de chaque tache *k* à la connectivité globale du réseau est calculée par la différence relative entre la valeur du réseau intact *IIC* et la valeur du réseau après enlèvement de la tache *IIC'* ($dIIC_k$).

Ensuite, cette valeur $dIIC_k$ est elle-même décomposée selon les trois rôles distincts d'une tache qui intègrent dans un même cadre conceptuel quantité et structuration spatiale de l'habitat (Saura & Rubio 2010) : la contribution à la connectivité intra-tache, c'est-à-dire la capacité d'habitat ($dIIC_{intra}$), la contribution aux flux entre taches, c'est-à-dire la capacité d'émettre ou recevoir des individus ($dIIC_{flux}$), et la contribution comme relais ("stepping stones"), c'est-à-dire le rôle de la tache comme étape dans la dispersion ($dIIC_{conn}$).

$$dIIC_k = dIIC_{intra_k} + dIIC_{flux_k} + dIIC_{conn_k} \quad (2)$$

- $dIIC_{intra_k}$ ne tient compte que des qualités intrinsèques de la tache *k* et correspond à $a_i a_j$ où $i = j$ dans l'équation (1), c'est-à-dire a_k^2 ; $dIIC_{intra_k}$ est donc le même que la tache soit connectée ou isolée ;

- $dIIC_{flux_k}$ dépend à la fois de l'attribut de la tache *k* et de sa position au sein du réseau et correspond à la somme des $\frac{a_i a_j}{1+nl_{ij}}$ dans l'équation (1) où $i \neq j$. Les liens n'entrent pas en ligne de compte en tant que tels dans le sens où c'est le rôle d'habitat émetteur ou d'habitat récepteur qui est évalué, à savoir si la tache *k* est bien reliée aux autres taches du réseau ;

- $dIIC_{conn_k}$ au contraire mesure si la tache ou le lien *k* contribue à connecter le réseau, donc ne dépend que de la position de la tache/liens *k* dans le réseau. Ceci correspond donc à une partie de la somme des $\frac{a_i a_j}{1+nl_{ij}}$ dans l'équation (1) où $i \neq k \neq j$. La tache ou le lien *k* contribue seulement s'il fait partie du meilleur chemin reliant *i* et *j* (donné par nl_{ij}).

L'importance respective de chaque part de l'indice varie selon que la connectivité ou au contraire la quantité d'habitat compte beaucoup pour l'espèce et selon les facultés de dispersion de celle-ci.

¹⁰ Dans notre analyse, la tache est caractérisée par sa surface, mais des indices de qualité d'habitat plus fins peuvent être employés.

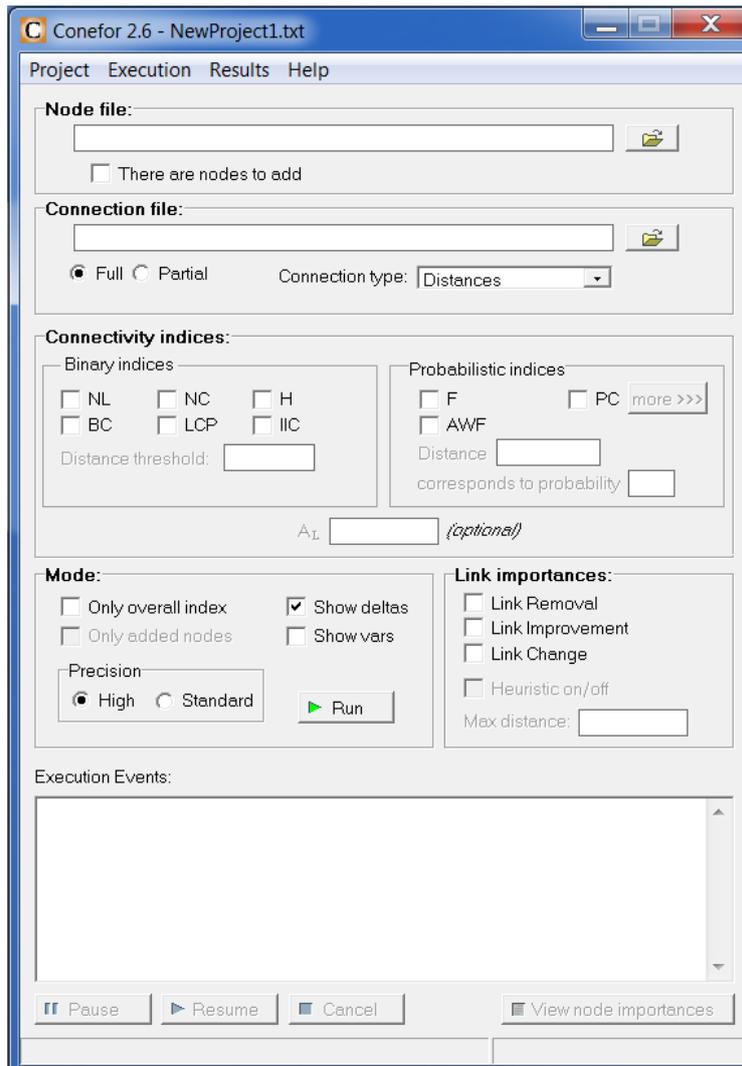


Figure 24. Interface du logiciel *Conefor* 2.6 (Saura & Torné 2009) montrant les données d'entrée (fichiers de nœuds et de liens), les différentes options de calcul (types d'indices, choix de calcul) et les différentes sorties possibles (calcul de l'indice total, des deltas, de l'importance des liens). Les fichiers de sortie sont sauvegardés dans le répertoire de travail choisi.

7.3.6 Diagnostic à l'échelle infrarégionale

A cette échelle, le diagnostic de connectivité a porté sur 194 taches et 216 connexions effectives¹¹ entre taches pour une distance équivalente de coût de 700 m.

Les informations issues du diagnostic de connectivité pour une distance de coût équivalente à 700 m ont été synthétisées sur la Figure 25. Les taches d'habitat intégrées dans l'analyse de connectivité sont figurées en dégradé de jaune à marron foncé selon l'importance croissante de la tache pour la connectivité globale du réseau ($dIIC_{conn}$). Les taches non conservées dans l'analyse sont figurées en gris. Seuls les 15% de liens les plus importants comme éléments connecteurs assurant les déplacements des individus entre taches sont représentés avec un figuré orange, d'autant plus épais que leur contribution est élevée. En bleu, figurent les liens de moindre importance et en gris les liens qui n'ont pas été intégrés parce que la distance de coût était supérieure à 700 m. Les pointillés noirs indiquent les limites des deux Parcs Naturels Régionaux (Luberon et Alpilles).

Seuls 2% des taches d'habitats et 2% des liens assurent à eux seuls les connexions majeures pour le réseau à la distance équivalente à 700 m. Le réseau de taches est structuré en quatre composantes principales¹² (Figure 25) :

¹¹ Parmi les $(n \times n - 1) / 2$ liens théoriques entre les n taches, soit 18721.

¹² La *composante* d'un graphe est un sous-ensemble de taches connectées entre elles mais non connectées aux autres composantes.

(a) les taches d'habitats du PNR des Alpilles à l'ouest de la zone ;

(b) celles du PNR du Luberon au nord ;

(c) un ensemble de taches assez nombreuses comprenant le massif de la Sainte-Victoire et les massifs de taille plus modestes situées à la fois au sud-ouest en direction de Gardanne et à l'ouest vers Lambesc et Salon-de-Provence ;

(d) un ensemble de petites taches connectées au nord de Vitrolles et de l'étang de Berre.

Il reste enfin des taches isolées dans trois secteurs : entre Chateaurenard et Cavaillon, au sud de Pélissanne et au sud des Alpilles. Dans ce dernier secteur, une tache d'assez grande taille (520 ha) est isolée entre la composante Alpilles et la composante Sainte-Victoire Lambesc (flèche 1). On comprend l'isolement de cette tache en regardant l'environnement de la tache sur la carte de friction (Figure 26) : cette tache est bordée à l'est par le village de Lamanon, deux départementales, l'autoroute A7, le canal de la Durance et une voie ferrée, alors qu'elle est très proche à vol d'oiseau de massifs situés à l'est.

L'isolement des populations des Alpilles est lié en premier lieu à un éloignement des taches d'habitat par rapport aux autres taches du graphe (Luberon et Lambesc), mais il est nettement accentué par la présence de plusieurs obstacles linéaires de friction maximale : l'autoroute A7, une route nationale, la voie ferrée, la LGV Avignon-Marseille et le lit de la Durance (Figure 26). Des analyses de connectivité pour d'autres distances de dispersion indiquent que les populations ne seraient en contact avec les autres populations importantes (sud du Luberon et plaine de Lambesc) que par des individus dispersant à plus longue distance (au moins 4000 m).

Un autre constat intéressant est l'absence de connexions entre les deux composantes Luberon et Saint-Victoire - Lambesc. Là aussi, l'éloignement géographique des deux composantes associé à une résistance élevée dans la plaine de la Durance (au sud de Pertuis) explique l'absence de connexions. Néanmoins, les connections entre le massif de la Sainte-Victoire et le Luberon peuvent aussi s'établir par le réseau de taches situées à l'est de Pertuis, mais notre analyse ne les a pas incorporées à cette échelle (cf. analyse à l'échelle régionale).

Le calcul des parts "connecteur" de l'indice $dIIC$ ($dIIC_{conn}$) met en évidence les éléments charnières pour assurer la dispersion à travers le réseau de taches d'habitats, et dont la perte augmenterait de manière très importante l'isolement des populations¹³ (Figure 25) :

(a) deux liens sont très importants pour connecter l'est et l'ouest des taches des Alpilles (flèche 2) ; le maintien de la connexion ne pose *a priori* pas de problème dans ce secteur, non urbanisé et assez boisé ;

(b) la partie sud-est de la zone d'analyse contient plusieurs liens et taches très importantes pour la connectivité : au sud-est du massif de la Sainte-Victoire vers Gardanne, un chapelet de liens et de taches ont une forte contribution parce qu'ils connectent la Sainte-Victoire et toutes les taches situées en fin de réseau à l'est de Vitrolles (flèche 3). Le maintien de ces connexions apparaît donc comme primordial dans cette zone en périphérie d'Aix-en-Provence, sachant que le secteur est fortement urbanisé et que plusieurs voies de circulation le découpent d'est en ouest ;

(c) la tache la plus importante du réseau est située au sud-est de Lambesc et relie par un chemin unique les deux parties est et ouest de cette composante (flèche 4). Cette tache est donc l'une de celles à conserver en priorité. Le lien entre cette tache et le reste de la composante (massif de la Sainte-Victoire) ne ressort pas comme un lien prioritaire (puisqu'il est figuré en bleu sur la carte, flèche 5). Il s'agit en fait de deux liens reliant deux taches distinctes situées à l'est du côté Sainte-Victoire. Dans l'algorithme utilisé, une part connecteur existe si le lien est un meilleur chemin entre deux taches comparé à d'autres liens. La part connecteur est d'autant plus importante que le lien fait partie du meilleur chemin ou du chemin unique reliant plusieurs taches. Or, dans notre exemple, il existe un chemin alternatif quasiment équivalent lorsqu'on enlève un des deux liens. L'analyse de connectivité sur les liens du graphe montre ici ses limites car dans le graphe il n'est pas possible de traiter deux liens distincts comme un lien unique : il faut donc compléter par une analyse cartographique établissant des corridors pour faire ressortir les zones communes de liaisons partagées par plusieurs taches d'habitats (Avon *et al.* 2014). Toutefois l'analyse de connectivité sur les taches a bien mis en évidence l'importance de cette zone, car de part et d'autre se situent les taches les plus importantes pour le maintien de la connectivité globale du réseau. Cette zone de connexion entre la Sainte-Victoire à l'est et le massif de Rognes à l'ouest constitue un passage stratégique dans le paysage ; cette zone est moins défavorable que le secteur de Lamanon commenté plus haut car la résistance de la matrice est moindre (zone faiblement urbanisée et assez boisée), mais les espèces doivent néanmoins franchir l'autoroute A51 et deux départementales. L'implantation d'un passage à faune serait tout à fait justifiée car il n'y a aucun passage empruntable (pont ou tunnel) par la faune dans ce secteur.

¹³ Une tache ou un lien est d'autant plus important qu'il est le chemin unique entre plusieurs taches du réseau.

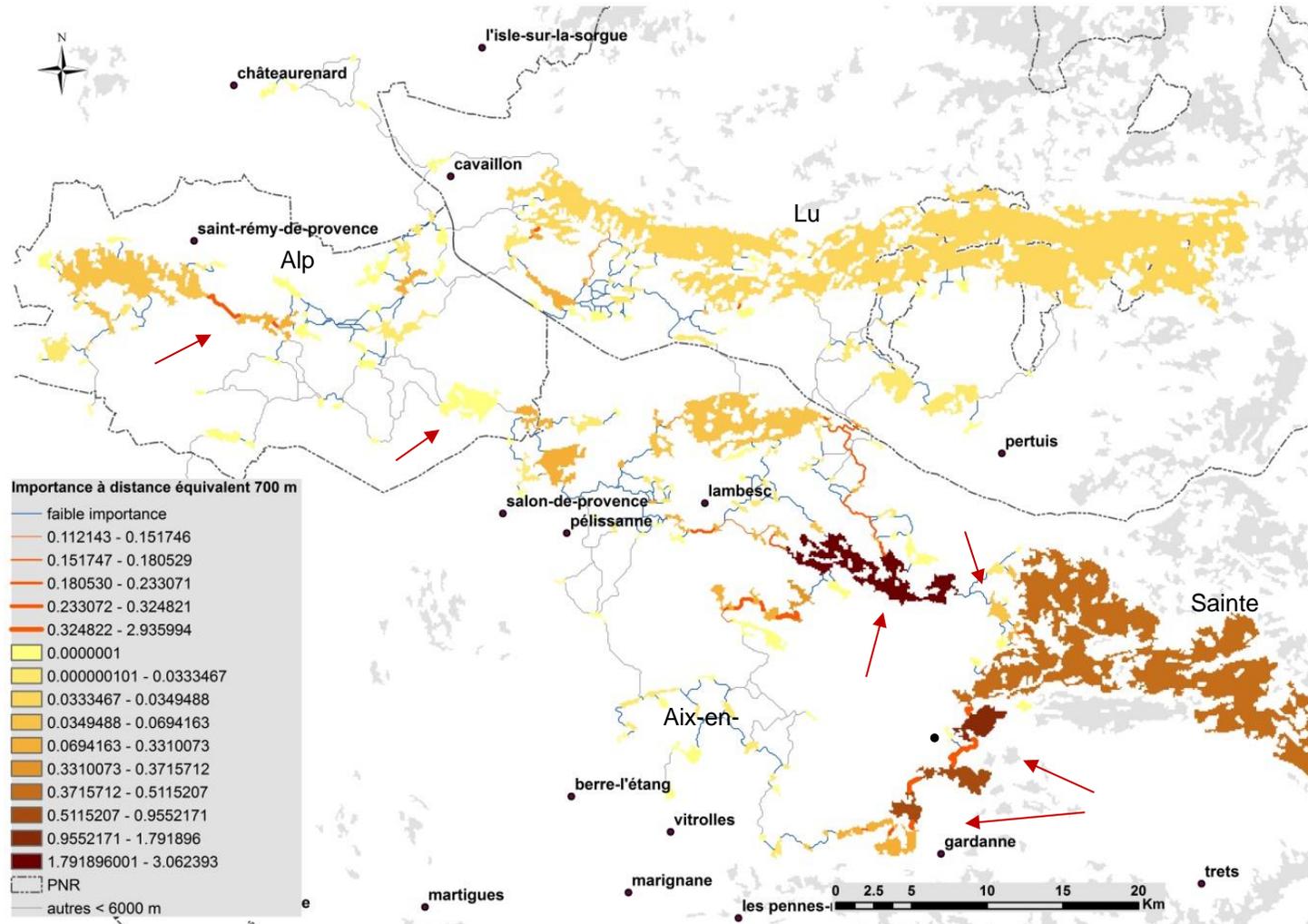


Figure 25. Diagnostic de connectivité potentielle pour l'Ecureuil roux à une échelle infrarégionale, dans une zone d'environ 5100 km² couvrant les Alpilles, le sud du Luberon et la Sainte-Victoire. La carte montre l'importance des taches d'habitat (de jaune à marron foncé) et des liens (les plus importants sont en orange épais) comme éléments connecteurs assurant les déplacements des individus, en considérant une distance de coût équivalent la médiane de dispersion (700 m). En bleu figurent les liens de moindre importance et en gris les liens de plus de 700 m.

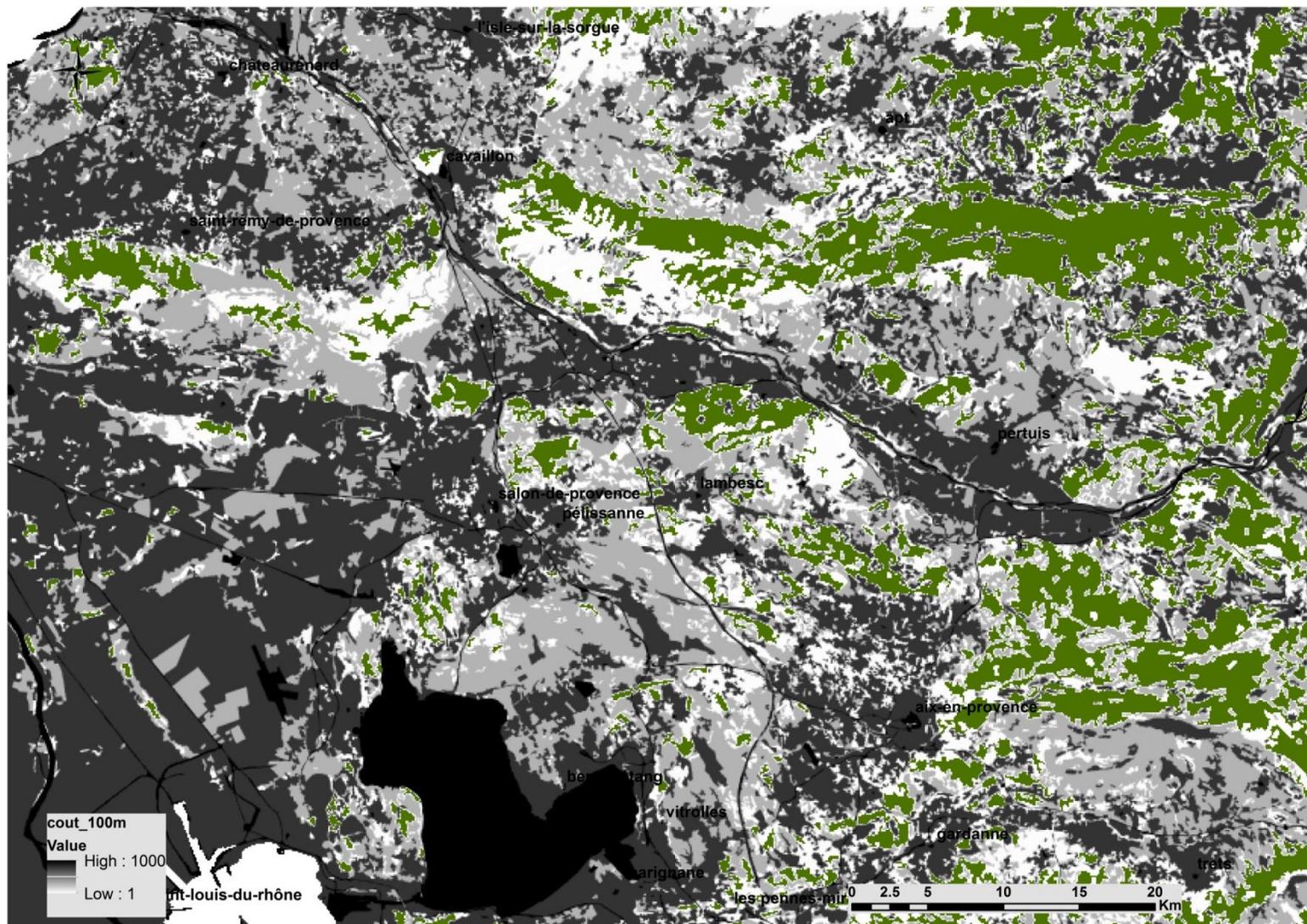


Figure 26. Taches habitats pour l'Ecureuil roux (en vert) superposée avec la carte de friction du paysage à l'échelle infrarégionale : les zones les moins favorables (urbains denses, infrastructures linéaires de transport : routes, autoroutes, LGV) sont figurées en noir et les zones les plus favorables (forêt) en blanc.

