



HAL
open science

La prise en compte des fonctionnalités écologiques dans l'aménagement du territoire et l'application de la séquence Éviter–Réduire–Compenser. De l'échelle projet à la planification

Simon Tarabon

► To cite this version:

Simon Tarabon. La prise en compte des fonctionnalités écologiques dans l'aménagement du territoire et l'application de la séquence Éviter–Réduire–Compenser. De l'échelle projet à la planification. Biodiversité et Ecologie. Avignon Université, 2020. Français. NNT: . tel-03179882v1

HAL Id: tel-03179882

<https://hal.science/tel-03179882v1>

Submitted on 26 Jan 2021 (v1), last revised 24 Mar 2021 (v3)

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.

Thèse de Doctorat d'Avignon Université

École Doctorale 536
Sciences et Agrosciences

Spécialité : Écologie des paysages

Unité mixte de recherche IMBE
Institut Méditerranéen de Biodiversité
et d'Écologique

Présentée par
Simon Tarabon

La prise en compte des fonctionnalités écologiques
dans l'aménagement du territoire et l'application
de la séquence Éviter–Réduire–Compenser

De l'échelle projet à la planification

Soutenue publiquement le **26 novembre 2020** devant le jury composé de :

M. Jean-Christophe FOLTÊTE, Professeur, ThéMA, Université de Bourgogne Franche-Comté, **Rapporteur**
M. Philip ROCHE, Directeur de Recherche, INRAE Aix-en-Provence, **Rapporteur**
Mme Marthe LUCAS, Maître de Conférence, IMBE, Avignon Université, **Examinatrice**
Mme Nathalie FRASCARIA-LACOSTE, Professeure, ESE, Université AgroParis Tech, **Examinatrice**
Mme Fabienne THEURIAU, Directrice d'Études, Soberco Environnement, **Invitée**
M. Fabrice VULLION, Directeur d'Études, Soberco Environnement, **Invité**
M. Francis ISSELIN-NONDEDEU, Maître de Conférence HDR, IMBE
et CITERES, Université de Tours, **Co-Directeur de thèse**
M. Thierry DUTOIT, Directeur de Recherche CNRS, IMBE, **Co-Directeur de thèse**



La prise en compte des fonctionnalités écologiques dans l'aménagement du territoire et l'application de la séquence Éviter-Réduire-Compenser

De l'échelle projet à la planification



Je suis ingénieur en Génie de l'aménagement et de l'environnement. Mes réflexions portent sur une meilleure intégration des enjeux écologiques et environnementaux dans les projets, tant sur les volets techniques (génie écologique) que réglementaires (Trame Verte et Bleue, séquence Éviter-Réduire-Compenser, autorisation environnementale, etc.).

Dans un contexte global changeant (déclin des populations d'espèces, changement climatique, etc.), il ne s'agit plus pour moi d'opposer développement des territoires et préservation de la biodiversité, mais de développer de nouvelles synergies entre les deux.

Conscient des difficultés qu'ont les mondes de la recherche et de l'ingénierie à répondre aux mêmes objectifs et méthodes de travail, j'ai développé cette thèse en contrat CIFRE pour assurer davantage d'échanges entre les chercheurs et les acteurs de terrain.

Résumé

La biodiversité est confrontée à une érosion accélérée et est devenue une préoccupation environnementale mondiale ces dernières décennies. En France, la séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC) est un des outils réglementaires mis en place dans un contexte de destruction et de fragmentation des habitats d'espèces. Elle permet le développement des territoires tout en visant une absence de perte nette de biodiversité. Cependant, malgré les récentes évolutions réglementaires européennes et françaises, le triptyque ERC présente de nombreuses limites et enjeux d'ordre opérationnel. En positionnant nos travaux à l'interface entre recherche et opérationnalité, nous proposons un cadre méthodologique basé sur plusieurs approches de modélisation afin d'améliorer les processus d'évaluation et décisionnels aux différentes étapes d'aménagement, de la planification à l'opérationnel au moment de l'autorisation des projets. Dans une première partie du travail, nous intégrons les enjeux spatio-temporels de la biodiversité à l'ensemble de la séquence ERC, de l'évaluation des impacts potentiels au dimensionnement des mesures écologiques. À partir du cas précis de l'aménagement du Grand Stade de Lyon, nous montrons l'intérêt de combiner les modèles de distribution d'espèces et les graphes paysager pour identifier les réseaux écologiques et poser un cadre de calcul de l'équivalence écologique basé sur le volet fonctionnel de la biodiversité. Intégrer les dimensions spatiales et temporelles permet d'accroître la connectivité des habitats et améliorer la conception des projets. Nous montrons ensuite qu'organiser la compensation à l'échelle des territoires en les intégrant aux réseaux écologiques améliore davantage les bénéfices et réduit le risque d'échecs des mesures. Notre démarche est présentée dans le contexte périurbain de l'Ouest de Lyon. Enfin, nous démontrons les implications d'une démarche anticipée et planifiée de la séquence ERC dans la planification stratégique des territoires. Pour cela, nous montrons dans le cadre de la Métropole de Toulouse l'intérêt d'étudier conjointement les dynamiques urbaines et écologiques pour mettre en place une stratégie de conservation de la biodiversité à l'horizon 2040 en assurant l'absence de perte nette sur les habitats d'espèces et leur connectivité selon différentes trajectoires d'urbanisation et de ratio de compensation. Cette thèse offre une approche globale pour orienter les décideurs et améliorer la prise en compte des fonctionnalités écologiques à différentes échelles spatiales et temporelles dans l'aménagement des territoires et l'application de la séquence ERC. Ce travail est basé sur des logiciels novateurs et accessibles pour tous les acteurs et constitue une contribution intéressante à l'appui des maîtres d'ouvrage qui souhaitent s'assurer de l'absence d'effets significatifs ou irréversibles sur la biodiversité, et des autorités environnementales qui veillent à ce que l'ensemble des enjeux environnementaux soient bien pris en compte dans la conception des projets d'aménagement.

Mots clés : biodiversité, séquence Éviter-Réduire-Compenser, aménagement du territoire, planification territoriale, compensation écologique, absence de perte nette, connectivité écologique, modélisation, théorie des graphes, *Maxent*, *Graphab*.

Abstract

Over the past decades, biodiversity erosion has speeded up and become a global environmental concern since. Anthropization has led to. The mitigation hierarchy (avoidance, reduction and offsetting of impacts) is a regulatory tool implemented in a context of habitat destruction and fragmentation, disrupting species' life cycle. The objective is to achieve "no net loss" of biodiversity following urban development. Although biodiversity conservation regulations have recently better addressed ecosystem functioning, the mitigation hierarchy is still being implemented with little concern for the spatial configuration of ecosystems in the landscape. This thesis hypothesizes that the major difficulties encountered by stakeholders are, in part, methodological and technical. Situating our research at the knowledge-action interface, we propose a methodological framework based on several modeling approaches, to respond to the different scientific and operational challenges. This thesis joins forces with other scientific projects and stakeholders' networks by exploring complementary axes. To this end, we first integrate spatio-temporal issues of biodiversity into overall mitigation hierarchy application, focusing on potential impacts and dimensioning at "territorial development project" scale through a case study on the new stadium in Lyon (Southern France). Combining species distributions models and spatial graphs improves habitat connectivity and therefore the design of the development projects. Next, we demonstrate the positive impacts on peri-urban habitat connectivity of pooling and anticipating offsets in the suburbs of Lyon. In the last part, we demonstrate the implications of an anticipated and planned approach to the mitigation hierarchy on a planning scale. We consider both ecological connectivity and urban dynamics, in an attempt to minimize the ecological impacts of urban sprawl by avoiding urbanization of areas of highest ecological value and then enhance the application of biodiversity offsetting. This method is tested on projections for the Toulouse conurbation (Southern France) by 2040. Thus, this thesis presents an overall approach that can help to increase habitat connectivity and to improve the design of territorial development projects at different spatial and temporal scales. This methodology is based on freeware available to all practitioners. It will serve planners, designers, and decision-makers needing to ensure that there are no significant or irreversible effects on biodiversity, and environmental authorities making sure that all environmental issues are taken into account in the design of development projects.

Key words: biodiversity, mitigation hierarchy, urban development, land use planning, offsetting, no net loss, habitat connectivity, modeling, graph theory, *Maxent*, *Graphab*.

Sommaire

Résumé / <i>Abstract</i>	2
Sommaire	5
Avant-propos	7
Remerciements	9
Synthèse des objectifs	11
Liste des publications	12
Introduction	14
—La biodiversité, une notion complexe allant du gène aux écosystèmes	14
—La dynamique de la biodiversité à l'échelle du paysage	14
—Les effets de l'anthropisation sur la biodiversité et ses fonctionnalités.....	17
—Comment concilier aménagement du territoire et préservation de la biodiversité ?	21
—Objectifs et organisation de cette thèse	36
CHAPITRE 1 Quels outils pour modéliser le fonctionnement des continuités écologiques ?	38
—Les méthodes pour évaluer la connectivité du paysage	39
—Les principes de fonctionnement des modèles basés sur la théorie des graphes	41
CHAPITRE 2 Comment évaluer les impacts potentiels d'un projet d'aménagement sur les fonctionnalités écologiques ?	49
—Préambule et résumé	50
— <i>Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling</i>	54
—Bilan et perspectives	71
CHAPITRE 3 Comment améliorer l'application de la séquence ERC en tenant compte des dimensions spatiales et temporelles de la biodiversité ?	72
—Préambule et résumé	73
— <i>Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment</i>	76
—Bilan et perspectives	94

CHAPITRE 4 Mutualiser et planifier la compensation écologique, quels intérêts ?	95
—Préambule et résumé.....	96
— <i>Pooling biodiversity offsets to improve habitat connectivity and species conservation</i>	98
—Bilan et perspectives.....	111
CHAPITRE 5 Comment intégrer la séquence ERC dans le cadre de réflexions stratégiques d'aménagement des territoires ?	112
—Préambule et résumé.....	113
— <i>Integrating a landscape connectivity approach to the mitigation hierarchy planning by anticipating urban dynamics</i>	116
—Bilan et perspectives.....	141
Discussion et perspectives	142
—Synthèse des apports des travaux de thèse au regard des enjeux identifiés.....	143
—Les limites et les perspectives d'amélioration de l'usage de la modélisation	146
—Perspectives scientifiques et opérationnelles au service des défis écologiques	150
Conclusion	155
Bibliographie.....	157
Table des matières.....	180
Annexes.....	184

Avant-propos

J'ai réalisé cette thèse CIFRE en partenariat avec le bureau d'études Soberco Environnement, bureau d'études en ingénierie écologique, et les laboratoires de recherche UMR IRD CNRS AU AMU IMBE (Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie) d'Avignon Université et UMR CNRS 7324 CITERES (Cités, TERritoires, Environnement et Sociétés) de l'Université de Tours.

Les acteurs de l'aménagement du territoire, en particulier les bureaux d'études, sont constamment confrontés à la recherche de méthodes et de solutions visant à répondre aux exigences de la réglementation européenne et nationale en matière d'aménagement du territoire, d'urbanisme, de développement durable et d'ingénierie écologique. La tâche n'est pas toujours évidente puisqu'il existe un véritable écart entre la recherche et l'ingénierie avec des divergences d'objectifs et de manière de faire. L'absence de partage des outils novateurs par le monde de la recherche et leur mis en pratique par le reste des acteurs pour répondre à des réalités réduit donc considérablement l'efficacité des méthodes développées (Sutherland *et al.*, 2000; Knight *et al.*, 2008; Young *et al.*, 2014).

Cette thèse répond ainsi pleinement aux attentes qui consistent en davantage d'échanges entre les chercheurs et les acteurs de terrain pour adapter les pratiques et les savoirs des praticiens (Hulme, 2014), mais aussi les méthodologies scientifiques aux contraintes opérationnelles (Cabin, 2007). Ce travail, appliqué à la biologie de la conservation et l'aménagement des territoires, correspond ainsi au défi d'une démarche de recherche en lien avec les réalités opérationnelles, dont les objectifs sont doubles. D'un point de vue scientifique, l'objectif est d'améliorer les connaissances en sciences de

la conservation pour une meilleure application de la séquence Éviter–Réduire–Compenser (ERC) par l'usage de la modélisation. Il s'agit de rejoindre d'autres équipes scientifiques et réseaux d'acteurs travaillant dans ce domaine, en orientant les recherches sur des axes complémentaires et non encore développés (Calvet, 2015; Regnery and Siblet, 2017; Bigard, 2018). D'un point de vue opérationnel, l'objectif est d'apporter tous les outils et instruments d'évaluation aux bureaux d'études dont le « dire d'expert » joue un rôle important dans les processus d'évaluation (Guillet *et al.*, 2019). Il s'agit ici d'accompagner Soberco Environnement qui réalise de nombreuses études et expertises pour élaborer et optimiser les projets et stratégies d'aménagement, tout en œuvrant à la conservation de la biodiversité sur des territoires et des échelles très diversifiés (renouvellements et développement urbains, infrastructures routières, zones d'activité et parcs technologiques, documents d'urbanisme, etc.). Plus largement, les réflexions menées dans cette thèse répondent à différentes problématiques abordées au sein de réflexions menées par des groupes de travail de plus en plus nombreux comme le projet CRERCO¹ en région Occitanie, et d'autres initiatives récentes en cours d'organisation (régions Haut-de-France et Auvergne-Rhône-Alpes).

Dans ce cadre, les attentes sont fortes pour tous les acteurs : d'une part les bureaux d'études, qui évaluent les enjeux et dimensionnent les mesures nécessaires à la protection de l'environnement, d'autre part les maitres d'ouvrage qui sont réglementairement responsables de l'absence de perte nette de biodiversité, mais aussi les experts et les services de l'État qui accompagnent, autorisent, contrôlent et suivent la mise en œuvre des

¹ L'État et la Région Occitanie ont décidé conjointement de mettre en place et de co-animer, dans la suite des travaux et des réflexions déjà lancés, une « Communauté Régionale Éviter–Réduire–Compenser Occitanie (CRERCO),

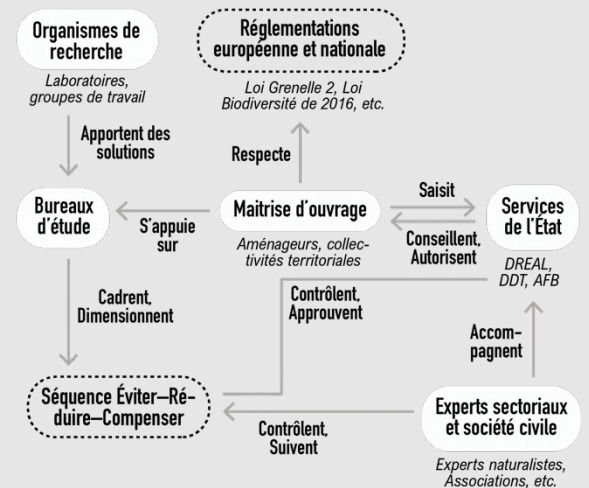
cadre de travail permettant le dialogue et la coproduction rassemblant de l'ordre de 200 structures intéressées par le sujet.

démarches en faveur de l'environnement (Encadré 1, ci-contre). Ces attentes se sont accentuées à la suite des différents débats relatifs à l'outil de compensation, mais également à la suite de la promulgation de la loi pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages du 8 août 2016 qui a renforcé les objectifs de conservation de la biodiversité.

Il s'agit d'un sujet d'actualité en plein développement, la démarche étant de concilier le maintien de la biodiversité avec le développement durable du territoire à partir de méthodes les plus scientifiques possibles. Ainsi, le processus d'interaction permanent entre la sphère scientifique et le monde opérationnel est crucial et est rendu possible grâce cette recherche appliquée permise par cette thèse CIFRE.

Encadré 1

Acteurs concernés par les processus décisionnels et opérationnels de la séquence ERC :



S. Tarabon - IMBE-CITERES-Soberco Environnement, inspiré de Regnery (2017).

Remerciements

Ces mots concluent un projet, une aventure dans lesquels de nombreuses personnes, collègues, connaissances, amis et membres de ma famille, ont été investies.

Tout d'abord, je tiens à remercier les membres de mon jury de thèse, **Marthe Lucas**, **Nathalie Frascaria-Lacoste**, **Jean-Christophe Foltête** et **Philip Roche** pour avoir pris le temps d'évaluer, de commenter et de juger ce travail. Je remercie à la même occasion les membres de mon comité de thèse, **Laurent Bergès**, **Stéphanie Gaucherand** et **Baptiste Regnery**, pour leur temps précieux, leur regard, leurs conseils et la pertinence de leurs questions m'ayant permis de conforter et d'affiner mon travail.

Je remercie le bureau d'études **Soberco Environnement** et le **Ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche et de l'Innovation** qui, à travers le dispositif CIFRE ont financé ma thèse, ainsi que l'**École Doctorale 536** (Sciences et Agros-ciences), **Avignon Université** et les **laboratoires IMBE et CITERES** pour m'avoir accompagné.

Un très grand merci à mes deux co-directeurs de thèse, **Francis Isselin-Nondedeu** et **Thierry Dutoit**, pour leur encadrement depuis Tours et Avignon, leur disponibilité, leurs conseils, leur soutien, leur expertise, leurs relectures et leur aide pour cet exercice que sont les publications scientifiques, qui est loin d'être évident en tant que jeune chercheur.

Un grand merci à mes deux encadrants chez Soberco Environnement, **Fabienne Theuriau** et **Fabrice Vullion**, sans qui cette thèse n'aurait pu avoir lieu, pour m'avoir accordé leur confiance. Merci pour votre disponibilité, votre suivi, vos conseils et votre vision opérationnelle qui a grandement alimenté mes travaux.

Merci aux co-auteurs de mes publications scientifiques, **Laurent Bergès**, **Coralie Calvet**, **Vincent Delbar**, **Thibaut Vigouroux**, **Romain Bertrand**, **Claude Lavoie**, dont les collaborations en France et au Québec ont été très enrichissantes, depuis mon premier papier en 2018. Merci à **Marjorie Sweetko** pour son temps et ses relectures de l'anglais.

Merci à mes collègues de Soberco Environnement, **Yoann Ratiney**, **Thomas Ces**, **Thibaut Carvalho**, **Samantha Berchel**, **Éloïse Pons**, **Estelle Paul**, **Timothée Crenn**, **Lydia Guillot**, **Blandine Forey**, **Christophe Blanc**, **Michel Aslanides**, et de C2i avec qui nous partageons les locaux, **Inès Cholton**, **Gaëtan Masson**, **Barbara Ledee**, **Roseline Savi**, **Patrice Four** pour ces moments conviviaux et nos partages d'expériences durant ces quatre années où s'est côtoyé, de mon stage de fin d'études à la fin de cette thèse !

Merci en particulier à **Thibaut Carvalho** pour son expertise dans le traitement des données SIG et pour ces très bons moments, au bureau comme sur le terrain, lors de nombreuses sessions nocturnes où il m'a partagé sa passion pour les chiroptères.

Merci à **Romain Chazal** pour son intérêt porté à ce projet et pour nos discussions autour des enjeux de la séquence ERC ainsi que son expertise en la matière au sein de l'ONCFS puis, depuis 2019, l'ARB. Merci également à **Nélia Dupire** et **Christophe d'Adamo** pour leur regard et avis sur mes premiers résultats en région lyonnaise.

Merci à **Lucie Bezombes** de m'avoir convié, en 2017, à son « groupe de partage opérationnel » constitué dans le cadre de sa thèse sur les méthodes d'évaluation de l'équivalence écologique, avec qui, depuis, j'ai échangé sur le sujet de la compensation écologique.

Merci à **Sylvie Vanpeene** et **Guillaume Papet** pour notre échange à Marseille sur nos travaux de modélisation et les différentes attentes du monde opérationnel pour mieux y intégrer les outils développés par la sphère scientifique.

Merci aux membres de l'équipe *Graphab*, **Jean-Christophe Foltête**, **Gilles Vuidel**, **Xavier Girardet** et **Marc Bourgeois**, et le **laboratoire ThéMa** pour la formation CNRS proposée à Besançon, qui m'a été grandement utile pour exploiter toutes les fonctions de l'outil dans mes travaux.

Merci à **tous les partenaires et clients**, côtoyés dans le cadre de mes missions plus opérationnelles chez Soberco Environnement, avec qui j'ai découvert les réalités des projets d'aménagements et de la conservation de la biodiversité sur des territoires et des échelles très diversifiés.

Je remercie chaleureusement tous mes amis, **Shallon Wallers**, **Pascaline Ribon**, **Hugues Lattaud**, **Nicolas Robé**, **Pierre Galecki**, **Marina Buisson**, **Oumar Missilier**, **Kendal Patterton**, **Kenjamin Depardon**, **Marie Duthel**, **Charlotte Flahou**, **Sébastien Guitton**, **Sophie Juarez**, **Florian Delonin**, **Simon Fredeval**, **Clément Cadot**, **Marjorie Marteles**, **Thibaut Vigouroux**, **Alcine Ferraris**, **Florian Lallart**, **Coralie Velut**, **Sophie Dherbecourt**, et tant d'autres, pour ces moments très importants que nous partageons et pour les personnes que vous êtes sur qui je peux compter.

Un très grand merci à **ma famille**, **ma mère**, **ma sœur Chloé**, et **Aurélien Millefiori** pour leur soutien et leur accompagnement dans les bons comme les mauvais moments. Aussi, un tendre et immense merci à **Claire Boulet** pour sa présence au quotidien et sa compréhension sans faille.

Enfin, je ne remercierai jamais autant **mon père**, qui nous a quittés au début de cette thèse, pour la force et la motivation qu'il m'a donnée pour aboutir de travail et développer en parallèle un très grand nombre de projets personnels.

Synthèse des objectifs

L'aménagement du territoire engendre des impacts non négligeables sur la biodiversité, en constante régression ces dernières décennies. Ce phénomène est amené à perdurer face à la constante progression de la population mondiale et au nécessaire développement nos territoires.

De nombreuses politiques publiques impulsent désormais un cadre de protection de la biodiversité, mais restent encore lacunaires dans leur application pour s'assurer d'une absence de perte nette de biodiversité à toutes les échelles. En cause notamment, le faible intérêt porté aux différentes échelles de la biodiversité et à la configuration spatiale des écosystèmes dans le paysage malgré les dispositifs portés par la Trame Verte et Bleue. Une marge de manœuvre existe donc, tant à l'échelle des projets d'aménagements « opérationnels » qu'au niveau de la planification stratégique.

La prise en compte du fonctionnement des continuités écologiques dans la séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC) pose encore beaucoup de questions d'ordre écologique et opérationnelle. Il s'agit au cours de cette thèse de traiter les interrogations suivantes :

- Quels outils pour modéliser le fonctionnement des continuités écologiques ? (page [38](#))
- Comment évaluer les impacts potentiels d'un projet d'aménagement sur les fonctionnalités écologiques ? (page [49](#))
- Comment améliorer l'application de la séquence ERC en tenant compte des dimensions spatiales et temporelles de la biodiversité ? (page [72](#))
- Mutualiser et planifier la compensation écologique, quels intérêts ? (page [95](#))
- Comment intégrer la séquence ERC dans le cadre de réflexions stratégiques d'aménagement des territoires ? (page [112](#))

Dans ce contexte, il est nécessaire de consolider les connaissances scientifiques et opérationnelles relatives à l'application de la séquence ERC, et d'apporter tous les outils de gestion ou de réflexion permettant d'améliorer les pratiques.

Dans cette thèse, nous cherchons ainsi à montrer en quoi les approches de modélisation peuvent répondre à ces objectifs. Nous proposons d'y répondre au travers de différents cadres méthodologiques appliqués et applicables à toutes les étapes du triptyque ERC et à différentes échelles spatiales ([Fig. 1](#)).

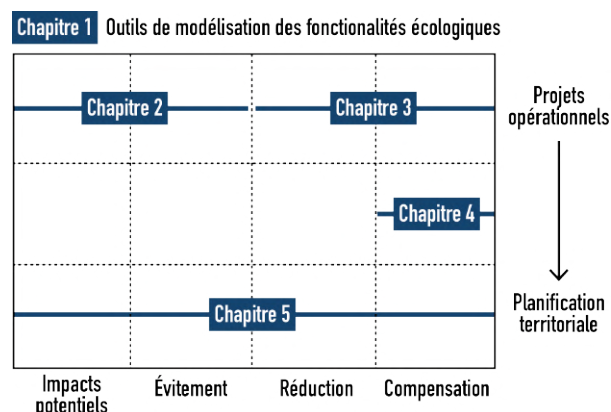


Fig. 1 Lien entre les chapitres de cette thèse et les étapes de la séquence Éviter-Réduire-Compenser ainsi que les échelles spatiales d'application. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Liste des publications

Ce travail de recherche a fait l'objet de plusieurs articles publiés dans des revues internationales (*Journal of Environmental Management*, *Landscape and Urban Planning* et *Weed Research*) et nationales (Sciences, Eaux et Territoires) à comité de relecture.

Les sujets traités couvrent l'ensemble des aspects et des réflexions évoqués au cours de cette thèse (Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019a; b; Tarabon, Calvet, *et al.*, 2020; Tarabon, Thieuriau, *et al.*, 2020; Tarabon *et al.*, 2020), et ouvrent également sur d'autres sujets transversaux abordés en discussion (Tarabon *et al.*, 2018).

Les différents articles sont les suivants :

– **Tarabon S., Dutoit T. & Isselin-Nondedeu F.** (2020). Pooling biodiversity offsets to improve habitat connectivity and species conservation. *Journal of Environmental Management* 277, 111-425. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111425> IF = 5,647.

– **Tarabon S., Calvet C., Delbar V., Dutoit T. and Isselin-Nondedeu F.** (2020). Integrating a landscape connectivity approach into mitigation hierarchy planning by anticipating urban dynamics. *Landscape and Urban Planning* 202: 103871. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103871>. IF = 5,441.

– **Tarabon S., Thieuriau F., Bergès L., Dutoit T. and Isselin-Nondedeu F.** (2020). Améliorer la prise en compte des fonctionnalités écologiques dans la séquence Éviter-Réduire-Compenser. *Sciences, Eaux et Territoires*, article hors-série n°61. 10.14758/set-revue.2020.hs.01.

– **Tarabon S., Bergès L., Dutoit T. and Isselin-Nondedeu F.** (2019a). Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling. *Journal of Environmental Management* 241: 439-449. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.02.031>. IF = 5,647.

– **Tarabon S., Bergès L., Dutoit T. and Isselin-Nondedeu F.** (2019b). Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment. *Journal of Environmental Management* 243: 340-349. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.04.121>. IF = 5,647.

– **Tarabon S., Bertrand R., Lavoie C., Vigouroux T. and Isselin-Nondedeu F.** (2018). The effects of climate warming and urbanised areas on the future distribution of *Cortaderia seloana*, pampas grass, in France. *Weed research* 58(6): 413-423. <https://doi.org/10.1111/wre.12330>. IF = 2,011.