7.3.7 Diagnostic à l'échelle régionale

A cette échelle, la diagnostic de connectivité a porté sur 2482 taches et 3406 liens pour une distance équivalente de coût de 6000 m. A la différence de l'analyse infrarégionale, les capacités de calcul de notre station de travail étant insuffisantes pour calculer la contribution de chaque lien à la connectivité globale (part connecteur), car le nombre très élevé de liens et de nœuds étaient trop élevés. Nous n'avons calculé que la décomposition des trois parts de l'indice $\Sigma dIIC$ pour les taches.

La décomposition de ces trois parts a été effectuée pour les cinq distances de dispersion (Figure 27). La part "intra" reste proche de 12%. La part "flux" augmente et passe de 39% à 200 m à 55% à 1000 m puis n'augmente presque plus ensuite (58% à 6000 m). La part "connector" représente 49% de la variation totale à 200 m puis ne cesse de diminuer pour atteindre 30% dès 4000 m. L'interprétation des changements des trois parts de l'indice $\Sigma dIIC$ en fonction de la distance de dispersion permet de faire les commentaires suivants (Saura & Rubio 2010) :

(a) la part "connector" du graphe est importante au regard des deux autres parts : cela indique qu'un nombre important de taches joue un rôle de taches relais pour connecter d'autres taches du réseau situées à des distances importantes ;

(b) la maximum de la part "connector" est obtenue pour une distance de coût équivalente à 200 m : ceci indique que les taches charnières pour la connectivité globale du réseau sont reliées à partir de cette valeur de distance effective ; en dessous de cette distance¹⁴, les taches charnières ne sont pas encore toutes reliées, mais en dessus d'une distance de coût équivalente à 700 m, les chemins commencent à devenir redondants et certaines taches relais à des distances inférieures voient leur part "connector" s'annuler (et donc la somme des parts "connector" pour l'ensemble des taches diminue).

(c) la part "flux" augmente en passant de 200 à 1000 m puis augmente très peu au-delà : cela signifie que le flux d'individus entre taches connectées est maximal à partir de 700 m et stagne au-delà de 1000 m, c'est-à-dire qu'il n'y a plus de nouvelles liaisons qui s'établissent entre des taches qui n'étaient pas connectées à distance moindre, ou que ces liaisons concernent des taches de petite taille et n'impactent pas les flux à cette échelle.

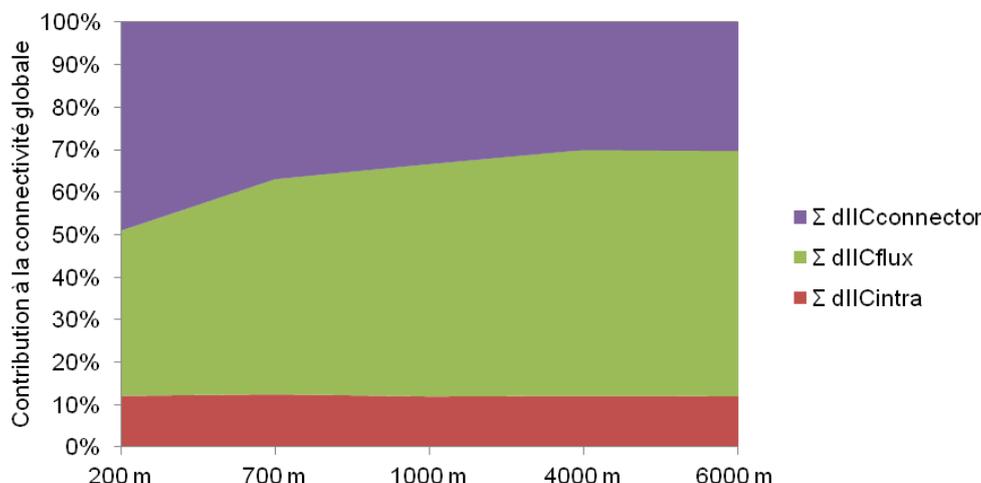


Figure 27. Variation de la décomposition des trois parts de l'indice $\Sigma dIIC$ ($\Sigma dIIC_{intra}$, $\Sigma dIIC_{flux}$ et $\Sigma dIIC_{connector}$) sommés pour l'ensemble des taches du réseau d'habitat de l'Ecureuil roux à l'échelle de la région PACA en fonction de 5 distances de dispersion utilisées dans la modélisation.

Les Figure 28 et suivantes identifient les 50 taches les plus importantes à l'échelle de la région en termes d'éléments connectant pour l'Ecureuil roux, considérant la distance de coût équivalente à 700 m : ces taches d'habitat assurent la majorité des déplacements des individus au sein du réseau d'habitat, ce qui permet de maintenir les flux entre populations sur le long terme. L'analyse détaillée des zones qui sont connectées ou déconnectées et la contribution de chaque tache à la connectivité globale du réseau permet de hiérarchiser les enjeux de conservation en ciblant sur les zones de fragilité du réseau. Rappelons que la part "connecteur" d'une tache est par construction indépendante

¹⁴ Nous n'avons pas pu tester de distance inférieure à 200 m car la résolution du fond cartographique utilisé est de 100 m. Nous avons pris une première distance supérieure à la résolution, ce qui est raisonnable.

de sa taille et ne dépend que de sa position dans le réseau et des liens qui la relie aux autres taches. Néanmoins, à cette échelle d'analyse, la plupart des taches importantes au regard de la connectivité sont de très grandes taches.

A l'est de la région, la fragmentation de l'habitat pour l'Ecureuil roux est plus faible qu'à l'ouest (Figure 28). Plusieurs taches dont une immense couvrant près de 168000 ha s'étendent des Alpes Maritimes au Var et aux Alpes de Haute-Provence. Cette tache située au nord de Nice (Figure 28) est extrêmement découpée mais relie un nombre très élevé d'autres taches ; sa contribution en tant que connecteur est majeure car c'est par elle que passent beaucoup de chemins les moins coûteux. Un peu plus à l'ouest dans le secteur de Draguignan (au nord du rectangle zoom 5 sur la Figure 28), d'autres taches importantes relient les parties est et ouest du réseau dont une tache de 27800 ha et une autre de 7400 ha. De même, au nord de cette tache de 168000 ha et remontant jusqu'à Gap (Hautes-Alpes), plusieurs taches assurent un rôle de relai au sein du réseau pour connecter les taches entre le nord et le sud, mais aussi pour connecter les nombreuses taches adjacentes.

La partie nord-est du réseau montre une structure dendritique liée au relief des Hautes-Alpes et à la limite altitudinale de l'habitat de l'Ecureuil roux (Figure 29, zoom 1 de la Figure 28). On voit bien les taches charnières se dessiner le long de la haute vallée de la Durance vers le Briançonnais et le Queyras, ainsi que le rôle clé des taches situées au sud de Gap.

La partie centre-ouest du réseau s'individualise car elle très faiblement connectée au reste du réseau d'habitat (Figure 30, zoom 2 de la Figure 28). Le massif du Luberon (15200 ha), les Monts de Vaucluse (27600 ha) et le Mont Ventoux (3600 ha) forment la colonne vertébrale de connexion de cette partie centre-ouest de la région PACA : le massif du Luberon connecte fortement le nord et le sud (cf. point suivant), les Monts de Vaucluse connecte l'est et l'ouest et le Mont Ventoux connecte les taches qui sont situées à l'extrémité nord-ouest de cette zone. On note que la connexion avec le secteur Montagne de Lure (au nord de Forcalquier) passe par les Monts de Vaucluse et le Luberon et qu'il n'existe aucune connexion par l'est (vallée de la Durance) ou le nord (vallée du Jabron) de la région PACA. Cependant, il pourrait exister des connexions qui passent au nord par la Drôme qui ne sont pas prises en compte dans l'analyse qui s'arrête aux limites administratives de la région.

La zone située entre la Sainte-Victoire et le Luberon concentre les connexions entre la partie centre-ouest (Ventoux, Monts du Vaucluse et Lure) et le reste du réseau régional (Figure 31, zoom 3 de la Figure 28) : les chemins de moindre coût passent par plusieurs massifs de taille variable entre le nord et le sud ; une très petite tache au centre de la Figure 31 (flèche 1) a en particulier une très forte contribution au regard de sa taille, car elle concentre tout le passage (secteur de Beaumont-de-Pertuis, Grambois et La Bastide-des-Jourdans). De plus, le franchissement de la vallée de la Durance (deux RD, l'autoroute A51 et la Durance) n'est possible qu'en deux points de passage (ces passages sont indiqués par deux flèches 2 et 3 sur la Figure 31). Tout ceci rend le maintien de la connectivité entre ces deux grandes composantes nord et sud du réseau régional extrêmement fragile. Ce secteur devrait faire l'objet d'une attention particulière en prévoyant la conservation des taches d'habitat favorables actuelles accompagnée de l'installation d'écoponts et de corridors écologiques.

La partie centre sud de la région est assez bien connectée et la connexion s'opère par des taches d'assez grande taille (Figure 32, zoom 4 de la Figure 28) : massif de la Sainte-Victoire au nord (10300 ha), Mont Aurélien au centre et une grande tache qui inclut le massif de la Sainte-Baume au sud : l'ensemble des taches situées au sud d'Aix-en-Provence et au nord-ouest de Marseille sont assez bien connectées entre elles et les liaisons avec le reste du réseau s'effectuent par le nord ou par l'est *via* les trois taches précédemment citées. L'analyse à l'échelle régionale nuance les diagnostics présentés à l'échelle infrarégionale, car les taches situées au sud d'Aix-en-Provence ne sont plus aussi isolées et plusieurs chemins alternatifs permettent de s'y rendre. En revanche, la tache la plus importante dans l'analyse infrarégionale reste identifiée comme une tache relai significative dans l'analyse régionale, tout en perdant un peu d'importance.

L'analyse régionale indique enfin que le grand Massif des Maures (Figure 33, zoom 5 de la Figure 28) est formé d'un grand nombre de taches bien connectées entre elles. Mais cette composante se trouve complètement isolée du reste du réseau régional, en grande partie par la présence de la dépression permienne qui entoure le Massif des Maures depuis Toulon jusqu'à Fréjus et qui est très urbanisée, très cultivée et parcourue par plusieurs routes et autoroutes (A57 et A8). La mise en place d'un ou plusieurs corridors reliant les Maures à la tache d'importance la plus proche située au nord-ouest serait une bonne stratégie d'amélioration de la connectivité globale du réseau.

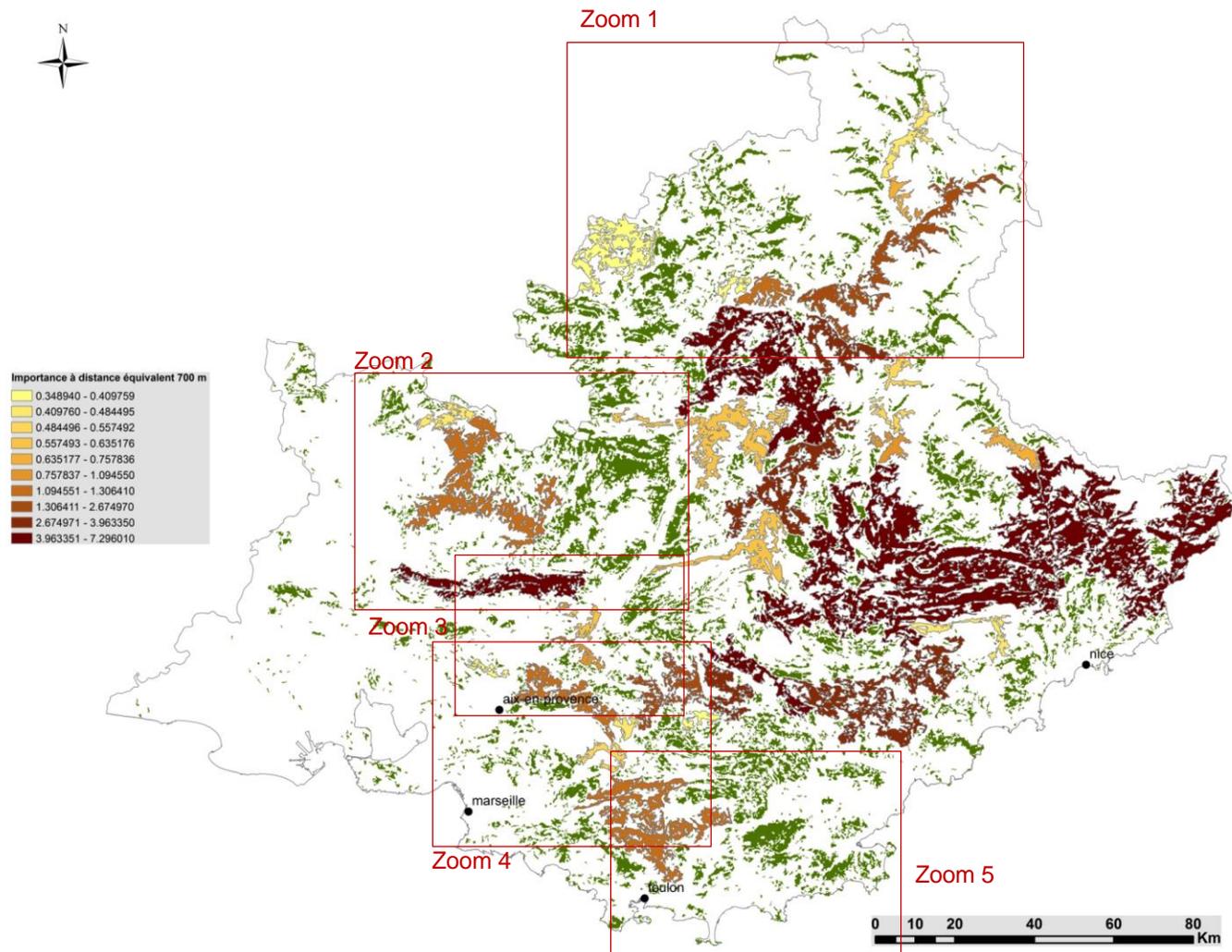


Figure 28. Diagnostic de connectivité potentielle pour l'Écureuil roux à l'échelle de la région PACA. La carte illustre les 50 taches d'habitat les plus importantes (dégradé de marron) pour assurer les déplacements des individus à travers le réseau d'habitats sur le long terme (en vert, les autres taches forêt), considérant une distance de coût équivalent à 700 m.

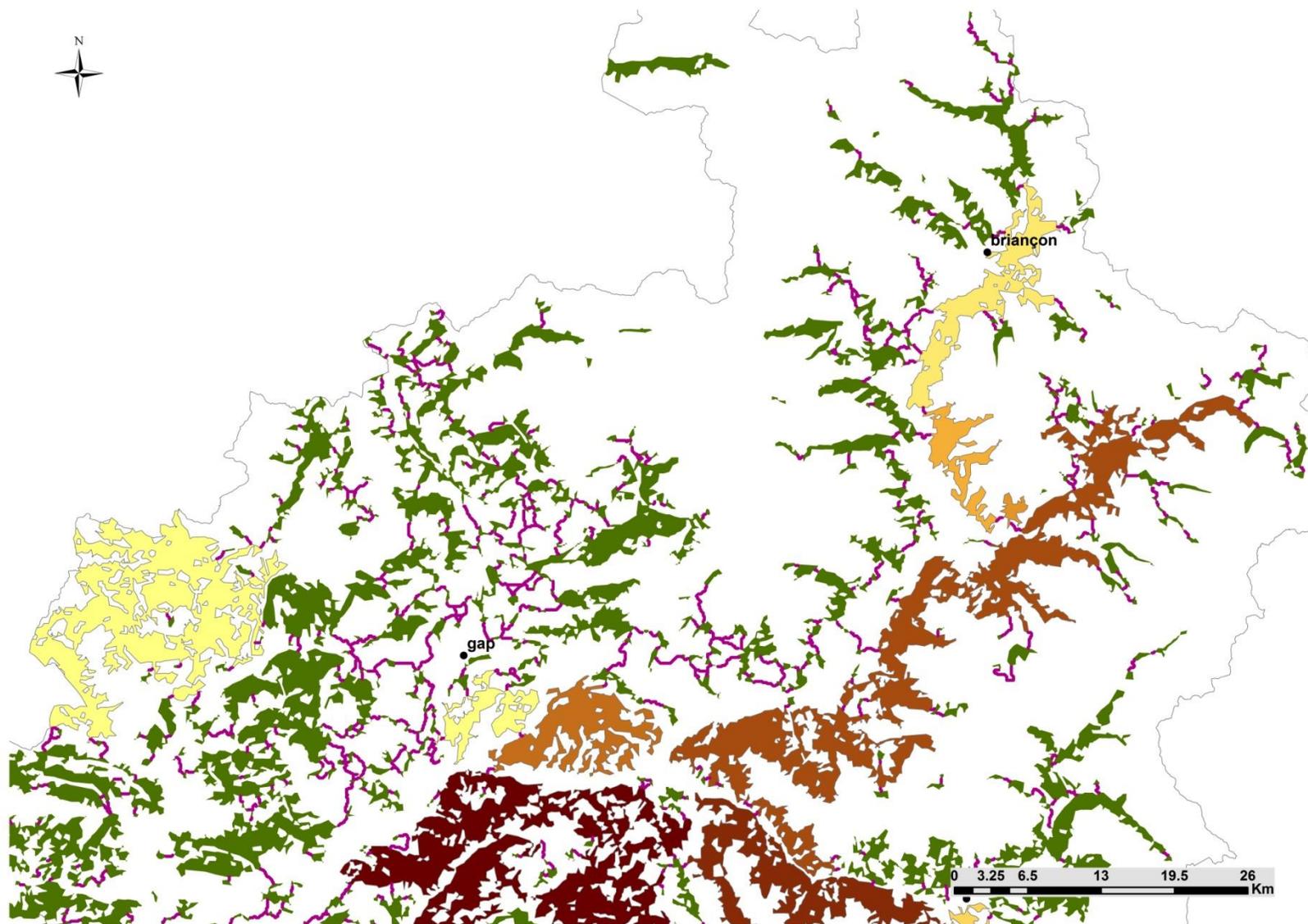


Figure 29. Diagnostic de connectivité potentielle pour l'Écureuil roux à l'échelle de la région PACA : agrandissement du zoom 1 de la Figure 28. Même légende que Figure 28.

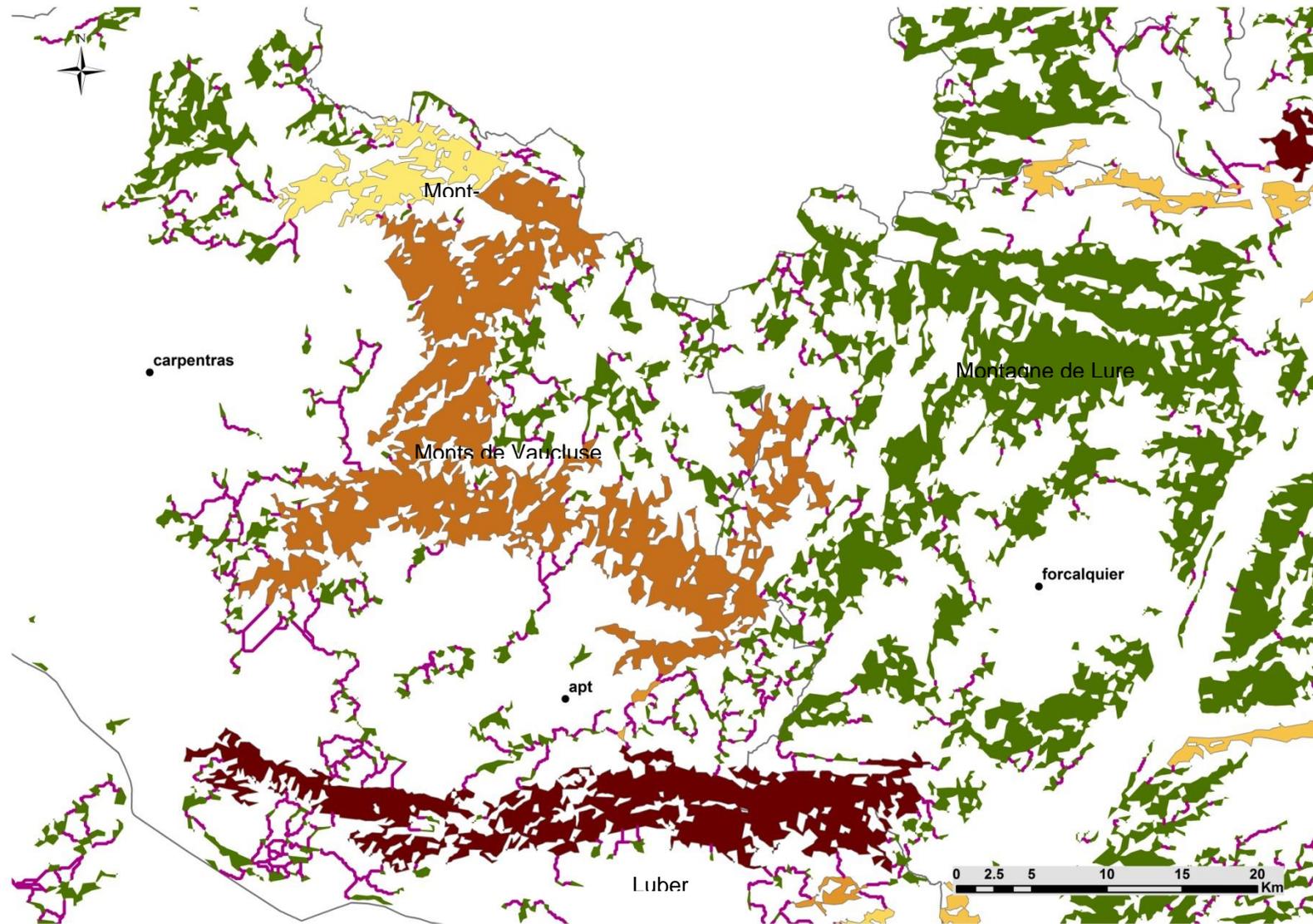


Figure 30. Diagnostic de connectivité potentielle pour l'Écureuil roux à l'échelle de la région PACA : agrandissement du zoom 2 de la Figure 28. Même légende que Figure 28.

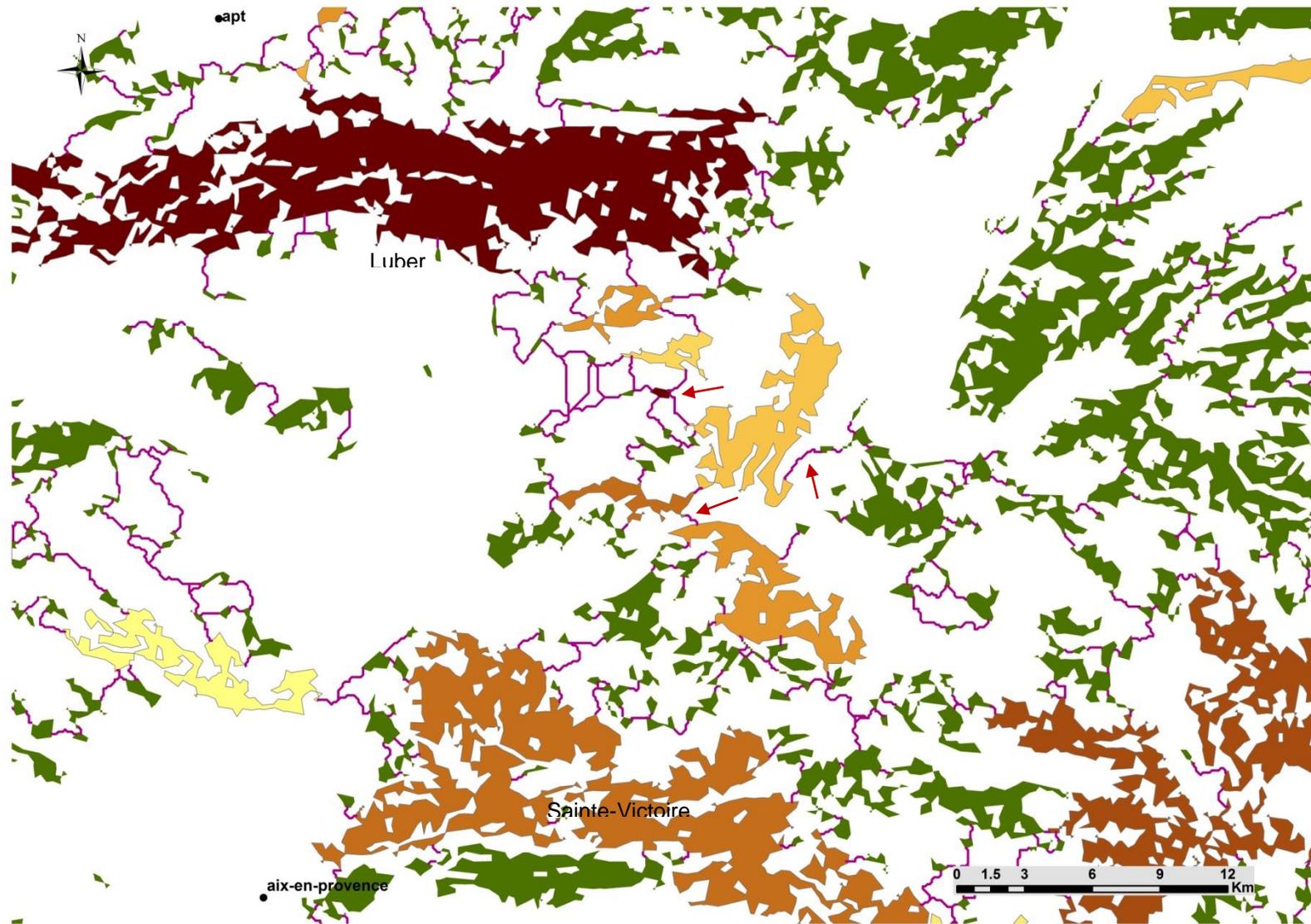


Figure 31. Diagnostic de connectivité potentielle pour l'Écureuil roux à l'échelle de la région PACA : agrandissement du zoom 3 de la Figure 28. Même légende que Figure 28.

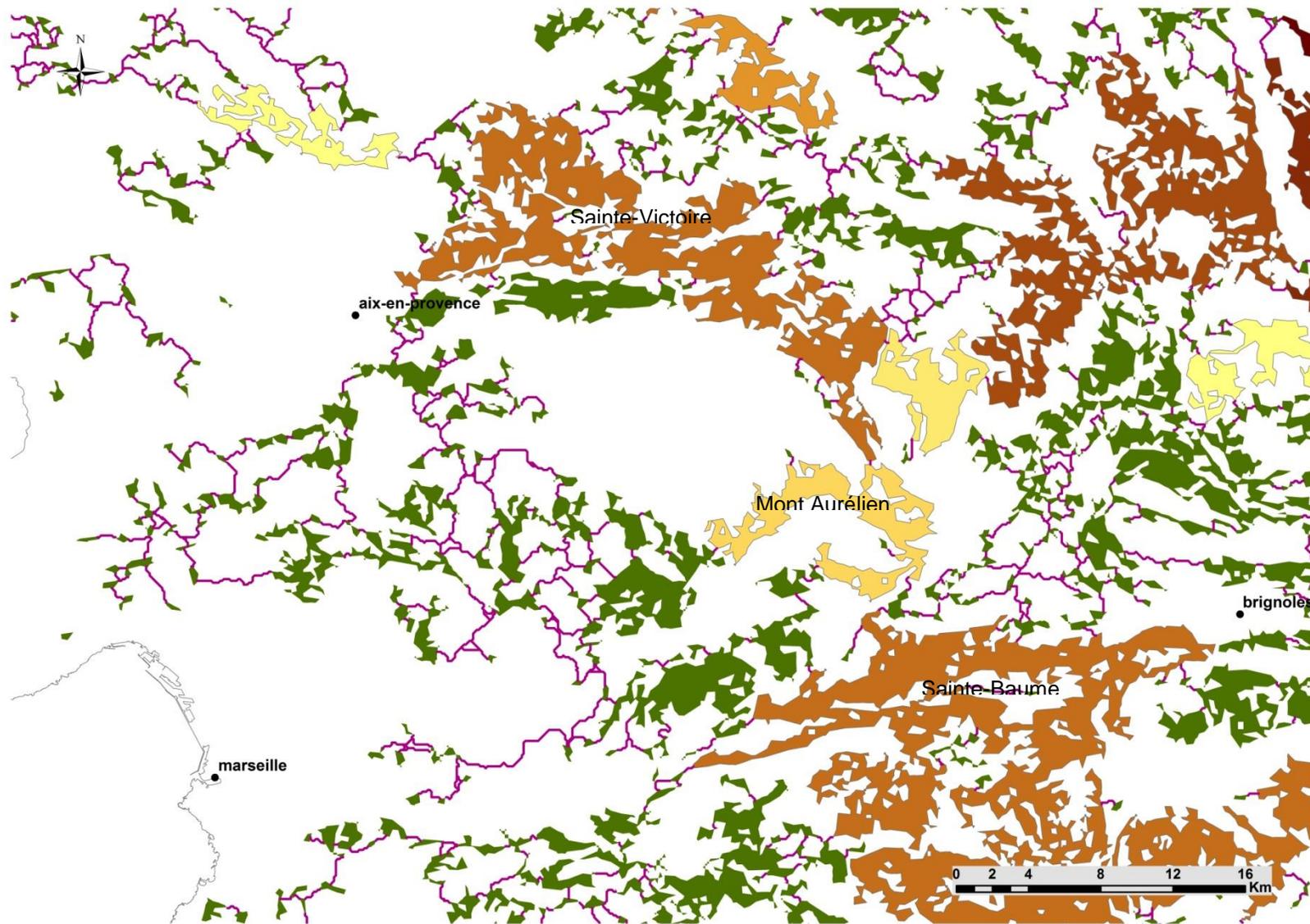


Figure 32. Diagnostic de connectivité potentielle pour l'Écureuil roux à l'échelle de la région PACA : agrandissement du zoom 4 de la Figure 28. Même légende que Figure 28.

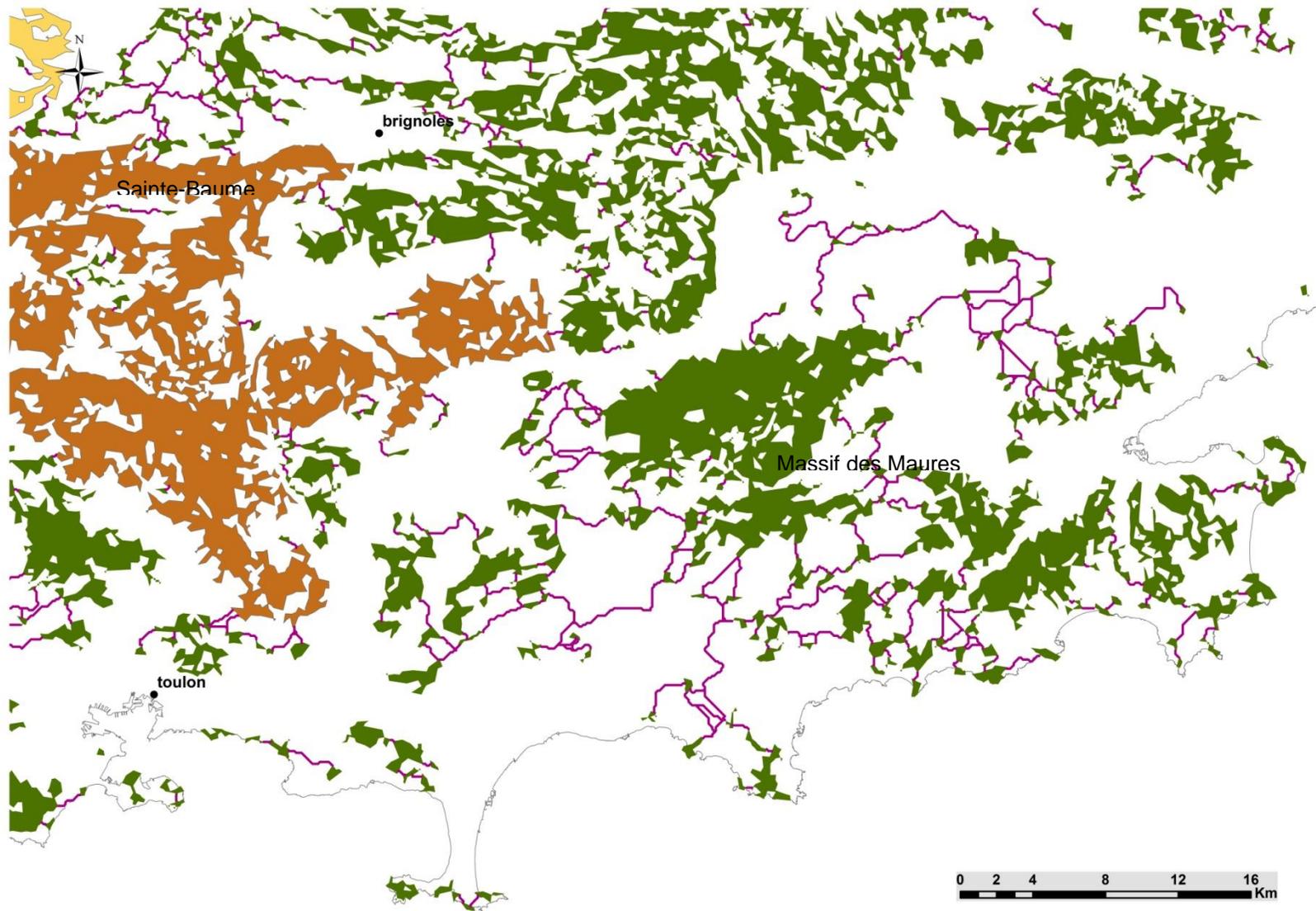


Figure 33. Diagnostic de connectivité potentielle pour l'Écureuil roux à l'échelle de la région PACA : agrandissement du zoom 5 de la Figure 28. Même légende que Figure 28.

7.4 Synthèse des diagnostics et cohérence entre échelles

Nous avons présenté un diagnostic de connectivité potentielle appliquée à un petit mammifère forestier généraliste, l'Ecureuil roux. Nous avons conduit l'analyse à deux échelles spatiales, au niveau infrarégional et au niveau régional. Les diagnostics de connectivité aux deux échelles sont cohérents, même si quelques différences sont perceptibles. Pour évaluer davantage la cohérence, nous avons calculé le coefficient de corrélation de rang de Spearman¹⁵ pour les taches communes aux deux échelles d'analyse : la corrélation se monte à 0,93 pour la part "connecteur" et à 0,92 pour la part "flux", ce qui indique que les écarts de classement de taches entre échelles d'analyse sont tout à fait minimes.

Les analyses de connectivité potentielle livrent des informations très utiles sur les connexions entre taches à l'échelle du paysage. L'utilisation de l'indice de connectivité *IIC* couplée à des distances de chemins de moindre coût permet de calculer la contribution de chaque tache et de chaque lien à la connectivité globale du réseau, ce que les indices antérieurs étaient incapables de faire. D'autres indices de connectivité comme l'indice *PC* ou l'*EC* (Saura *et al.* 2011a) peuvent aider à porter le même genre de diagnostic et nous les utiliserons par la suite. La valeur de la part "connecteur" de la tache ou du lien met en évidence le rôle de la tache comme étape dans la dispersion au sein du réseau.

Nous avons construit une représentation cartographique sous SIG des résultats issus du diagnostic de connectivité (Figure 25 et Figure 28) qui soit la plus synthétique possible, de manière à servir de support d'aide à la décision pour les aménagistes, gestionnaires et décideurs. Cette carte résume l'ensemble des informations importantes du diagnostic, à savoir : quelles zones du graphe sont connectées ou ne le sont pas, quelles taches et corridors faut-il préserver en priorité pour maintenir la connectivité.

Quelques résultats saillants ressortent de ces diagnostics pour l'Ecureuil roux pour une distance de dispersion de 700 m. L'analyse infrarégionale met en lumière une tache très importante qui assure la connexion entre l'est et l'ouest de la composante Sainte-Victoire – Lambesc, qui mériterait une attention particulière, car cette zone n'a aucun statut de protection particulier. L'analyse montre aussi l'isolement du PNR des Alpilles par rapport au reste du réseau d'habitat, isolement qui est principalement lié à la concentration d'infrastructures de transport terrestre et de voies d'eau à l'est des Alpilles. La création de passage à faune dans ce secteur serait bénéfique, avec probablement un choix à faire entre reconnecter les Alpilles au Luberon ou reconnecter les Alpilles au secteur boisé de Lambesc et Pélissanne.

A l'échelle régionale, le diagnostic repose sur plusieurs cartes qui zooment sur des secteurs de la région, afin de mieux voir les taches et la position des chemins de moindre coût. De plus, à cette échelle, nous avons calculé l'importance des liens, mais pas celui des taches. Nous avons mis en évidence que la structure du réseau d'habitat pour l'Ecureuil roux s'articulait autour d'un nombre restreint de très grandes taches dans la partie est de la région, où la quantité d'habitat atteignable est assez élevée et où la fragmentation est modérée. L'analyse rend compte d'un continuum forestier pour les Alpes Maritimes, le Haut-Var et les Alpes de Haute-Provence. En revanche, le Massif des Maures se trouve déconnecté du reste du réseau régional et la mise en place de corridors dans cette zone est préconisée. Mais nous avons surtout identifié que la partie centre ouest de la région (Luberon, Ventoux, Montagne de Lure) était mal connectée au reste du réseau régional. Le secteur de Beaumont-de-Pertuis, Grambois et La Bastide-des-Jourdans et le franchissement de la vallée de la Durance au niveau de Mirabeau concentrent toutes les voies de passage entre nord et sud du réseau régional. Des aménagements sur ce secteur (corridors, écoponts) sont là aussi préconisés pour garantir la pérennité des déplacements d'individus au sein du réseau régional.

A l'échelle régionale, nous n'avons pas calculé l'importance de chaque lien du réseau du fait d'un trop grand nombre de liens et de taches, dépassant les capacités de calcul du logiciel *Conefor*. Nous travaillons pour résoudre ce problème de capacité de calcul. Néanmoins, cette limite informatique pourrait être contournée si (a) l'ordre d'importance des taches pour la connectivité du réseau est peu variable lorsqu'on passe d'une petite fenêtre à une fenêtre plus grande, et ce pour les taches présentes dans la petite fenêtre et (b) les résultats sont peu sensibles à la surface minimale de cartographie des taches, comme cela a été montré en partie dans une étude antérieure (Saura & Pascual-Hortal 2007).

¹⁵ En statistique, la corrélation de Spearman est étudiée lorsque deux variables statistiques semblent corrélées sans que la relation entre les deux variables soit de type affine. Elle consiste à trouver un coefficient de corrélation non pas entre les valeurs prises par les deux variables mais entre les rangs de ces valeurs.