Le contenu de plusieurs de ces articles compose les chapitres suivants. Les autres articles sont présents en **Annexes**, page 184.

Introduction

Dans cette introduction générale, je présente les concepts clés et le contexte dans lequel s'intègre ce travail de recherche. Il apparaît indispensable en effet d'évoquer les différentes notions et concepts clés afin d'offrir aux lecteurs tous les éléments de compréhension nécessaire à l'analyse des réflexions abordées au cours de cette thèse.

- **La biodiversité, une notion complexe allant du gène aux écosystème** (page [14](#))
- **La dynamique de la biodiversité à l'échelle des paysages** (page [14](#))
- **Les effets de l'anthropisation sur la biodiversité et ses fonctionnalités multiscalaire** (page [18](#))
- **Comment concilier aménagement du territoire et préservation de la biodiversité ?** (page [22](#))
- **Objectifs et organisation de cette thèse** (page [36](#))

La biodiversité, une notion complexe allant du gène aux écosystèmes

La biodiversité désigne la diversité de toute forme du monde vivant. Ce terme a été popularisé en 1992 à l'occasion de la conférence de Rio de Janeiro [ONU, 1992]. Il fait référence à la « diversité biologique », à la variété du monde vivant et à l'ensemble des relations et interactions entre les organismes eux-mêmes, ainsi qu'entre les organismes et leur environnement [Tilman, 2001; Gaston and Spicer, 2013]. La biodiversité se compose de nombreux niveaux d'organisation [Naeem *et al.*, 2012] et correspond, selon la Convention sur la Diversité Biologique (CDB), à « la diversité des espèces, mais aussi la diversité génétique au sein des espèces ou encore la diversité des écosystèmes » [Fig. 2].

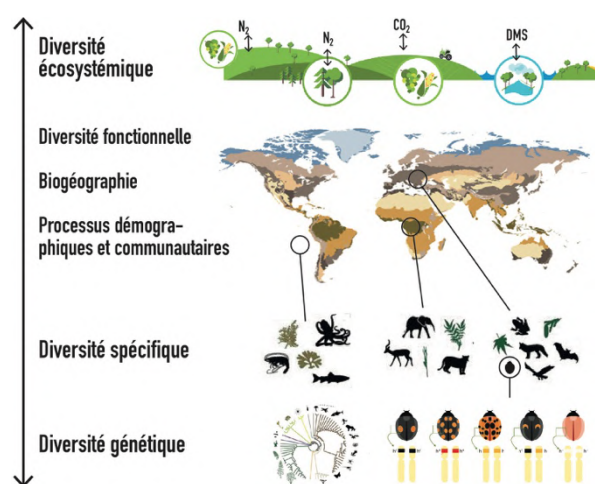


Fig. 2 Les différents niveaux d'organisation de la biodiversité. La diversité phylogénétique et taxonomique, mais aussi la biogéographie, les processus de population, les interactions biotiques, la génétique et les traits fonctionnels contribuent aux différentes dimensions de la biodiversité. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Face aux multiples aspects qui définissent cette diversité biologique, notre connaissance de la biodiversité est encore très incomplète, aussi bien sur le plan quantitatif que qualitatif. Par exemple, nous découvrons, en moyenne chaque année, entre 10 000 et 16 000 espèces dans le monde, et plus de 700 espèces en France (avec les territoires d'Outre-Mer) qui n'avaient été ni remarquées ni étudiées [Lévêque and Cerisier-Auger, 2018].

La biodiversité possède des valeurs dont chacune pourrait à elle seule justifier la conservation de cette richesse biologique. Patrimoine inestimable, chaque espèce est le résultat d'une longue évolution qui retrace une partie de l'histoire du vivant. Elle est capitale pour l'humanité, mais a également une valeur intrinsèque : la biodiversité est importante pour elle-même, sans utilité pour l'espèce humaine. Comme chaque espèce vivante, nous prélevons dans l'environnement tout ce dont nous avons besoin pour vivre et bénéficions de ses différents services [Roche *et al.*, 2016]. Par exemple, les arbres et les couverts végétaux sont capables de stocker l'excès de carbone atmosphérique, de retenir et purifier l'eau, de favoriser la pollinisation, de produire la biomasse pour l'alimentation, d'accueillir la biodiversité permettant la pollinisation, la décomposition des déchets organiques, etc.

La dynamique de la biodiversité à l'échelle du paysage

L'écologie du paysage et l'usage de la modélisation

La notion d'écologie a été définie au 19^{ème} siècle. Le biologiste allemand Ernst Haeckel la définit comme la « science des relations des organismes avec le monde environnement ». Cette discipline s'est depuis largement développée en s'intéressant aux différents niveaux d'organisation du monde vivant tel que nous l'avons présenté ci-dessus. Elle est devenue un domaine scientifique majeur pour étudier la structure et le fonctionnement de la biodiversité, et fournir des expertises scientifiques sur lesquelles les décideurs peuvent prendre appui afin d'orienter des politiques en faveur de la biodiversité [Primack *et al.*, 2012].

Le paysage peut être défini comme une partie de territoire hétérogène, composée de milieux en interaction dans lesquels s'organisent des systèmes écologiques [Forman and Godron, 1986b]. Il s'organise donc à un niveau supérieur à celui de l'écosystème. Les fonctionnalités écologiques au sein d'un paysage s'apprécient au regard de la

diversité et la structure des milieux qui le composent, de leur niveau de fragmentation, et des interactions entre milieux, entre espèces et entre espèces et milieux.

Ainsi, l'**écologie du paysage** est une sous-discipline de l'écologie. Elle s'intéresse à l'échelle intégratrice des paysages et à leur évolution dans un système d'interactions complexes entre processus écologiques (Turner *et al.*, 2001). Selon l'IALE (Association Internationale d'Écologie du Paysage), les principaux domaines d'études de cette discipline concernent la structure spatiale et temporelle des paysages, de la nature sauvage à la biodiversité urbaine, la relation entre structure paysagère et processus écologiques, les effets des activités humaines sur la structure, les processus et les changements paysagers, et les effets d'échelles et des perturbations sur le paysage².

L'écologie du paysage s'est développée en s'appuyant sur les fondements théoriques et conceptuels de l'écologie, de la biogéographie et de la géographie. Elle est une branche interdisciplinaire des sciences puisqu'elle s'associe également à d'autres disciplines telles que l'urbanisme ou les sciences sociales. Elle s'est construite dans un contexte très favorable dans lequel des préoccupations nouvelles liées à l'aménagement des territoires et aux changements globaux se sont imposées. Elle permet donc de **mieux comprendre, atténuer et compenser les impacts** des actions humaines, et ouvre aussi de nouvelles perspectives dans un contexte changeant tel que celui du dérèglement climatique ou des changements d'usage. L'écologie du paysage fait généralement appel à la modélisation qui s'appuie sur plusieurs théories de l'écologie.

Les principaux concepts en écologie du paysage

—La théorie de la « biogéographie insulaire »

En 1967, MacArthur and Wilson fondent sur des observations d'espèces dans un archipel la **théorie de la « biogéographie insulaire »**. Celle-ci montre que la probabilité qu'une espèce atteigne une île est inversement proportionnelle à la distance entre cette île et le point de départ (continent) et est proportionnelle à la taille de cette île. La taille d'une île influe sur la probabilité d'extinction d'une espèce (Fig. 3).

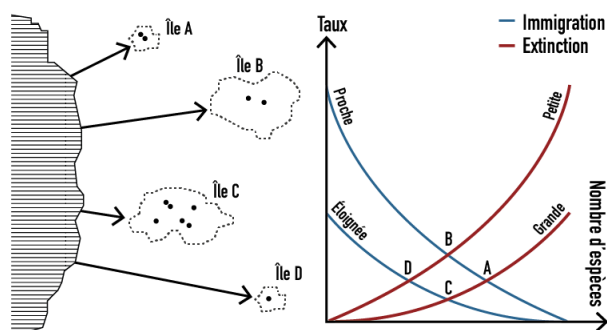


Fig. 3 Fondements de la théorie biogéographique des îles dans lesquels des individus se dispersent depuis un continent (en hachuré). D'après MacArthur et Wilson (1967).

—Les modèles de métapopulation

Les **modèles de métapopulation** découlent de la théorie biogéographique. Ils mobilisent les concepts d'hétérogénéité du paysage, des perturbations et de dispersion des individus. Le modèle de métapopulation de Levins (1969) met en relation un ensemble de populations dont les individus se dispersent d'une tache d'habitat à une autre.

² <https://www.landscape-ecology.org/about-iale.html>

Le rôle de la dispersion n'est pas dissociable de celui de la reproduction et de la mortalité, et conditionne la capacité pour une espèce à compenser le processus d'extinction de la métapopulation. Hanski and Gilpin (1991) définissent quant à eux une métapopulation comme un ensemble de sous-populations interconnectées par des individus qui se déplacent. Ces modèles des métapopulations dépendent de la qualité des taches d'habitat et de leur capacité à recevoir ou émettre des individus. Pulliam (1988) différencie ce phénomène de distribution au travers d'un système « source-puit » qui explique à la fois l'aptitude à coloniser de nouvelles taches et la capacité de ces taches à offrir toutes les conditions au maintien des individus.

—L'hétérogénéité structurelle

Le modèle de la mosaïque écopaysagère de Forman and Godron (1986a) représente le paysage comme une mosaïque composée de **taches³ d'habitat**, de **corridors** et d'une **matrice paysagère** (Fig. 4). Les taches sont des éléments structurels paysagers délimitant une zone aux caractéristiques biologiques homogènes et se différenciant de la matrice paysagère qui l'entoure (Forman, 1995).

L'**hétérogénéité du paysage** dépend du nombre et de l'organisation de ces éléments, eux-mêmes dépendants de perturbations naturelles ou anthropiques (Pickett and White, 1985). La matrice paysagère peut paraître relativement homogène, mais pour certains organismes, l'hétérogénéité des milieux est très importante. Par exemple, pour les espèces à faible capacité de dispersion, l'hétérogénéité altère les mouvements et peut avoir des effets importants sur leur cycle de vie (Revilla *et al.*, 2004).



Fig. 4 Exemple d'un modèle de mosaïque paysagère composée de taches d'habitat (ici, les forêts) et de divers milieux de la matrice paysagère (haies, prairies, etc.) dans lesquels se dispersent les espèces. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement. Fond de plan : Google Maps.

—Les réseaux écologiques

La notion de **réseau écologique⁴** s'est largement répandue dans cette dernière décennie et touche de nombreux domaines scientifiques. Elle est de plus en plus utilisée en écologie du paysage dans laquelle les réseaux écologiques sont définis comme le **support des processus liés aux mouvements de la biodiversité à l'échelle du paysage** (Taylor *et al.*, 1993; Mougnot and Meliin, 2000). Ils correspondent à l'espace dans lequel une espèce peut vivre, se déplacer, se nourrir et se reproduire à l'abri des perturbations extérieures.

³ Le terme « tache » est issu de l'anglais *patch* et fait référence à une entité surfacique différenciée de son contexte paysager.

⁴ Ecological network en anglais, ce terme est largement répandu dans la littérature scientifique, avec parfois quelques variantes : *landscape network* (réseau paysager) ou *habitat network* (réseau d'habitats).

Leur intégration dans les plans de gestion et d'aménagement suscite de plus en plus d'intérêt (Aronson *et al.*, 2017).

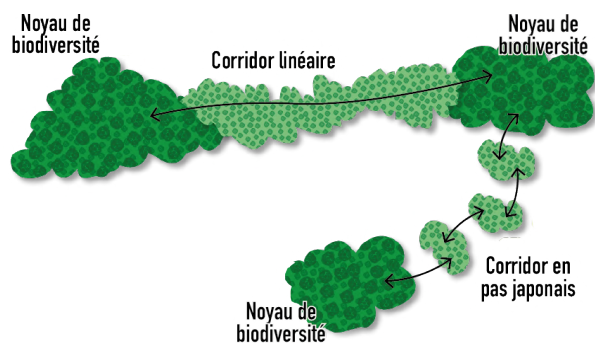


Fig. 5 Schéma simplifié des réseaux écologiques composés de noyaux de biodiversité (habitats d'espèces) et des corridors écologiques permettant le déplacement des individus. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Les réseaux écologiques se composent de deux principaux éléments (Bennett, 1999; Jongman and Pungetti, 2004) : les **zones nodales** (ou noyau de biodiversité ou taches d'habitats) qui servent d'habitats aux espèces, et les **corridors**, qui peuvent être linéaires ou sous la forme de zones relais (« pas japonais », ou *stepping stones*), et qui servent d'espaces de déplacement reliant les taches d'habitats⁵ (Forman, 1995; Burel and Baudry, 1999) (Fig. 5). Enfin, les zones tampons (c'est-à-dire à proximité immédiate des noyaux de biodiversité et des corridors) sont des espaces qui ne sont pas les plus favorables aux espèces, mais qui peuvent occasionnellement être utilisés pour effectuer des déplacements.

Ces milieux peuvent aussi servir de protection aux perturbations anthropiques. Ces espaces fonctionnels, que l'on nommera « corridors écologiques » ne sont pas systématiquement de la même nature que les taches d'habitat. Ils se composent de différents éléments du paysage, de nature différente,

mais qui facilitent les déplacements des individus. Du fait de leur complexité, les corridors sont parfois difficiles à identifier (Gustafson and Gardner, 1996).

—La connectivité écologique

La **connectivité du paysage** correspond au degré selon lequel le paysage facilite ou influence les mouvements d'individus entre les taches d'habitat préférentiel pour une espèce donnée (Taylor *et al.*, 1993). Elle dépend à la fois d'éléments structurels et d'éléments fonctionnels.

La **connectivité structurelle** s'appuie sur les caractéristiques physiques du paysage, comme la composition, la structure spatiale des habitats et leur taille. Cette approche est facile à mettre en œuvre, mais présente quelques limites dans l'analyse de la connectivité écologique, puisqu'elle ne tient pas compte des caractéristiques biologiques des espèces (Moilanen and Nieminen, 2002). La **connectivité fonctionnelle** est orientée quant à elle sur les interactions des espèces avec les éléments du paysage. Cette approche couple des données de mouvements des espèces, à l'image des déplacements quotidiens ou des flux migratoires, à la connectivité structurelle présentée juste avant (Tischendorf and Fahrig, 2000). Beier and Noss (1998) ont montré que les analyses de la connectivité fonctionnelle, c'est-à-dire centrées sur une espèce ou un groupe d'espèces, sont les plus pertinentes dans la modélisation des réseaux écologiques.

⁵ On retrouve de nombreux synonymes de corridor dans la littérature, tels que continuité écologique ou biologique, continuum, coulée verte ou encore trame verte et bleue.

Les effets de l'anthropisation sur la biodiversité et ses fonctionnalités multiscales

L'aménagement du territoire par les sociétés humaines

Depuis la période préindustrielle et encore plus depuis la période industrielle, l'homme cherche continuellement à améliorer les conditions de l'environnement en sa faveur. Cela s'est traduit par les grands changements économiques et sociaux qui ont abouti progressivement à l'expansion des sociétés d'aujourd'hui. La notion d'**aménagement des territoires** s'est généralisée dans les années 1950 (Laborie *et al.*, 1985; Desjardins, 2017). Cela consiste en l'organisation de l'espace, en orientant la répartition des populations, leurs activités et leurs équipements. L'aménagement des territoires n'est pas un processus spontané puisqu'il est appuyé sur une vision politique et des savoirs. Aménager l'espace, c'est définir, mettre en œuvre et évoluer un projet inscrit sur un territoire particulier (Desjardins, 2017).

Les projets d'aménagement peuvent prendre différentes formes. Elles peuvent être ponctuelles ou surfaciques (de la construction d'un bâtiment à l'aménagement d'un quartier, d'une zone d'activité ou de loisirs), linéaires (aménagement de routes, de voies ferrées de lignes électriques, etc.) ou temporaires (carrières d'extraction).

Les effets multiples des projets d'aménagement sur la biodiversité

Les interactions entre les sociétés humaines et la biodiversité sont de plus en plus intenses et étendues, affectant la faune, la flore et le fonctionnement des écosystèmes. Des chercheurs de l'université de Columbia (New-York) ont ainsi illustré ce phénomène au travers d'un indicateur d'empreinte humaine (Fig. 6). Il représente de manière prédominante, par la proportion de l'influence humaine par rapport à l'influence maximale enregistrée sur chaque aire biotique ou écotone, la perte d'espace et de vie sauvage ou la domestication humaine de la planète (Sanderson *et al.*, 2002).

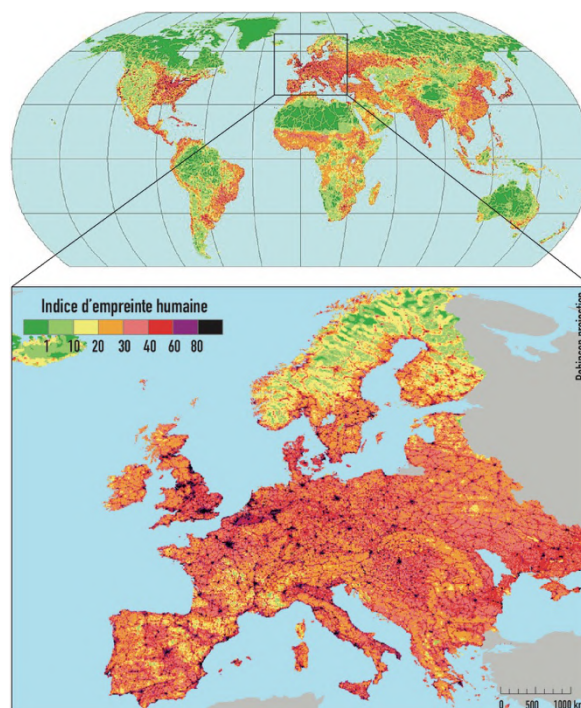


Fig. 6 Indice d'empreinte humaine (Human Footprint Index) dans le monde et en Europe. Une valeur proche de zéro signifie que la zone est la moins affectée (proche du milieu naturel) alors qu'une valeur de 100 représente les zones les plus affectées. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement. Compilation des données produites par The Trustees of Columbia University in the City of New York, 2008.

L'aménagement du territoire et notamment l'urbanisation sont considérés comme une **cause majeure du déclin de biodiversité** (McKinney, 2006; Grimm *et al.*, 2008). Cette dernière est affectée par l'artificialisation des sols, la destruction des prairies, des landes et des zones humides, la déforestation, la suppression des arbres des campagnes et le travail des terres agricoles sur des surfaces de plus en plus grandes sont des exemples parmi d'autres à l'origine de la réduction des populations d'espèces et de leurs habitats dans lesquels elles vivent (Forman, 2000; Reed *et al.*, 2002).

Cela entraîne des réactions en chaîne (pollutions, dégradation du climat, etc. ; Laurance *et al.*, 2009; Benítez-López *et al.*, 2010) au niveau des zones aménagées à différentes échelles spatiales et temporelles (Fig. 7) qui génèrent davantage d'impacts

sur l'environnement et la biodiversité. Les nuisances peuvent se traduire par des éclairages artificiels, des pollutions sonores ou des effets d'îlots de chaleur affectant de nombreuses espèces (Rich and Longcore, 2013), telles que les insectes, les chauves-souris qui peuvent être désorientées (Hale *et al.*, 2015) ou les oiseaux qui vont modifier leur comportement (Warren *et al.*, 2006; Fuller *et al.*, 2007).

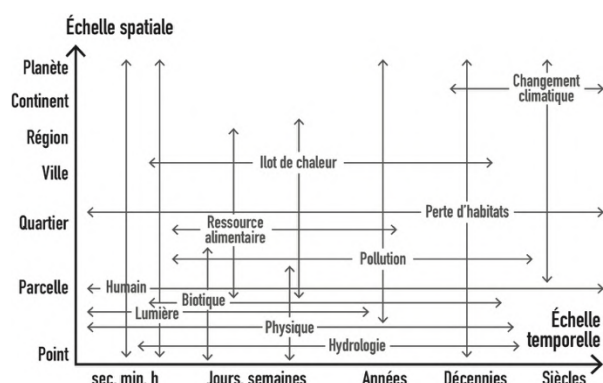


Fig. 7 Conditions environnementales des espaces anthropisés (ici en milieu urbain) à différentes échelles spatiales et temporelles. Modifiée de McDonnell and Hahs (2008).

Entre 2012 et 2018, ce ne sont pas moins de 35 780 ha de terres agricoles en France métropolitaine qui ont été artificialisées (CGDD, 2019b) (Fig. 8). Nous constatons en outre que les milieux naturels sont de plus en plus banalisés, les haies et les arbres remarquables disparaissent (Olden *et al.*, 2004), les espèces exotiques envahissantes progressent et de nombreuses pollutions affectent les milieux (CGDD, 2019a). Les bilans de l'état de la biodiversité établi par l'Observatoire national de la biodiversité⁶ montrent que plus d'un demi-million d'hectares de terres agricoles et d'espaces naturels ont été convertis en France entre 1990 et 2012

en surfaces goudronnées (48%), pelouses ou bâtiments (Massetti and Wroza, 2019).

L'évaluation de l'état de conservation des habitats naturels d'intérêt communautaire présents en France⁷ montre un état de conservation plutôt mauvais. Les milieux ouverts herbacés naturels et semi-naturels (prairies de fauche, pâturages, etc.) figurent parmi les plus menacés avec 56% d'entre eux dans un mauvais état de conservation. Les dunes, tourbières et autres milieux humides subissent également des pressions similaires puisque moins de 10% d'entre eux sont dans un état de conservation favorable (Massetti and Wroza, 2019).

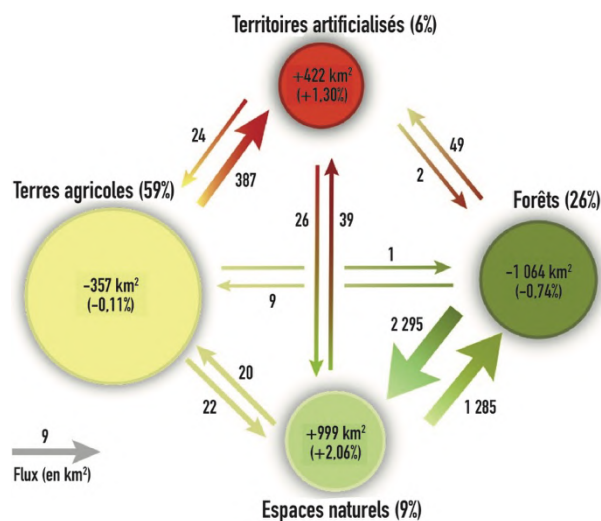


Fig. 8 Changements d'occupation des sols entre 2012 et 2018. Les espaces naturels comprennent les milieux à végétation arbustive et/ou herbacée, les espaces ouverts avec sans ou un peu de végétation, les zones humides et les surfaces en eau. Modifiée de CGDD (2019b).

La dégradation des habitats (en qualité et en quantité) et la fragmentation du paysage sont préjudiciables. Le phénomène de fragmentation

⁶ L'ONB publie chaque année un bilan annuel sur l'état de la biodiversité en France, sur la base de 80 critères, avec la participation de plusieurs institutions dont le ministère de l'environnement, de l'énergie et de la mer (MEED), le Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) et la Fondation pour la recherche sur la biodiversité (FRB).

⁷ La directive européenne Habitats-Faune-Flore prévoit que les États membres évaluent tous les 6 ans l'état de conservation des habitats naturels d'intérêt communautaires présents sur leur territoire. La France abrite 132 de ces habitats (sur 231 à l'échelle de l'Union européenne).

est généralement dû à une réduction de la superficie d'un habitat ou à sa séparation en plusieurs éléments (Fig. 9) (Andren, 1994; Forman, 1995; Burel and Baudry, 1999; Fahrig, 2003). Ils affectent les processus écologiques à tous les niveaux, des écosystèmes (Fahrig, 2003; Cardinale *et al.*, 2012; Madadi *et al.*, 2017) aux gènes (Fahrig, 2003; Baguette *et al.*, 2013; Gómez-Fernández *et al.*, 2016). Dans un paysage altéré, les connectivités écologiques sont réduites, empêchant les flux d'individus et donc le bon fonctionnement des cycles biologiques des individus comme la recherche de nourriture, leur reproduction et la conquête de nouveaux habitats (Fahrig, 2003; Crooks and Sanjayan, 2006).

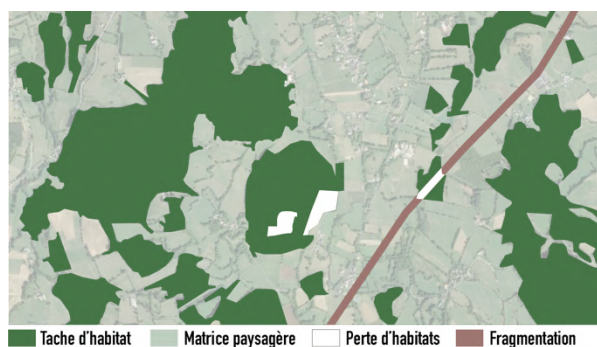


Fig. 9 Processus à l'origine de la fragmentation d'après (Forman, 1995) : perte d'habitat (perforation, rognage ou ablation) et coupure ou fragmentation. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Haddad *et al.* (2015) montrent que la fragmentation des milieux naturels et semi-naturels réduit la biodiversité de 13 à 75%. En outre, un isolement géographique limite la capacité d'un système à maintenir ses processus écologiques (Rudnick *et al.*, 2012) et peut engendrer in fine une différenciation génétique des populations (Fig. 10), et augmenter ainsi, à des échelles relativement longues, leur risque d'extinction (Bull and Maron, 2016). Certaines espèces sont plus vulnérables que d'autres à ce phénomène (Concepción *et al.*, 2015).

Il s'agit notamment des espèces relativement mobiles, qui vont être condamnées à vivre dans des espaces non continus avec des ressources de plus en plus réduites (Fu *et al.*, 2010; Rao *et al.*, 2018). Les espèces peu mobiles vont quant à elle pouvoir survivre dans des aires vitales plus réduites donc moins sujettes aux pertes de fonctionnalités du paysage (Braaker, Ghazoul, *et al.*, 2014).

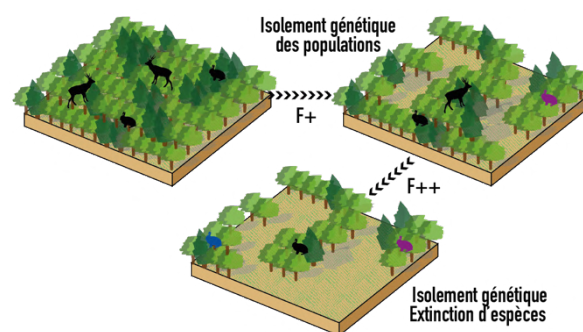


Fig. 10 La perte de biodiversité et la différenciation génétique (représentée ici par des couleurs) peuvent être consécutives à la perte d'habitats, la fragmentation (F+/F++) et l'isolement par la distance. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Si les populations d'oiseaux « généralistes » (peuplant une grande variété d'habitats) ont augmenté entre 1989 et 2017 sur le territoire métropolitain (+19%), un quart des populations d'oiseaux communs « spécifiques » a régressé (Lautre, 2018) (Fig. 11a), les effectifs de chauve-souris ont également diminué de près de 40% en 10 ans (CGDD, 2018a) (Fig. 11b), un tiers des espèces évaluées dans les listes rouges UICN-MNHN⁸ sont menacées et la moitié seulement des milieux humides sont en bon état (Lévêque and Cerisier-Auger, 2018).

⁸ La Liste Rouge nationale, dont l'élaboration est coordonnée par le Comité français de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) et par le Muséum

national d'histoire naturelle (UMS PatriNat), évalue le risque de disparition des espèces.

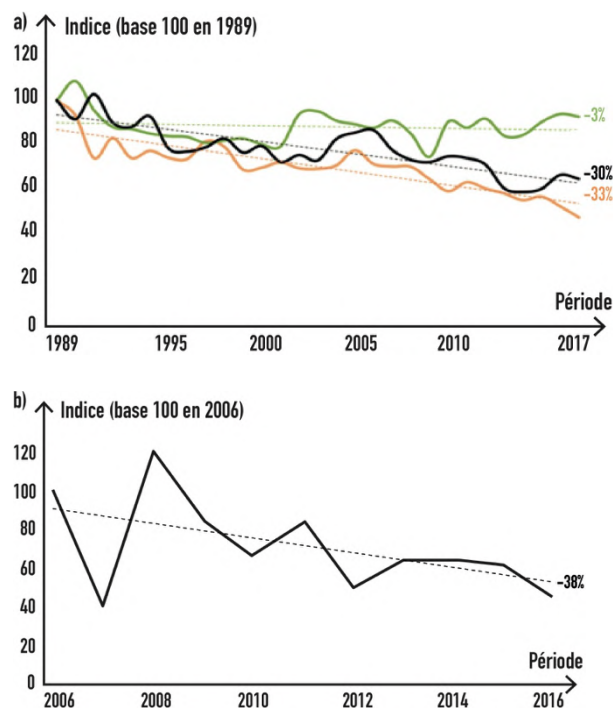


Fig. 11 a) Évolution entre 1989 et 2017 de l'abondance des populations d'oiseaux communs spécialistes en France métropolitaine. En vert : espèces des milieux forestiers, en noir : espèces des milieux bâtis, en orange : espèces des milieux agricoles. B) Évolution entre 2006 et 2016 de l'abondance des chiroptères en France métropolitaine. En pointillé : tendances observées sur les périodes. Modifiée de CGDD (2019b).

Cette perte de la biodiversité est préjudiciable, puisque tout laisse à penser que nous vivons une 6^{ème} crise de la biodiversité, au regard de sa rapide érosion depuis plusieurs décennies (Wake and Vredenburg, 2008; IPBES, 2019; Le Guyader, 2020). C'est un phénomène mondial, mais également national (Fig. 12). Le taux d'extinction, qui n'épargne aucun groupe taxonomique (Ceballos *et al.*, 2015), est en constante croissance depuis le début d'une nouvelle ère géologique nommé « Anthropocène », au regard notamment des effets colossaux des activités anthropiques sur le climat, la biosphère et les écosystèmes (Devictor, 2015; Crutzen, 2016). Ce taux est désormais 100 fois supérieur à la normale,

c'est-à-dire aux taux des cinq grandes extinctions de masse sur Terre (Rockström *et al.*, 2009; IPBES, 2019). Aujourd'hui, environ 26000 espèces disparaissent chaque année⁹.

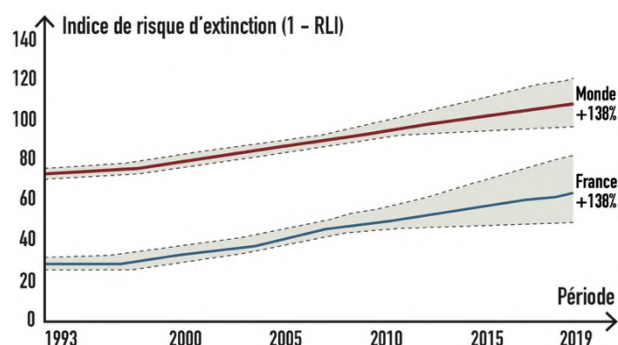


Fig. 12 Évolution de l'indice de risque d'extinction des espèces dans le monde et en France métropolitaine. Les valeurs du RLI sont calculées à partir des risques mondiaux d'extinction des espèces. Source : UICN Red List Index, extraction Plateforme de la Global SDG Indicators Database (mise à jour en février 2019). Modifiée de CGDD (2019b).

Ainsi, dans un contexte où les territoires vont continuer à être aménagés puisque la population mondiale est en constante augmentation (+72 millions d'habitants par an d'ici à 2050 par rapport à 2017 selon les dernières estimations de l'ONU ; UN, 2018), l'enjeu est fort et des politiques en faveur de la biodiversité sont nécessaires pour limiter voire éviter les impacts prévisibles de l'urbanisation sur les espèces et leurs habitats (Almenar *et al.*, 2019).

⁹ D'après <https://www.planetoscope.com/biodiversite>

Comment concilier aménagement du territoire et préservation de la biodiversité ?

L'émergence d'un outil en faveur de la biodiversité : la séquence Éviter-Réduire-Compenser

Face aux constats de plus en plus alarmistes depuis les années 1990 concernant l'érosion de la biodiversité, et à la suite de la Convention sur la diversité biologique de Rio (1992), de nombreux dispositifs internationaux, européens ou nationaux ont été mis en œuvre pour freiner l'érosion de la biodiversité. Le concept de biodiversité sort du champ de l'écologie scientifique exclusivement et devient un **enjeu public et politique** (Mauz and Granjou, 2010).

Depuis, un grand nombre de pays ont ainsi adopté une politique contraignante ou incitative en faveur de la protection de la biodiversité : en 2018, plus de 80 pays sont connus à travers le monde pour en avoir en place ou en cours d'élaboration (Maron *et al.*, 2018). Dans ces pays, les politiques environnementales fixent un objectif d'**absence de perte nette**¹⁰ de biodiversité, terme issu de l'expression anglophone « **No Net Loss (NNL)** » imaginée à la fin des années 80 par le *National Wetlands Policy* aux États-Unis pour la protection des zones humides (Ten Kate *et al.*, 2004; Hough and Robertson, 2009; Maron *et al.*, 2016). L'objectif de non-perte nette devrait être atteint en mettant en œuvre une démarche précisant les mesures susceptibles d'éviter, de réduire puis de compenser les atteintes portées par les projets à l'environnement (Maron *et al.*, 2018; De Witt *et al.*, 2019).

En France, la **séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC)**¹¹ est un outil réglementaire mis en œuvre dans les années 1970 sur le principe « pollueur-payeur » au moment de la mise en place des études d'impact (Garcia, 1991).

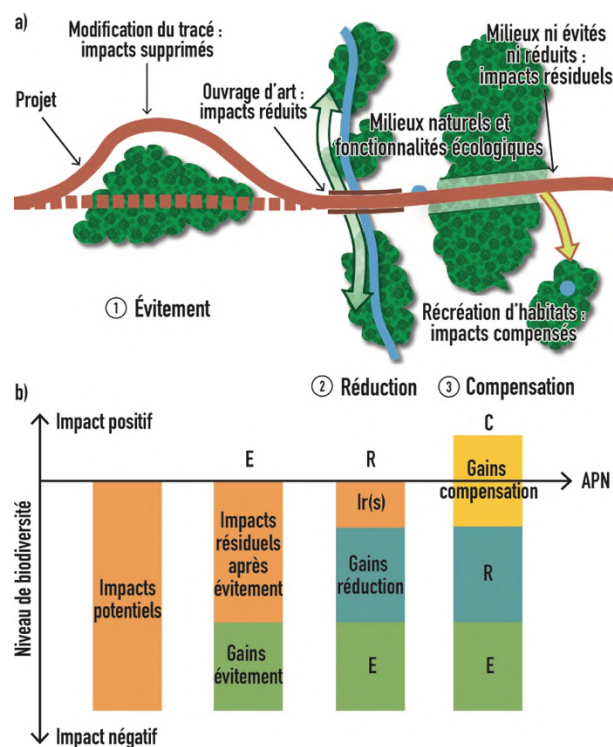


Fig. 13 a) Principe des mesures ERC d'un projet d'aménagement, avec l'exemple d'une infrastructure linéaire et b) schéma conceptuel pour l'atteinte de l'objectif d'absence de perte nette (APN) de biodiversité. Inspirée de Regnery (2013) et Bezombes and Regnery (2020).

L'application de la séquence ERC incite tout d'abord à **éviter au maximum les impacts potentiels** en sélectionnant le ou les scénarios d'aménagement du territoire qui impacteront le moins la biodiversité (phase d'évitement des impacts). À ce titre, des réflexions doivent être menées le plus tôt possible dans les phases de conception et les processus décisionnels : choix du type de projet, de sa localisation, des solutions techniques utilisées, etc. **Les impacts non-évités**

¹⁰ Également nommé « non-perte nette » de biodiversité dans le reste du document.

¹¹ « Mitigation hierarchy » en anglais.

doivent ensuite être réduits (en durée, étendue et intensité) au mieux pendant et après la phase de travaux : choix des périodes d'intervention, reconstitution des fonctions écologiques impactés, etc. (phase de réduction des impacts). Enfin, **les impacts résiduels doivent être compensés** par une contrepartie « en nature », et à proximité par des mesures favorables à la biodiversité concernée tels que le maintien, la gestion, la restauration ou la création de milieux naturels (phase de compensation ; Fig. 13a).

La séquence ERC est un outil à destination des acteurs de l'aménagement du territoire puisqu'elle tente de concilier le besoin d'aménagement des sociétés humaines avec la nécessaire préservation de l'environnement et de la biodiversité. Ainsi, l'ultime étape de compensation, qui concerne environ 500 projets chaque année en France, représente un « compromis », permettant de porter un projet d'aménagement et d'être autorisé à détruire ponctuellement une partie de la nature, à conditions que la compensation génère un gain écologique au moins égal à la perte n'ayant pu être évitée ou réduite (principe de substituabilité de la biodiversité), définissant l'**équivalence écologique** garante de l'objectif de l'absence de perte nette de biodiversité (Fig. 13b).

La réglementation européenne et française relative à la séquence ERC

En Europe, la séquence ERC est régie par le droit européen depuis la directive du Conseil 85/337/CEE du 27 juin 1985 concernant l'évaluation des incidences de certains projets publics et privés sur l'environnement. En France, la séquence ERC est inscrite en droit français depuis 40 ans, depuis la loi du 10 juillet 1976 relative à la protection de la nature (Loi n° 76-629). Les articles 3 et 4 de loi du 10 juillet 1976 interdisent pour la première fois la destruction d'espèces protégées. Les études d'impacts sont instaurées par l'article 2. Néanmoins, la démarche ERC est longtemps restée appliquée de façon partielle, car les différentes étapes de la démarche n'y étaient pas clairement définies. L'article 2 de cette loi précisait que la compensation ne pouvait être envisagée que dans la mesure

où elle était « possible », terme relativement flou pouvant être interprété de multiples façons.

En 2006, la loi du 5 janvier (Loi n°2006-11) met en conformité la réglementation française avec la directive Habitat qui autorise de déroger à la stricte interdiction d'impacter les espèces protégées par l'annexe IV de la directive. Cette loi permet ainsi, moyennant dérogation, de porter atteinte à ces espèces dites protégées dans le cadre de projets d'aménagements jugés d'intérêt public, en contrepartie de mesures compensatoires. Au même moment, la Loi sur l'eau (Loi n°2006-1772) renforce l'application de la séquence ERC, en particulier pour les zones humides.



Fig. 14 Principales évolutions réglementaires liées à la séquence Éviter-Réduire-Compenser. Modifiée de ThéMA : La Séquence « éviter, réduire, compenser », un dispositif solide, mars 2017.

La loi de programmation relative à la mise en oeuvre du Grenelle de l'Environnement du 12 juillet 2010 (Loi n° 2010-788, dite « loi Grenelle 2 ») et son décret d'application en 2011 réforment plus récemment le processus d'évaluation

environnementale pour une mise en œuvre systématique de la séquence ERC. Cette nouvelle réglementation a été motrice pour les avancées réglementaires nationales (Quétier *et al.*, 2014) puisque la démarche a été précisée au travers d'une doctrine nationale (MEED, 2012) et de lignes directrices (MEED, 2013). Ces dernières reprennent au travers de 31 fiches les différents enjeux de la compensation (voir Encadré 2, ci-contre) et la manière dont ces enjeux doivent être appréhendés pour rendre le plus opérationnel l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité (Boisseaux and Stéfanini-Meyrignac, 2017). Les lignes directrices complètent le cadre juridique (directives, lois, décrets) sans pour autant être contraignantes car elles établissent les principes, basés sur des bonnes pratiques, sans créer de nouvelles prescriptions.

Il faut attendre 2016 pour que la séquence ERC soit renforcée juridiquement par la loi pour la reconquête de la biodiversité, la nature et les paysages du 8 août 2016 (Loi n°2016-1087, dite loi Biodiversité)¹² (Fig. 14).

Cette loi, qui va bien au-delà de la protection de la biodiversité (Thomas and Gillingham, 2015), impose réglementairement aux porteurs de projets une obligation de résultat et des mesures qui doivent être effectives pendant toute la durée des atteintes. Désormais, si les atteintes liées au projet ne peuvent être ni évitées, ni réduites, ni compensées de façon satisfaisante, la loi précise que ce projet ne peut être autorisé en l'état.

Encadré 2

Latune *et al.* (2019) rappellent les principaux principes et enjeux de la séquence ERC en France :

- La **mise en place d'une démarche hiérarchique** d'évitement, de réduction et de compensation (McKenney and Kiesecker, 2010) ;
- La **considération des différentes typologies des impacts** (directs, indirects, induits et cumulés ; (Regnery, 2017) ;
- L'**atteinte d'une équivalence écologique à plusieurs niveaux** (écologique, géographique ou fonctionnelle, temporelle et sociétale) sur le principe du « like for like »¹³, soit de même nature que ce qui a été dégradé (McKenney and Kiesecker, 2010) ;
- L'**additionnalité écologique**, c'est-à-dire qu'une mesure compensatoire ne peut pas générer un gain écologique qui aurait été atteint en son absence (McKenney and Kiesecker, 2010) ;
- La **localisation des compensations**, *in* ou *ex situ* à conditions les mesures soient mise en œuvre à proximité fonctionnelle des impacts (McKenney and Kiesecker, 2010; Gardner, Von Hase, *et al.*, 2013) ;
- La **temporalité de la mise en œuvre des compensations** par rapport aux impacts, de manière à éviter les impacts intermédiaires (Brownlie *et al.*, 2013; Bull *et al.*, 2013) ;
- La **pérennité des compensations**¹⁴ (McKenney and Kiesecker, 2010; Bull *et al.*, 2013) ;
- L'**intégration de l'ensemble des acteurs** concernés (voir Encadré 1, page 8) dans le dimensionnement des mesures (Moreno-Mateos *et al.*, 2015; Maron *et al.*, 2016) ;
- L'**impartialité dans le choix et le dimensionnement des mesures** (Moreno-Mateos *et al.*, 2015; Maron *et al.*, 2016) ;
- Le **suivi et le contrôle des mesures** (McKenney and Kiesecker, 2010; Gonçalves *et al.*, 2015).

¹² « Art. L. 163-1.-I. Les mesures de compensation des atteintes à la biodiversité sont les mesures prévues au 2° du II de l'article L. 110-1 et rendues obligatoires par un texte législatif ou réglementaire pour compenser, dans le respect de leur équivalence écologique, les atteintes prévues ou prévisibles à la biodiversité occasionnées par la réalisation d'un projet de travaux ou par la réalisation d'activités ou l'exécution d'un plan, d'un schéma, d'un programme ou d'un autre document de planification »

¹³ Le principe du « like for like » s'oppose à celui du « out-of-like » pour lequel ce qui est restauré n'a pas besoin d'être identique à ce qui a été dégradé. Dans ce cas, les différents attributs de biodiversité peuvent être remplacés les uns par les autres.

¹⁴ Les mesures de compensations devraient être maintenues aussi longtemps que les impacts perdurent.

L'application de la séquence Éviter–Réduire–Compenser face à de multiples enjeux opérationnels

—Des méthodes d'évaluation de l'équivalence écologique hétérogènes

Si certains pays disposent d'un panel plus ou moins large de méthodes de calcul de l'équivalence écologique [Australie, France, France, etc.¹⁵], dans la plupart des pays, aucune méthode d'estimation n'est imposée en France. Ni la réglementation française ni celle de l'Union européenne n'a jusqu'à présent stipulé de méthode particulière pour évaluer les impacts des projets sur l'ensemble des composantes de la biodiversité¹⁶. Cela laisse une plus grande flexibilité aux aménageurs d'interpréter le droit, d'effectuer l'évaluation des impacts au cas par cas (Quétier *et al.*, 2014; Bigard *et al.*, 2017), et de développer ainsi des solutions *ad hoc*.

En France, l'objectif d'absence de perte nette a été rendu obligatoire dans les études d'impact de projets d'aménagement ainsi que dans de multiples procédures spécifiques au titre de diverses réglementations (voir Section qui suit). La multitude de procédures rend donc difficile la mutualisation des méthodes. Cela n'a pas permis à l'ensemble des acteurs travaillant en interaction avec ces problématiques d'identifier précisément le champ d'application de la séquence ERC. Il en résulte ainsi

une insuffisance de connaissances, d'outils et de méthodologies partagées par les porteurs de projets, les bureaux d'études, les administrations chargées de les accompagner ainsi que les instances de contrôles (voir [Encadré 1](#)) (Lucas, 2018). Par conséquent, l'équivalence écologique est évaluée selon un ensemble de critères qui sont objectivés principalement par les bureaux d'études, au cas par cas.

De nouvelles approches du calcul de l'équivalence écologique ont récemment été développées et expérimentées (voir par exemple celle de Bezombes *et al.* (2018), [Fig. 15](#)), en parallèle des travaux en France du Ministère de la Transition Écologique et Solidaire (MTES), publiés par le Cerema¹⁷ comme la dernière en date portant sur la définition des mesures ERC (Alligand *et al.*, 2018). Cela ne semble cependant pas suffisant. En effet, la gouvernance n'est pas encore clairement établie, ce qui implique un manque d'harmonisation au sein des services instructeurs (Jacob *et al.*, 2015). S. Pioch, dans le regard croisé de Gaucherand *et al.* (2020), mise sur une meilleure approche à la suite de la prochaine publication du Cerema, prévue courant 2020, d'une « méthodologie nationale de dimensionnement de la compensation ». Cette « méthode harmonisée nationale », faisant suite aux réflexions menées conjointement par les acteurs (dont le MTES et les bureaux d'études) a vite été considérée comme trop ambitieuse¹⁸. Elle a

¹⁵ En Allemagne, plus qu'une quarantaine de méthodes sont disponibles mais la plus utilisée est celle basée sur des valeurs de biotope établies pour chaque Land. Aux États-Unis, différentes méthodes ont été adoptées pour la compensation des zones humides comme l'Habitat Evaluation Procedure (HEP), la Wetland Evaluation Technique (WET) ou l'approche hydro-géomorphologique (HGM). Certains pays ont identifié des méthodes standardisées, c'est le cas des États australiens de Victoria et de Nouvelles-Galles du Sud, pour leurs programmes respectifs de compensation par l'offre BrushBroker et BioBanking.

¹⁶ La seule exception en France concerne le Grand hamster (*Cricetus cricetus*) qui fait l'objet d'une méthode d'évaluation unique en vertu d'un arrêté ministériel d'août 2012

faisant suite à une action en justice (Affaire C-383/09) de la Commission européenne contre la France, pour ne pas respecter ses obligations concernant cette espèce inscrite à l'annexe IV de la Directive Habitats.

¹⁷ Le Centre d'études et d'expertise sur les risques, l'environnement, la mobilité et l'aménagement (Cerema) est un établissement public de l'État français qui intervient dans de nombreux domaines dont l'environnement et l'écologie, et qui est tourné vers l'appui aux politiques publiques en recherchant, explorant et diffusant des guides méthodologiques.

¹⁸ Le groupe de travail a rapidement conclu qu'il était impossible de tendre vers une méthodologie globale et commune à l'ensemble de la biodiversité.

finaleme nt été nommée « approche standardisée », déclinant les minima attendus par les différents acteurs sur le dimensionnement de la compensation.

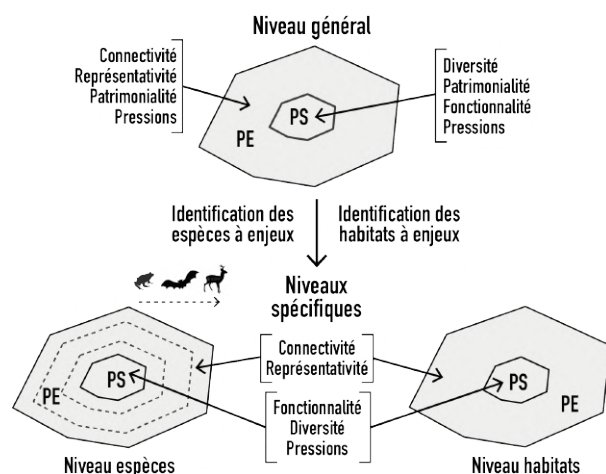


Fig. 15 Schéma simplifié de la façon dont la biodiversité est mesurée dans la méthode de calcul de l'équivalence écologique proposée par L. Bezombes, dans le cadre de sa thèse. Différents niveaux [généraux et spécifiques : espèce et habitat] et différentes échelles [PS : périmètre de site ; PE : périmètre élargi] sont proposés dans lesquels plusieurs types de critères sont proposés, permettant d'appliquer la méthode dans différents contextes et procédures. Modifiée de Bezombes et al. (2018).

—L'absence de dispositions réglementaires solides

En France, les schémas, plans et programmes donnent un cadre de cohérence aux différents projets d'aménagement face aux enjeux de la préservation de la biodiversité. Les échelles d'application sont variées et concernent aussi bien les territoires locaux que régionaux (Fig. 16). Les documents d'urbanisme émanent des acteurs publics et définissent les grandes orientations à prendre dans les

choix opérationnels. Dans ce contexte, deux outils réglementaires d'évaluation environnementale permettent une application de la séquence ERC aux différentes échelles.

Premièrement, l'étude d'impact (EI) est un outil mis en œuvre à l'échelle d'une opération dans le cadre des procédures telles que, en France, les Zones d'Aménagement Concerté (ZAC), les Installations Classées pour la Protection de l'Environnement (ICPE), les grandes infrastructures et/ou les projets d'une certaine ampleur surfacique¹⁹ (Mandelik *et al.*, 2005). Ensuite, l'évaluation environnementale « stratégique » (EES) est l'équivalent de l'étude d'impact, mais pour les documents de planification (articles R.122-5 et R.122-20 du Code de l'Environnement). Comparé à l'étude d'impact, l'EES a un niveau d'incertitude plus grand pour un niveau de détails plus faible avec une approche plus stratégique (Noble and Nwanekezie, 2017), permettant néanmoins d'évaluer des enjeux de biodiversité et d'intégrer de manière proactive une démarche ERC dans les processus décisionnels (Partidario, 2015). Toutefois, Bigard fait le constat dans sa thèse (2018) que « la démarche d'évaluation environnementale reste encore mal pratiquée ou mal acceptée par une majorité des porteurs de projets »²⁰. Cela rejoint le constat fait par G. Ullmann²¹, qui qualifie l'évaluation environnementale comme « une formalité sans réel intérêt » par de nombreux opérateurs et décideurs.

Ces deux outils s'accompagnent de multiples procédures administratives d'autorisation qui engendrent une réglementation compartimentée et non uniforme au titre des zones humides (Loi sur l'eau et les milieux aquatiques de 2006), des milieux forestiers (Code forestier, autorisation de défrichement), du réseau Natura 2000 (Directive Habitats de 1992), des espèces protégées (Arrêté

¹⁹ Ces projets sont listés de manière exhaustive en annexe de l'article R.122-2 du Code de l'Environnement.

²⁰ Enquêtes réalisées en 2016 auprès des missions régionales d'autorité environnementale (MRAe) créées à la suite du décret n°2016-519 du 26 avril 2016 portant réforme de l'autorité environnementale.

²¹ Docteur en droit, docteur-ingénieur, G. Ullmann a été membre de l'Autorité environnementale durant six ans. Voir son article publié le 21 avril 2020 : https://www.actu-environnement.com/ae/news/avis-expert-evaluation-environnementale-peau-chagrin-gabriel-ullmann-volet-7-35355.php4?fbclid=IwAR3uoXla5Tm2JspjJazjJwFJDOoJ-vELyCbhNTDm__1Qt_mQMEbbXBMJJBao

du 19 juillet 2007, dérogation à la destruction, etc.), de la biodiversité ordinaire et des connectivités écologiques (loi Grenelle 2), etc. Chaque dispositif précise des modalités d'application différentes (Lucas, 2015).

Aujourd'hui, la séquence ERC n'est encore appliquée qu'à certaines composantes de la biodiversité, notamment les zones humides et les espèces protégées, alors qu'elle devrait s'appliquer dans son ensemble (Bezombes *et al.*, 2018; Carreras Gamarra *et al.*, 2018). En outre, la réglementation se concentre sur les impacts causés par les aménagements type projets industriels, infrastructures et dans une moindre mesure, comme nous l'avons évoqué, par la planification de l'urbanisme. En France, la politique visant à l'absence de perte nette de biodiversité concerne essentiellement les grands projets d'artificialisation des sols et non les autres nombreux petits projets, comme dans le secteur de l'habitat²² qui se cumulent et qui ne sont pas ou peu soumis à étude d'impact. Autre facteur aggravant, la séquence ERC est rendue inefficace par la dépréciation de la significativité des impacts, que le flou réglementaire actuel autorise, autant sur les milieux terrestres que marins (Jacob, 2017; Bigard, 2018).