7.5 Conclusions et perspectives

Sous réserve que les indices utilisés (*dIIC*) sont peu sensibles à la taille de la fenêtre et au seuil de cartographie minimal, les diagnostics de connectivité potentielle peuvent être appliqués selon la démarche suivante :

(1) choisir les espèces sur lesquelles portera l'analyse de connectivité et préparer les données nécessaires pour la mettre en œuvre ; dans ce rapport, nous n'avons pas approfondi cette étape importante préalable au diagnostic de connectivité (Decout *et al.* 2012) et nous nous sommes limités à donner les étapes de construction : (a) détermination des exigences écologiques des espèces (avis d'expert, bibliographie) et élaboration de la cartographie de la distribution potentielle des habitats de l'espèce (la plupart du temps, c'est une carte d'occupation du sol qui est utilisée) ; (b) recueil d'informations sur les capacités de dispersion des espèces : perméabilité de la mosaïque d'habitats au déplacement et gamme de distance de dispersion (avis d'expert, bibliographie), ce qui permet de calculer des distances de coût entre taches (issues des chemins de moindre coût). Ces éléments permettent de préparer pour chaque espèce les fichiers de nœuds et de liens du graphe qui sont utilisés à l'étape suivante ; il est important de préciser que les choix faits dans les différentes étapes de l'analyse pour une espèce peuvent s'appliquer à d'autres espèces à condition que les préférences d'habitats, la distance de dispersion et la capacité de dispersion à travers la mosaïque d'habitats soient proches de celles de l'espèce (notion de profilage d'espèces, *cf.* Opdam *et al.* 2008) ;

(2) conduire un diagnostic de connectivité potentielle à une échelle régionale (voire interrégionale) en prenant soin de poser un buffer autour de la zone d'étude et en choisissant un seuil de résolution et une surface minimale de tache en adéquation avec l'échelle de travail et les capacités de calcul du logiciel ; cela signifie de notre point de vue que descendre en dessous d'une résolution de 25 ha et d'une surface minimale de tache de 100 ha n'apporte rien à une échelle régionale ; mais ces valeurs restent indicatives et nous devons préconiser des seuils plus précis grâce à des analyses complémentaires ; cette analyse de connectivité permet d'identifier les grands ensembles de taches connectées (*i.e.* les composantes du graphe) et ceux qui sont déconnectés ou mal connectés, et de localiser les zones à enjeux pour le déplacement de l'espèce au sein du réseau (taches et corridors) ;

(3) conduire un diagnostic de connectivité potentielle à une échelle infrarégionale en ciblant les secteurs à enjeux identifiés à l'étape précédente ; il faut prendre soin là aussi d'élargir la zone en prenant un buffer autour de la zone d'étude et de ne garder les informations pour l'interprétation que dans la zone d'étude stricte ; l'analyse de connectivité à cette échelle permet de diminuer les seuils de résolution et de taille minimale de tache, mais aussi de calculer la contribution des liens pour aboutir à un rendu cartographique plus fin ; cette analyse permet de hiérarchiser les taches d'habitat et les corridors vis-à-vis de leur contribution au maintien de la connectivité globale du réseau ; une confrontation de la localisation de ces taches et de ces liens au regard de l'occupation humaine, notamment l'urbain et les infrastructures de transport (*cf.* Figure 25 et Figure 26) permet *in fine* de déterminer les taches et les corridors qu'il faut protéger ou restaurer en priorité.

(4) appliquer les deux étapes précédentes pour une gamme de distance de dispersion, ce qui permet de comprendre comment la quantité d'habitat atteignable par l'espèce change avec la variation de ses capacités de dispersion. Cela permet par extrapolation de proposer d'ajuster les programmes d'aménagement du territoire selon la gamme des espèces pour lesquelles l'on souhaite préserver ou améliorer la connectivité (Opdam *et al.* 2008). Par exemple, dans le cas d'espèces ayant une distance médiane de dispersion de l'ordre de 1 km, la mise en place d'un écopont ou d'un corridor à un endroit précis du paysage permet de reconnecter les taches de part et d'autre de cet aménagement pour ces espèces-là ; cet aménagement sera bénéfique pour les espèces ayant des exigences écologiques proches et qui se dispersent sur de plus longues distances, mais il n'apportera rien pour d'autres espèces ayant des distances de dispersion bien inférieures.

De manière plus générale, le choix des espèces, la connaissance et les données dont on dispose, l'enjeu de développement économique du territoire et l'enjeu de conservation des espèces sont les éléments clés qui vont déterminer la construction de la démarche (Opdam *et al.* 2008). Ces modèles de connectivité potentielle issus de la théorie des graphes permettent de réaliser des diagnostics de l'état du réseau écologique d'une manière objective et reproductible et constituent une aide précieuse à l'élaboration des trames vertes (Urban *et al.* 2009 ; Foltête *et al.* 2014). Ces modèles permettent de comparer l'importance de la quantité des habitats et de leur agencement spatial au niveau du paysage selon les capacités de dispersion des espèces. Pour des espèces dispersant sur de très faibles distances (moins de 100 m), il est sans doute plus pertinent que les choix d'aménagement s'orientent vers la conservation de la quantité et de la qualité des habitats. Quant aux espèces se dispersant sur de plus grandes distances, la démarche permet de comparer des scénarios privilégiant la quantité d'habitats et ceux privilégiant la connectivité (Bergès *et al.* 2010 ; Hodgson *et al.* 2011).

8 Approfondissement méthodologique sur la manière de modéliser les liens entre taches : évaluation de leur impact sur les sorties d'une analyse de connectivité

NB : Un article scientifique a été soumis au printemps 2015 à la revue *Landscape Ecology* (IF₂₀₁₅=3.65) et est publié (Avon et Bergès 2016).

8.1 Contexte et enjeux

Maintenir la connectivité du paysage est un enjeu crucial pour la conservation de la biodiversité car les changements d'utilisation des terres et la fragmentation du paysage peuvent endommager gravement les habitats des espèces et restreindre leurs déplacements. La manière dont un paysage facilite ou contraint le mouvement des espèces détermine les flux d'individus ou de gènes qui sont échangés entre les taches d'habitat, ces flux contribuant à maintenir la viabilité des populations et des métapopulations (Verbeylen *et al.* 2003 ; Stevens *et al.* 2006 ; Amos *et al.* 2014).

Récemment, l'application de la théorie des graphes à l'écologie du paysage a montré tout son intérêt pour quantifier la connectivité du paysage pour une espèce ou un groupe d'espèces, en s'intéressant au rôle des taches d'habitat et des liens de dispersion entre taches (Pascual-Hortal et Saura 2006 ; McRae et Beier 2007 ; Pinto et Keitt 2009 ; Rayfield *et al.* 2011). En particulier, des méthodes ont été développées pour identifier les taches d'habitat les plus importantes pour le maintien de la connectivité globale des réseaux d'habitats (Pascual-Hortal et Saura 2006 ; Urban *et al.* 2009 ; Bodin et Saura 2010 ; Saura et Rubio 2010 ; Ernst 2014). Ces méthodes de hiérarchisation des taches sont conçues pour être particulièrement utiles aux biologistes de la conservation, aux gestionnaires d'espaces naturels et aux aménagistes du paysage : elles peuvent aider à choisir l'emplacement de futures études à plus petite échelle et à mieux définir les mesures de conservation, de restauration ou d'atténuation. Tout ceci devrait permettre une meilleure allocation (spatiale) des moyens financiers engagés dans les politiques de protection de la biodiversité (Zetterberg *et al.* 2010 ; Foltête *et al.* 2014 ; Gurrutxaga et Saura 2014).

La hiérarchisation des taches d'habitat basée sur les graphes paysagers utilise des indices de connectivité qui quantifient l'importance de chaque tache d'habitat pour la connectivité du réseau d'habitat, en tenant compte de sa position dans le réseau d'habitat, comme le font par exemple les indices de centralité (Estrada et Bodin 2008). Mais, certains indices de connectivité vont plus loin et considèrent à la fois la position et la qualité (ou la quantité) d'habitat disponible, comme l'indice intégral de connectivité (*IIC*) et la probabilité de connectivité (*PC*) (Pascual-Hortal et Saura 2006 ; Saura et Pascual-Hortal 2007 ; Saura et Rubio 2010). En se basant sur le concept d'habitat disponible (*'habitat availability'*), ces indices de connectivité réalisent un compromis entre les effets de la composition du paysage et de la structure du paysage sur la présence de l'espèce, une question qui reste largement débattue dans la littérature (Didham *et al.* 2012).

Différents attributs des taches d'habitat peuvent être utilisés pour la qualité de ces taches : cela dépend des exigences écologiques de l'espèce, mais plus souvent des informations disponibles, justifiant l'utilisation de proxys de la qualité de la tache calculés à partir de cartes, comme la surface de la tache, la surface d'habitat cœur ou le degré d'anthropisation. Le degré de liaison de la tache d'habitat au reste du réseau dépend de la distance entre cette tache et les autres taches, mais l'effet du mode de calcul de la distance entre taches sur la connectivité des taches d'habitat n'a pas encore été examiné.

A l'origine, dans la théorie des graphes, la distance entre taches correspondait simplement à la distance topologique, à savoir la distance euclidienne (Figure 34), mais au cours des dernières années, de nombreuses études sur les mouvements de dispersion des animaux ont souligné que la distance euclidienne n'est pas réaliste, car elle n'intègre pas la résistance au mouvement ou la mortalité de l'espèce lorsque celle-ci se déplace dans la mosaïque paysagère (Adriaensen *et al.* 2003 ; Belisle 2005). De nombreux travaux de recherche ont exploré le lien entre résistance du paysage et mouvement des espèces ; deux méthodes sont aujourd'hui principalement utilisées pour modéliser la distance qu'une espèce parcourt pour se déplacer entre les taches (Rayfield *et al.* 2011).

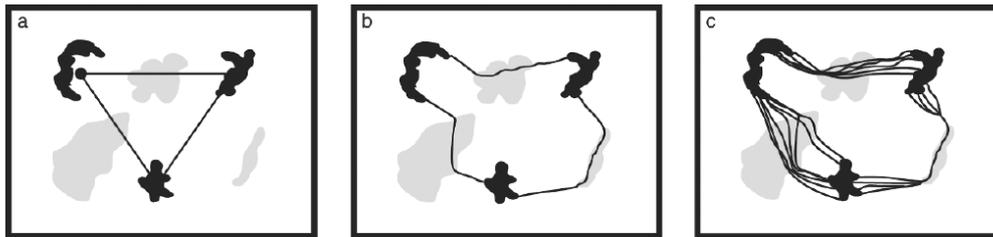


Figure 34. Représentation de la connectivité de l'habitat selon la quantité d'information écologique incorporée. Les taches d'habitat (polygones noirs) sont connectées par des liens (lignes noires) qui traversent une matrice hospitalière (en gris) ou inhospitalière (blanc). (a) le graphe d'habitat connecte les centroïdes des taches sans incorporer beaucoup d'informations écologiques et spatiales sur les nœuds et les liens. (b) le réseau d'habitat connecte les lisières des taches par des chemins de moindre coût qui incorporent de l'information sur l'hétérogénéité de la matrice. (c) le circuit d'habitat connecte des taches par des liens multiples, en incorporant encore plus d'information spatiale sur la matrice. Tiré de Rayfield *et al.* (2011).

L'approche classique de chemin de moindre coût ("least-cost path", *LCP*) est basée sur des cartes de friction qui reflètent la difficulté pour une espèce à se déplacer entre deux taches sources (Adriaensen *et al.* 2003). Une espèce accumule un coût qui croît avec l'augmentation de la distance à la source, en fonction de sa capacité de dispersion et des types d'habitat rencontrés. La distance de moindre coût (*LCD*) est la distance de coût cumulé du chemin le plus probable qu'un individu prendrait pour se déplacer entre deux taches d'habitat considérées, appelé aussi chemin de moindre coût (*LCP*, Figure 34). Cependant, adopter le *LCP* implique que les espèces connaissent à l'avance le chemin optimal pour atteindre une nouvelle tache ; à ce titre, une des principales critiques du *LCP* est qu'il ne tient pas compte de l'existence de chemins alternatifs de coût équivalent, alors que les espèces utilisent généralement des routes de dispersion aléatoires ou alternatives selon le comportement de l'individu (Belisle 2005). Néanmoins, la *LCD* indique en elle-même la distance minimale séparant les taches d'habitat et ainsi l'accessibilité de l'habitat pour l'espèce.

La distance de moindre coût est donc nettement préférée à la distance euclidienne pour paramétrer les indices de connectivité qui hiérarchisent l'importance des taches d'habitat (Zetterberg *et al.* 2010 ; Gurrutxaga *et al.* 2011 ; Clauzel *et al.* 2013). Récemment, la théorie du circuit a permis une avancée significative et quantifie la distance de résistance (*resistance distance*, *RD*) qui sépare les taches d'habitat, en prenant en compte les chemins liés aux mouvements aléatoires et la redondance entre ces chemins (McRae et Beier 2007 ; McRae *et al.* 2008). Un courant électrique circulant à travers la carte de résistance du paysage représente le flux de dispersion des espèces en chaque point du paysage : tous les chemins alternatifs entre deux taches d'habitat sont utilisés pour calculer la distance de résistance (*RD*), qui constitue la distance effective séparant deux taches d'habitat pour une espèce donnée (Figure 1). Par conséquent, la *RD* est d'autant plus courte comparée à la *LCD* qu'il existe un grand nombre de chemins alternatifs. La *RD* est souvent utilisée dans les études génétiques pour estimer la connectivité fonctionnelle du paysage en calculant la corrélation entre *RD* et distance génétique entre taches de population (Amos *et al.* 2014 ; Marrotte *et al.* 2014) ; de plus, les cartes de courant sont considérées comme pertinentes pour identifier les couloirs de dispersion (Roever *et al.* 2013). Quelques études ont utilisé à la fois la *LCD* et la *RD* (ou les cartes qui en résultent) pour savoir quelle distance prédisait au mieux les corridors de déplacement des espèces (Pauvre *et al.* 2012 ; LaPoint *et al.* 2013) ou la façon dont ils changent selon les paramètres de la carte de coût (Koen *et al.* 2012). Une étude récente (Ayram *et al.* 2014) a utilisé à la fois la *LCD* et la théorie du circuit pour identifier les éléments importants du paysage : l'indice *IIC* était basé sur la *LCD* pour déterminer les taches d'habitat-clés et les cartes de courant ont été utilisées pour localiser les corridors pour deux espèces de mammifères.

Cependant, à notre connaissance, aucun travail n'avait encore exploré dans quelle mesure l'identification des taches d'habitat-clés pour la connectivité peut changer selon la manière de modéliser la distance entre taches, à savoir par les chemins de moindre coût ou par les chemins multiples (nous avons d'emblée évacué le cas de la distance euclidienne qui est largement dépassé aujourd'hui). En effet, nous ne savons pas si la modélisation des chemins alternatifs (très chronophage) est vraiment indispensable pour identifier les éléments-clés du paysage pour la connectivité du réseau, ou si la modélisation d'un seul chemin optimal (beaucoup plus rapide) est suffisante pour évaluer correctement l'importance des taches d'habitat.

8.2 Objectifs et démarche

L'objectif de cette partie est donc de comparer l'importance des taches d'habitat pour la connectivité selon que la distance entre taches est basée sur la distance de moindre coût (*LCD*) ou sur la distance de résistance (*RD*). Nous avons utilisé les indices de connectivité binaires et probabilistes les plus couramment employées, à savoir l'indice de centralité de la tache (*'Betweenness centrality', BC*) et l'importance de la tache basée sur l'Indice intégral de connectivité (*dIIC*) ou sur la probabilité de la connectivité (*dPC*). Nous faisons l'hypothèse que l'identification des taches d'habitat clés concorde mieux lorsqu'on augmente la distance de dispersion, mais que l'identification pourrait rester différente dans certains cas, notamment si l'on considère la probabilité de dispersion, puisque la *RD* intègre plusieurs chemins, alors que la *LCD* n'en prend qu'un seul. Les hypothèses écologiques pouvant expliquer ces différences sont discutées. Les comparaisons reposent sur un groupe de mammifères forestiers couvrant une large gamme de distance de dispersion. L'analyse a été appliquée à deux paysages réels d'étendue et de niveau de fragmentation différents (à l'instar de Koen *et al.* 2010, 2012), paysages que nous avons analysés précédemment dans le projet Alterbio (Avon *et al.* 2014) : l'ensemble de la région PACA (31700 km²) et un secteur infra-régional de 7090 km² allant du Mont-Ventoux au nord au Mont Aurélien au sud et des Alpilles à l'ouest à Gréoux-les-Bains à l'est ; ce dernier secteur a été choisi car l'habitat forestier était plus fragmentée et le paysage contenait d'importantes barrières à la dispersion (autoroutes, ligne LGV, canaux, grandes zones urbanisées).

8.3 Résultats

Nous nous concentrons par la suite sur les 25 taches d'habitat qui ont la plus forte contribution au maintien de la connectivité globale du réseau d'habitat au niveau du secteur infra-régional. Pour une distance de dispersion de 700 m, les mêmes taches d'habitat sont identifiées par les indices *dIICf* et *dPCf* qu'ils soient basés sur la *LCD* ou sur la *RD*, alors qu'elles diffèrent nettement jusqu'à une distance de dispersion de 1000 m pour les indices *BC* et *dIICc* (Figure 35). De plus, dans le cas de l'indice *dPCc*, la hiérarchisation des taches d'habitat proposée reste différente y compris pour de grandes distances de dispersion : pas plus de la moitié des taches prioritaires sont communes aux deux types de distance et ce, quelle que soit la distance de dispersion (Figure 35). Cela signifie que le type de lien utilisé (*LCD* ou *RD*) a très peu d'importance pour hiérarchiser le rôle des taches dans notre cas d'étude lorsque les indices de connectivité sont pondérés par les attributs de la tache (indices *dIICf* et *dPCf*), mais qu'au contraire le type de lien a un rôle lorsque les indices de connectivité sont basés uniquement sur une distance de dispersion pour des distances faibles à moyenne (*BC* et *IICc*, lien binaire), ou lorsqu'ils reposent sur une probabilité de dispersion (*dPCc*).

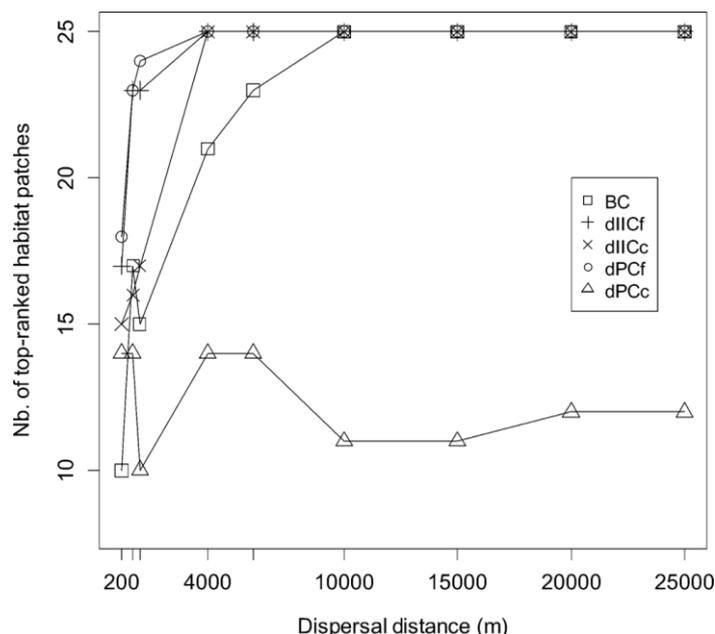


Figure 35. Pour différents indices de connectivité (*BC*, *dIICf*, *dIICc*, *PCf*, *PCc*), nombre de taches classées conjointement par l'indice basé sur la distance de moindre coût (*LCD*) et par l'indice basé sur la distance de résistance (*RD*), parmi les 25 meilleures taches classées par l'une ou l'autre des deux distances. Neuf distances de dispersion ont été analysées : 200 m, 700 m, 1000 m, 4000 m, 6000 m, 10 km, 15 km, 20 km and 25 km.