Dans ce contexte, les procédures débouchent aujourd'hui sur des compensations réduites au minimum, souvent en milieu naturel (forêts, bois, prairies). Weissgerber *et al.* (2019) ont montré récemment que seulement 20% des mesures compensatoires analysées²³ sont mises en œuvre sur des zones agricoles intensives (17%) ou espaces très dégradés, générant très probablement des gains écologiques. Dans les 80% restants, la compensation consiste à préserver des milieux déjà de bonne qualité. Une récente analyse de 125 décisions portant sur les dérogations bénéficiant aux projets d'aménagements et d'infrastructures

en France montre que les autorisations sont quasi systématiquement accordées, même dans le cas d'avis défavorable du Conseil national de protection de la nature (Masso *et al.*, 2019), laissant croire que le poids de la croissance et du développement économique est toujours supérieur à celui de la préservation de la biodiversité

Ainsi, dans le contexte d'un cadre juridique imprécis, de la complexité des politiques et des procédures, la faisabilité de l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité est inévitablement questionnée à toutes les échelles (Maron *et al.*, 2010b; Curran *et al.*, 2014; 2015; Moreno-Mateos *et al.*, 2015; Maron *et al.*, 2016).

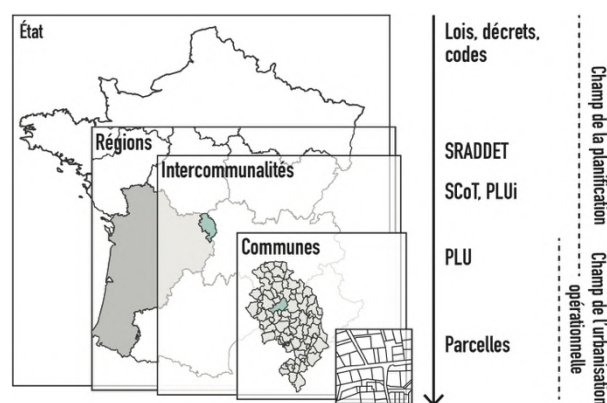


Fig. 16. Imbrication des échelles écogéographiques et des outils de planification et d'urbanisation opérationnelle en France. Les principaux documents de planification en France sont le Schéma Régional d'Aménagement, de Développement Durable et d'Égalité des Territoires (SRADDET) incluant désormais le Schéma Régional de Cohérence Écologique (SRCE), le Plan de Développement Urbain (PDU), le Schéma de Cohérence Territoriale (SCoT) et le Plan Local d'Urbanisme (PLU). S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

²² Le secteur de l'habitat correspond en France à 42% des espaces naturels, agricoles et forestiers consommés. <https://www.actu-environnement.com/ae/news/zero-artificialisation-sols-gestion-collectivites-promoteurs-immobiliers-35200.php4#xtor=ES-6>

²³ Dans le cadre de 24 projets d'infrastructures de transport en France.

—La hiérarchisation des différentes étapes de la séquence

Du fait de sa facilité dans le processus de conception des projets d'aménagement, la compensation écologique a pris historiquement une place très importante dans la séquence ERC. Les études se sont en particulier focalisées dessus et le nombre de publications sur le sujet a explosé depuis 2008 (Calvet, Ollivier, *et al.*, 2015; Gelcich *et al.*, 2017), avec un ordre de grandeur de 100 publications scientifiques depuis 2014 alors que les études sur l'évitement restent quasiment absentes, avec seulement 11 articles scientifiques entre 1996 et 2017 (Bigard, 2018). Cela s'explique par le fait que de nombreuses questions scientifiques se sont posées pour cette étape-là, car elle représente beaucoup de contraintes opérationnelles (acquisition de parcelles souvent nécessaire, dimensionnement des mesures, gestion sur le long terme, etc.). Mais il ne faut pas oublier un aspect très important : la conception d'un projet d'aménagement repose tout d'abord sur l'analyse préalable de différentes solutions alternatives dans l'ultime objectif de favoriser le plus possible l'évitement des impacts sur la biodiversité (MTES, 2017).

L'évitement constitue bien souvent la méthode qui offre la meilleure garantie de conservation des éléments du paysage nécessaires au bon fonctionnement des cycles biologiques des espèces. C'est un fait bien connu, et rappelé par la communauté scientifique et technique (DREAL, bureaux d'études, associations, etc.) à chaque rencontre (colloques, séminaires, groupes de travail nationaux et régionaux). Le rapport de la commission Dantec en France, et d'autres auteurs, ont pourtant constaté un recours trop fréquent à la seule compensation, avec une mise en œuvre insuffisante de l'évitement et dans une moindre

mesure de la réduction (Dantec and Longeot, 2017; Phalan *et al.*, 2018; Guillet *et al.*, 2019), alors que d'autres pays posent des limites sur ce qui peut être compensé²⁴. Pourtant, la loi « Biodiversité » de 2016 réitère l'obligation en France d'appliquer l'évitement en premier lieu, puis la réduction²⁵.

Mais le déséquilibre entre les différentes étapes persiste : les mesures d'évitement sont sous-employées ou valorisées dans une grande partie des études d'impact (Darses, 2017; Guillet *et al.*, 2019), et elles sont souvent confondues avec la phase de réduction (Bigard *et al.*, 2017). Le récent guide de définition des mesures ERC (Alligand *et al.*, 2018) vise à clarifier ces confusions en clarifiant les modalités de mise en œuvre des différentes étapes et répondant aux limites soulevées par les auteurs. La moindre application de l'évitement repose toutefois sur plusieurs autres facteurs : le manque de connaissance des enjeux territoriaux (Padilla *et al.*, 2020), la réalisation trop tardive des études (Ledenvic, 2017), la recherche d'actions lisibles (soit de réduction et de compensation) témoignant des efforts faits par les maîtres d'ouvrages (Levrel *et al.*, 2018), le manque de volonté et de culture politique pour la biodiversité, la réglementation insuffisante et peu exigeante²⁶, et les compétences mal coordonnées ou inaccessibles (Clare *et al.*, 2011; Maron *et al.*, 2016; Martin, 2016; Phalan *et al.*, 2018).

Des lacunes dans la hiérarchisation de l'ERC ont de nombreuses conséquences. D'une part, sur la biodiversité, car l'absence d'évitement induit une fragmentation des milieux de plus en plus forte, notamment avec les aménagements de transport qui sont généralement très longs et passent dans des zones naturelles comprenant une biodiversité importante. Aussi, le risque d'échec de la compensation existe. Les incertitudes sont multiples et il

²⁴ En Allemagne, tout projet est systématiquement refusé s'il détruit un habitat unique ou s'il présente des effets irréversibles. En Suisse, les biotopes de plus de 200 ans ne peuvent pour aucune raison être impactés.

²⁵ Le dispositif est consolidé par l'article L.110-1 du Code de l'Environnement.

²⁶ En France par exemple, l'intérêt général ou l'intérêt public majeur le cas échéant, d'un projet n'est pas décrété sur la seule considération des phases d'évitement et de réduction, déportant ainsi les efforts d'acceptabilité du projet vers la compensation.

n'est pas certain que toutes les actions écologiques aient la capacité de fournir des gains écologiques suffisamment élevés pour atteindre l'objectif attendu d'absence de perte nette de biodiversité.

De plus, les techniques ne permettent pas toujours de reconstituer certaines conditions écologiques (complexes notamment), qualifiant certains impacts de non compensables (Pilgrim *et al.*, 2013). La non-atteinte de l'objectif de non-perte de biodiversité peut également venir du fait que des sites de bonne qualité écologique (richesse faunistique, abondance, etc.) sont préférés pour garantir un état final de qualité, offrant ainsi des gains réduits, voire nuls, par rapport à des sites dégradés (Weissgerber *et al.*, 2019). D'autre part, ne pas éviter des milieux naturels peut contraindre le maître d'ouvrage à concevoir des mesures compensatoires d'une ampleur démesurée avec des conséquences non négligeables sur l'utilisation du foncier, sur le degré d'acceptabilité du projet et sur sa viabilité économique. Les méthodes pour anticiper les besoins en phase conception de l'évitement et de la réduction sont encore peu documentés et doivent donc être améliorés, en responsabilisant davantage les décideurs publics, en améliorant les processus d'évaluation et de prévention des impacts, et en renforçant les connaissances techniques (Phalan *et al.*, 2018), au risque que la séquence ERC face preuve d'inefficacité écologique.

—La gestion des incertitudes techniques et temporelles

De nombreuses incertitudes demeurent sur la faisabilité et la réussite des mesures compensatoires et des diverses actions de génie écologique d'ordre général. Actuellement, prédire les bénéfices à court ou moyen terme est encore très difficile (Martin *et al.*, 2015b). Un habitat est susceptible de devenir favorable à la biodiversité après un certain temps donné puisqu'elle évolue selon des temporalités très variables mais globalement lentes (Buschke, 2017). Par conséquent, il est courant de relever des décalages temporels entre les impacts des projets d'aménagements et les gains induits par les mesures écologiques (restauration de milieux, création de nouveaux habitats, etc.). On parle alors de pertes dites « intermédiaires ». Quelques

soient les techniques d'ingénieries utilisées (plantation d'arbres et arbustes, transfert de foins pour restaurer les communautés de plantes, éradication d'espèces invasives, restauration des fonctions hydrauliques dans le cadre des zones humides, etc.), les gains écologiques sont rarement visibles à court terme, augmentant ainsi les risques d'extinction locale des espèces, ou les dégradations de fonctions écologiques (Fig. 17).

Pour éviter les pertes intermédiaires de biodiversité, les mesures de compensation devraient en principe être mises en œuvre avant les impacts des projets d'aménagement, c'est-à-dire avant le début des travaux, mais dans la pratique, cela reste dans la plupart des cas anecdotique (sauf quelques cas, voir par exemple Encadré 3, page 30), accentuant l'érosion de la biodiversité. Les contraintes liées aux projets d'aménagement entraînent une mise en œuvre de la compensation au mieux au début des impacts, voire après (Fig. 18).

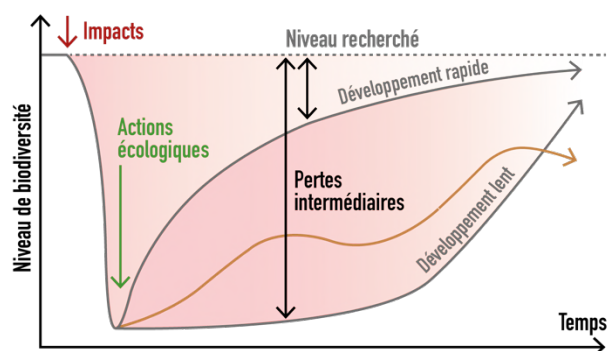


Fig. 17 Les pertes intermédiaires induits par le décalage temporel entre les impacts et les gains générés par des mesures écologiques dépendent du temps pour que les actions écologiques soient favorables à la biodiversité. Les bénéfices écologiques attendus sont également soumis à de forte incertitudes (en orange). Inspirée de Regnery (2017).

En cause, la conception des projets d'aménagement peut prendre plusieurs années et se préciser quelques mois avant sa réalisation en répondant aux exigences politiques, économiques et/ou réglementaires (déclaration d'intérêt général, avis de l'autorité environnementale, etc.). Par conséquent, les délais de mise en œuvre de la compensation peuvent être relativement importants en fonction des problématiques rencontrées : difficulté

d'accès au foncier (par acquisition ou expropriation ; Ollivier *et al.*, 2020) ou de mise en œuvre sur des parcelles agricoles (mauvaise perception de la compensation par les agriculteurs et/ou de l'incompatibilité des exigences écologiques avec les pratiques agricoles ; Vaissière *et al.*, 2018; Calvet *et al.*, 2019).

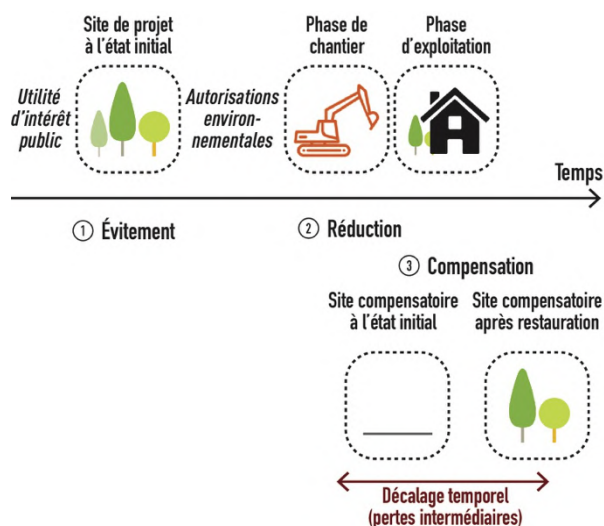


Fig. 18 La mise en œuvre de la compensation intervient généralement, dans le cas d'une mise en œuvre au cas par cas (project-by-project) après les impacts, ce qui a des conséquences non-négligeables sur l'atteinte de l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité. Modifiée de Bezombes and Regnery (2020).

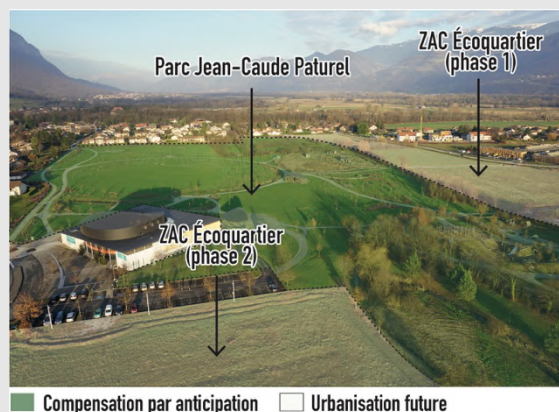
Le principe même de la compensation est donc soumis à de fortes incertitudes, avec des effets non maîtrisés et parfois inattendus (Fig. 17). Une manière de remédier à cela est de surdimensionner la compensation par le biais de coefficient multiplicateur, également appelé ratio de compensation (Quétier and Lavorel, 2011; Moilanen and Kotiaho, 2018). Dans ce cas, le temps de développement des écosystèmes est compensé par une plus grande surface restaurée. Mais cela présente des limites, puisque l'attractivité de certains milieux n'est pas accrue par des surfaces plus importantes (par exemple, pour des espèces aux exigences relativement importantes).

Les gains écologiques dépendent également de l'état des écosystèmes, du contexte paysager dans lequel s'insèrent les mesures écologiques et des espèces présentes sur le territoire. Cela justifie

l'importance de la proximité (ou de l'accessibilité) des mesures compensatoires avec le projet d'aménagement pour s'assurer que les espèces ciblées par les mesures puissent accéder aux nouveaux habitats de substitution. Certaines études (par exemple en 2012, Dalang and Hersperger (2012) montrent que l'amélioration des connectivités écologiques entre les taches d'habitats peuvent compenser à court terme la perte d'habitats et maintenir les populations dans un bon état de conservation. Ainsi, minimiser les pertes intermédiaires en maintenant la connectivité des habitats dans le paysage est un réel défi. La séquence ERC devrait donc être pensée à des échelles plus larges afin de pallier les limites soulevées précédemment.

Encadré 3

Le cas de l'aménagement du Parc Jean-Claude Paturel à Crolles (38) est un bon exemple de mise en œuvre anticiper de la compensation à l'urbanisation prévue. Il s'agit de l'aménagement en 2012 d'un parc public à vocation écologique (refuge LPO) d'une superficie de 10,4 ha (en vert) sur d'anciennes terres agricoles (culture de maïs), menacées d'urbanisation, accolées à l'emprise de la future ZAC Écoquartier (en blanc, au droit de prairies et haies) dont les travaux ont débuté en 2019 pour la phase 1.



©Ville de Crolles, 2015.

—La mise en œuvre de la séquence ERC, de l'échelle projet à la planification territoriale

La compensation écologique peut être abordée de multiples façons par les maîtres d'ouvrage (Martin *et al.*, 2015a; Gelcich *et al.*, 2017; Levrel *et al.*, 2017)

(Fig. 19, page 33). Premièrement, la compensation peut être réalisée directement par les aménageurs au travers de permis individuels. C'est ce qu'on appelle la **compensation par la demande ou au cas par cas**. C'est l'approche la plus utilisée en France depuis les années 1970 (Quétier *et al.*, 2014) et dans tous les pays mettant en œuvre des mesures compensatoires. Elle amène généralement à un morcèlement des mesures qui ne sont jamais mises en cohérence (sauf exception par la mutualisation des mesures, voir ci-après). Celles-ci sont généralement réalisées pendant ou après les impacts du projet (*ex-post*). Cette forme d'organisation de la compensation s'exprime par un ensemble de petits projets isolés, ne garantissant pas toujours son efficacité écologique. Souvent confrontée à des difficultés et certains conflits dans l'acquisition ou le conventionnement du foncier (Ollivier *et al.*, 2020; Vaissière *et al.*, 2020), elle n'assure pas toujours l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité du fait du décalage entre les impacts et les gains des mesures.

Deuxièmement, la compensation peut être réalisée via des **banques de compensation**. Cette solution par l'offre est une approche anticipée et mutualisée à l'initiative d'opérateurs de compensation (Hassan *et al.*, 2015). Elle repose sur la conduite et le suivi à long terme d'opérations de génie écologique, de réhabilitation ou de création de biodiversité par des acteurs spécialisés. Ces actions, *ex ante*, génèrent des « crédits » de compensation²⁷. En France, depuis la loi Biodiversité de 2016²⁸, les aménageurs peuvent acquérir des unités de compensation au sein de sites naturels de compensation (SNC), anciennement appelés « réserves d'actifs naturels (RAN) ». Anticipée, cette forme de compensation présente

néanmoins l'avantage d'éviter les pertes temporaires de biodiversité, et également de restaurer de grands ensembles fonctionnels avec de plus grandes chances d'efficacité écologique, au risque cependant que les mesures soient réalisées loin des impacts.

Plusieurs opérations expérimentales ont vu le jour en France depuis 2008 : l'opération Cossure sur la plaine de la Crau par la CDC Biodiversité (2008) (Dutoit *et al.*, 2015), l'opération Combe-Madame en région Rhône-Alpes par l'association Initiative Biodiversité Combe Madame impliquant EDF en 2015, l'opération yvelinoise en Val de Seine par le Conseil Départemental des Yvelines en 2015 (autonomisée sous forme d'un Groupement d'Intérêt Public début 2018), et enfin l'opération Dervenn, sous bassin de l'Aff en Bretagne par le bureau d'étude Dervenn en 2015. Ces opérations sont encore peu développées malgré le décret n°2017-265 du 27 février 2017 relatif à l'agrément des SNC (Latune *et al.*, 2019).

Troisièmement, une autre forme d'organisation de la compensation écologique émerge en parallèle à travers l'intégration de la séquence ERC dans les politiques d'aménagement et de protection de la biodiversité. On parle de **compensation « pré-identifiée » ou « territorialisée »**, dans laquelle les mesures ERC (tout ou en partie ; Ollivier *et al.*, 2020) sont planifiées et mutualisées (regroupement possible des compensations de plusieurs projets d'aménagement). Elles sont mises en œuvre pendant ou après les impacts, tout comme la compensation au cas par cas, mais avec une organisation spatiale pertinente. Tout comme la compensation par l'offre, l'intérêt de cette forme de la compensation est multiple comme nous le montre l'exemple allemand depuis la fin des

²⁷ Les « unités de compensations (UC) » obéissent à une équivalence stricte (espèce par espèce ou habitat par habitat) et sont spécifiques. Le prix des UC est déterminé généralement par les coûts de mise en œuvre des mesures compensatoires.

²⁸ « Art. L. 163-3. Des opérations de restauration ou de développement d'éléments de biodiversité, dénommées

« sites naturels de compensation », peuvent être mises en place par des personnes publiques ou privées, afin de mettre en œuvre les mesures de compensation définies au I de l'article L. 163-1, de manière à la fois anticipée et mutualisée. Les sites naturels de compensation font l'objet d'un agrément préalable par l'État, selon des modalités définies par décret. »

années 1990 (Wende, Tucker, *et al.*, 2018; Bas *et al.*, 2020). Les avantages sont tout d'abord économiques. Scemama and Levrel (2013) montrent qu'au cas par cas, les compensations peuvent coûter très cher puisque la dispersion des sites compensatoires au sein des territoires engendre des études, des suivis et des contrôles plus nombreux et plus complexes. Ensuite, les bénéficiaires sont d'ordre écologique, puisqu'anticiper le plus tôt possible le choix des terrains pour la compensation permet de limiter les contraintes bien connues dues aux difficultés administratives et économiques²⁹, et puisque l'articulation des mesures entre elles accroît les bénéficiaires, en termes de fonctionnalité écologique, pour les espèces pouvant bénéficier de l'ensemble des compensations interconnectées, et limite ainsi les risques d'échec des mesures isolées.

Les initiatives d'approches territorialisées sont encore timides en France, mais quelques exemples, en cours d'élaboration ou de mise en œuvre, sont notables. En France, Ollivier *et al.* (2020) en ont identifiés 14 lors d'une enquête en 2018 auprès des chercheurs, services de l'État et aménageurs. Ces initiatives sont menées sur des territoires allant de plusieurs centaines d'hectares à la taille d'une région. Les auteurs montrent que certaines d'entre elles prennent en compte les mutations à venir, en simulant par exemple l'urbanisation sur des territoires administratifs³⁰ alors que d'autres

appréhendent les enjeux par rapport à une biodiversité ciblée, à l'image du territoire de l'Œdicnème criard dans l'Est lyonnais ou de l'agglomération de Chambéry qui a signé en octobre 2012 un plan d'actions pour la restauration de zones humides (PAFZH)³¹ à l'échelle d'un bassin versant (Chambéry-Métropole, 2012). Citons également les réflexions menées par l'unité mixte de service PatriNat (AFB-MNHN-CNRS)³² à l'échelle d'un bassin argilier en Charente-Maritime pour identifier les besoins de compensation dans le cadre d'une dizaine de carrières de la société Imerys (Padilla *et al.*, 2020).

Passer d'une application « projet par projet » à une organisation anticipée, mutualisée, planifiée et suivie des territoires et de la séquence ERC semble un réel enjeu pour assurer l'absence de perte nette de biodiversité (Bigard, 2018; Bezombes and Regnery, 2020). Les **stratégies territoriales** du triptyque ERC doivent être supports de l'articulation de l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité à l'échelle d'un territoire avec les mêmes objectifs à l'échelle des projets d'aménagement (Maron *et al.*, 2018), et ont un intérêt si elles sont pensées dès le stade des plans et programmes et intégrées dans les outils de planification et d'urbanisme (Martin and Brumbaugh, 2013; Bigard, 2018). Par exemple, l'objectif de zéro artificialisation nette (ZAN)³³ vise une stabilisation du niveau d'artificialisation des sols à l'échelle des territoires et implique de

²⁹ En particulier, les maître d'ouvrage disposent généralement de très peu de temps une fois l'Autorisation Environnementale (AE) obtenue pour mettre en œuvre les mesures compensatoires avant le début des impacts des travaux du projet.

³⁰ C'est le cas par exemple de la Communauté de communes du Val d'Amour (CCVA), situé dans le département du Jura (39), qui va mettre en place des mesures de compensation en zones humides d'une surface équivalente à l'ensemble des impacts des différentes zones à urbaniser prévues dans le PLUi (Plan local d'urbanisme intercommunal) PLU, et de la nouvelle région Occitanie qui mène une étude sur les enjeux régionaux liés à la séquence ERC que les communes et les intercommunalités pourront décliner localement.

³¹ Le territoire de Chambéry métropole compte 115 zones humides (560 ha) réparties sur 16 communes. 19 d'entre elles ont été jugées zones humides d'intérêt remarquable (405 ha) et 30 comme prioritaires (250 ha). La collectivité a établi des notices de gestion pour la restauration des zones humides prioritaires avec des ratios de compensation relativement importants.

³² L'UMS PatriNat apporte à ses partenaires publics ou privés, qui souhaitent s'engager en faveur de la nature, son expertise scientifique, en rapprochant les besoins opérationnels et les questions posées par la recherche autour des sujets d'écologie appliquée.

³³ Le concept de « zéro artificialisation nette » a été introduit, en France, en 2018 par le plan national biodiversité.

trouver le moyen de restaurer un équivalent naturel pour toute nouvelle emprise artificialisée. L'objectif ZAN nécessite de prendre en compte l'ensemble des projets d'aménagements, et pas seulement ceux soumis à évaluation environnementale³⁴, et offre une meilleure cohérence entre les dispositifs de compensation à l'échelle des territoires.

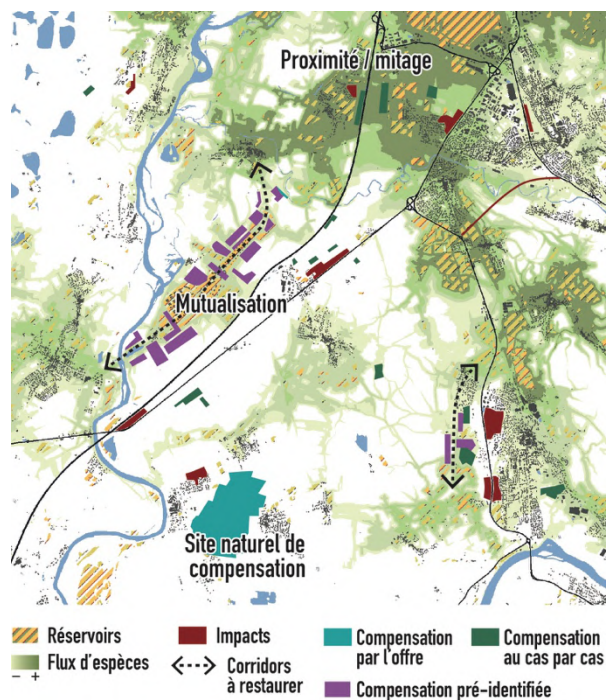


Fig. 19 Exemple fictif des différents contextes de mise en œuvre de la compensation écologique : au cas par cas, par l'offre et « pré-identifiée ». S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Aujourd'hui, la séquence ERC reste appliquée encore peu au niveau des territoires (Ollivier *et al.*, 2020). Cela peut s'expliquer par le manque de

disponibilité des connaissances écologiques, de moyens techniques et humains pour y parvenir, mais surtout du faible intérêt porté à cet enjeu par les politiques dans le cadre de la démarche de planification³⁵. Des changements profonds dans nos modèles de développement sont donc nécessaires. Pour accompagner ces changements, Padilla *et al.* (2020) plaident pour une séquence « CERCA (Éviter, Réduire, puis Compenser et Accompagner) » dans laquelle les composantes spatiales et temporelles de la biodiversité sont inscrites dans un processus plus large qui repose en premier lieu sur la connaissance des territoires et l'identification des enjeux territoriaux. La mise en œuvre stratégique de l'ERC doit être réfléchie dans une vision d'éco-complexe et de trajectoire écologique fonctionnelle (Gaucherand *et al.*, 2020). Il semble également important de comprendre les mutations territoriales, humaines et écologiques à venir (Vaissière *et al.*, 2016), et d'appréhender la gestion globale de la biodiversité, en considérant des enjeux plus vastes touchant aux stratégies de développement agricole, urbain ou économique.

Il n'existe pas d'échelles pertinentes pour une application territorialisée de la séquence ERC. Selon Moine (2007), un territoire peut être défini comme « un système complexe dont la dynamique résulte de boucles de rétroaction qui lient un ensemble d'acteurs et l'espace géographique qu'ils utilisent, aménagent et gèrent ». Un territoire est donc une entité, qu'elle soit politique, sociale, institutionnelle ou naturelle (Paquot, 2011), dans laquelle les acteurs s'organisent et se connaissent. Selon cette définition, un pays comme une commune peuvent être qualifiés de territoires. Il peut aussi s'agir d'une métropole, d'un domaine skiable, d'une région administrative, d'un parc naturel régional,

³⁴ En France, les grandes infrastructures de transports soumises aux études d'impact concernent quasiment 28% des terres artificialisées, alors que le secteur de l'habitat et du bâti agricole, qui ne sont que très rarement soumis à évaluation environnementale, représentent 50% de la consommation des espaces naturels, agricoles et forestiers.

<https://www.actu-environnement.com/ae/news/zero-artificialisation-sols-gestion-collectivites-promoteurs-immobiliers-35200.php4#xtor=ES-6>

³⁵ Force est de constater que les objectifs de production de logements et de développement économique sont généralement plus importants que la préservation de la biodiversité aux yeux des politiques publiques locales.

d'un département, ou d'une zone gérée par une association.

Les notions de territoire et d'échelle doivent être perpétuellement questionnées en fonction des enjeux. Si au niveau écologique, l'échelle dépend de l'espèce, de l'habitat naturel ou de la fonction écologique visée, la définition d'un territoire est en pratique plus complexe (types d'acteurs impliqués, données disponibles, etc.). Par exemple, dans le projet interdépartemental d'offre de compensation expérimenté par le Groupement d'Intérêt Public (GIP) Biodif, l'entité biogéographique initiale (la vallée et les coteaux de la Seine yvelinoise) a évolué vers un territoire administratif (Padilla, 2018). Quel qu'il soit, une approche fonctionnelle de la biodiversité impliquera des réflexions multi-échelles emboîtées entre-elles. La compensation par l'offre se construit par exemple au sein d'un large territoire, mais se traduit par des actions plus localisées (communautés d'agglomération, zones naturelles, etc.) (Padilla *et al.*, 2020).

—La prise en compte des échelles paysagères et des fonctionnalités écologiques

En France, l'article 69 de la loi pour « la reconquête de la biodiversité, la nature et les paysages » du 8 août 2016 oblige les aménageurs à évaluer l'impact de leur projet au niveau du paysage, mais cette notion n'est généralement abordée qu'à l'étape de la compensation³⁶. Bigard *et al.* (2017) fait le constat que les **impacts des projets d'aménagements sur les fonctionnalités du paysage sont très souvent sous-estimés** dans les études environnementales. Dans les meilleurs cas, quand la connectivité est abordée, cela concerne seulement de grandes infrastructures de transports (Clauzel, Xiqing, *et al.*,

2015; Loro *et al.*, 2015) et n'est pas évaluée assez tôt dans le processus pour être pleinement intégrée aux phases d'évitement et de réduction (Kujala *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2017).

Par sa logique d'échelle très localisée, centrée sur le projet, les impacts sur certaines composantes ou fonctions de la biodiversité peuvent être peu ou pas perceptibles, faute d'intégrer une échelle paysagère plus large. La suppression d'un habitat ou d'un corridor peut avoir des effets irréversibles et provoquer la perturbation ou la diminution des flux d'espèces (Kiesecker *et al.*, 2010). **La prise en compte des réseaux écologiques dans l'aménagement du territoire devrait être plus importante, car ils sont supports de flux génétiques et d'interactions entre populations** (Opdam, 1990). Ainsi, ne pas raisonner en termes d'analyse des connectivités écologiques dès l'initiation de la séquence ERC peut engendrer des effets négatifs sur certaines fonctions écologiques sans que nous puissions les percevoir. Et tant bien même qu'une approche multiscalaire soit abordée pour la compensation comme la loi Biodiversité l'évoque, le recours systématique à cette ultime étape peut avoir des conséquences non négligeables, tant sur le plan financier pour le maître d'ouvrage que le foncier d'ordre général (Berté, 2020).

Malgré l'évolution récente de la réglementation en France³⁷, **la législation actuelle ne précise pas clairement comment procéder pour établir un lien d'équivalence écologique qui ne repose pas uniquement sur une analyse surfacique** (Bergès *et al.*, 2020). Peu d'efforts sont actuellement déployés pour garantir que les emplacements choisis comme sites de compensation offrent le plus de

³⁶ « Art. L. 163-1. Les mesures de compensation sont mises en œuvre en priorité sur le site endommagé ou, en tout état de cause, à proximité de celui-ci afin de garantir ses fonctionnalités de manière pérenne »

³⁷ *Ibid.* De plus, certains objectifs de la Stratégie nationale pour la biodiversité (SNB) 2011-2020 sont directement liés à la maîtrise de la fragmentation du paysage et de la perte de connectivité écologique (par exemple, objectif n°6 «

préservé et restaurer les écosystèmes et leur fonctionnement », objectif n°11 « maîtriser les pressions sur la biodiversité » et objectif n°14 « garantir la cohérence entre politiques publiques, aux différentes échelles »). Enfin, la diminution de la fragmentation est un objectif assigné par l'article L.371-1 du Code de l'Environnement à la trame verte et bleue (depuis la loi n°2010-788).

gains écologiques en étant par exemple intégrés à la trame écologique et s'assurant ainsi que les mesures écologiques soient accessibles à la biodiversité (Saenz *et al.*, 2013). Les projets d'aménagement sont peu abordés au travers d'une approche spatiale plus large, territorialisée, par les porteurs de projets (Bezombes and Regnery, 2020), qui peut s'expliquer par un manque de ressource et d'accessibilité des données, qui ne sont pas toujours disponibles ou facilement mobilisables (voir la discussion de Bigard, 2018).

Par conséquent, le principal enjeu est de passer de la vision actuelle où les impacts environnementaux des projets d'aménagement sont évalués à l'échelle locale (au niveau du projet seulement) à une vision où les impacts et les solutions sont traités à une plus grande échelle spatiale et incluent les questions de connectivité du paysage (Kiesecker *et al.*, 2010; Kujala *et al.*, 2015). Il est important de pouvoir évaluer le rôle du site impacté pour la biodiversité dans le contexte paysager de manière à orienter au mieux la séquence ERC (type de mesures, localisation). Une meilleure compréhension des réseaux écologiques est donc un réel défi, tant pour éviter les impacts irréversibles que pour atteindre l'objectif d'absence de perte nette attendu lors de l'application de la séquence ERC (Bezombes and Regnery, 2020). Les gains écologiques dépendent en effet du contexte paysager et de la capacité des espèces à coloniser des habitats restaurés ou créés.



Objectifs et organisation de cette thèse

Nous avons constaté au fil de cette introduction que l'aménagement du territoire engendre des impacts non négligeables sur la biodiversité, en constante régression ces dernières décennies. Ce phénomène est amené à perdurer face à la constante progression de la population mondiale et la nécessaire développement de nos territoires.

De nombreuses politiques publiques impulsent désormais un cadre de protection de la biodiversité, mais restent encore lacunaires pour s'assurer d'une absence de perte nette de biodiversité à toutes les échelles. En effet, si la prise en compte de certaines composantes de la biodiversité (zones humides, espèces protégées, etc.) s'est considérablement accrue ces dernières années, les continuités écologiques reste encore difficilement appréhendée et faiblement intégrée dans l'aménagement des territoires, malgré les objectifs portés par la Trame Verte et Bleue. En effet, l'application de la séquence Éviter-Réduire-Compenser se soucie très peu de la configuration spatiale des écosystèmes dans le paysage, pourtant nécessaire à l'accomplissement du cycle de vie des espèces. Le fonctionnement des continuités écologiques s'apprécie au regard de la diversité et la structure des milieux et de leur niveau de fragmentation, mais aussi des interactions entre milieux, entre espèces et entre espèces et milieux. Une marge de manœuvre existe donc, tant à l'échelle des projets d'aménagements « opérationnels » qu'au niveau de la planification stratégique (Fig. 20).

La prise en compte du fonctionnement des continuités écologiques dans la séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC) pose encore beaucoup de questions d'ordre écologique et opérationnelle. Je traite au cours de cette thèse les interrogations suivantes :

- **Quels outils pour modéliser le fonctionnement des continuités écologiques ?** (page 38). Il s'agit dans un premier chapitre de présenter les différentes approches de modélisation existantes pouvant être utilisées au cours de ces recherches.
- **Comment évaluer les impacts potentiels d'un projet d'aménagement sur les fonctionnalités**

écologiques ? (page 49). Il s'agit dans un second chapitre d'intégrer la composante fonctionnelle de la biodiversité dans l'évaluation des impacts potentiels d'un projet « opérationnel ». Je fais ici l'hypothèse que la combinaison d'approches de modélisation permet d'accroître la mise en œuvre de l'évitement, étape bien souvent mise de côté dans la conception des projets. Le cadre méthodologique présenté est appliqué au cas précis du Grand Stade de Lyon (Rhône, France).

- **Comment améliorer l'application de la séquence ERC en tenant compte des dimensions spatiales et temporelles de la biodiversité ?** (page 72). Il s'agit dans une troisième partie de d'intégrer les dimensions spatiales mais aussi temporelles de la biodiversité lors des ultimes phases de la séquence ERC. Nous défendons le postulat que l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité ne peut être atteint sans garantir que les emplacements choisis des mesures offrent le plus de gains écologiques et sans tenir compte du temps de développement des aménagements écologiques. Le cadre méthodologique présenté complète celui du Grand Stade de Lyon (Rhône, France), initié dans le chapitre précédent.

- **Mutualiser et planifier la compensation écologique, quels intérêts ?** (page 95). Il s'agit dans un quatrième chapitre de montrer l'intérêt de regrouper les sites compensatoires et favoriser leur synergie pour accroître les gains écologiques sur le fonctionnement des écosystèmes. La territorialisation de la compensation est encore à ses débuts et les connaissances sur les bénéfiques sont encore lacunaires. Nous répondons à cet enjeu dans le cadre d'un cas appliqué au niveau de l'Ouest lyonnais (Rhône, France).

- **Comment intégrer la séquence ERC dans le cadre de réflexions stratégiques d'aménagement des territoires ?** (page 112). Il s'agit dans une cinquième et dernière partie d'améliorer l'application et l'anticipation de la séquence ERC à l'échelle des territoires lors de leur planification stratégique. Le champ de l'urbanisme et notamment des documents d'urbanisme n'intègre que partiellement les

enjeux de préservation de la biodiversité. L'absence de cadre méthodologique peut expliquer les défaillances dans la mise en œuvre de l'évitement des zones à fort enjeux et de la compensation ensuite. Nous répondons à ce défi dans la cadre de l'étude des dynamiques urbaines à l'horizon 2040 à l'échelle de la Métropole de Toulouse (région Occitanie, France).

Cette thèse a fait l'objet d'articles publiés ([Liste des publications](#), page 12) dans des revues internationales qui composent en partie les différents chapitres de ce mémoire de thèse.

Je propose ensuite une discussion générale ([Discussion et perspectives](#), page 142) qui a pour vocation de prendre du recul sur ce travail et de discuter plus largement des solutions apportées et de ses perspectives.

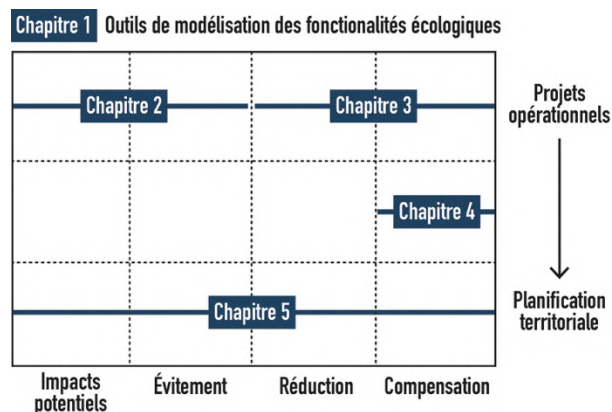
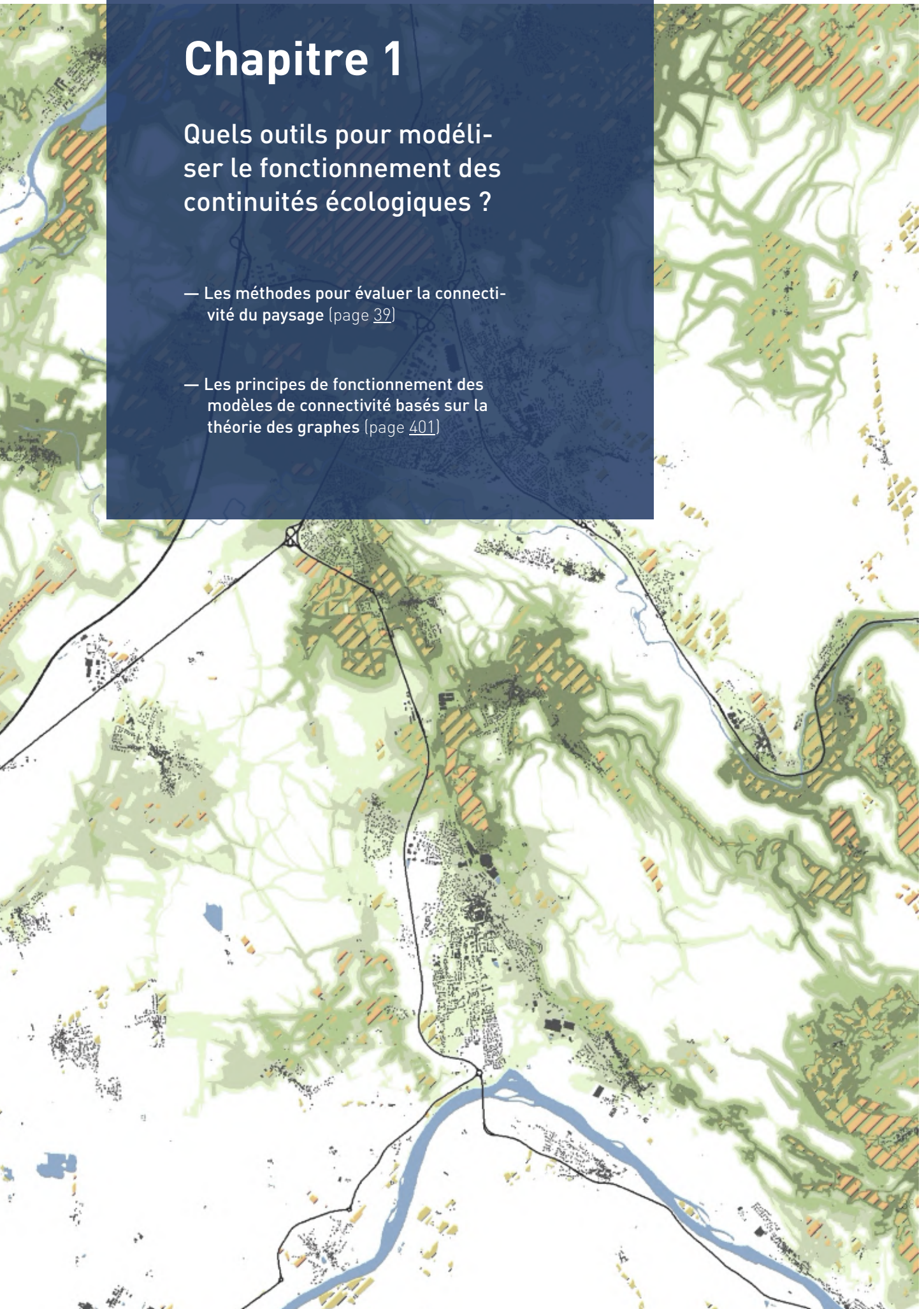


Fig. 20 Lien entre les chapitres de cette thèse et les étapes de la séquence Éviter-Réduire-Compenser ainsi que les échelles spatiales d'application. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Chapitre 1

Quels outils pour modéliser le fonctionnement des continuités écologiques ?

- Les méthodes pour évaluer la connectivité du paysage (page [39](#))
- Les principes de fonctionnement des modèles de connectivité basés sur la théorie des graphes (page [401](#))



Les méthodes pour évaluer la connectivité du paysage

Généralités

La fonctionnalité des continuités écologiques peut être prédite à partir de différents modèles de connectivité. Les méthodes d'évaluation de la connectivité se sont considérablement améliorées ces deux dernières décennies, tant dans l'étendue que dans la résolution. Un certain nombre d'outils a été développé et peut être utilisé aujourd'hui de manière assez efficace (Kool *et al.*, 2013; Moulherat *et al.*, 2019). Les approches de modélisation permettent d'aller au-delà d'une cartographie « statique » en offrant la possibilité de les interroger selon les questions de recherche posées, de développer des connaissances systématiques qui ne peuvent pas toujours être abordées sur le terrain (Moulherat *et al.*, 2019), et également de développer des approches prospectives utiles dans le cas de changements globaux.

Nous distinguons dans les paragraphes qui suivent deux types d'approches. La méthode des coûts-déplacement et la théorie des circuits sont des approches utiles pour mesurer les distances et voir les chemins potentiels. La théorie des graphes intègre quant à elle une vision discrète de l'habitat et une dimension démographique, tout en utilisant les méthodes précédentes.

L'identification des cheminements potentiels

—Le coût-déplacement

Le **modèle de coût-déplacement** est basé sur les chemins de moindre coût (Adriaensen *et al.*, 2003). Ces chemins relient de manière linéaire une tache d'habitat source à une destination par le chemin dont le coût, associé pour un individu à l'énergie dépensée pour se déplacer dans un milieu donné,

cumulé est le plus faible possible. Les chemins de moindre coût identifient les zones qui minimisent les coûts de mouvements et donc qui favorisent les probabilités de survie (Theobald, 2006). La connectivité est estimée en partant du postulat que les individus connaissent l'environnement paysager et qu'ils se déplacent de manière optimale jusqu'à l'épuisement de leur capacité de dispersion donnée sous forme de jauge énergétique proportionnelle à la distance maximale de dispersion ou jusqu'à atteindre un autre patch d'habitat potentiel (Bullock *et al.*, 2012). Les corridors de moindre coût (équivalent à l'ensemble des chemins de moindres coûts possibles jusqu'à une valeur seuil) mettent ainsi en évidence quant à eux les zones potentiellement atteignables par des individus se déplaçant de manière aléatoire dans le paysage. Les chemins et corridors de moindres coûts peuvent être estimés à partir de nombreux outils de SIG, comme *ArcGis* (ESRI, 2011), *Graphab* (Foltête, Clauzel and Vuidel, 2012), *Conefor* (Saura and Torne, 2009), *BioDispersal* (Chailloux and Amsallem, 2018) ou le package R *gdistance* (Etten, 2017). C'est la méthode la plus commune dans les études opérationnelles pour les études Trame Verte et Bleue préalables aux documents de planification (Vanpeene *et al.*, 2017)³⁸ et parfois aux études d'impact.

—La théorie des circuits

La **théorie des circuits** (McRae, 2006; McRae *et al.*, 2008) s'appuie sur les règles appliquées aux circuits électriques en faisant un lien entre les flux d'individus et les flux d'électrons dans un circuit. Les circuits sont des réseaux de nœuds (correspondant aux taches d'habitat) connectés entre eux par des résistances. Les prédictions font l'hypothèse que les individus n'ont aucune connaissance du paysage, et que la taille de population est invariante au cours du temps et proportionnelle à la

³⁸ En France par exemple, la méthode des corridors de moindre coût a été utilisée pour l'élaboration de 10 SRCE ces dernières années.

surface du patch d'habitat. Les individus se dispersent proportionnellement à la taille de la population et n'ont pas de distance maximale de dispersion, ils peuvent potentiellement se déplacer indéfiniment si la matrice paysagère le permet. La pertinence de ce type de modèle a été montrée dans les études de génétique du paysage, en relation avec les flux de gènes sur plusieurs générations [Spear *et al.*, 2010; Garrido-Garduño *et al.*, 2016]. *Linkage Mapper* [McRae and Kavanagh, 2011] ou *CircuitScape* [McRae, 2006] sont deux outils basés sur la théorie des circuits.

Le modèle individus-centrés

Les **modèles individus-centrés** sont basés sur des individus indépendants, soumis à différentes règles de décision [Tracey, 2006; Allen *et al.*, 2016]. Parmi ces modèles, le *Simulateur de Mouvement Stochastique (SMS)* a été développé pour l'étude de la connectivité [Palmer *et al.*, 2011; Aben *et al.*, 2014]. Ce modèle simule les chemins comme une série de décisions de mouvements séquentiels en fonction des informations paysagères disponibles par l'individu. Ces modèles sont très réalistes, mais sont très exigeants en information sur les espèces et leur écologie. Les probabilités de dispersion peuvent être influencées par le risque de mortalité, la persistance de direction (tendance à se déplacer en ligne droite), le comportement face au type d'habitats ou le degré de déplacement effectif [Moorhouse *et al.*, 2014; Coulon *et al.*, 2015]. *RangeShifter* [Bocedi *et al.*, 2014] et *MetaConnect*³⁹ [Moulherat *et al.*, 2020] intègrent le modèle de SMS.

Il est difficile de décrire aussi rapidement les modèles individus-centrés, leur mérite dépend de la façon dont ils sont implémentés. Pour ces raisons, j'ai décidé de m'intéresser plus spécifiquement à la théorie des graphes.

La théorie des graphes

Les **modèles basés sur la théorie des graphes** [Minor and Urban, 2008; Urban *et al.*, 2009] utilisent l'approche coût-déplacement et la théorie mathématique des graphes dans l'analyse du fonctionnement des réseaux écologiques [Urban and Keitt, 2001]. De manière générale, un graphe permet de représenter la structure et les connexions d'un système en exprimant les relations entre les différents éléments des réseaux. Associés aux réseaux écologiques, les graphes paysagers sont des représentations simplifiées des réseaux dans lesquelles les taches d'habitat apparaissent comme des nœuds et les mouvements potentiels d'individus (ou les flux entre les taches) apparaissent comme des liens reliant des paires de nœuds [Fig. 21]. Les graphes paysagers intègrent à la fois des données sur la dispersion des espèces et des indices d'habitat explicites [Saura and Rubio, 2010; Rayfield *et al.*, 2011]. *Graphab* et *Conefor* sont deux exemples d'outils basés sur la théorie des graphes.

Depuis que les principes de la théorie des graphes ont été appliqués à un contexte écologique [Urban and Keitt, 2001], les graphes paysagers ont gagné en popularité pour identifier de manière simple les réseaux écologiques [par exemple Kang, Minor, Woo, *et al.*, 2016; Niculae *et al.*, 2016; Girardet and Clauzel, 2018; Mechai *et al.*, 2018; Clauzel and Bonneville, 2019] et évaluer les effets de la fragmentation et de la perte de connectivité du paysage [par exemple Tournant *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2016; Clauzel, 2017]. Ainsi, on retiendra dans cette thèse les modèles basés sur la théorie des graphes qui s'avèrent pertinents pour l'analyse de la connectivité fonctionnelle et pour les problématiques écologiques et de conservation du paysage [Correa Ayram *et al.*, 2016; Balbi *et al.*, 2019] dans une perspective opérationnelle [Urban *et al.*, 2009]. Quant aux outils pouvant être mobilisés, *Graphab* est reconnu par exemple comme un des plus flexibles

³⁹ MetaConnect est aujourd'hui connu dans sa version commerciale sous le nom de SimOiko. Modèle de droit privé (entreprise TerrOiko), non-accessible gratuitement.

(Moulherat *et al.*, 2019), dont l'utilisation est facilitée pour les praticiens par un accès libre⁴⁰, un manuel d'utilisation de son interface Java (mais aussi pour une utilisation en ligne de commande) et par plusieurs formations (niveaux débutant et expert).

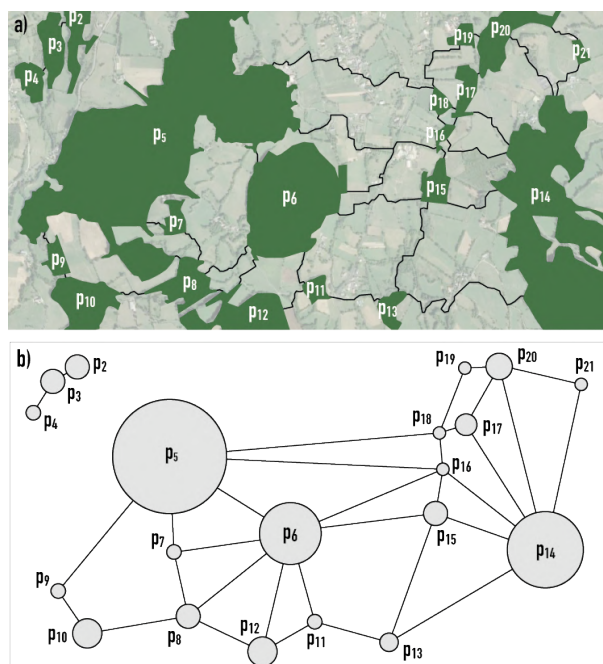


Fig. 21 Représentation a) réaliste et b) topologique d'un graphe paysager représentatif d'un réseau écologique constitué de nœuds [habitats p_i] et de liaisons [chemins de moindre coût]. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

L'utilisation des modèles basés sur les graphes paysagers nécessite de présenter quelques fondamentaux.

Les principes de fonctionnement des modèles de connectivité basés sur les graphes paysagers

La cartographie de l'occupation du sol

L'**occupation du sol** est la base *sine qua non* pour la modélisation des réseaux écologiques (Thierry *et al.*, 2020). Les résultats de la modélisation dépendront de la qualité de la cartographie. Celle-ci doit permettre une bonne représentation de la connectivité d'une ou plusieurs espèces en définissant avec précision les classes d'occupation du sol utilisée. La mobilisation de différentes sources de données implique des nomenclatures très hétérogènes. Les données disponibles doivent amener à réfléchir à la résolution typologique⁴¹. S'il est préférable d'utiliser des bases de données qui disposent de la meilleure typologie, il n'est pas toujours judicieux de rechercher la résolution la plus fine lorsque les espèces ne sont pas sensibles aux variations de milieux relativement proche (par exemple différents boisements de feuillus ou cultures de céréales), au risque de complexifier les traitements (Papet and Vanpeene, 2020). Un recensement et une identification des données disponibles assure ainsi une bonne sélection et structuration des données nécessaire à leur assemblage et à la production d'une carte d'occupation du sol synthétique, complète et pertinente.