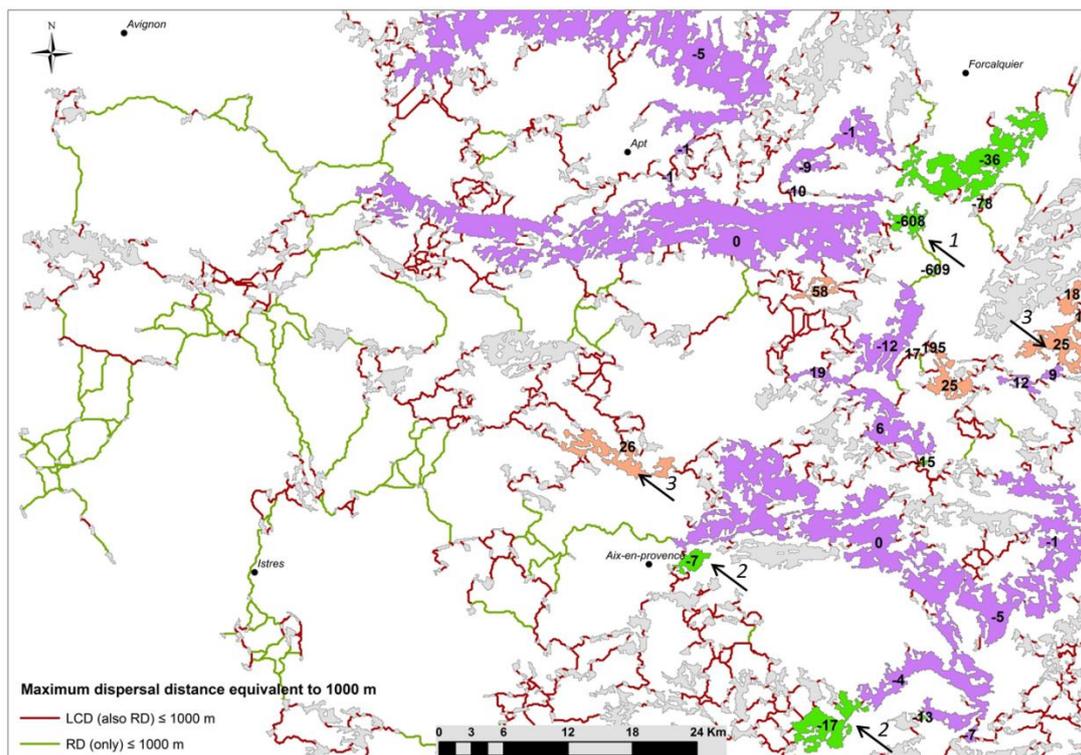


Figure 36. Carte de la zone étudiée (7090 km²) montrant les 25 taches forestières les plus importantes selon l'indice *dIIc* (part connecteur de l'indice *dIIc*) pour une espèce forestière ayant une distance médiane de dispersion de **1000 m**. Les taches d'habitat classées comme importantes uniquement par l'indice *IIC* basé sur les distances de résistance (*RD*) sont en vert, celles classées comme importantes uniquement par l'indice *IIC* basé sur les distances de moindre coût (*LCD*) sont en orange, et celles classées par les deux indices à la fois sont en lilas. La différence de rang de la tache entre les deux indices (*LCD* – *RD*) est indiquée en gras sur la tache. L'écart est d'autant plus grand que la hiérarchisation selon les deux indices est différente. Si la valeur indiquée est positive, cela signifie que *LCD* donne une importance plus grande à la tache que *RD*, et si la valeur est négative, cela signifie que *RD* classe comme plus importante cette tache que *LCD*. Les liens entre taches sont effectifs lorsque *RD* ≤ 1000 m (rouge ou vert) et dans un nombre moins important de cas lorsque *LCD* ≤ 1000 m (rouge).

Dans le cas de l'indice *dIIc*, nous indiquons trois situations où l'ordre d'importance des taches varie entre les deux types de distance entre taches (Figure 36) :

(1) Certaines taches d'habitats sont classées comme prioritaires avec l'indice basé sur la *RD*, alors que le même indice basé sur la *LCD* ne leur donne aucune importance ; cela s'explique par le fait que ces taches se retrouvent en bout de réseau, voire complètement isolées des autres taches dans le réseau basé sur *LCD* (cf. flèche 1 de la Figure 36) ;

(2) Certaines taches d'habitat sont bien classées seulement par l'indice basé sur la *RD*, alors qu'on aurait pu s'attendre à ce qu'elles soient bien classées aussi par l'indice basé sur la *LCD* (voir flèches 2, Figure 36). La perte de ces taches affecte fortement la dispersion entre des groupes entiers de taches et le reste du réseau considérant la *LCD* pour des distances de dispersion courtes à moyennes, car il n'y a pas de chemins alternatifs ou seulement des chemins alternatifs beaucoup plus longs avec de nombreuses taches intermédiaires ;

(3) Les indices basés sur la *LCD* identifient d'autres taches importantes pour la connectivité du réseau (voir flèche 3, Figure 36), car leur perte va induire un isolement complet d'une grande partie du réseau d'habitat. Dans ce dernier cas, le réseau basé sur la *RD* montre des chemins alternatifs avec un nombre d'étapes équivalent ou plus réduit, permettant d'autres connections avec le reste du réseau d'habitat.

Par conséquent, l'analyse basée sur la *LCD* a tendance à surestimer le rôle de certaines taches d'habitat par rapport à l'analyse basée sur la *RD*, parce que ces taches semblent jouer le rôle de taches-relais au sein du réseau (*i.e.* permettant de maintenir la connectivité globale du réseau) alors qu'en réalité des chemins alternatifs existent (cf. Figure 36). Cela a pour effet de diminuer l'importance

relative des autres taches d'habitat identifiées comme éléments clés si l'on se réfère au diagnostic apporté par les indices basés sur la *RD*.

Etant donné que les liens basés sur la distance de moindre coût (*LCD*) peuvent être jusqu'à 74 fois plus longs que les liens basés sur la distance de résistance (*RD*), la probabilité de dispersion associée à la *LCD* est souvent beaucoup plus faible que celle associée à la *RD*. Par conséquent, le réseau d'habitat basé sur la *LCD* est très différent de celui basé sur la *RD* pour les distances de dispersion faibles à moyennes (Figure 37).

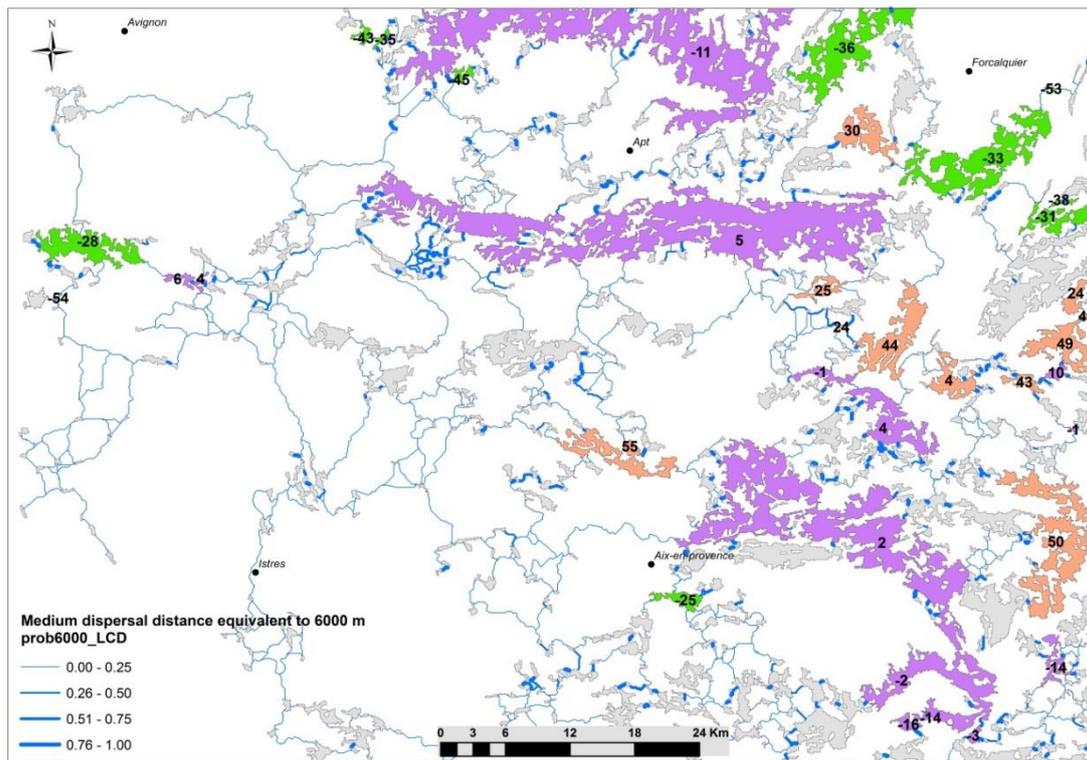
Quand la capacité de dispersion augmente, la probabilité de dispersion augmente fortement pour les liens *LCD*, et les taches d'habitat identifiées seulement par *dPCC-RD* ont tendance à être identifiées aussi par *dPCC-LCD*, c'est-à-dire que la disparité de classement pour ces patchs diminue (comparer les taches les mieux classés selon le *dPCC-RD* entre la Figure 37 et la Figure 38). Cependant, la disparité de classement augmente pour les taches identifiées seulement par *dPCC-LCD* (comparer les Figure 37 et Figure 38): ces cas se rencontrent dans des zones de paysage qui restent mal connectées par des liens *LCD* même à grande distance (Figure 38a), alors que ces zones sont bien reliées par des liens *RD* (Figure 38b). Il existe des chemins alternatifs avec des probabilités de dispersion élevées, puisque de grands corridors de dispersion et des chemins différents entre les taches peuvent être utilisés par les individus pour se disperser (Figure 38).

8.4 Discussion et conclusions

Dans cette partie, nous avons donc mis en évidence que la hiérarchisation des taches ne dépend pas du type de distance utilisé (*LCD* vs. *RD*) si l'on considère le rôle de la tache comme contributeur au flux de dispersion (part *flux* de l'indice *dIIC* ou *dPC*). Cependant, le rôle de la tache en tant que connecteur facilitant la dispersion au sein du réseau d'habitat n'est pas évalué de la même manière le type de distance inter-tache utilisée et la distance de dispersion de l'espèce. En particulier, lorsque la hiérarchie est basée sur la probabilité de dispersion (cas de l'indice *PC*), prendre en compte les chemins alternatifs existant entre les taches permet d'identifier les connecteurs qui permettraient probablement d'assurer la connectivité fonctionnelle à long terme pour les espèces. Cependant, l'utilisation de la distance *LCD* pourrait aider à identifier les secteurs dans le paysage qui ont le plus besoin d'actions de restauration pour améliorer la dispersion des individus.

Ces résultats soulignent clairement que la manière dont la distance entre taches est modélisée peut influencer fortement la hiérarchisation des taches dans une analyse de connectivité. En conséquence, nous recommandons de choisir les méthodes de hiérarchisation des taches avec soin en fonction des hypothèses sur le fonctionnement des populations et des objectifs de conservation.

a



b

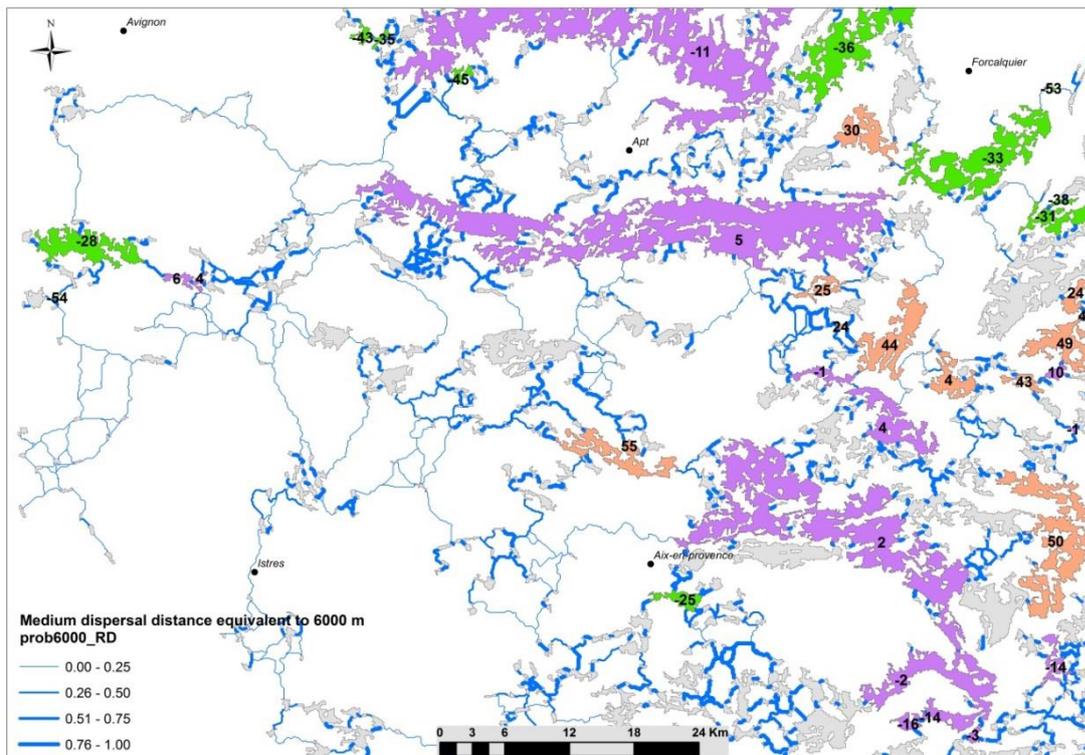
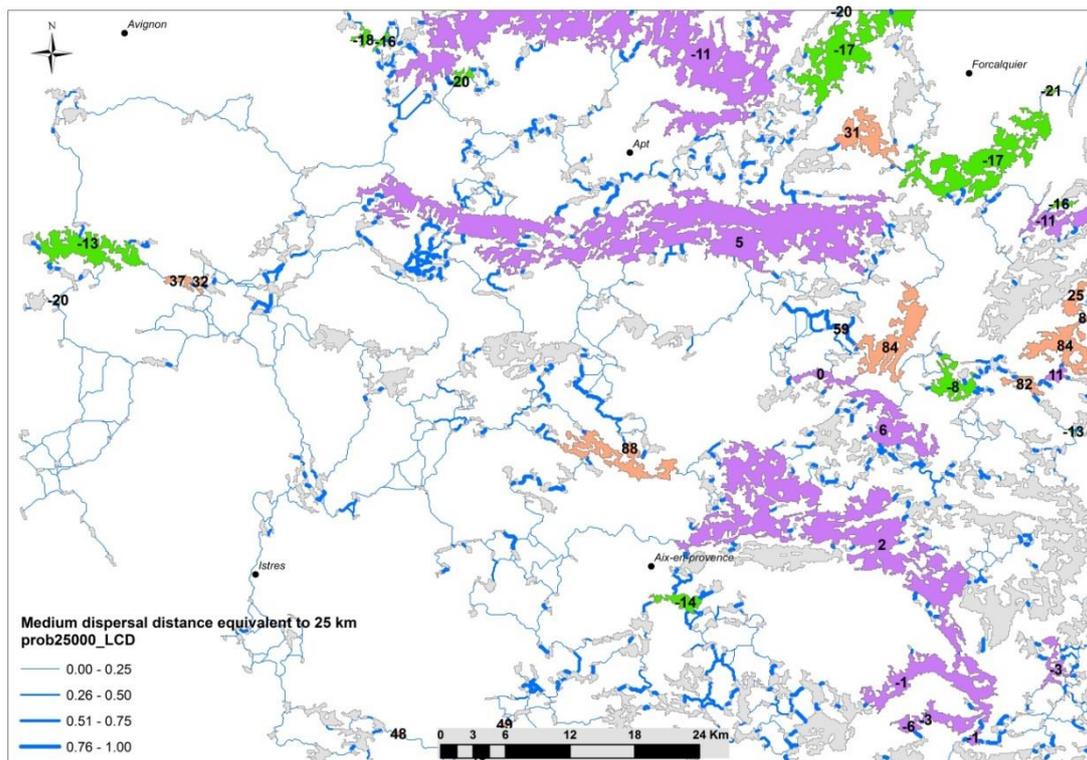


Figure 37. Carte de la zone étudiée (7090 km²) montrant les 25 taches forestières les plus importantes selon l'indice *dPc* (part connecteur de l'indice *dPC*) pour une espèce forestière ayant une distance médiane de dispersion de **6000 m**. Les liens basés sur la distance de moindre coût (*LCD*) (a) ou la distance de résistance (*RD*) (b) sont représentés par une épaisseur de trait fonction de la probabilité de dispersion. Même légende que la Figure 36 pour les couleurs des taches et les chiffres en gras.

a



b

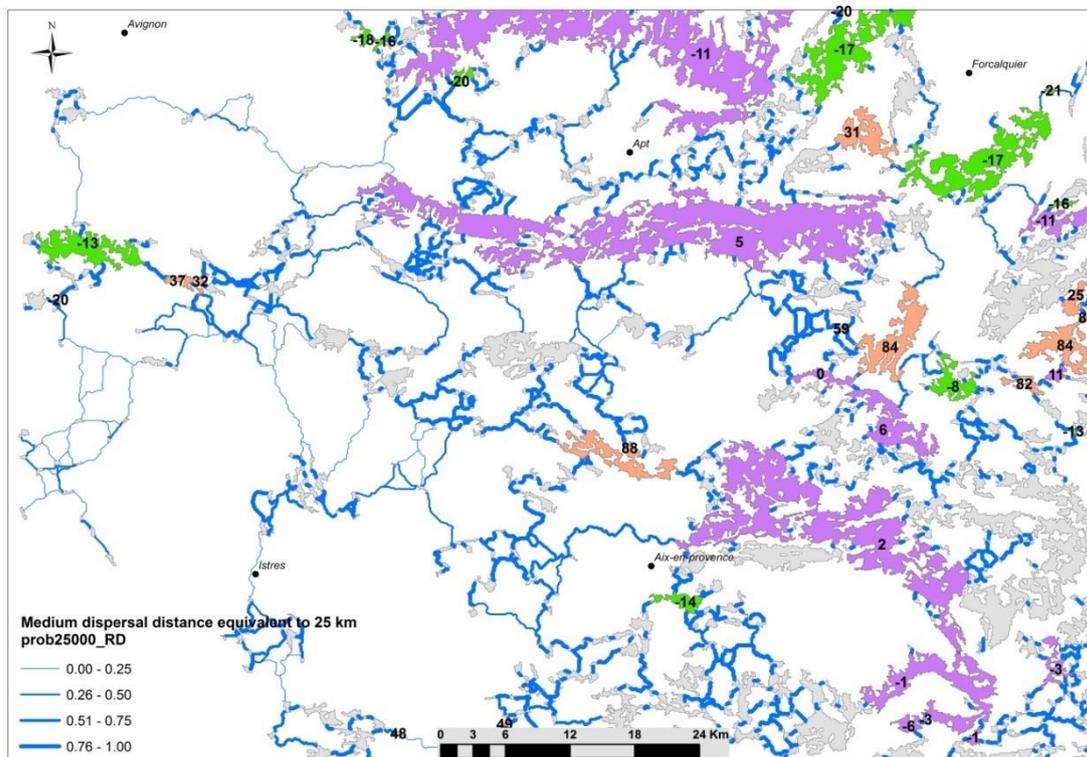


Figure 38. Carte de la zone étudiée (7090 km²) montrant les 25 taches forestières les plus importantes selon l'indice $dPCc$ (part connecteur de l'indice dPC) pour une espèce forestière ayant une distance médiane de dispersion de **25 km**. Les liens basés sur la distance de moindre coût (LCD) (a) ou la distance de résistance (RD) (b) sont représentés par une épaisseur de trait fonction de la probabilité de dispersion. Même légende que la Figure 36 pour les couleurs des taches et les chiffres en gras.

9 Formalisation d'une chaîne de traitement pour porter un diagnostic de connectivité à l'échelle de l'espèce

NB : un article sur cette partie (Duflot *et al.*) a été soumis à la revue *Landscape and Urban Planning* (IF₂₀₁₅=3.65).

9.1 Introduction

En réponse aux effets négatifs de la fragmentation de l'habitat sur la biodiversité, la conservation et la restauration des réseaux écologiques sont de plus en plus intégrées dans les questions d'aménagement du territoire. L'évaluation de la connectivité fonctionnelle paysagère et la cartographie des habitats d'espèce sont des étapes clés pour mettre en œuvre des actions pertinentes. Les modèles de distribution d'espèce (SDM) et les graphes paysagers sont conçus pour fournir aux acteurs de la conservation des informations utiles pour l'aménagement du territoire, mais ces deux méthodes de modélisation spatiale ont de sérieuses limites si elles sont considérées indépendamment.