La paramétrisation de la résistance des milieux

Pour chaque occupation du sol ou catégorie de milieux, un **coefficient de rugosité** doit être défini et associé à chaque pixel⁴². Ce coefficient est

⁴⁰ <http://thema.univ-fcomte.fr/productions/graphab>

⁴¹ Nombre de classes d'occupation du sol

⁴² Dans la réalité, un pixel correspond à un fragment de la couverture du sol allant de quelques mètres à plusieurs dizaines de mètres carrés selon la résolution spatiale considérée (Cf. section suivante). Plus le pixel est grand,

plus le risque de retrouver différents types de milieux est important. Néanmoins, chaque pixel ne peut être associé qu'à une valeur de résistance. Dans ce cas, elle peut correspondre soit au milieu le plus représenté, soit au plus contraignant pour le déplacement des individus afin de ne pas sous-estimer les obstacles.

proportionnel à la difficulté d'un individu à traverser le milieu associé (Fig. 22) (Rudnick *et al.*, 2012; Zeller *et al.*, 2012). Il existe plusieurs moyens de déterminer ces valeurs de résistance (ou de « coût ») ou à minima de hiérarchiser différents types de milieux entre eux.

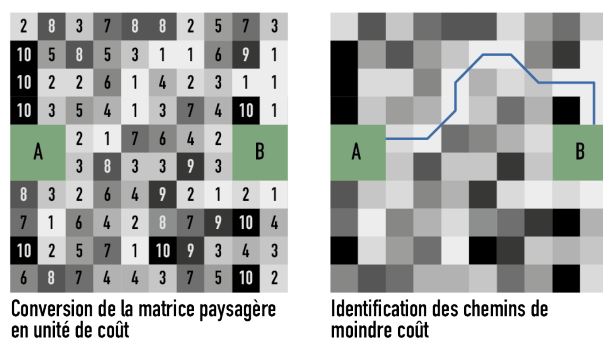


Fig. 22 Exemple d'attribution de valeurs de coût (de 1 à 10) à chaque cellule représentée par un type donné (à gauche) et identification du chemin de moindre coût (en bleu) entre les deux habitats A et B (à droite). Modifiée de Rudnick *et al.* (2012).

Premièrement, les valeurs de résistance peuvent être définies à partir de données biologiques empiriques. La caractérisation du mouvement, issue par exemple d'analyses « trajectométriques », peut ainsi être utilisée pour déterminer la perméabilité de la matrice et les valeurs de résistance associées (Goodwin and Fahrig, 2002; Brown, Fuda, *et al.*, 2017; Gray, 2017). Toutefois, le mouvement des individus pendant la dispersion entre habitats n'est pas toujours soumis aux mêmes règles que la sélection de l'habitat (Ziółkowska *et al.*, 2012; Keeley *et al.*, 2017). Le temps passé sur certains types d'habitats peut ne pas être dû à une difficulté, mais à l'exploitation d'une ressource. Les prédictions des valeurs de résistances peuvent donc ne pas être robustes dans ces cas-là. De plus, ces informations sont rarement disponibles et peuvent être difficiles à obtenir, car elles demandent des

moyens techniques et financiers importants (Zeller *et al.*, 2012; Stevenson-Holt *et al.*, 2014).

Lorsque le recours aux données biologiques n'est pas possible, les valeurs de coût peuvent être estimées en considérant la qualité de l'habitat et donc la sélection des ressources par les espèces. Dérivée par exemple des cartes issues de modèles de distribution d'espèces (SDMs)⁴³, la résistance est définie, en tout point, comme l'inverse de la probabilité de présence estimée à partir de données d'occurrences d'individus (voir par exemple Rödder *et al.*, 2016; Duflot *et al.*, 2018). Plusieurs limites à cette approche peuvent être notées. La première est qu'elle nécessite des données d'occurrences des individus, en nombre important et sur un territoire relativement grand pour que les résultats soient robustes. Ensuite, nous rappelons que la sélection des habitats n'est pas toujours équivalente aux mouvements des individus, car les motivations ne sont pas les mêmes (Van Dyck and Baguette, 2005). L'observation d'une espèce peut être biaisée par des éléments du paysage empêchant ou rendant difficile les déplacements (routes, structures verticales hautes, etc. (Prevedello *et al.*, 2010).

Des valeurs de résistance établies sur les dires d'experts sont souvent utilisées (Bergsten and Zetterberg, 2013), car ils ont une connaissance spécifique du domaine et des processus écologiques locaux. Les préférences écologiques d'une espèce ou d'un groupe d'espèces peuvent aussi être issues de la littérature qui reste un moyen relativement simple et approprié pour évaluer si les milieux sont favorables ou au contraire contraignants pour le déplacement des espèces (Braaker, Moretti, *et al.*, 2014; Krosby *et al.*, 2015; Grafius *et al.*, 2017). Cette approche nécessite néanmoins une bonne connaissance de leur écologie avec des valeurs dérivées empiriquement (Zeller *et al.*, 2012; Reed *et al.*, 2017) et une évaluation de la sensibilité des modèles aux erreurs d'affectation de coûts (Sawyer *et al.*, 2011). Cependant, Simpkins *et al.*

⁴³ Les « modèles de distribution d'espèces » (Species Distribution Models; SDMs) permettent d'identifier, dans l'espace et dans le temps, les zones où les conditions

environnementales sont favorables à la persistance des espèces.

(2017) montrent que les estimations de connectivité des habitats d'espèces sont assez robustes face à l'incertitude dans les valeurs affectées à chaque milieu. D'autres sources d'erreurs semblent affecter davantage les prédictions des modèles, comme le nombre de classes d'habitats utilisées, l'écart relatif entre les classes de valeurs, la résolution spatiale ainsi que les effets de bordure (Rayfield *et al.*, 2011; Simpkins *et al.*, 2017; Moulherat *et al.*, 2019).

La hiérarchisation des préférences écologiques des espèces implique dans la plupart des cas de standardiser les valeurs de coût. La première étape consiste à fixer les bornes caractérisant les milieux les plus attractifs et perméables et ceux bloquants ou répulsifs. Les valeurs des classes intermédiaires peuvent être définies à partir de fonction de transformation de type exponentielle (par exemple Trainor *et al.*, 2013; Braaker, Moretti, *et al.*, 2014; Keeley *et al.*, 2016; Duflot *et al.*, 2018), logarithmique (Braaker *et al.*, 2017), sigmoïdale (Moulherat *et al.*, 2020) ou suivant d'autres règles cherchant à dissocier clairement les classes entre elles (Clauzel, Xiqing, *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2015; Sahraoui *et al.*, 2017). Bien que les analyses de sensibilité des valeurs de coûts soient encore rares, certains auteurs ont en effet montré que l'écart relatif entre les valeurs est plus important que les valeurs en soit (Chardon *et al.*, 2003; Rayfield *et al.*, 2011). Des valeurs très contrastées entre les coûts très favorables et très défavorables sont pertinentes dans la modélisation des déplacements potentiels des espèces (Clauzel *et al.*, 2013).

La définition de la résolution spatiale

La **résolution de la matrice paysagère** (c'est-à-dire le « grain spatial ») est un facteur de variation des résultats produits par les modèles de connectivité (Wu, 2004; Simpkins *et al.*, 2017). Certaines barrières ou corridors physiques modélisés peuvent en effet devenir perméables ou France avec une réduction de la résolution (Fig. 23). Pour être optimale, la résolution doit correspondre au domaine de perception de l'espèce dans l'environnement dans lequel elle évolue (Baguette and Van Dyck, 2007; Anderson *et al.*, 2010). Par exemple selon les espèces, les taches d'habitats

(haies, bosquets, mares, etc.) comme les éléments du paysage favorisant (ou bloquant) les déplacements (haies, chemins, fossés, etc.) peuvent se raréfier lors de la dégradation de la résolution (Moulherat *et al.*, 2019). L'évaluation des chemins de moindres coûts peut donc considérablement varier, et de manière imprévisible (Baguette *et al.*, 2013). La sensibilité des modèles à la résolution varie également en fonction des modèles eux-mêmes. Dans l'étude de Moulherat *et al.* (2019), les auteurs montrent que *CircuitScape* est le modèle le plus sensible au changement de résolution, suivi du modèle espèce-centrée *SimOiko* puis de *Graphab*.

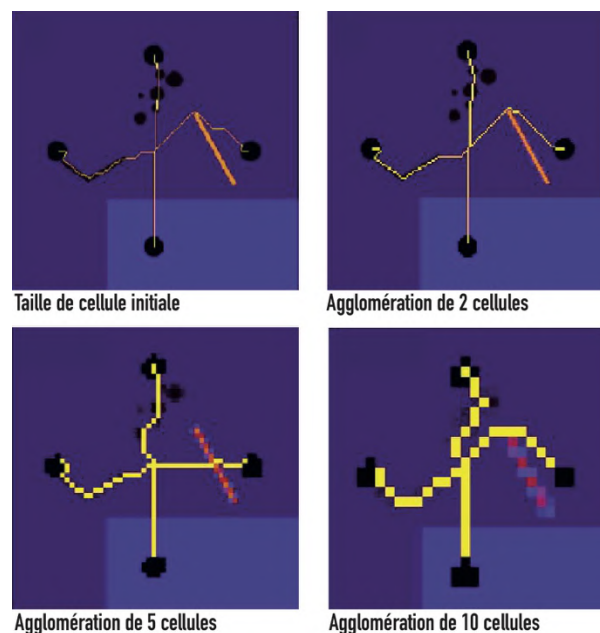


Fig. 23. Identification des chemins de moindre coût avec une modification de la résolution de la carte (agglomération de 2, 5 et 10 cellules). Les coefficients de friction sont illustrés, du plus faible au plus important, du violet au rouge. Modifiée de Baguette *et al.* (2013).

Le grain spatial doit donc être préalablement défini en fonction des objectifs et des espèces visés (Baguette *et al.*, 2013). Dans certains cas, la résolution choisie peut également dépendre de la résolution minimale des données d'occupation du sol utilisée : par exemple, certains inventaires spécifiques peuvent être produits à une échelle relativement fine, alors que la BD Topo de l'IGN® ou Corine Land Cover sont produits respectivement

au 1/25 000^{ème} et au 1/100 000^{ème}. Enfin, la définition de la maille la plus pertinente peut également être influencée par les contraintes de la modélisation, comme la puissance et le temps de calcul nécessaire (Clauzel *et al.*, 2017).

L'identification des taches d'habitats

Évaluer la connectivité fonctionnelle par les graphes paysagers nécessite d'identifier les **taches d'habitats** des espèces (qui constituent les nœuds des graphes). Les taches correspondent généralement au domaine vital des espèces et constituent une unité fonctionnelle dans laquelle les organismes accomplissent l'ensemble de leurs cycles biologiques. Les taches sont alors reliées par des mouvements de dispersion (Zetterberg *et al.*, 2010).

La délimitation des taches d'habitat peut être réalisée à partir des connaissances plus ou moins précises d'une ou d'un groupe d'espèces. Par exemple, elle peut être réalisée à partir de la biodiversité dite avérée, c'est-à-dire qui s'appuie sur les résultats d'inventaires naturalistes ou de suivi de mouvements (Breckheimer *et al.*, 2014). Lorsqu'une analyse des réseaux écologiques est faite à des échelles relativement larges, la définition des taches à titre d'experts présente certaines limites, comme la difficulté d'appliquer un protocole d'inventaire sur l'ensemble du territoire étudié (budget, temps limité pour l'expertise, etc.). Le recours à des bases de données collaboratives n'est pas toujours possible, puisqu'elles sont source de biais d'échantillonnage ou d'imprécisions.

Pour remédier à ces limites, deux approches sont possibles. La première est le recours aux **modèles de distribution des espèces (SDMs)**. Cette utilisation est de plus en plus récurrente dans l'évaluation du fonctionnement des continuités écologiques (voir par exemple Razgour *et al.*, 2016; Le Roux *et al.*, 2017). Les *SDMs* qualifient au travers

d'un algorithme les milieux qui présentent les conditions écologiques favorables à la présence potentielle d'une espèce. Cette approche est très utile pour qualifier la biodiversité qui « n'a pu être détectée sur le terrain, mais qui pourrait être présente » (Regnery, 2017). Ici, la définition des habitats est effectuée à partir de différentes variables environnementales censées être les plus pertinentes selon la littérature. Les variables les plus utilisées sont généralement liées aux types d'occupation du sol (Zeller *et al.*, 2012), mais peuvent également faire référence à d'autres données comme l'altitude, la pente ou des données climatiques (voir par exemple Le Roux *et al.*, 2017; Tarabon *et al.*, 2018).

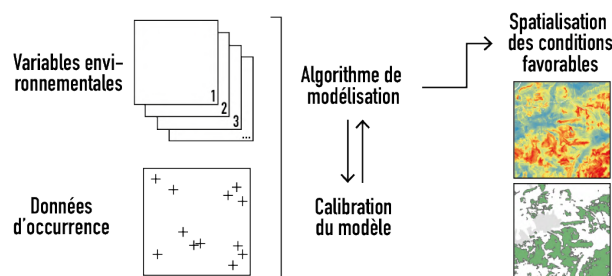


Fig. 24 Schématisation du fonctionnement des modèles de distribution d'espèces (species distribution models ; SDMs) produisant, à partir de variables environnementales et des données d'observations des espèces, des cartes qui illustrent les zones où les conditions sont les plus favorables à la présence des espèces et qui permettent ainsi d'en déduire de potentielles taches d'habitats. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Les *SDMs* évaluent statistiquement les contraintes auxquelles les données d'occurrences sont soumises et la contribution relative de chaque variable à la présence de l'espèce. En sortie, une carte de probabilité d'habitats favorables⁴⁴ est produite, pouvant être convertie au format binaire (habitat favorable et non-favorable) (Fig. 24). Il existe aujourd'hui de nombreux algorithmes (Barbosa and

⁴⁴ La probabilité qu'un habitat soit favorable est donnée au travers d'un indice nommé « habitat suitable index » (HSI).

Schneck, 2015; Angelov, 2019). Une des approches la plus utilisée est le Maximum d'entropie sur lequel est basé l'outil *Maxent* (Phillips *et al.*, 2006b; Elith *et al.*, 2011). Depuis sa transposition en écologie, ce modèle a été largement utilisé notamment pour projeter les réponses des espèces au changement climatique. Il présente l'avantage de gérer les données uniquement de présence de l'espèce étudiée (« *presence-only* ») et génère des résultats relativement robustes même avec peu de données d'occurrence (Phillips and Dudík, 2008).

Néanmoins, les *SDMs* nécessitent de nombreuses données d'observations pour que les résultats soient assez robustes, impliquant parfois l'acquisition de données sur des territoires relativement large, ce qui est un frein aujourd'hui dans les études opérationnelles⁴⁵. De facto, en l'absence de données précises, l'**approche dite par type d'habitats ou par « sous-trame »** en cas d'analyse multi-espèce basée sur des profils écologiques (Vos *et al.*, 2001) (voir La prise en compte des espèces ou des guildes d'espèces, ci-contre), est la plus commune dans les études à large échelle, liées par exemple à la prise en compte de la Trame Verte et Bleue (Belmont *et al.*, 2010; Vanpeene and Plissonneau, 2013; Clauzel and Bonnevalle, 2019). Les taches d'habitats sont identifiées à partir des types de milieux dans lesquels les espèces ou groupes d'espèces vivent *a priori*, selon la littérature scientifique. Dans ces cas, les taches sont définies à partir de certains types d'occupation du sol, dont l'emprise est supérieure à une taille minimale, correspondant à une hypothétique aire vitale ou minimale nécessaire au maintien des individus d'une ou plusieurs espèces (voir par exemple Verbeylen *et al.*, 2003; Avon and Bergès, 2016; Sahraoui *et al.*, 2017).

L'évaluation de la qualité et de la capacité des taches

La **capacité d'une tache** à accueillir des individus et offrir les conditions nécessaires à leur survie est un enjeu complémentaire à la préservation de la connectivité des habitats. Si la taille des habitats est considérée comme un des facteurs les plus importants pour le maintien de la biodiversité (Goddard *et al.*, 2010; Herrera *et al.*, 2017), la qualité des habitats influence la richesse spécifique de nombreuses espèces (Hodgson *et al.*, 2011; Villemey *et al.*, 2015).

Dans la plupart des modèles de connectivité, la superficie des taches, considérée comme proportionnelle au nombre d'individus présents, est un indicateur par défaut (voir par exemple Clauzel *et al.*, 2017). Dans l'idéal, la taille des populations (à savoir, le nombre d'individus réel) devrait être renseignée afin de préciser le nombre d'individus se dispersant à partir et vers les taches d'habitat. Néanmoins, ces informations sont difficilement mobilisables, surtout sur de grands territoires. Plusieurs approches peuvent être envisagées et constituent un compromis intéressant. La superficie peut être pondérée avec des cartes issues de *SDMs* ou du couplage d'un ensemble d'indicateurs écologiquement pertinents (voir par exemple Letourneau and Thompson, 2014; Bigard *et al.*, 2020).

La prise en compte des espèces ou des guildes d'espèces

Les exigences écologiques diffèrent entre chaque espèce. En effet, chacune dispose d'un biotope qui lui est propre, d'une aire vitale minimum nécessaire à sa survie et d'une capacité de dispersion maximale entre deux taches d'habitat (Opdam *et al.*, 2001; Vos *et al.*, 2001). Ainsi, la modélisation des réseaux écologiques est dépendante des

⁴⁵ Les bases de données collaboratives d'association naturalistes sont des solutions au développement des *SDMs* dans les études, mais les transmissions sont très rarement acceptées dans le cadre d'études d'impact et se

limitent généralement aux projets de recherche (sous la forme de conventions).

différentes caractéristiques biologiques des espèces. Un paysage peut donc présenter un degré de connectivité important pour une espèce donnée, mais qui peut être plus faible pour une autre, bien que les deux soient affiliées aux mêmes types d'habitats (Beier and Noss, 1998; Hess and Fischer, 2001; Benz *et al.*, 2016).

Modéliser les réseaux écologiques et leur connectivité pose la question du choix des espèces et de leur rôle dans le paysage (Simberloff, 1998; Opdam *et al.*, 2008). Il est récurrent que les travaux de modélisation se focalisent sur une seule espèce (voir par exemple Clauzel *et al.*, 2013; Braaker, Moretti, *et al.*, 2014; Bond *et al.*, 2017; Foltête, 2018). Cela présente un avantage pour étudier des espèces remarquables, patrimoniales ou à forts enjeux de conservation. Le choix des espèces est déterminant et dépend de leur rôle au sein du paysage ou de leur représentativité d'autres espèces (Simberloff, 1998). On peut citer par exemple les « espèces parapluies », ou représentatives, qui possèdent des exigences particulières. La protection de leur écosystème permet donc de protéger un large panel d'espèces partageant cet écosystème et possédant des exigences moins importantes (Breckheimer *et al.*, 2014). Ensuite, les espèces « clé de voûte » qui sont des espèces dont le rôle, au sein d'un écosystème, est très important. En effet, si ces espèces sont amenées à disparaître, l'ensemble de l'écosystème qui l'abrite subit un déséquilibre (Mills *et al.*, 1993). Enfin, une espèce « porte drapeau », celle-ci n'est pas déterminée en fonction de son rôle au sein de son écosystème, mais du fait de son image emblématique auprès du public, elle a la fonction d'aider à la mise en place des plans de conservation (Brodie *et al.*, 2016).

Néanmoins, cette approche centrée sur des espèces spécifiques demande une grande quantité d'informations et de données sur ces espèces. Elle peut par conséquent être plus difficile à mettre en œuvre (Lindenmayer *et al.*, 2002). Cette approche centrée sur une espèce unique est aussi largement critiquée (Andelman and Fagan, 2000). Elle présente ses limites lorsque les enjeux sont plus larges et que les études ne peuvent se limiter qu'à une espèce en particulier (Beier *et al.*, 2008). Pour répondre à l'enjeu de diagnostics plurispécifiques,

plusieurs auteurs ont proposé d'évaluer la connectivité de groupes d'espèces réelles ou virtuelles, sous la forme de guildes, afin d'obtenir une vision du fonctionnement global des espèces (voir par exemple Baguette *et al.*, 2013; Sahraoui *et al.*, 2017). Les approches multispécifiques prennent ainsi en compte plusieurs espèces à l'écologie du mouvement différente (Albert *et al.*, 2017). Vos *et al.* (2001) proposent une approche basée sur les **profils écologiques**. Il s'agit de ne plus cibler d'espèce spécifique, mais de tenir compte d'un panel d'espèces dans le but de représenter au mieux l'ensemble des processus au sein d'un paysage à travers trois critères : les types d'habitats, leur surface minimale, et la capacité de mouvement ou de dispersion des espèces (Opdam *et al.*, 2008).

La prise en compte des types de déplacement

Plusieurs types de mouvements des individus existent. On notera ici les mouvements journaliers et les mouvements de dispersion (Zetterberg *et al.*, 2010) (Fig. 25). La première catégorie correspond aux mouvements réguliers au sein d'un domaine vital dans lequel les espèces nichent, se reproduisent et s'alimentent. La dispersion correspond quant à elle aux déplacements d'un individu vers des tâches d'habitats ou vers d'autres populations. Elle s'effectue généralement d'un domaine vital à un autre et concerne par exemple les jeunes qui quittent le domaine vital de leur naissance vers de nouveaux habitats où se développer. Ces déplacements sont supports d'interactions et de flux géniques capitaux dans la viabilité et le maintien à long terme des populations (Opdam, 1990; Saunders *et al.*, 1991) et sont les plus couramment exploités dans les modèles de connectivité.

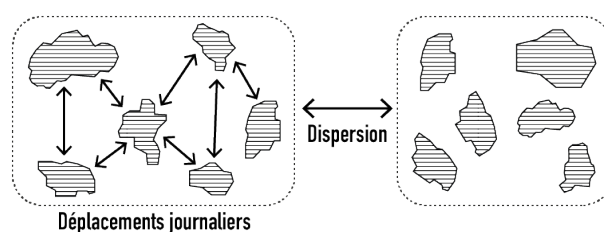


Fig. 25 Illustration des différents types de mouvements au sein des réseaux écologiques : déplacements journaliers au sein d'une même aire vitale et dispersion entre deux aires vitales. Inspirée de Girardet (2013).

Le calcul d'indices de connectivité

Les graphes paysagers, qui représentent de façon simplifiée les réseaux écologiques des espèces, sont supports de calcul de **métriques de connectivité** destinées à caractériser les propriétés d'un réseau (composition et configuration spatiale des éléments du paysage, flux d'individus, etc.).

Ces métriques peuvent être appréhendées à différents niveaux : à l'échelle des nœuds, des nœuds adjacents, des liens, de composantes (les *clusters* ou sous-réseaux) et des graphes entiers (Galpern *et al.*, 2011) (Fig. 26). Ces métriques peuvent également être dissociées en fonction du type de calcul, s'il est par exemple strictement topologique ou s'il intègre les distances inter-taches et la capacité des taches (Rayfield *et al.*, 2011).

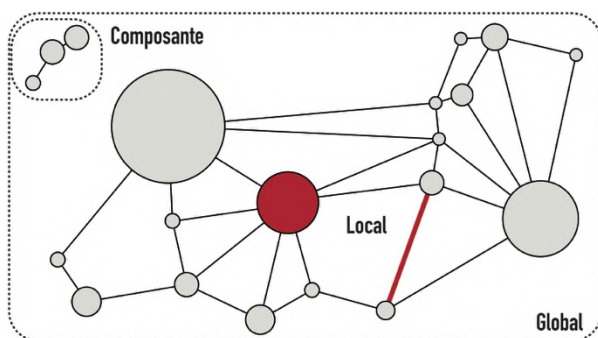


Fig. 26 Différents niveaux de calcul de métriques de connectivité : à l'échelle locale (nœud et lien, en rouge), à celle des composantes (sous-réseaux) et à l'échelle globale (graphe entier). Inspirée de Galpern *et al.* (2011).

Les **métriques globales** pondérées caractérisent la somme des interactions entre les individus sur un réseau entier. Certaines métriques sont plus connues ou répandues dans la littérature scientifique (Saura and Torn., 2012; Almenar *et al.*, 2019). Parmi elles, nous pouvons citer :

- La Probabilité de connectivité (*Probability of Connectivity, PC*; Saura and Pascual-Hortal, 2007) traduit la quantité d'individus circulant au sein d'une métapopulation rapportée à la surface de la zone d'étude. Cet indice équivaut à la probabilité que deux individus tirés au hasard dans la zone d'étude parviennent à entrer en contact. Les

valeurs correspondent à une probabilité et varient entre 0 et 1.

- L'indice Intégral de connectivité (*Integral Index of Connectivity, IIC*; Pascual-Hortal and Saura, 2006) est construit comme *PC*, mais en utilisant l'inverse d'une distance topologique plutôt qu'une fonction exponentielle négative de la distance basée sur la résistance des liens. Ses valeurs varient entre 0–1.

- La Connectivité équivalente (*Equivalent Connectivity, EC*; Saura *et al.*, 2011) repose quant à elle sur le concept de « quantité d'habitat atteignable » pour une espèce ou un groupe d'espèces à l'échelle du paysage. Elle est définie comme « la taille d'une tache d'un seul tenant (donc connectée au maximum) qui fournirait une même probabilité de connectivité que le réseau d'habitat réel à l'échelle du paysage » (Saura *et al.*, 2011). Son unité correspond à celle de la capacité des taches.

- Le Flux (*F*; Urban and Keitt, 2001; Saura and Torne, 2009; Foltête, Clauzel, Vuidel, *et al.*, 2012) correspond la somme des dispersions potentielles des individus à partir de toutes les taches. Son unité correspond à celle de la capacité des taches.

Les **métriques locales** pondérées sont une déclinaison des métriques globales au niveau nœuds, des liens ou des composantes (sous-réseaux; Fig.). Par exemple :

- Le Flux d'interaction (*Interaction Flux; IF*, nommée *FPC* ou *PCFlux* avant la version 2.2 de *Graphab*; Foltête *et al.*, 2014; Sahraoui *et al.*, 2017) est une indication de la contribution d'une tache d'habitat potentielle à l'ensemble des échanges au sein d'un réseau écologique, et synthétise en d'autres termes les individus « entrant et sortant » d'une tache donnée. La somme des valeurs d'*IF* d'un réseau donné correspond à la valeur de *PC*. La valeur *IF* d'une tache est importante si elle a une forte capacité, si elle a beaucoup de taches proches ou si les taches proches ont une forte capacité (Fig. 27). Cette métrique fait donc ressortir les taches importantes et bien connectées. Son unité correspond à celle de la capacité des taches.

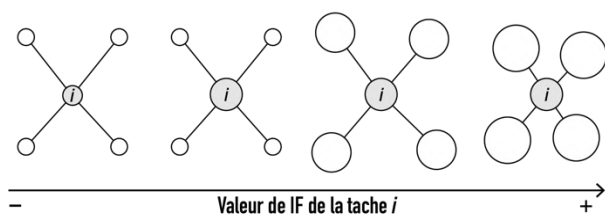


Fig. 27 Évolution de la valeur de Flux d'interaction (IF ; Foltête et al., 2014) en fonction de la capacité des tâches (taille des cercles) et de la distance entre les tâches (longueur des liens).

– L'Indice de centralité intermédiaire (*Betweenness Centrality*, BC ; Bodin and Saura, 2010; Foltête, Clauzel and Vuidel, 2012) évalue dans quelle mesure une tâche ou un lien a une position centrale dans le réseau. Ses valeurs dépendent du paramétrage. Elles correspondent à un poids de transit potentiel.

– Le Flux (F), comme au niveau global, est un indicateur de flux, mais cette fois-ci émis ou reçus par une tâche d'habitat. L'unité correspond à celle de la capacité des tâches.

Certaines métriques globales peuvent être utilisées pour qualifier l'importance d'une tâche ou d'un lien du réseau au regard de la connectivité globale. Ces delta-métriques sont calculés pour chaque élément du réseau en utilisant une méthode de retrait itératif (*removal method*) qui consiste au calcul d'une métrique globale, au retrait d'une tâche ou d'un lien et au calcul de nouveau de la métrique globale. La différence entre

les deux valeurs (avant et après retrait) traduit la perte de connectivité engendrée si cet élément était retiré, et donc son « importance » au sein du réseau. On peut par exemple citer le Delta-PC (dPC) lié à la valeur de la métrique PC . Cet indice peut être découpé en 3 fractions, en prenant pour exemple une tâche d'un réseau :

– dPC_{area} correspond à la variation du PC par la perte de la surface suite à la suppression de la tâche, et évalue sa contribution à la connectivité intra-tâches, c'est-à-dire sa capacité d'habitat.

– dPC_{flux} correspond à la variation de PC par la perte des interactions entre la tâche et les autres tâches, et évalue sa contribution aux flux entre tâches, c'est-à-dire sa capacité d'émettre ou de recevoir des individus.

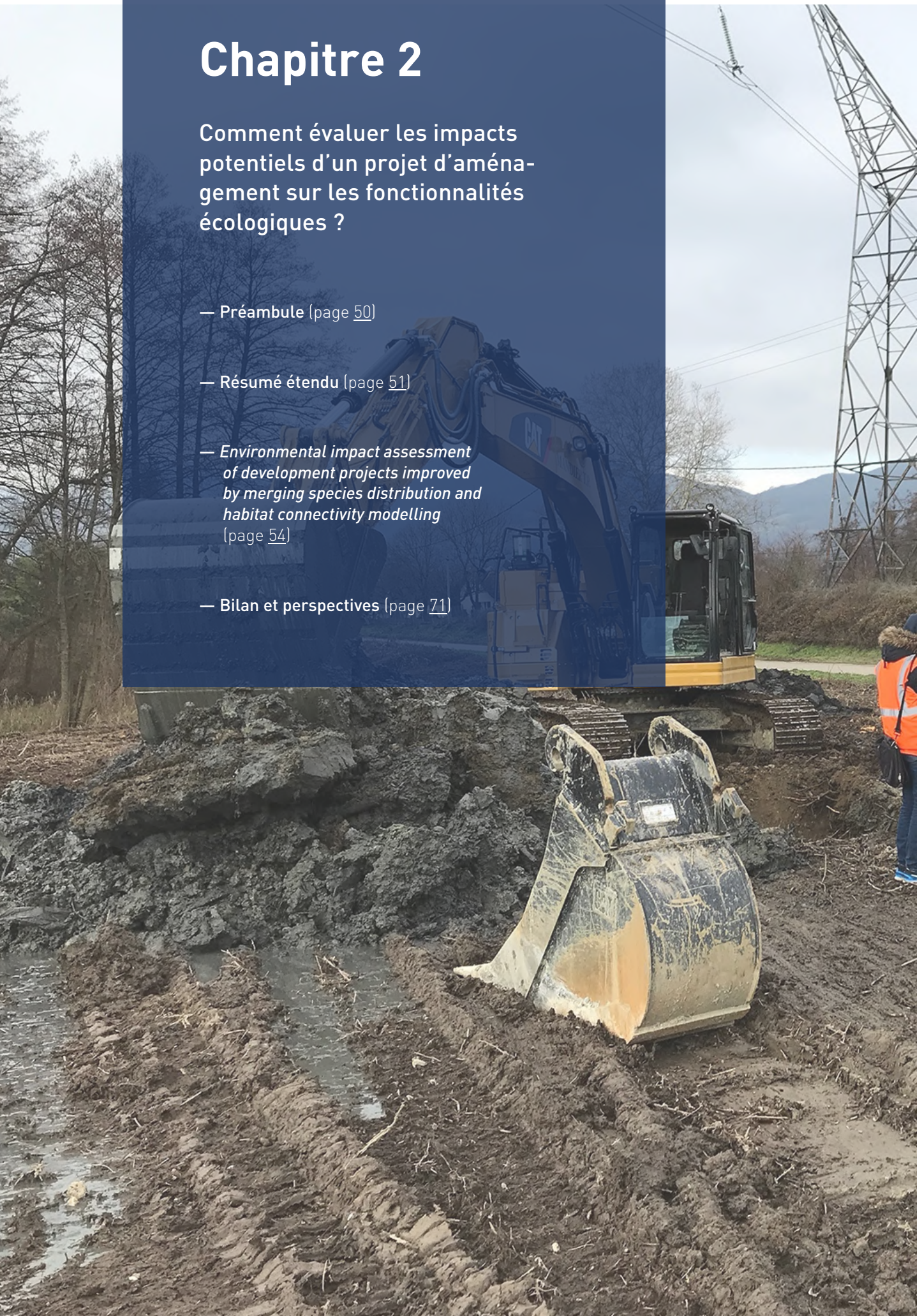
– $dPC_{connector}$ correspondant à la variation de PC par la modification des chemins reliant les autres tâches et passant initialement par la tâche focale, et évalue sa contribution comme relais dans la dispersion.

Enfin, des métriques topologiques complètent le panel de métriques de connectivité, avec notamment le Degré d'un nœud, qui équivaut au nombre de tâches connectées à une tâche focale, la Centralité de proximité, définie comme la distance moyenne de la tâche focale vers toutes les autres tâches de sa composante, le nombre de composante d'un graphe paysager.

Chapitre 2

Comment évaluer les impacts potentiels d'un projet d'aménagement sur les fonctionnalités écologiques ?

- Préambule (page [50](#))
- Résumé étendu (page [51](#))
- *Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling* (page [54](#))
- Bilan et perspectives (page [71](#))



Préambule

La conception d'un projet repose tout d'abord sur l'analyse préalable de différentes solutions alternatives dans l'ultime objectif de favoriser autant que possible l'évitement des impacts sur la biodiversité. Cette étape est bien souvent mise de côté mais elle constitue la méthode qui offre la meilleure garantie de conservation des éléments du paysage et de leurs fonctionnalités nécessaires aux cycles biologiques des espèces. Cela peut s'expliquer par les méthodes mises en œuvre qui n'offrent généralement qu'une approche statique et pragmatique de la biodiversité, en ne mesurant que la quantité surfacique perdue et omettant d'évaluer la fonctionnalité des continuités écologiques spécifiques à certaines espèces ou à des groupes d'espèces.

Pour répondre à cet enjeu, nous proposons un cadre méthodologique couplant deux approches de modélisation, parmi les plus utilisées ces dernières années, qui permet une meilleure compréhension de la répartition des espèces et des réseaux écologiques et de fait, une meilleure évaluation des effets pressentis des projets (Fig. 28).

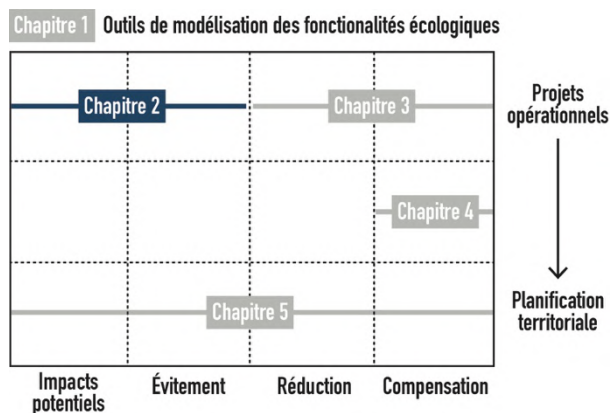


Fig. 28 Lien entre ce chapitre et les étapes de la séquence Éviter-Réduire-Compenser ainsi que les échelles spatiales d'application. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Ce chapitre est composé d'un résumé étendu en français, du travail produit en anglais et publié en avril 2019 dans la revue *Journal of Environmental Management* ([Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling](#), page 54) et d'un bilan spécifique (page 71).

Résumé

Cadre méthodologique

—L'identification des réseaux écologiques

Nous proposons dans ce chapitre un cadre méthodologique basé sur l'usage de la modélisation en couplant deux approches existantes les plus utilisées ces dernières années : un modèle de distribution des espèces (*Maxent*) pour identifier leurs habitats, et un autre basé sur la théorie des graphes, les chemins de moindre coût et les indices associés (*Graphab*) pour les estimations de connectivité.

Ainsi, les habitats des espèces sont identifiés à partir d'un modèle statistique basé sur le maximum d'entropie qui évalue statistiquement les facteurs favorables et défavorables à la présence d'individus. L'approche « espèce-centrée » présente l'avantage ici d'être précise, car elle est étroitement liée à l'écologie des espèces.

Le paysage est traduit, pour chaque espèce étudiée, sous la forme d'un réseau écologique / graphe paysager constitué de nœuds (taches d'habitats identifiées via *Maxent*) et de liens (connexions entre ces taches). Les liens fonctionnels sont identifiés à partir de *Graphab* qui tient compte de la perméabilité de la matrice paysagère, c'est-à-dire de la facilité pour l'espèce à se déplacer et à survivre dans les différents types de milieux en dehors de ses habitats (voir Chapitre 1 [Quels outils pour modéliser le fonctionnement des continuités écologiques ?](#), page 38). Les coefficients de friction de chaque milieu ainsi que la distance de dispersion maximale des espèces (voir —Site d'étude et espèces cibles, ci-après) sont définis à partir de la littérature scientifique.

Les réseaux écologiques sont ensuite évalués à partir de différentes métriques. Pour évaluer la connectivité globale des réseaux écologiques, nous

proposons dans cette partie l'indice *PC* (*Probability of Connectivity* ; Saura and Pascual-Hortal, 2007).

Dans une volonté de rendre les modèles les plus pertinents possible écologiquement parlant, la capacité de charge des taches d'habitat de chaque espèce correspond à la superficie des taches pondérée par la probabilité de présence standardisée de l'espèce issue du modèle d'habitat *Maxent*.

—L'évaluation des impacts potentiels d'un projet d'aménagement

Pour évaluer les effets potentiels du projet d'aménagement sur les connectivités écologiques avant toute étape d'évitement, plusieurs scénarios ou variantes d'aménagement⁴⁶ sont intégrés aux modèles. Les changements d'utilisation des sols induits modifient la structure du réseau écologique et donc des graphes. Afin de comparer plusieurs scénarios (ou variantes) de projets, les réseaux écologiques sont réévalués par modélisation en considérant les modifications du paysage induites par les emprises de chaque scénario. Les changements sont mesurés simplement par la variation (ou le taux de variation) des indices avant et après projet.

—L'identification des enjeux de conservation

Après avoir comparé pour chaque espèce plusieurs scénarios d'aménagement, l'analyse permet de montrer

Les secteurs où la connectivité pourrait être réduite ou perdue sont mis en lumière en identifiant les liens potentiellement supprimés par le projet et les taches qui seront moins ou plus du tout accessibles. Pour cela, une recherche systématique par suppression et ajout itératif des liens du réseau permise par *Graphab*.

⁴⁶ En ne considérant que des projets sommaires, sans intégration de mesures écologiques (évitement, réduction ou compensation).

Dans une optique d'évitement des secteurs à enjeux, il est dès lors possible d'identifier les secteurs ou les éléments du paysage (prairies, haies, bosquets, etc.) à conserver ou à recréer (réduction, compensation) en priorité pour leur importance relative à la métrique globale considérée

Cette approche couplant plusieurs outils de modélisation permet ainsi de discuter de l'importance de l'évitement dans la démarche mise en œuvre par les parties prenantes dès les premières étapes de conception des projets d'aménagement.

Cas d'étude : l'aménagement du Grand Stade de Lyon

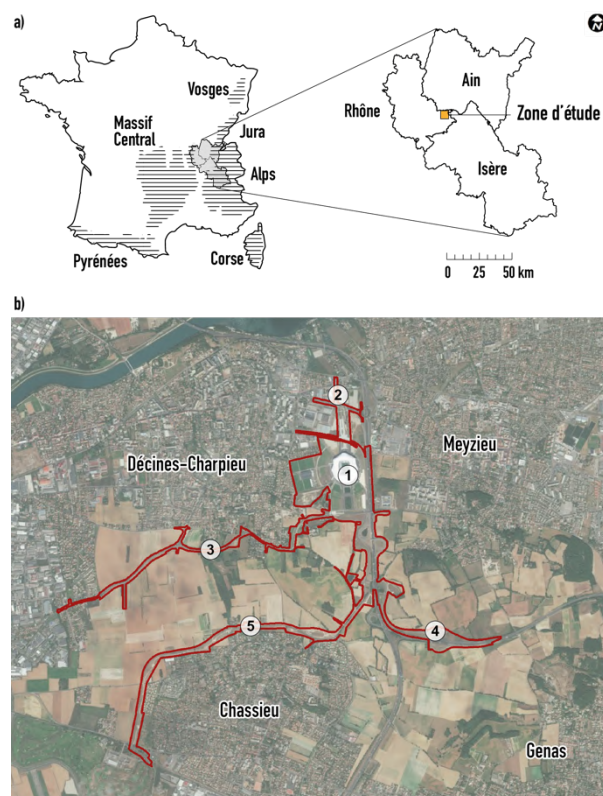


Fig. 29 Localisation a) de la zone d'étude à l'échelle nationale et infra, ainsi que b) du Grand Stade de Lyon et de ses aménagements connexes à l'échelle locale. Le programme d'aménagement comprend notamment un nouveau stade (1), l'extension d'une ligne de tramway (2), le réaménagement d'une voirie existante (3), la création d'un échangeur avec la rocade (4) et la création d'une voie de bus en site propre (5). S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement. Fond de plan : Esri.

—Site d'étude et espèces cibles

Nous présentons la démarche dans le cadre de l'aménagement d'un nouveau stade (le « Grand Stade » de Lyon), inauguré en 2012 sur la commune de Décines dans le département du Rhône (France). Le projet se compose du stade, mais également d'aménagements connexes pour assurer sa desserte : extension d'une ligne de tramway, création d'un échangeur avec la rocade, réaménagement d'une voirie existante et création d'une voie de bus en site propre (Fig. 29).

Le Grand Stade de Lyon s'inscrit dans une volonté de développer de grands équipements sportifs et du réseau de transports collectifs métropolitain sur le territoire Est de la Métropole lyonnaise. Ce dernier présente néanmoins e nombreux enjeux en termes de fonctionnalités écologiques puisqu'il est localisé entre différentes zones d'intérêt écologique (ENS, ZNIEFF, etc.) et les grands parcs urbains (Fig. 30).

Dans cette première partie (*i.e.* le cadre méthodologique est complété dans le chapitre suivant [Comment améliorer l'application de la séquence ERC en tenant compte des dimensions spatiales et temporelles de la biodiversité ?](#), page 72), nous avons étudié deux mammifères terrestres, reconnus comme vulnérables aux pressions humaines et à la fragmentation constante des habitats : L'Écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) et le Blaireau d'Eurasie (*Meles meles*). Ces espèces sont considérées comme des indicateurs clés de la biodiversité périurbaine, c'est-à-dire que leur seule présence indique probablement celle de nombreuses autres espèces. Elles ont été observées lors des inventaires naturalistes préalables au projet et relèvent différents enjeux : l'Écureuil roux bénéficie d'une protection nationale, tandis que le Blaireau d'Europe présente un intérêt écologique assez marqué compte tenu de sa forte régression dans l'Est lyonnais (espèce patrimoniale). Ces espèces sont largement reconnues comme particulièrement sensibles à la perte d'habitat et à la perturbation de la connectivité. L'urbanisation réduit leurs aires de répartition et les expose à un risque plus élevé de collisions routières. Les données d'occurrences des espèces utilisées pour les modèles *Maxent* sont issues de la base de données collaborative de la

Ligue pour la Protection des Oiseaux (LPO) du Rhône, de l'Ain et de l'Isère, la zone d'étude concernant une partie des 3 départements (Fig. 35).

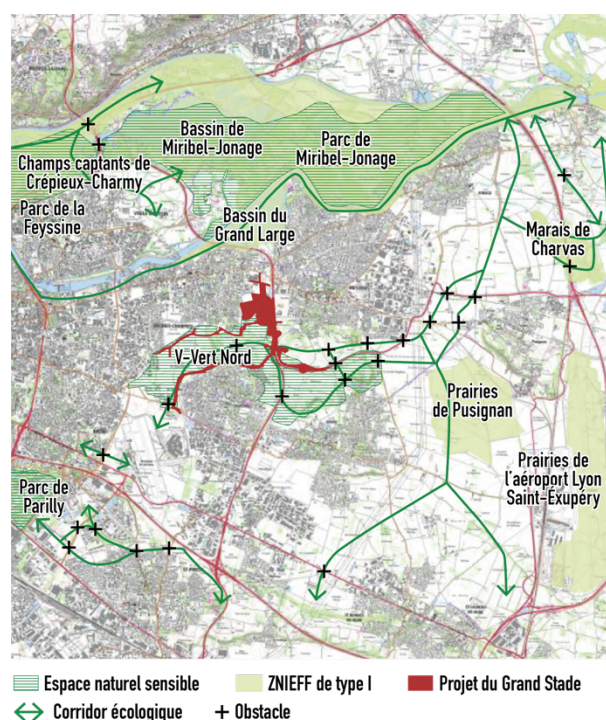


Fig. 30 Contexte écologique du territoire à l'Est de la métropole lyonnaise dans lequel s'insère le programme du Grand Stade (en rouge, au centre de la carte, au niveau du V-Vert Nord) considéré dans cette étude. Les continuités écologiques et les obstacles aux déplacements de la faune ont été identifiés par les études de la trame verte et bleue menées à l'échelle du Grand Lyon⁴⁷. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement. Fond de plan IGN®.

—Synthèse des résultats

Dans cette première partie, nous avons montré la contribution des éléments du réseau écologique à la connectivité globale à l'état initial, c'est-à-dire avant l'aménagement du Grand Stade et de ses

aménagements connexes. Généralement, la contribution était plus forte pour les taches présentant une qualité ou une superficie plus importante (critères considérés comme un indicateur de potentiel démographique) et/ou occupant une position centrale leur permettant de relier plusieurs autres taches du réseau (Fig. 35).

Nous avons ensuite évalué les pertes de connectivité et montré que des liens initialement fonctionnels seraient supprimés par le projet dans sa version brute⁴⁸ et que des taches pourraient être amputées, supprimées ou déconnectées (Fig. 35).

Pour l'Écureuil roux et le Blaireau européen respectivement, la valeur de la métrique globale *PC*, traduisant la connectivité sur l'ensemble de leur réseau écologique, a diminué de $-6,8\%$ et $-1,8\%$ ⁴⁹ et le nombre de composantes des réseaux écologiques (traduisant la fragmentation du paysage) a augmenté de $+60,0\%$ et de $+17,6\%$. Certains liens qui reliaient auparavant des taches d'habitat ont été supprimés par effet d'emprise du projet. Les changements affectant la structure et la composition du paysage ont ainsi mis en évidence la nécessité de mettre en œuvre des mesures appropriées d'évitement et de réduction (Fig. 36).

L'intégralité de ce travail est présentée dans la partie suivante [Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling](#).

⁴⁷https://www.scot-agglolyon.fr/wp-content/uploads/2016/08/06_Cahier_technique_corridors.pdf

⁴⁸ En ne considérant que des projets sommaires, sans intégration de mesures écologiques (évitement, réduction ou compensation).

⁴⁹ Nous n'avons pas identifié, dans le cadre de ce travail, de seuils de significativité. Par conséquent, toutes les pertes, bien que faibles pour certaines, sont considérées comme à prendre en compte dans l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité.

Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling

Article publié dans la revue *Journal of Environmental Management* — Avril 2019

Journal of Environmental Management 241 (2019) 439–449



Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Journal of Environmental Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jenvman



Research article

Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling



Simon Tarabon^{a,b,*}, Laurent Bergès^c, Thierry Dutoit^b, Francis Isselin-Nondedeu^{b,d}

^a Soberco Environnement, Chemin du Taffignon 69630 Chaponost, France

^b Institut Méditerranéen de Biodiversité et Ecologie, UMR CNRS-IRD, Avignon Université, Aix-Marseille Université, IUT d'Avignon, 337 chemin des Meinajariés, Site Agroparc BP 61207, 84911 Avignon, cedex 09, France

^c Université Grenoble Alpes, Irstea, UR LESSEM, 2, rue de la papeterie, BP 76, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cedex, France

^d Département Aménagement et Environnement Ecole Polytechnique de l'Université de Tours, UMR CNRS 7324 CITERES 33-35 Allée Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France

Introduction

Most industrialized countries impose an environmental impact assessment (EIA) leading to measures that should limit the potential impacts of development projects on the environment and biodiversity. In Europe, this procedure was determined by European law since Council Directive 85/337/EEC on 27 June 1985 on the Assessment of the Effects of Certain Public and Private Projects on the Environment. In France, EIA is primarily based on the 1976 Law for the Protection of Nature (Loi n° 76-629 *relative à la protection de la nature*), recently reinforced by the 2016 Biodiversity Act (Loi n° 2016-1087 *pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages*) setting the goal of “no net loss” (NNL) for the first time. Under this legislation, all projects are required to promote impact avoidance and reduction, which has been identified as the most effective way to conserve ecosystem structure and species diversity (Lucas, 2009; Sahley *et al.*, 2017). Yet, despite the recent publication of a help guide to the definition of measures in the mitigation hierarchy (CGDD, 2018b), neither French nor EU regulations have stipulated up to now any particular method of assessing project impacts on biodiversity, leaving stakeholders to interpret the law and perform the assessment on a case-by-case basis (Quétier *et al.*, 2014). There is thus an obvious risk of potential impacts being underestimated.

Many different ecological equivalence assessment methods are used worldwide in EIA to ensure a no net loss of biodiversity (Bezombes *et al.*, 2017), but impacts at the landscape scale are lacking to make these methods fully satisfactory (Kujala *et al.*, 2015; Bigard *et al.*, 2017). Ensuring functional connectivity within landscapes has been identified as a key component for biodiversity conservation (Newbold *et al.*, 2015). Huang, He, *et al.* (2018) demonstrated that urban development will not necessarily cause a connectivity decline, provided the ecological network is incorporated into land-use planning. However, several authors pointed out that the landscape-scale effects of development projects are currently poorly addressed during the so-called mitigation hierarchy and the dimensioning of measures for the avoidance, reduction and

mitigation of impacts (Quétier and Lavorel, 2011; Scolozzi and Geneletti, 2012; Bergsten and Zetterberg, 2013). A local site concerned by a development project needs to be considered as part of a wider network composed of habitat patches and characterized by biotic interactions and flows of species and populations (Kiesecker *et al.*, 2010). Although impacts may be scarcely perceptible at the local scale, on the landscape scale, an impacted element (habitat patch or corridor) can affect other habitat elements with which it is connected. Where these links are vital to the movement of biota, insufficient consideration of habitat networks can lead to irreversible effects on biodiversity. Thus, there is a need for better incorporating habitat connectivity into the environmental impact assessment of development projects. Avoidance and reduction measures should preserve key elements of the landscape at a larger scale than that of the development project, and this is particularly urgent where landscapes are changing rapidly (Correa Ayram *et al.*, 2016; Herrera *et al.*, 2018).

In ecology, spatial structure and dynamic of species populations are considered by different means, notably species distribution models (SDM) and landscape connectivity analysis. Their recent evolution has led to increasing use of these modelling approaches to prioritize areas for conservation (Keeley *et al.*, 2017; Bosso *et al.*, 2018) and support conservation decision-making (Guillera-Arroita *et al.*, 2015). SDM are models that relate species distribution records to environmental data and map suitable habitats (Elith, Graham, *et al.*, 2006). Graph-based approaches map habitat networks and assess habitat connectivity for biodiversity conservation (Le Roux *et al.*, 2017; Hofman *et al.*, 2018). Studies combining SDM and spatial graphs showed the relevance of both modelling approaches (Rödger *et al.*, 2016; Duflo *et al.*, 2018), but further research is required to better incorporate them into environmental assessment of development projects and to guide decision-making. In addition, these approaches have been mostly applied to large urban project (Tannier *et al.*, 2016) or to major transportation infrastructure projects (Clauzel *et*

al., 2013; Mimet *et al.*, 2016), but not to smaller development projects also subject to EIA (like residential neighborhoods, industrial and commercial areas, sports and leisure facilities, housing developments, etc.). However, these smaller projects and their multiplication severely impact the habitats of some suburban species, hence decreasing their moves and populations (Ayram *et al.*, 2017). For instance, the Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) and the Eurasian badger (*Meles meles* L. 1758) can live in moderately anthropized ecosystems, but their populations are declining recognized due to increasing loss of landscape connectivity (Albert and Chaurand, 2018).

In this context, we examined the impacts on these two-small mammals of a development project located in the suburbs of Lyon, in France. It involves the construction of a new stadium between areas of ecological interest and large urban parks. A recent study also showed the presence of ecological corridors, notably beneficial to both species (Ecosphère, 2017). We assumed that this development project may have potentially significant impacts not only at the local scale but also at the landscape scale. This study aimed at investigating whether combining SDM and graph-bases approaches at the beginning of the mitigation process could lead to a more thorough assessment of the potential impacts at different spatial scales. By doing this, we also intend to highlight conservation issues in urban and suburban context so that practitioners can 1) evaluate biodiversity through habitat connectivity as part of environmental assessment and 2) better implement the mitigation hierarchy, notably by prioritizing into the design of development projects the avoidance then the reduction step.

We adapted a methodological framework following (Duflot *et al.*, 2018) that combines two modelling approaches, *Maxent* (Phillips *et al.*, 2006) and *Graphab* (Foltête, Clauzel and Vuidel, 2012) based on presence-only records. To our knowledge, this approach has never been used for these two species. We describe the different steps of the method, then discuss how the results and the methodological framework improve EIA.

Methods

—Methodological framework

The methodological steps were as follow : i) collecting and preparing input data, *i.e.* species occurrence datasets and environmental variables; ii) identifying habitat patches based on species distribution modelling using *Maxent*; iii) designing links between patches using species-specific resistance surfaces; iv) analyzing habitat connectivity based on connectivity metrics taking into account species dispersal capacity using *Graphab*; v) quantifying development project impact on habitat connectivity and identifying critical landscape elements for maintaining connectivity (Fig. 31).