Pour réduire leurs inconvénients respectifs, nous proposons de combiner SDM et graphes paysagers dans un cadre méthodologique intégré comportant quatre étapes: (i) collecte et préparation des données d'entrée, (ii) modélisation de la favorabilité de l'habitat en utilisant *MaxEnt* pour obtenir une carte de l'indice de favorabilité d'habitat au niveau espèce (HSI), (iii) transformation sous SIG de la carte de favorabilité d'habitat en données d'entrée du graphe paysager, (iv) analyser la connectivité du graphe spatial en utilisant *Graphab*. Les résultats de cette approche quantitative au niveau espèce sont des cartes du réseau écologique de l'espèce qui proposent une hiérarchisation des taches d'habitat et des liens au regard de leur importance pour la connectivité globale du réseau.

9.2 Démarche

Pour porter un diagnostic de connectivité à l'échelle espèce, nous proposons de coupler les trois types de modèle suivants :

(a) un modèle de distribution d'espèce, qui fournit une estimation d'indice de favorabilité de l'habitat *HSI* en tout point du paysage étudié, au moyen du logiciel *Maxent* ;

(b) un modèle de déplacement de l'espèce entre les taches selon les chemins de moindre coût, basé sur une conversion de la carte de favorabilité d'habitat de l'étape précédente en carte de coût de déplacement (avec le logiciel *Graphab*) ;

(c) un modèle de connectivité fonctionnelle potentielle du réseau d'habitat par les graphes paysagers et les indices de connectivité associés (*PC* et *dPC*), au moyen du logiciel *Graphab*.

Nous avons appliqué la chaîne de traitement au cas de l'Alouette lulu (*Lullula arborea*) dans la région de Draguignan (Figure 39). L'Alouette lulu est un oiseau de milieu ouvert à semi-ouvert, retenu comme espèce pertinente pour la TVB PACA. Les différentes étapes de la chaîne de traitement sont synthétisées sur la Figure 40.

A partir de données d'observation de l'espèce collectées en 2013 et de données environnementales spatialisées (occupation du sol, topographie, télémétrie), un modèle de distribution d'espèce est construit en utilisant le logiciel *Maxent* (Phillips *et al.* 2006) pour aboutir à une carte de favorabilité (indice *HSI*: habitat suitability index) en tout point du territoire étudié (Figure 41). Le seuillage du modèle statistique permet d'obtenir une carte des taches d'habitat pour l'Alouette (Figure 42). Ensuite, en transformant la carte de favorabilité par une fonction exponentielle décroissante, on obtient une carte de résistance au déplacement dans la matrice paysagère (Figure 42). L'emploi de la fonction exponentielle a pour effet de pénaliser les faibles valeurs de favorabilité en leur affectant une résistance au déplacement très élevée. Ces deux cartes sont utilisées pour construire le graphe paysager pour l'espèce.



Figure 39. Localisation de la zone d'étude.

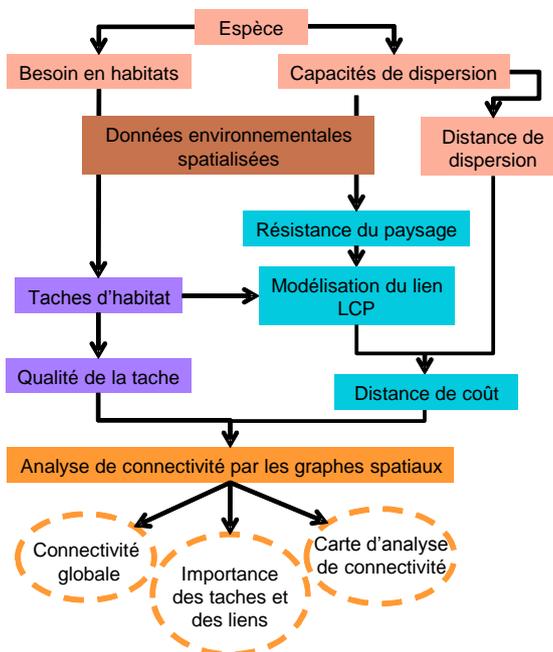


Figure 40. Synthèse des différentes étapes de la chaîne de traitement permettant de porter un diagnostic de connectivité à l'échelle d'une espèce. Tiré de Avon et Bergès (2015).

Chaque tache d'habitat est caractérisée par un attribut, comme la surface de la tache ou la surface pondérée par la qualité d'habitat. En parallèle, nous modélisons avec le logiciel *Graphab* (Foltête *et al.* 2012) les connections entre les taches, en se basant sur un algorithme de calcul de chemin de moindre coût (Figure 42). Ce chemin est converti en distance de moindre coût, c'est-à-dire que la distance entre deux taches correspond à la somme des pixels traversés multipliée par la résistance au déplacement de chaque pixel. La distance est d'autant plus longue que le nombre de pixel à traverser est élevé et que la résistance des pixels est importante. Autrement dit, un chemin traversant 10 pixels de résolution 50 m et de résistance 2 correspond à un coût cumulé de 1000 ($50 \times 10 \times 2 = 1000$) et il est équivalent à un autre chemin de 2 pixels de résistance 10. On parle ainsi de distance équivalente de coût.

L'étape suivante nécessite de connaître ou d'estimer la distance maximale ou moyenne de dispersion de l'espèce (recherche bibliographique) puis de transformer les distances équivalente de coût en liens binaires ou probabilistes entre les taches : si le lien est binaire (indice *IIC*), deux taches sont connectées si la distance entre les taches est inférieure à la distance de dispersion de l'espèce et non connectées si la distance est supérieure. Si le lien est probabiliste (indice *PC*), la distance entre taches est transformée en probabilité de dispersion selon une fonction exponentielle décroissante (qui modélise une diminution très rapide de la probabilité de dispersion lorsque la distance augmente).

Environmental predictors

(Topography, telemetry, density / proximity, land-cover)

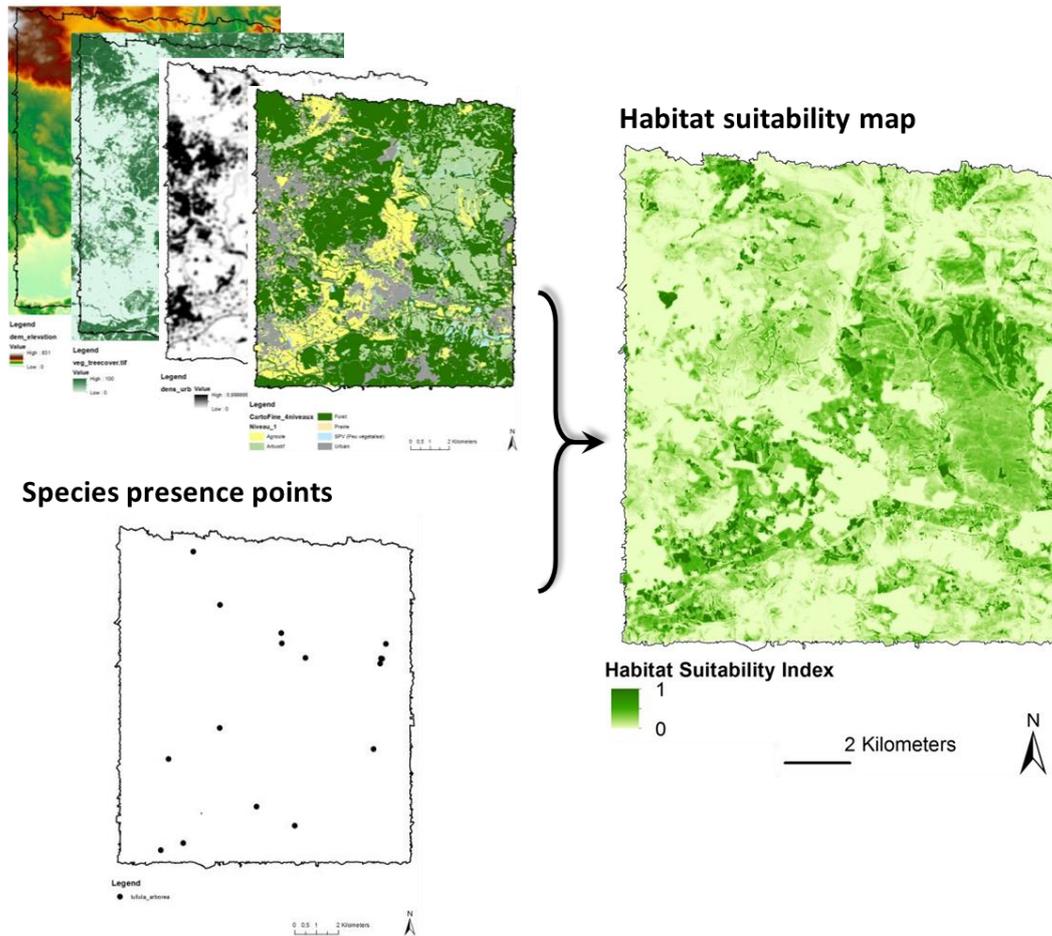


Figure 41. Démarche d'élaboration de la carte de favorabilité de l'espèce appliquée au cas de l'Alouette lulu dans la région de Draguignan à partir de points d'écoute sur le terrain et de données environnementales spatialisées.

Une fois le graphe construit (taches et liens, Figure 43), l'analyse de connectivité proprement dite est réalisée en utilisant le logiciel *Graphab* et en calculant un indice de connectivité sur l'ensemble du graphe tel que l'indice de *probabilité de connectivité PC*. Cet indice intègre la quantité de ressources en habitat (par exemple, la surface) existant au sein des taches d'habitat (la connectivité intra-tache) et celle rendue disponible grâce aux connexions avec d'autres taches (la connectivité inter-tache). L'indice *PC* satisfait un ensemble de propriétés souhaitables au regard des changements spatiaux du paysage et de la hiérarchisation des taches et il varie de 0 à 1 (connectivité croissante). *PC* est la probabilité que deux points sélectionnés aléatoirement dans le paysage tombent dans les taches d'habitat qui sont connectées les unes aux autres, étant donné un jeu de n taches d'habitat et les connexions entre elles (Saura et Pascual-Hortal 2007).

L'étape suivante consiste à calculer pour chaque tache sa contribution à la connectivité globale du réseau de taches (Figure 43). Cette étape est appelée "hiérarchisation des taches" et consiste à retirer la tache du réseau et à recalculer la valeur de l'indice *PC* après la tache, puis à calculer la différence relative entre ces deux valeurs (*dPC*). La valeur atteinte est fonction de l'importance de la tache, à savoir quelle quantité d'habitat atteignable pour l'espèce dans le réseau est perdue par le retrait de cette tache.

La dernière étape consiste à décomposer l'indice *dPC* en trois composantes qui correspondent chacune à des rôles distincts de la tache dans la connectivité : part 'intra', 'flux' et 'connecteur'. Nous nous intéressons plus particulièrement à la part 'connecteur' ($dPC_{connecteur}$), c'est-à-dire celle qui indique si la tache joue un rôle comme étape dans la dispersion, en tant qu'élément connectant d'autres taches. La part 'connecteur' peut être calculée également pour les liens du réseau. Cette part 'connecteur' existe uniquement si l'élément est situé sur le chemin optimal entre les autres taches. Sa valeur dépend des chemins alternatifs passant par d'autres taches si la tache ou le lien est perdu.

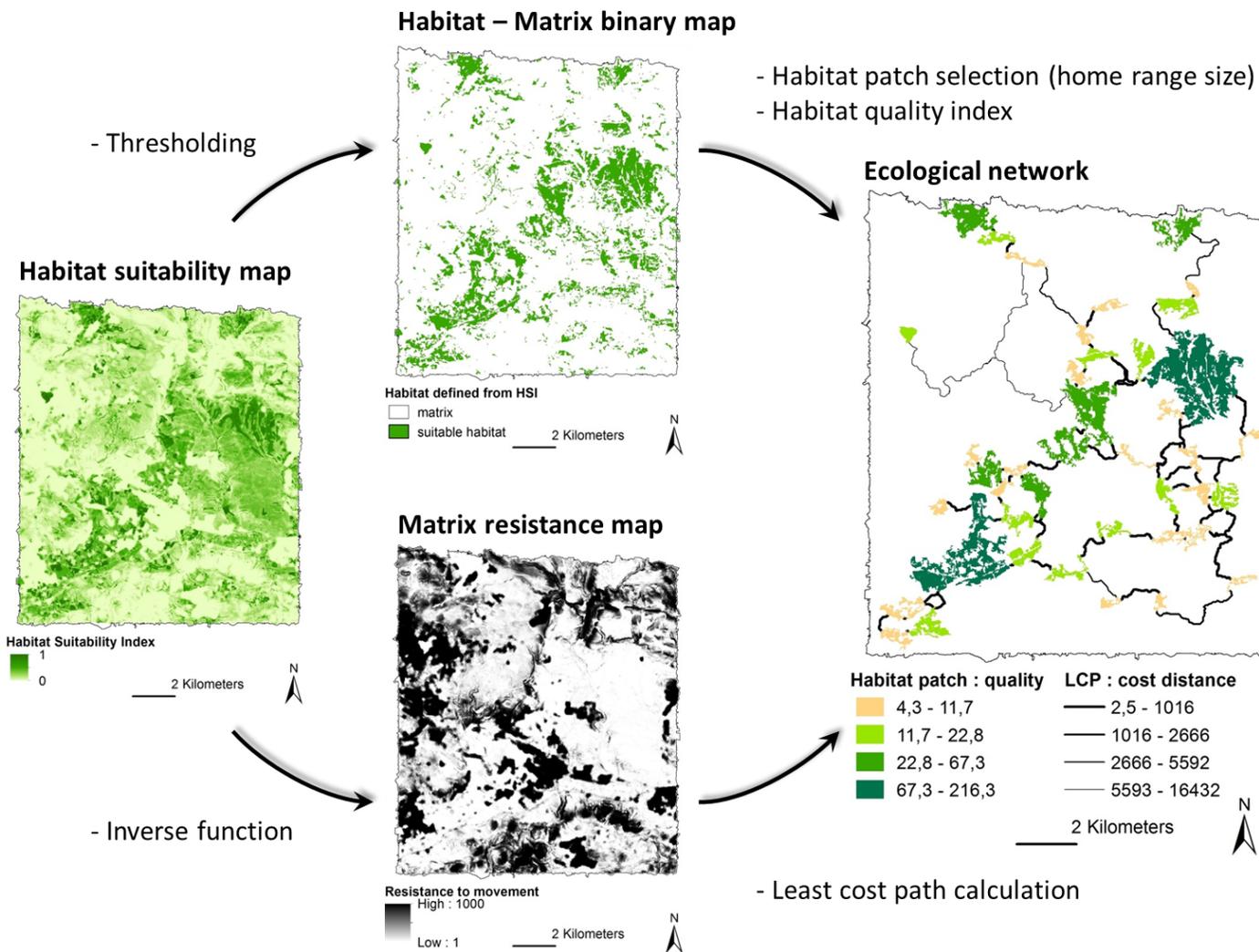


Figure 42. Construction de la carte des taches (au milieu en haut), de la carte de résistance (au milieu en bas) et du graphe paysager (à droite), composé des taches et des liens, à partir de la carte de favorabilité issue de *Maxent* (à gauche). La couleur des taches dans le graphe correspond à un gradient de surface de la tache pondérée par sa qualité (habitat patch quality) et l'épaisseur du chemin de moindre coût (LCP) est fonction de la valeur de la distance de coût (cost distance). Le cheminement du lien correspond au chemin de moindre coût entre deux taches.

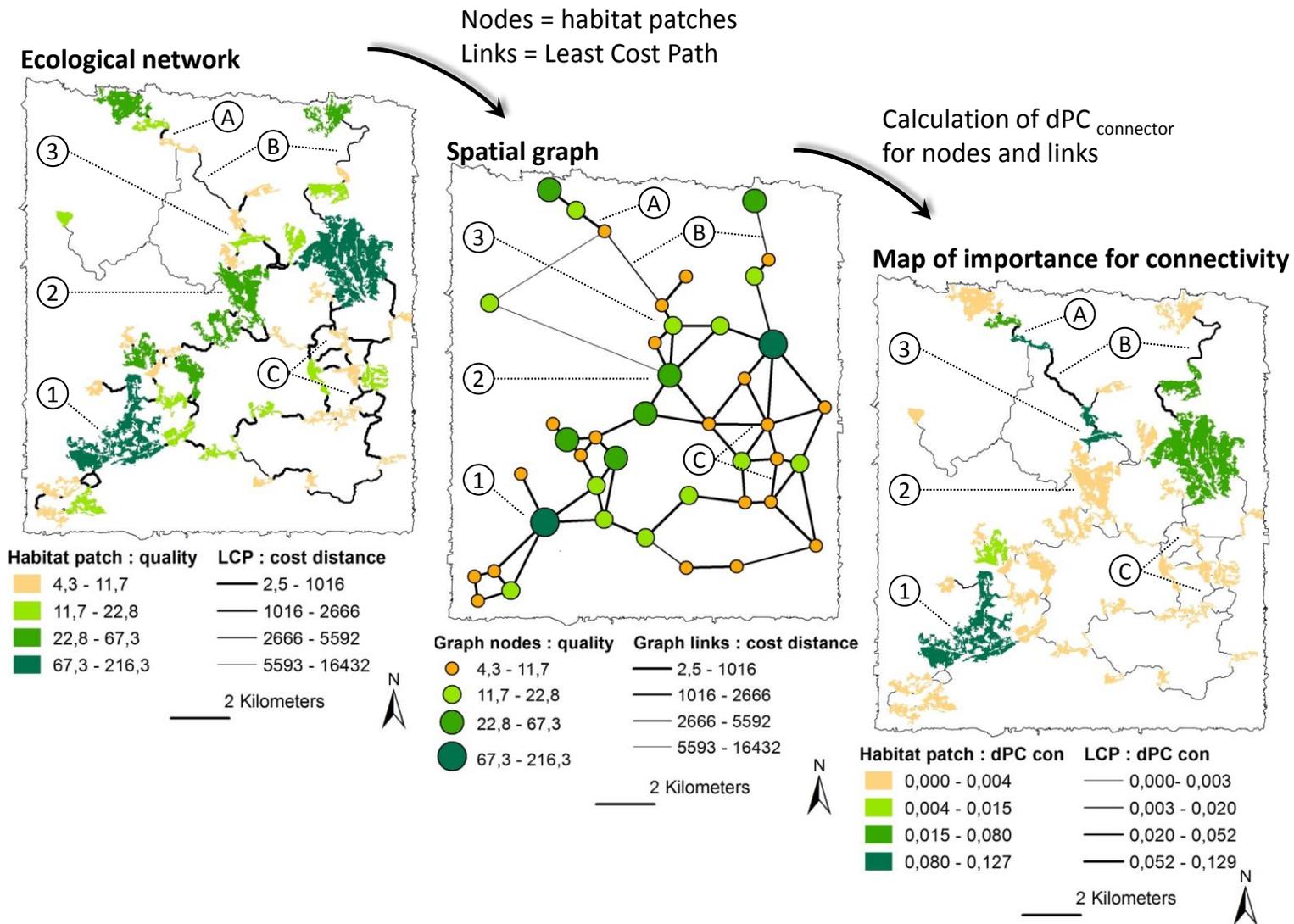


Figure 43. Analyse de connectivité proprement dite : le réseau écologique (à gauche) est modélisé selon un graphe paysager (au milieu), sur lequel est calculée la part 'connecteur' de chaque tache et de chaque lien par rapport à la connectivité globale du réseau ($dPC_{connecteur}$, à droite). Les taches et les liens identifiés par des chiffres et des lettres sont commentés dans le texte.

9.3 Résultats du cas d'étude

L'analyse de connectivité complétée par une hiérarchisation de l'importance des taches et des liens fournit une carte de diagnostic (Figure 43) sur laquelle sont identifiés les taches et les liens (pouvant représenter les corridors écologiques) qui ont la plus forte contribution au maintien de la connectivité globale du réseau de taches pour l'espèce étudiée (ici l'Alouette lulu), c'est-à-dire les éléments qui jouent le rôle de tache-relais ou chemin-clé pour assurer le déplacement des individus au sein du réseau.

Cette démarche permet de porter un diagnostic élaboré de la connectivité fonctionnelle potentielle d'un réseau de taches d'habitat pour une espèce donnée, en se basant sur son écologie (préférence d'habitat) et ses capacités de dispersion.

Pour l'Alouette lulu dans la Dracénie, il est possible de distinguer trois grands types de taches dans un aménagement à but conservatoire (Figure 43) :

- tache 1 : importante en termes de surface et de qualité d'habitat et pour la connectivité du réseau écologique. Ces taches ont une priorité maximale ;

- tache 2 : importante en termes de qualité mais de moindre importance pour la connectivité ; ces taches sont prioritaires en termes de conservation, en particulier si l'habitat favorable pour l'espèce est rare ;

- tache 3 : de faible importance en termes de qualité, mais de haute importance pour la connectivité écologique du réseau ; ces taches sont prioritaires en termes de conservation, en particulier si l'habitat favorable est en quantité suffisante mais fragmenté.

De plus, l'analyse de connectivité met aussi en évidence trois catégories de liens prioritaires à prendre en compte (Figure 43) :

- lien A : important en termes de connectivité et de faible coût cumulé pour le déplacement. Ces liens doivent être conservés en priorité car ce sont ceux qui contribuent le plus à la connectivité du réseau d'habitat pour l'espèce ;

- liens B : important en termes de connectivité mais de coût cumulé élevé. Ces liens sont les seuls qui connectent les taches du réseau dans la partie nord de la zone d'étude, ce qui explique leur importance. Cependant, ces liens peuvent être limités fonctionnellement en raison de leur coût de déplacement élevé, et leur amélioration doit être envisagée ;

- liens C : sans importance pour la connectivité du réseau et de faible coût. Ces liens entre petites taches de faible importance sont redondants, ce qui explique leur faible importance pour la connectivité (chaque lien est remplaçable). Néanmoins, la perte complète de tous ces liens à la fois peut affecter fortement la connectivité totale du réseau.

9.4 Conclusions

Le cadre méthodologique présenté ici constitue une approche, prédictive et quantitative au niveau espèce pour identifier les zones clés de paysage où les biologistes de la conservation, les aménagistes du territoire et les gestionnaires devraient orienter leurs efforts de conservation et de restauration afin d'optimiser l'utilisation des fonds publics dédiés. Cette hiérarchisation peut également servir à localiser les futures études à plus petite échelle et les programmes de suivis de la biodiversité. Les taches d'habitat potentiels où l'espèce n'a pas été inventoriée et les liens de dispersion potentiels entre taches doivent être étudiés pour vérifier leur utilisation effective par les espèces.

Nous sommes convaincus que la combinaison des modèles de distribution d'espèces et des indices de connectivité basés sur les graphes paysagers sont un outil utile et précieux pour l'aide à la décision, même si les différences de carte d'habitat et de carte de résistance au déplacement basées sur avis d'expert et sur les modèles de distribution d'espèces (ou d'autres méthodes) doivent encore être évaluées au regard de la hiérarchisation des éléments clés du paysage. Si les données sont disponibles, la méthode proposée est utile pour l'aménagement du territoire, au moins pour comparer avec d'autres approches et lancer un débat sur les actions de planification du paysage.

Le cadre méthodologique proposé devrait être considéré comme faisant partie d'un processus de planification du paysage plus large pour compléter le diagnostic des experts locaux (Bergsten et Zetterberg 2013 ; Clauzel *et al.* 2015). De cette façon, l'avantage de la méthode en termes de prise de décision pour l'aménagement est que les résultats cartographiques obtenus sur une base quantitative fournissent une excellente base de discussion entre décideurs locaux (Bergsten et Zetterberg 2013 ; Foltête *et al.* 2014). Un autre aspect intéressant de la méthode au regard de l'interaction entre les

acteurs concernés est l'utilisation des données naturalistes dans le processus. Reconnaître la valeur des données naturalistes et/ou les suivis de biodiversité participatifs peut contribuer à forger un partenariat entre les associations naturalistes et les acteurs en charge de l'aménagement et contribuer à accroître la sensibilisation du public pour la conservation de la biodiversité (Mauz & Granjou 2013).

Ici, l'utilisation de métriques de priorisation basées sur les graphes paysagers s'est faite dans une perspective de conservation, mais pas de restauration ou de d'atténuation. Cependant, la même approche peut être appliquée pour tester des scénarios de restauration écologique : création de taches, restauration de la qualité de taches ou de liens (Clauzel *et al.* 2015 ; García-Feced *et al.* 2011 ; Gurrutxaga & Saura 2014 ; Zetterberg *et al.* 2010) ; ou pour évaluer les impacts environnementaux de projets de développement tels qu'un étalement urbain ou une infrastructure de transport (Clauzel *et al.* 2013 ; Gurrutxaga *et al.* 2011 ; Laita *et al.* 2010).

Le fait que ce cadre est spécifique à l'espèce le rend utile pour les espèces particulièrement menacées ou emblématiques (Ziolkowska *et al.* 2012). Des approfondissements restent nécessaires pour évaluer la connectivité multi-espèces, par exemple en combinant plusieurs graphes obtenus pour différentes espèces et in fine proposer des outils d'aide à la décision pour la planification de la conservation multi-espèces (Mimet *et al.* 2013).

10 Application de la chaîne de traitement à un diagnostic de connectivité multi-espèces

NB : un travail a été engagé (Dufлот *et al.* 2015) et présenté à la conférence internationale de l'IUFRO Landscape Ecology Conference : Sustaining ecosystem services in forest landscapes - concepts, research, and applications (Tartu, Estonie, 23-30 Août 2015).

L'objectif de cette partie est d'appliquer la chaîne de traitement exposée ci-dessus pour porter un diagnostic de connectivité fonctionnelle sur plusieurs espèces. L'idée initiale est de superposer et d'agréger les graphes obtenus au niveau de chaque espèce, non pas pour construire un graphe multi-espèces, mais pour aboutir à un diagnostic d'aménagement du territoire multi-espèces.

Dans un premier temps, nous avons choisi de nous concentrer sur trois espèces dont l'écologie était assez proche, à savoir préférant les milieux ouverts et semi-ouverts :

- *Lullula arborea* ou Alouette lulu, reprise de la partie précédente ;
- *Melanargia galathea* : Demi-deuil ou Échiquier espèce (Rhopalocères ou papillons de jour, famille des *Nymphalidae*, sous-famille des *Satyrinae*) ; cette espèce est caractéristique des milieux ouverts de prairie ; la chenille de ce papillon se nourrit de différentes poacées ;
- *Dittrichia viscosa* (L.) ou Inule visqueuse : c'est une plante vivace de la famille des Astéracées qui affectionne les anciennes cultures (friches), les décombres, les bords des routes et des chemins, et forme d'abondantes touffes vertes à capitules jaunes ;

Pour chaque espèce, nous avons construit une modèle de distribution d'espèce à partir des mêmes variables environnementales spatialisées et selon la procédure décrite dans la partie précédente. Ces trois espèces ont un modèle de niche robuste ($AUC \geq 0.8$ et proba. binomiale < 0.05).

Après avoir construit le graphe et appliqué l'analyse de connectivité selon l'indice $dPCC$ à chacune espèce, on voit que les taches se superposent mal et qu'il existe peu de zones importantes pour la connectivité qui sont communes aux trois espèces (Figure 44). Ensuite, les graphes des trois espèces peuvent être superposés, mais dans ce cas il est difficile de visualiser directement les taches prioritaires pour les trois espèces. Il est donc nécessaire de réaliser un traitement afin de synthétiser l'analyse des trois espèces.

Une idée simple est de créer une grille carrée de dimension 1x1 km (Figure 45a) sur la zone analysée et de calculer sur chaque carré la somme des valeurs des $dPCC$ des taches (Figure 45b) ou des liens (Figure 45c) des trois espèces pour localiser des zones du paysage prioritaires. Utiliser une grille carrée permet d'identifier les secteurs à enjeu tout en conservant l'information délivrée par les graphes de chaque espèce.

Ce dernier volet n'est pas terminé et nécessite des développements méthodologiques, de manière à mieux formaliser la démarche multi-espèces. Les étapes prévues sont les suivantes :

- (a) fixer la méthode de calcul de la somme des contributions de chaque espèce (avec ou sans pondération) ;

(b) intégrer l'analyse aux cas d'espèce ayant des préférences d'habitat très différentes (espèce de milieu ouvert et espèce forestière).

(c) comparer les diagnostics de connectivité obtenus à partir d'une analyse multi-espèce et d'une analyse basée sur les grands types d'habitat (Gurrutxaga *et al.* 2010) ou les réservoirs de biodiversité, plus proche de la démarche suivie dans les *SRCE* (Vanpeene-Bruhier et Amsellem 2014). La première approche est plus gourmande en étapes et temps de calcul, mais est censée restituer de manière plus fine l'état du réseau écologique pour les espèces. La démarche permettant de comparer les deux approches reste là aussi à bien formaliser pour être reproductible. L'objectif est de jauger si les diagnostics sont compatibles, car l'approche par réservoir de biodiversité est certainement plus simple à appliquer.

Tableau 6. Résultats du meilleur modèle de niche pour les trois espèces de l'approche multi-espèces (données écologiques disponibles et modèle *Maxent* robuste).

	<i>Lullula arborea</i>	<i>Melanargia galathea</i>	<i>Dittrichia viscosa</i>
Occurrence	16	73	16
AUC moyen	0,84	0,79	0,83
Seuil logistique	0,28	0,31	0,38
Surface	0,18	0,27	0,18
Test d'omission	0,12	0,16	0,14
Probabilité binomiale	0,014	0,002	0,0004
Taille du domaine vital	11,5 ha	10 ha	10 ha
Distance de dispersion	11,5 km (moy)	7 km (max)	500 m (max)

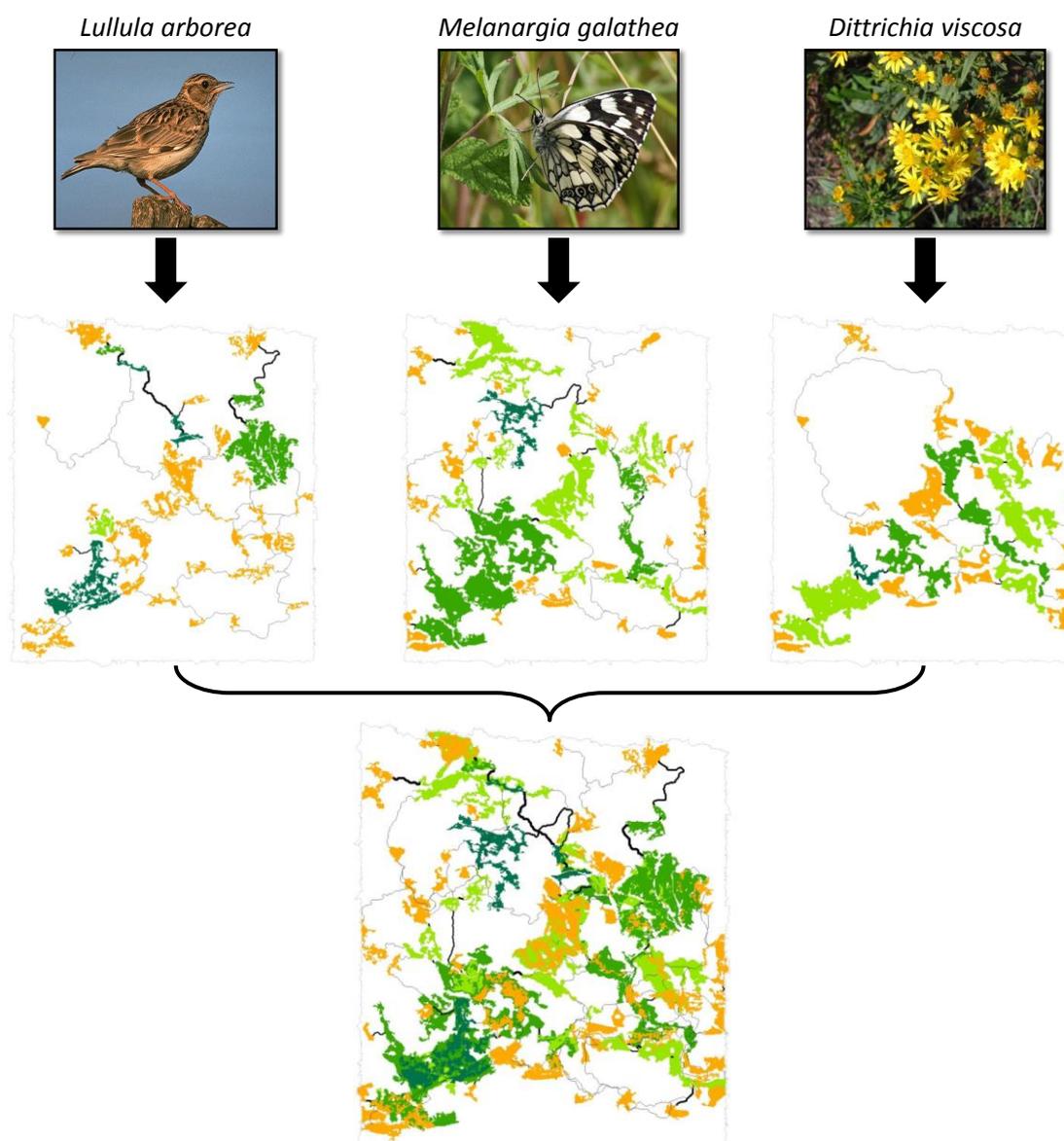


Figure 44. Combinaison des graphes paysagers (part connecteur des taches et des liens selon l'indice *PC*) pour les 3 espèces modélisées (*Lullula arborea* ou Alouette lulu, *Melanargia galathea* ou Demi-seuil et *Dittrichia viscosa* ou Inule visqueuse) dans la région de la Dracénie (cf. Figure 7). Distances de dispersion retenues pour calculer les probabilités de dispersion entre taches : 11,5 km (distance moyenne) pour l'Alouette lulu, 7 km (distance maximale) pour le Demi-deuil et 500 m (distance maximale) pour l'Inule visqueuse.

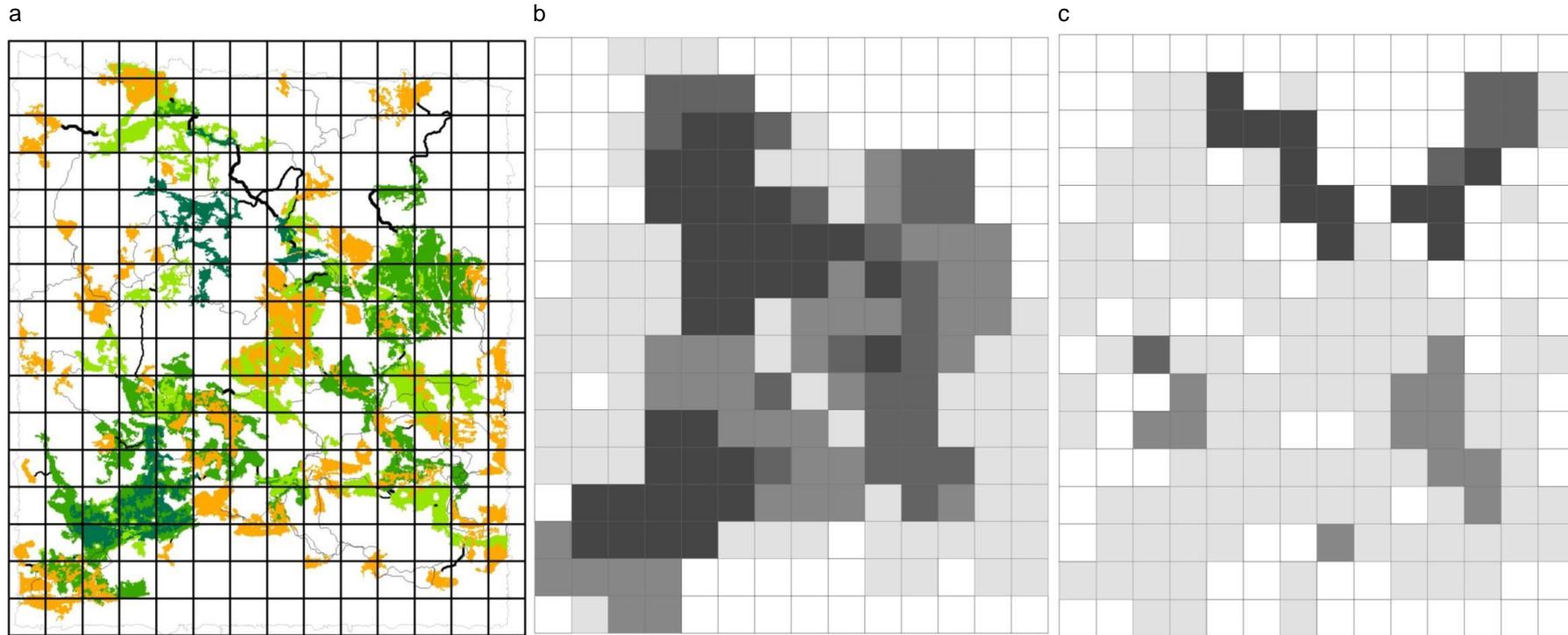


Figure 45. Graphes multi-espèces : somme des $dPCc$ des trois espèces représentées par carré ; les valeurs obtenues sont représentées en 4 classes avec un dégradé de couleur de blanc à noir. (a) grille de carré de 1 km² (b) somme des $dPCc$ pour les taches ; (c) somme des $dPCc$ pour les liens. Cette représentation identifie les secteurs à enjeu dans la zone d'étude pour le maintien combiné de la connectivité de ces trois espèces.

11 Conclusions générales

Nous avons proposé une démarche de diagnostic de connectivité potentielle d'un réseau d'habitat d'espèce. Cette démarche répond à la question essentielle en termes d'aménagement du territoire à but de conservation : où doit-on agir de manière efficace au niveau d'un territoire pour maintenir ou restaurer la biodiversité ? Le projet *Alterbio* a permis plusieurs avancées méthodologiques à différentes échelles spatiales :

a- méthodologie de cartographie des habitats naturels et semi-naturels à différentes échelles spatiales, construire cette carte et l'utiliser pour analyser la connectivité par les graphes paysagers ;

b- sélection des espèces TVB, définition de leurs profils écologiques et utilisation comme support des analyses de connectivité ;

c- synthèse des approches actuelles permettant de réaliser un diagnostic de connectivité ;

d- application de la méthode choisie combinant graphe paysager, indices de connectivité et modélisation des déplacements des espèces entre taches ;

e- approfondissement des analyses de diagnostic en comparant deux modélisations du lien entre taches ;

f- mise au point d'une chaîne de traitement permettant, à partir d'observations de terrain d'une espèce, de connaissances sur sa biologie et son écologie, et de trois types de modèles écologiques de porter un diagnostic de connectivité fonctionnelle potentielle de son réseau d'habitat ;

g- début d'extension de l'approche à plusieurs espèces simultanément.

A l'issue du projet, nous pouvons donner plusieurs recommandations pratiques pour mener à bien un diagnostic de connectivité potentielle d'un réseau d'habitat d'espèces :

1- choisir les espèces et préparer les données nécessaires (recherche bibliographique sur les espèces pour établir leurs exigences écologiques, la taille du domaine vital, et la distance de dispersion). Cette étape peut être longue selon la manière dont on établit la cartographie des habitats des espèces : utilisation de données de présence pour établir un modèle de distribution spatiale de l'espèce ou sélection *a priori* de l'habitat potentiel ;

2- conduire un diagnostic de connectivité potentielle en utilisant l'indice *IIC* ou *PC* à une échelle régionale (voire suprarégionale) en établissant un buffer tampon autour de la zone d'étude et en choisissant une unité minimale de cartographie de 100 ha environ ; ce diagnostic permet d'identifier les grands ensembles de taches connectées et celles qui sont déconnectés ou mal connectées, et de localiser les taches à enjeux pour assurer les déplacements à longue distance de l'espèce au sein du réseau (part connecteur de l'indice *IIC* ou *PC* élevée) ;

c- conduire un diagnostic de connectivité potentielle avec les mêmes indices à une échelle infrarégionale en ciblant les secteurs à enjeux identifiés à l'étape précédente (toujours avec un buffer autour de la zone d'étude) ; cette étendue spatiale permet de diminuer la résolution (25 ha) et de calculer la contribution des liens au maintien de la connectivité globale du réseau, ce qui est impossible à faire à l'échelle supérieure car les temps de calcul sont généralement trop longs ;

d- appliquer les deux étapes précédentes pour une gamme de distances de dispersion plausible pour l'espèce, ce qui permet d'analyser comment la quantité d'habitat atteignable par l'espèce varie selon cette distance. Nous conseillons de ne modéliser la connectivité des habitats que pour des espèces dont la distance de dispersion maximale est inférieure à 1/5 de la plus petite dimension de la fenêtre d'étude, ou bien de choisir une fenêtre d'étude dont la taille est au moins 5 fois supérieure à la distance de dispersion maximale de l'espèce.

La démarche proposée, mise en œuvre dans ce projet, constitue une **avancée significative** parce qu'elle pose un **diagnostic de connectivité sur des bases prédictives, quantitatives et spatialement explicites**, et qu'elle **hiérarchise au moyen d'indices pertinents l'importance de différentes zones d'habitats** pour conserver la connectivité.

12 Références

- Adriaensen, F., Chardon, J.P., De Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H. & Matthysen, E. 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64: 233-247.
- Allag-Dhuisme, F., Amsallem, J., Barthod, C., Deshayes, M., Graffin, V., Lefeuvre, C., Salles, E., Barnetche, C., Brouard-Masson, J., Delaunay, A., Garnier, C.C. & Trouvilliez, J. 2010a. Choix stratégiques de nature à contribuer à la préservation et à la remise en bon état des continuités écologiques – premier document en appui à la mise en œuvre de la Trame verte et bleue en France. Proposition issue du comité opérationnel Trame verte et bleue.
- Allag-Dhuisme, F., Amsallem, J., Barthod, C., Deshayes, M., Graffin, V., Lefeuvre, C., Salles, E., Barnetche, C., Brouard-Masson, J., Delaunay, A., Garnier, C.C. & Trouvilliez, J. 2010b. Guide méthodologique identifiant les enjeux nationaux et transfrontaliers relatifs à la préservation et à la remise en bon état des continuités écologiques et comportant un volet relatif à l'élaboration des schémas régionaux de cohérence écologique – deuxième document en appui à la mise en œuvre de la Trame verte et bleue en France. Proposition issue du comité opérationnel Trame verte et bleue. MEEDDM.
- Amos, J.N., Harrison, K.A., Radford, J.Q., White, M., Newell, G., Mac Nally, R., Sunnucks, P., Pavlova, A., 2014, Species- and sex-specific connectivity effects of habitat fragmentation in a suite of woodland birds, *Ecology* 95(6):1556-1568.
- Amsallem, J., Deshayes, M., Bonneville, M., 2010. Analyse comparative de méthodes d'élaboration de trames vertes et bleues nationales et régionales. *Sciences Eaux & Territoires* 3: 40-45.
- Avon, C. & Bergès, L. 2013. Outils d'analyse de la connectivité des habitats. Rapport projet DIACOFOR Convention DEB-MEDDE / Irstea. In, pp. 31. Irstea, Aix-en-Provence.
- Avon, C., Bergès, L. & Roche, P. 2014. Comment analyser la connectivité écologique des trames vertes ? Cas d'étude en région méditerranéenne. *Sciences Eaux & Territoires* 14: 14-19.
- Avon, C., Bergès, L., 2015, Graph theory and least-cost path: how their combination improves habitat network connectivity analysis and helps prioritize conservation measures, in: ICCB-ECCB 2015, 27th International Congress for Conservation Biology - 4th European Congress for Conservation Biology (ICCB, ed.), Montpellier.
- Avon, C. & Bergès, L. 2016. Prioritization of habitat patches for landscape connectivity conservation differs between least-cost and resistance distances. *Landscape Ecology* 31: 1551-1565.
- Awade, M., Boscolo, D. & Metzger, J.P. 2012. Using binary and probabilistic habitat availability indices derived from graph theory to model bird occurrence in fragmented forests. *Landscape Ecology* 27: 185-198.
- Ayram, C.A.C., Mendoza, M.E., Salicrup, D.R.P., Granados, E.L., 2014, Identifying potential conservation areas in the Cuitzeo Lake basin, Mexico by multitemporal analysis of landscape connectivity, *Journal for Nature Conservation* 22(5):424-435.
- Baranyi, G., Saura, S., Podani, J. & Jordan, F. 2011. Contribution of habitat patches to network connectivity: Redundancy and uniqueness of topological indices. *Ecological Indicators* 11: 1301-1310.
- Belisle, M., 2005, Measuring landscape connectivity: The challenge of behavioral landscape ecology, *Ecology* 86(8):1988-1995.
- Bergès, L., Avon, C., DufLOT, R., 2015, Modélisation de la connectivité écologique fonctionnelle potentielle par les graphes paysagers : intérêts, limites et perspectives d'amélioration, in: *Journées de la Modélisation à Irstea*, Clermont-Ferrand.
- Bergès, L., Avon, C., DufLOT, R., 2015, Modélisation de l'habitat d'espèce et analyse de connectivité par les graphes paysagers. Ecomed 7-9 octobre 2015, Projet APRF Alterbio. Supports de formation de 20 heures (cours et TD).
- Bergès, L., Roche, P. & Avon, C. 2010. Corridors écologiques et conservation de la biodiversité, intérêts et limites pour la mise en place de la Trame verte et bleue. *Sciences Eaux & Territoires* 3: 34-39.
- Bergsten, A. & Zetterberg, A. 2013. To model the landscape as a network: A practitioner's perspective. *Landscape and Urban Planning* 119: 35-43.
- Bodin, O., Saura, S., 2010, Ranking individual habitat patches as connectivity providers: Integrating network analysis and patch removal experiments, *Ecological Modelling* 221(19):2393-2405.
- Bowne, D.R., M. A. Bowers, et J.E. Hines. 2006. Connectivity in an agricultural landscape as reflected by interpond movements of a freshwater turtle. *Conservation Biology* 20:780-791.
- Bunn, A.G., Urban, D.L. & Keitt, T.H. 2000. Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management* 59: 265-278.
- Calabrese, J.M. & Fagan, W.F. 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 529-536.
- Clauzel, C., Girardet, X., Foltête, J.C., 2013, Impact assessment of a high-speed railway line on species distribution: Application to the European tree frog (*Hyla arborea*) in Franche-Comte, *Journal of Environmental Management* 127:125-134.

- Clauzel, C., Bannwarth, C. & Foltête, J.C. 2015. Integrating regional-scale connectivity in habitat restoration: An application for amphibian conservation in eastern France. *Journal for Nature Conservation* 23: 98-107.
- Cumming, G.S., Bodin, O., Ernstson, H. & Elmqvist, T. 2010. Network analysis in conservation biogeography: challenges and opportunities. *Diversity and Distributions* 16: 414-425.
- Decout, S., Manel, S., Miaud, C. & Luque, S. 2012. Integrative approach for landscape-based graph connectivity analysis: a case study with the common frog (*Rana temporaria*) in human-dominated landscapes. *Landscape Ecology* 27: 267-279.
- Didham, R.K., Kapos, V., Ewers, R.M., 2012, Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research, *Oikos* 121(2):161-170.
- Duflot, R., Bergès, L., Avon, C., Roche, P., 2015, Combining habitat suitability modelling and spatial graphs for multi-species landscape conservation planning: a case study in south-eastern France, in: IUFRO – Landscape Ecology Conference, Tartu, Estonia.
- Duflot, R., Bergès, L., Avon, C., Roche, P., in prep., Combining habitat suitability modelling and spatial graphs for a more efficient landscape conservation planning.
- Ernst, B.W., 2014, Quantifying landscape connectivity through the use of connectivity response curves, *Landscape Ecology* 29(6):963-978.
- Estrada, E., Bodin, O., 2008, Using network centrality measures to manage landscape connectivity, *Ecological Applications* 18(7):1810-1825.
- Fagan, W.F., P.J. Unmack, C. Burgess, et W.L. Minckley. 2002. Rarity, fragmentation, and extinction risk in desert fishes. *Ecology* 83:3250-3256.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Foltête, J. C., Clauzel, C., Vuidel, G., 2012, A software tool dedicated to the modelling of landscape networks, *Environmental Modelling & Software* 38:316-327.
- Foltête, J. C., Girardet, X., Clauzel, C., 2014, A methodological framework for the use of landscape graphs in land-use planning, *Landscape and Urban Planning* 124:140-150.
- François, E., Amsallem, J., Deshayes, M., 2010. L'intégration du principe de continuité écologique dans les schémas de cohérence territoriale (SCOT) – Analyse de 21 expériences de SCOT. *Sciences Eaux & Territoires* 3:110-115.
- Fu, W., Liu, S.L., Degloria, S.D., Dong, S.K. & Beazley, R. 2010. Characterizing the "fragmentation-barrier" effect of road networks on landscape connectivity: A case study in Xishuangbanna, Southwest China. *Landscape and Urban Planning* 95: 122-129.
- Galpern, P., Manseau, M. & Fall, A. 2011. Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation* 144: 44-55.
- García-Feced, C., Saura, S. & Elena-Rossello, R. 2011. Improving landscape connectivity in forest districts: A two-stage process for prioritizing agricultural patches for reforestation. *Forest Ecology and Management* 261: 154-161.
- Gimona, A., Poggio, L., Brown, I. & Castellazzi, M. 2012. Woodland networks in a changing climate: Threats from land use change. *Biological Conservation* 149: 93-102.
- Girardet, X., Foltête, J.C. & Clauzel, C. 2013. Designing a graph-based approach to landscape ecological assessment of linear infrastructures. *Environmental Impact Assessment Review* 42: 10-17.
- Gurrutxaga, M. & Saura, S. 2014. Prioritizing highway defragmentation locations for restoring landscape connectivity. *Environmental Conservation* 41: 157-164.
- Gurrutxaga, M., Lozano, P. J., del Gabriel, B., 2010, Assessing highway permeability for the restoration of landscape connectivity between protected areas in the Basque country, Northern Spain, *Landscape Research* 35(5):529-550.
- Gurrutxaga, M., Lozano, P.J. & del Barrio, G. 2010. GIS-based approach for incorporating the connectivity of ecological networks into regional planning. *Journal for Nature Conservation* 18: 318-326.
- Gurrutxaga, M., Rubio, L., Saura, S., 2011, Key connectors in protected forest area networks and the impact of highways: A transnational case study from the Cantabrian Range to the Western Alps (SW Europe), *Landscape and Urban Planning* 101(4):310-320.
- Gurrutxaga, M., Saura, S., 2014, Prioritizing highway defragmentation locations for restoring landscape connectivity, *Environmental Conservation* 41(2):157-164.
- Hanski, I. 1994. A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63:151-162.
- Hanski, I., A. Moilanen, T. Pakkala, et M. Kuussaari. 1996. The quantitative incidence function model and persistence of an endangered butterfly metapopulation. *Conservation Biology* 10:578-590.
- Hanski, I., et O. Ovaskainen. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* 404:755-758.
- Hodgson, J.A., Moilanen, A., Wintle, B.A. & Thomas, C.D. 2011. Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *Journal of Applied Ecology* 48: 148-152.

- Holland, M. D., et A. Hastings. 2008. Strong effect of dispersal network structure on ecological dynamics. *Nature* 456:792-794.
- Koen, E.L., Bowman, J., Walpole, A.A., 2012, The effect of cost surface parameterization on landscape resistance estimates, *Molecular Ecology Resources* 12(4):686-696.
- Koen, E.L., Garroway, C.J., Wilson, P.J., Bowman, J., 2010, The Effect of Map Boundary on Estimates of Landscape Resistance to Animal Movement, *Plos One* 5(7).
- Kunin, W. E. 1998. Extrapolating species abundance across spatial scales. *Science* 281:1513-1515.
- Laita, A., Kotiaho, J.S. & Monkkonen, M. 2011. Graph-theoretic connectivity measures: what do they tell us about connectivity? *Landscape Ecology* 26: 951-967.
- Laita, A., Monkkonen, M. & Kotiaho, J.S. 2010. Woodland key habitats evaluated as part of a functional reserve network. *Biological Conservation* 143: 1212-1227.
- LaPoint, S., Gallery, P., Wikelski, M., Kays, R., 2013, Animal behavior, cost-based corridor models, and real corridors, *Landscape Ecology* 28(8):1615-1630.
- Magle, S.B., Theobald, D.M. & Crooks, K.R. 2009. A comparison of metrics predicting landscape connectivity for a highly interactive species along an urban gradient in Colorado, USA. *Landscape Ecology* 24: 267-280.
- Marrotte, R.R., Gonzalez, A., Millien, V., 2014, Landscape resistance and habitat combine to provide an optimal model of genetic structure and connectivity at the range margin of a small mammal, *Molecular Ecology* 23(16):3983-3998.
- Mauz, I. & Granjou, C. 2013. A new border zone in science. Collaboration and tensions between modelling ecologists and field naturalists. *Science as Culture* 22: 314-343.
- McRae, B.H. 2006. Isolation by resistance. *Evolution* 60:1551-1561.
- McRae, B.H., Beier, P., 2007, Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(50):19885-19890.
- McRae, B.H., Dickson, B.G., Keitt, T.H., Shah, V.B., 2008, Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation, *Ecology* 89(10):2712-2724.
- Melian, C. J., et J. Bascompte. 2002. Food web structure and habitat loss. *Ecology Letters* 5:37-46.
- Minor, E.S. & Urban, D.L. 2007. Graph theory as a proxy for spatially explicit population models in conservation planning. *Ecological Applications* 17: 1771-1782.
- Mimet, A., Houet, T., Julliard, R. & Simon, L. 2013. Assessing functional connectivity: a landscape approach for handling multiple ecological requirements. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 453-463.
- Moilanen, A. & Hanski, I. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology. *Oikos* 95: 147-151.
- Moilanen, A. & Nieminen, M. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83: 1131-1145.
- Neel, M.C. 2008. Patch connectivity and genetic diversity conservation in the federally endangered and narrowly endemic plant species *Astragalms albens* (*Fabaceae*). *Biological Conservation* 141:938-955.
- Opdam, P., Pouwels, R., van Rooij, S., Steingrover, E. & Vos, C.C. 2008. Setting biodiversity targets in participatory regional planning: introducing ecoprofiles. *Ecology and Society* 13.
- Pascual-Hortal, L. & Saura, S. 2006. Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology* 21: 959-967.
- Pascual-Hortal, L. & Saura, S. 2008. Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain). *European Journal of Forest Research* 127: 23-31.
- Pereira, M., P. Segurado, et N. Neves. 2011. Using spatial network structure in landscape management and planning: A case study with pond turtles. *Landscape and Urban Planning* 100:67-76.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E., 2006, Maximum entropy modeling of species geographic distributions, *Ecological Modelling* 190(3-4):231-259.
- Phillips, S.J., Williams, P., Midgley, G. & Archer, A. 2008. Optimizing dispersal corridors for the cape proteaceae using network flow. *Ecological Applications* 18: 1200-1211.
- Pinto, N., Keitt, T. H., 2009, Beyond the least-cost path: evaluating corridor redundancy using a graph-theoretic approach, *Landscape Ecology* 24(2):253-266.
- Poor, E.E., Loucks, C., Jakes, A., Urban, D.L., 2012, Comparing Habitat Suitability and Connectivity Modeling Methods for Conserving Pronghorn Migrations, *Plos One* 7(11).
- Rayfield, B., Fortin, M.J., Fall, A., 2011, Connectivity for conservation: a framework to classify network measures, *Ecology* 92(4):847-858.
- Ribeiro, R., M.A. Carretero, N. Sillero, G. Alarcos, M. Ortiz-Santaliestra, M. Lizana, et G.A. Llorente. 2011. The pond network: can structural connectivity reflect on (amphibian) biodiversity patterns? *Landscape Ecology* 26:673-682.
- Roever, C.L., van Aarde, R.J., Leggett, K., 2013, Functional connectivity within conservation networks: Delineating corridors for African elephants, *Biological Conservation* 157:128-135.

- Saura, S. & Pascual-Hortal, L. 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning* 83: 91-103.
- Saura, S. & Rubio, L. 2010. A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography* 33: 523-537.
- Saura, S. & Torné, J. 2009. Conefor Sensinode 2.2: A software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling & Software* 24: 135-139.
- Saura, S., Estreguil, C., Mouton, C. & Rodriguez-Freire, M. 2011a. Network analysis to assess landscape connectivity trends: Application to European forests (1990-2000). *Ecological Indicators* 11: 407-416.
- Saura, S., Pascual-Hortal, L., 2007, A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study, *Landscape and Urban Planning* 83(2-3):91-103.
- Saura, S., Vogt, P., Velazquez, J., Hernando, A. & Tejera, R. 2011b. Key structural forest connectors can be identified by combining landscape spatial pattern and network analyses. *Forest Ecology and Management* 262: 150-160.
- Schumaker, N.H. 1996. Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology* 77:1210-1225.
- Stevens, V.M., Verkenne, C., Vandewoestijne, S., Wesselingh, R.A., Baguette, M., 2006, Gene flow and functional connectivity in the natterjack toad, *Molecular Ecology* 15(9):2333-2344.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571-573.
- Theobald, D.M. 2006. Exploring the functional connectivity of landscapes using landscape networks. In: Crooks, K.R. & Sanjayan, M. (eds.) *Connectivity Conservation*, pp. 416-444. Cambridge University Press, Cambridge.
- Theobald, D.M., Hobbs, N.T., Bearly, T., Zack, J.A., Shenk, T. & Riebsame, W.E. 2000. Incorporating biological information in local land-use decision making: designing a system for conservation planning. *Landscape Ecology* 15: 35-45.
- Tischendorf, L. 2001. Can landscape indices predict ecological processes consistently? *Landscape Ecology* 16:235-254.
- Urban, D. & Keitt, T. 2001. Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology* 82: 1205-1218.
- Urban, D.L., Minor, E.S., Treml, E.A., Schick, R.S., 2009, Graph models of habitat mosaics, *Ecology Letters* 12(3):260-273.
- Vanpeene-Bruhier, S., Amsallem, J., 2014, Schémas régionaux de cohérence écologique : les questionnements, les méthodes d'identification utilisées, les lacunes, *Sciences Eaux & Territoires* 14:2-5.
- Verbeylen, G., De Bruyn, L. & Matthysen, E. 2003b. Patch occupancy, population density and dynamics in a fragmented red squirrel *Sciurus vulgaris* population. *Ecography* 26: 118-128.
- Verbeylen, G., De Bruyn, L., Adriaensen, F. & Matthysen, E. 2003a. Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology* 18: 791-805.
- Verbeylen, G., Wauters, L.A., De Bruyn, L. & Matthysen, E. 2009. Woodland fragmentation affects space use of Eurasian red squirrels. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 35: 94-103.
- Visconti, P. & Elkin, C. 2009. Using connectivity metrics in conservation planning - when does habitat quality matter? *Diversity and Distributions* 15: 602-612.
- Wauters, L.A., Verbeylen, G., Preatoni, D., Martinoli, A. & Matthysen, E. 2010. Dispersal and habitat cuing of Eurasian red squirrels in fragmented habitats. *Population Ecology* 52: 527-536.
- Zetterberg, A., Mortberg, U.M., Balfors, B., 2010, Making graph theory operational for landscape ecological assessments, planning, and design, *Landscape and Urban Planning* 95(4):181-191.
- Ziolkowska, E., Ostapowicz, K., Kuemmerle, T., Perzanowski, K., Radeloff, V.C. & Kozak, J. 2012. Potential habitat connectivity of European bison (*Bison bonasus*) in the Carpathians. *Biological Conservation* 146: 188-196.
- Zozaya, E.L., L. Brotons, et S. Saura. 2012. Recent fire history and connectivity patterns determine bird species distribution dynamics in landscapes dominated by land abandonment. *Landscape Ecology* 27:171-184.