—Study site and species occurrence datasets

The study area is located in the suburbs of Lyon, France. It encompasses 1,240 km² of urban (32%), natural habitat (29%) and agricultural (39%) land use. The urban and suburban landscapes have been modified since 2012 by a 161-ha project for a new stadium and its associated developments: extension of a tramway line, creation of an interchange with a national road, construction of public transport lanes, redevelopment of an existing street and creation of a car park (Fig. 29, on page 52). The major objective of this development project was to fill the gap of Lyon in terms of major sports equipment of regional or national influence in order to answer the European ambitions of the city and county of Lyon.

Occurrence data on the red squirrel and the Eurasian badger were obtained from non-governmental organization (NGO) databases created by the League for the Protection of Birds (LPO Ain, Rhône and Isère sections). The surveys feeding the database were conducted by trained observers (naturalist NGOs, managers of natural areas and other partners) between 2000 and 2011 and each observation (by camera trapping or visual observation) was validated by local experts from the LPO. Our database contains 1,299 and 607 records for the red squirrel and the Eurasian badger, respectively (Fig. 32), an appropriate sampling size for the sampling period (11 years).

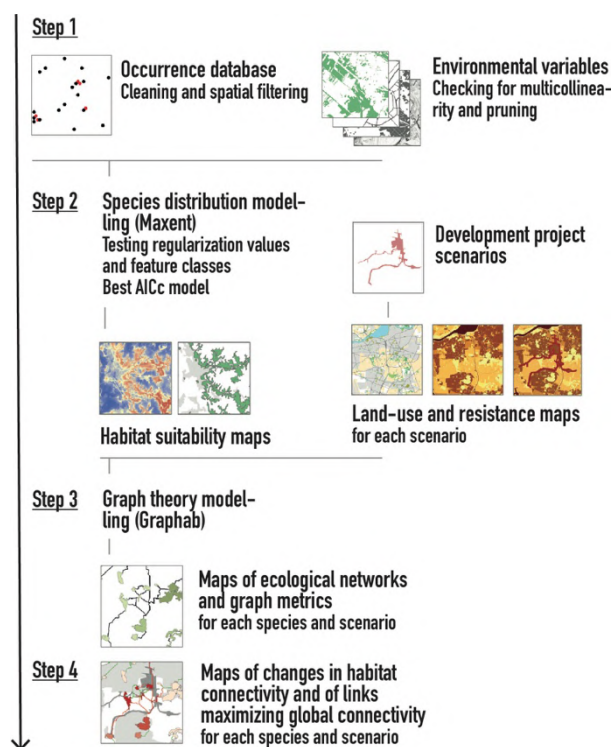


Fig. 31 Methodological framework applied to evaluate potential change in each species' habitat connectivity after a development project scenario. Step 1: collecting and preparing input data; step 2: identifying habitat patches (Maxent); step 3: designing links between patches and analyzing habitat connectivity; step 4: quantifying project impacts on habitat connectivity and identifying links for maintaining connectivity.

—Environmental data used to identify suitable habitats

Habitat variables and slope (derived from the topography) were extracted from available national databases, i.e. forests, hedges, bushes, moor, heathland, tree plantations, hydrography and transport network are taken from BD TOPO®, topography from RGE ALTI® provided by the French National Geographical Institute (IGN), crop areas and pastures from the French Record of Agricultural Plots (RPG), and urban areas, sports and leisure facilities, urban and airport from European Urban Atlas provided by the Global Monitoring for Environment Security project. In line with the literature, we selected twelve categories expected to be *a priori* the most relevant to the habitat preferences (ecological and biological requirements) of the red squirrel (Adren and Delin, 1994; Wauters *et al.*,

2010; Dylewski *et al.*, 2016; Fey *et al.*, 2016; Hämäläinen *et al.*, 2018) and the Eurasian badger (Dondina *et al.*, 2016; O'Brien *et al.*, 2016; Bouniol, 2017). These environmental variables were categorized (Table 3 in Supplementary material, on page 69) and converted into a 5 m-resolution raster map using ArcGIS 10 (Environmental Systems Research Institute, Inc.). For each variable and raster generated, a value was attributed to each cell corresponding to the closest distance between the centroid of the cell and the nearest patch of the habitat variable. We identified collinearity and estimated the importance of the effect of multicollinearity among explanatory variables. We used a stepwise approach to calculate variance inflation factor for each variable. We identified collinearity and estimated the extent of the effect of multicollinearity among explanatory variables with the variance inflation factors (VIF) obtained using the r-squared value of the regression of a given variable against all other explanatory variables. In a stepwise approach, we calculated a VIF for each variable, removed the variable with the highest value and recalculated all VIF values for the new set of variables, until all values were below the threshold (VIF < 10; *usdm* package; Naimi *et al.*, 2014).

—Step 1 : identifying habitat patches based on species distribution modelling

A maximum entropy modelling approach was implemented, on a large scale (1,240 km²; Fig. 32), to predict species habitat suitability using *Maxent*, version 3.4.1, to look for the combination of environmental variables that best explains the distribution of species occurrences (Phillips *et al.*, 2006; Elith *et al.*, 2011). This method is little sensitive to sample size and can generate species response curves to environmental factors (Pearson *et al.*, 2007).

Collaborative databases such as LPO contain observations from different sources or made near urban areas and roads. This sampling bias, called "road-map effect" (Crisp *et al.*, 2001), weakens model performance and results (Kramer-Schadt *et al.*, 2013; Beck *et al.*, 2014). To prevent geographical sampling bias, we therefore implemented a bias file with the package *dismo* (Hijmans *et al.*, 2017; Team, 2017), calculating a kernel density estimate

of sampling effort across the study area. To avoid issues with spatial autocorrelation (*i.e.* observations recorded at different times from the same location), some occurrence data were removed via spatial filtering, *i.e.* a procedure for removing spatially clustered points using the *SDMtoolbox* (Brown, Bennett, *et al.*, 2017). The rarefying distances were selected according to each species' expected occurrence within this study area: 1.5 to 2 red squirrel individuals per hectare to obtain a mean density of individuals consistent with an urban and suburban context (Chapuis and Marnet, 2006; Rézouki *et al.*, 2014) and 2 Eurasian badger individuals per km², given that Eurasian badger density can range from 4 individuals per km² in favorable environments (*i.e.* Monts d'Or and Yzeron Valley) to less than 1 in the East Lyon plain (Bouniol, 2017; Malèvre, 2017) (Fig. 32).

In *Maxent*, choice of the feature classes can impact types and shapes of the response curves. Recent research suggests that species-specific tuning of *Maxent* models can improve their performance (Morales *et al.*, 2017). Models based on fine-tuned *Maxent* settings generally discriminate better than those based on default settings (Fan *et al.*, 2018). Here, a series of *Maxent* models was implemented with a variety of user-defined settings (*i.e.* feature classes and regularization multipliers), using software package *ENMEval* (Muscarella *et al.*, 2014). A model prediction was generated for each combination of feature class and regularization multiplier settings (31 feature classes × 10 regularization multipliers = 310 models), and the most parsimonious and optimal model was selected based on the corrected Akaike Information Criterion (AIC_c) (Lobo *et al.*, 2008; Galante *et al.*, 2018) from the unpartitioned dataset.

Models were trained on a random selection of 75% of occurrences and then tested on the remaining 25% to determine the predictive performance of the model. For each training partition, 10 replicates were run (bootstrapping) and the results averaged. Other features were set by default, with a maximum of 2,000 iterations. The outputs of each model were mapped using logistic outputs with continuous probabilities ranging from 0 to 1 (Merow *et al.*, 2013).

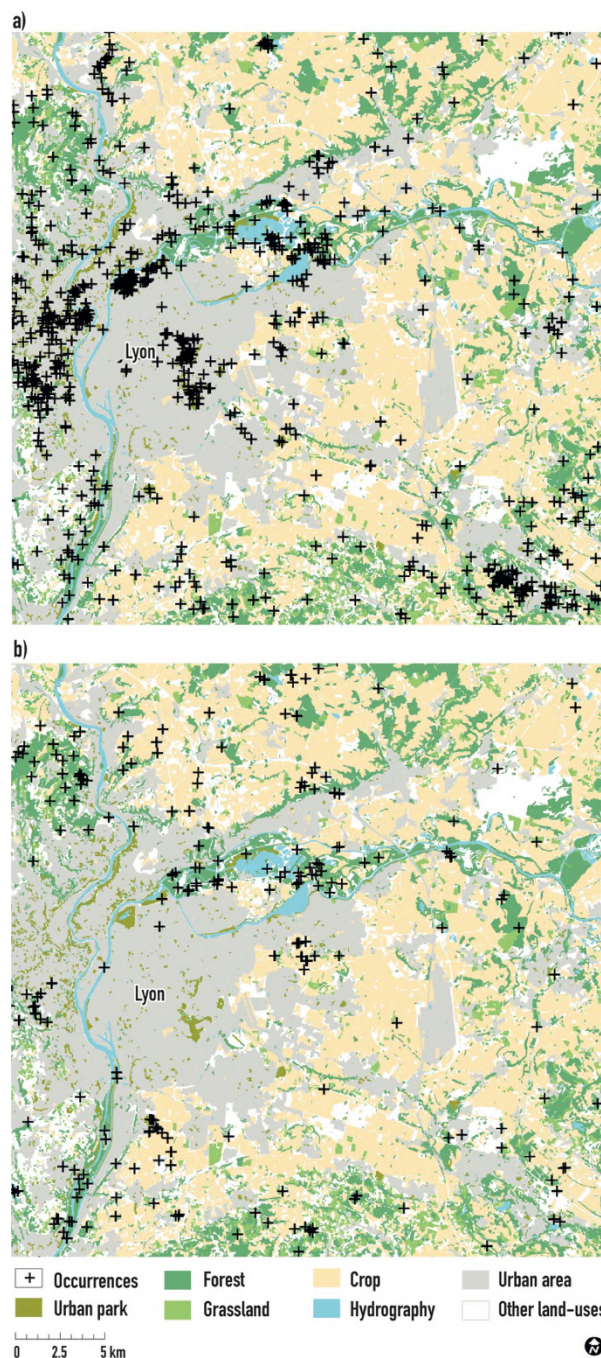


Fig. 32. Land-use map of the study area. Distribution of occurrence points (black cross) for a) red squirrel and b) Eurasian badger (from www.faune-ain.org, extracted 18.01.2018, www.faune-rhone.org, extracted 06.11.2017, and www.faune-isere.org, extracted 13.11.2017). Background map: BD Topo et RPG IGN®.

The performances of final models were evaluated using the true skill statistic (TSS) (Allouche *et al.*, 2006), Cohen's kappa (Monserud and Leemans, 1992) and AUC (Area Under the receiver operating Curve) (Baldwin, 2009). A prediction no better than random gives an AUC value of 0.5, while an AUC value close to 1 indicates the highest possible model performance. The TSS ranges from -1 to 1, where 0-0.4 = poor, 0.4-0.5 = fair, 0.5-0.7 = good, 0.7-0.85 = very good, 0.85-0.9 = excellent, 0.9-1 = almost perfect to perfect. The Cohen's Kappa max statistic corrects the overall accuracy of model predictions by the accuracy expected to occur by chance and ranges from -1 to +1, where +1 indicates perfect agreement and negative values or values close to zero indicate a performance no better than random. The relative contribution of each environmental variable to the model was assessed using a jackknife procedure. This approach excludes one variable at a time when running the model and provides information on the performance of each variable in the model in terms of how important each variable is at explaining the species distribution and how much unique information each variable provides.

Finally, habitat patches were derived from the threshold selection method available in *Maxent*: maximum training sensitivity plus specificity (MaxTSS), which has been shown to produce highly accurate predictions (Jiménez-Valverde and Lobo, 2007; Liu *et al.*, 2013). We used the mean logistic threshold value from the 15 runs. The minimum area of habitat patches is based on species home range as described in the literature corresponding to 0.5 ha (Wauters *et al.*, 1994; Bouniol, 2017).

—Step 2 : connectivity and node importance analysis

A graph theory approach was used to evaluate habitat connectivity (Pascual-Hortal and Saura, 2006; Foltête, Clauzel, Vuidel, *et al.*, 2012). Links between patches were generated with *Graphab* software version 2.2 (Foltête, Clauzel and Vuidel, 2012), using a least-cost path (LCP) based on landscape matrix permeability (Dale and Fortin, 2010; Rayfield *et al.*, 2010; Etherington and Holland, 2013). The least-cost path is the path of least resistance between two patches from the edge of one patch to the nearest edge of another patch through

the matrix (Zeller *et al.*, 2012). It represents the shortest functional connection between habitat patches (Adriaensen *et al.*, 2003), which produces the most accurate connectivity estimates (Simpkins *et al.*, 2018). Six resistance values were attributed to the different landscape classes depending on the ability of the species to cross into and survive within them, regardless of habitat suitability (Table 4 in [Supplementary material](#), on page 69): favorable, suitable, neutral, unfavorable, highly unfavorable or barrier to animal movement. Values ranged from 1 (very low resistance, *i.e.* habitat patches from *Maxent* output and other landscape elements) to 10,000 (barrier), with four intermediate classes (50, 100, 400 and 800).

A land-use map was converted into a 5 m-resolution raster map to consider hedges, streams or paths. This map of the initial situation provided a baseline for assessing the impact on habitat connectivity. For the purposes of computing the connectivity index and selecting the most likely inter-patch connections, habitat connectivity took into account a maximum cumulative dispersal distance (cost distance) related to mid- and long-term metapopulation dynamics and gene flow. A threshold of 5,000 m and 2,000 m was chosen for the red squirrel (Wauters *et al.*, 2010; Avon *et al.*, 2014) and the Eurasian badger (Delahay *et al.*, 2000; Do Linh San, 2002; Macdonald and Barrett, 2005), respectively. The thresholded links showed which patches were currently connected (*i.e.* formed a network "component"). We converted the Euclidean maximum dispersal distance to cost-distance: a linear regression was performed with *Graphab* between the values of distances from all the links of the graph. The distances of 5,000 m for the red squirrel and 2,000 m for the Eurasian badger were converted into 32,061 and 6,644 cost units, respectively.

Rao *et al.* (2018) recommended that a reasonable scale should be considered when measuring the influence of development projects on habitat connectivity. Here, unlike the scale used for *Maxent* (1,240 km²), we restricted our connectivity analysis according to the spatial configuration of the landscape graph and to the dispersal capacity of the focal species (Huang, He, *et al.*, 2018), *i.e.* to 6 km either side of the development project (144 km²), a

scale that is beyond the maximum dispersal distance of both studied species (2 km and 5 km).

Habitat connectivity was calculated using the Probability of Connectivity index (*PC*; Eq. 1) proposed by Saura and Pascual-Hortal (2007), a combined measure of habitat amount and connectivity. *PC* is defined as ‘the probability that two animals randomly placed within the landscape fall into habitat areas that are reachable from each other’, varies between 0 and 1 and is defined as follows.

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

where n is the total number of patches, and a_i and a_j are attributes of nodes i and j . Here, the attribute of the node corresponds to patch area and A represents the total landscape area. The product probability of a path (where a path is made up of a set of steps in which no patch is visited more than once) is the product of all the p_{ij} belonging to each step in that path. P_{ij}^* is defined as the maximum product probability of all possible paths between patches i and j (including single-step paths). If patches i and j are close enough, the maximum probability path will be simply the step (direct movement) between patches i and j ($p_{ij}^* = p_{ij}$). If patches i and j are more distant, the “best” (maximum probability) path would probably comprise several steps through intermediate stepping stone patches yielding $p_{ij}^* > p_{ij}$ (Saura and Pascual-Hortal, 2007). Here, the probability of connection between two patches was based on the least-cost distance between these two patches.

Least-cost distance corresponds to the accumulated cost along the least-cost path and was transformed into probability of connection between patches i and j using a decreasing exponential function as shown in Eq. 2.

$$(2) p_{ij} = e^{-\alpha d_{ij}}$$

where α is a cost distance-decay coefficient: α is usually set so that $p_{ij}=0.5$ for the median or mean dispersal distance of the focal species, or $p_{ij}=0.05$ for the maximal distance dispersal (Saura and Pascual-Hortal, 2007), as here.

To indicate the local contribution of each patch to the global *PC* index, we used the local metric of interaction flux *IF* (Eq. 3) (Sahraoui *et al.*, 2017).

$$(3) IF_i = \sum_{j=1}^n a_i a_j e^{-\alpha d_{ij}}$$

The links were ranked according to their contribution to overall habitat connectivity, following the link removal method described in Saura and Rubio (2010).

—Step 3 : Changes of habitat connectivity considering development project

Habitat connectivity for the two species was assessed on the smaller scale (144 km²) before and after the development project to model where ecological connectivity may be lost or reduced (Farrell *et al.*, 2018). A resistance cost of 800 (highly unfavorable to animal movement but not a barrier) was applied to the area concerned by the project (161 ha, termed the “footprint” of the project). The development project impact on habitat connectivity ΔX_p was defined as the relative difference in graph metrics before and after the development project (Eq. 4):

$$(4) \Delta X_p = \frac{X_{bp} - X_{ap}}{X_{ap}} \times 100$$

where X_{bp} and X_{ap} are the landscape metrics before and after the development project, respectively. Several landscape graph metrics were calculated to describe habitat network characteristics: number and mean size of graph components (ha), number and mean size of habitat patches (ha) and overall and local habitat connectivity (*PC* and *IF*).

—Step 4 : Identification of links to reconnect in priority

We determined which links, potentially disconnected by the development project, should be reconnected in priority, *i.e.* which one could improve global connectivity the most if restored (Foltête *et al.*, 2014). It is possible to make a systematic search using the *gtest* command in *Graphab*. This stepwise procedure allows the user to more precisely identify conservation issues from existing habitats patches non-affected by the

development project. The procedure removed from the graph the concerned links (in red on [Fig. 35b, d](#)) and then iteratively added the links that maximize the *PC* metric.

Results

—Species distribution modelling

Models for both species fitted the data well, with AUCs > 0.80, TSS > 0.66 and Cohen's Kappa max > 0.69 ([Table 1](#)). Several environmental variables contributed to explaining the distribution of the species in the study area (>3% of total contribution; [Table 1](#)). For both species, forest areas showed the greatest contribution to habitat suitability models (59.6% for the red squirrel and 36.5% for the Eurasian badger), followed by crop areas, hedges and bushes and discontinuous urban fabric for the red squirrel, and by discontinuous urban fabric, slope and tree plantations for the Eurasian badger. Jack-knife tests on the variables yielded the same results ([Fig. 33](#)).

Based on the habitat suitability map, we identified 1,024 and 1,122 habitat patches for the red squirrel and the Eurasian badger, respectively ([Fig. 34](#)). Total area of suitable habitats amounted to approximately 262 km² for the red squirrel and 199 km² for the Eurasian badger.

—Habitat connectivity analysis

Landscape graphs were based on 157 links for the red squirrel and 106 links for the European badger, grouped in 5 and 9 separate components, respectively ([Fig. 34](#)).

The overall connectivity *PC* was 2.89×10^{-3} for the red squirrel and 1.66×10^{-3} for the Eurasian badger ([Table 2](#)). The local metric of interaction flux *IF*

indicated that many patches significantly contributed to the connectivity of the initial network. The habitat patches with a high contribution were nodes with a large patch size (the criterion considered as a proxy for demographic potential) and/or with a central position that linked them to several other patches in the network.

—Project impact on habitat connectivity

The development project led to a decrease in *PC* (–6.8% and –1.8% respectively for the red squirrel and the Eurasian badger) and an increase in the number of graph components (+60.0% and +17.6% respectively) by eliminating links for both species ([Table 2](#); [Fig. 35](#)). It removed 12 links for the red squirrel (–7.6%; in red on [Fig. 35b](#)) vs. 14 links for the Eurasian badger (–13.2%; in red on [Fig. 35d](#)). Some links that strongly contributed to overall habitat connectivity were removed, in particular for the red squirrel (*i.e.* L1, L2 and L3 in [Fig. 35b](#)).

The number of habitat patches decreased by –3.3% (two patches were lost) for the Eurasian badger, while for the red squirrel only mean patch size decreased (–2.0%). The average decrease in *IF* value for the habitat patches was –11.5% for the red squirrel and –17.7% for the Eurasian badger, with a maximum of –100% where the patch was lost (*i.e.* P1 and P2 in [Fig. 35d](#)). Other habitat patches showed an over 75% decrease in *IF* value (*i.e.* P2 in [Fig. 35b](#)) or a 50% decrease (*i.e.* P3 and P4 in [Fig. 35b](#); P3 in [Fig. 35d](#)). The maps of the variation in *IF* for each node ([Fig. 35b, d](#)) indicated that the potential impact was higher when a single component of the graph was divided into several components (*i.e.* C1, C2, C3 and C4 in [Fig. 35b](#) for the red squirrel, and C1, C2 and C3 in [Fig. 35d](#) for the Eurasian badger), or when patch size was substantially reduced (see below).

Table 1 Model statistics and relative contribution of environmental variables (>3% of total contribution) to explaining species distribution of the red squirrel and the Eurasian badger in the study area. The table shows mean values (\pm SD) of the 15 replicates.

		Red squirrel	Eurasian badger
Model statistics	AUC training	0.801 \pm 0.012	0.883 \pm 0.012
	AUC test	0.800 \pm 0.014	0.800 \pm 0.038
	TSS	0.701 \pm 0.026	0.662 \pm 0.036
	Kappa max	0.704 \pm 0.019	0.687 \pm 0.028
Relative contribution of environmental variables	Forest areas	59.6%	36.5%
	Crop areas	12.4%	5.2%
	Discontinuous urban fabric	4.8%	9.8%
	Main transport network	3.7%	6.0%
	Slope		7.7%
	Tree plantations		6.4%
	Densely built-up urban areas		5.7%
	Hydrography		5.1%
	Hedges and bushes	5.0%	
	Urban parks		5.0%
	Pasture		4.2%
	Moors and heathlands		6.3%

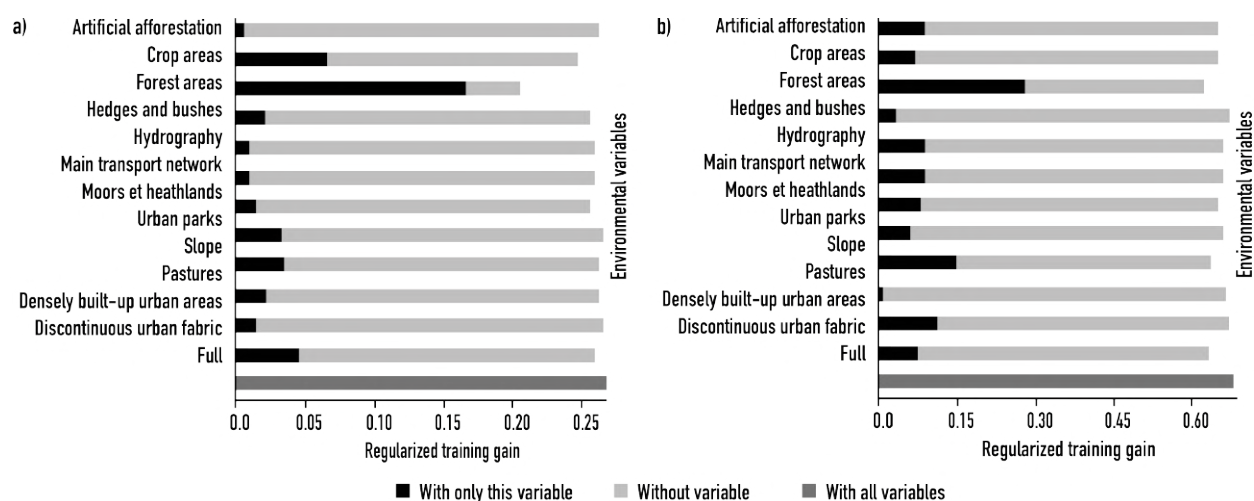
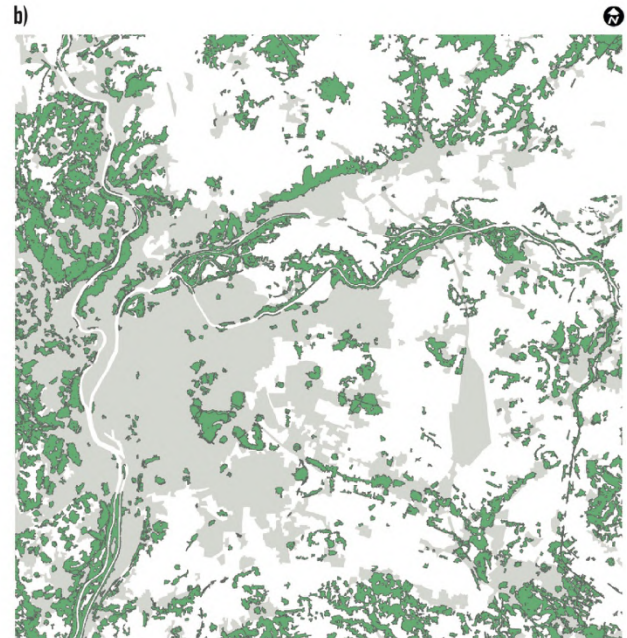
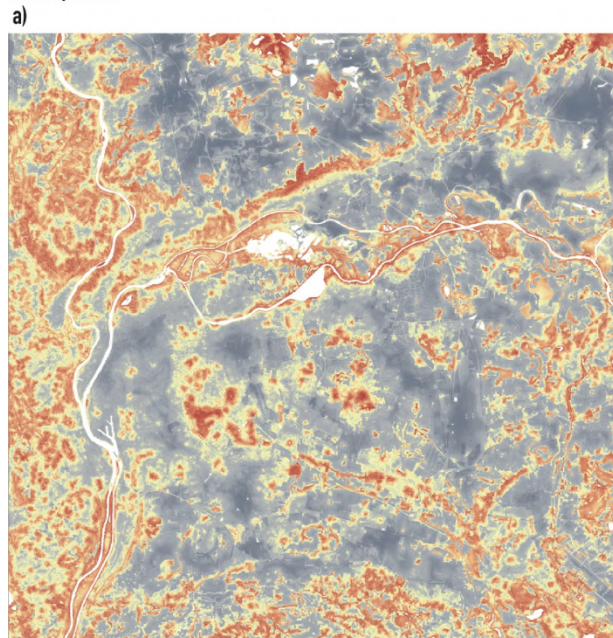


Fig. 33 Results of jackknife tests showing the contribution of each environmental variable to the models for the red squirrel (a) and the Eurasian badger (b), evaluated as regularized training gain. Black bars indicate how the models perform with a given variable versus a full model.

Red squirrel



Eurasian badger

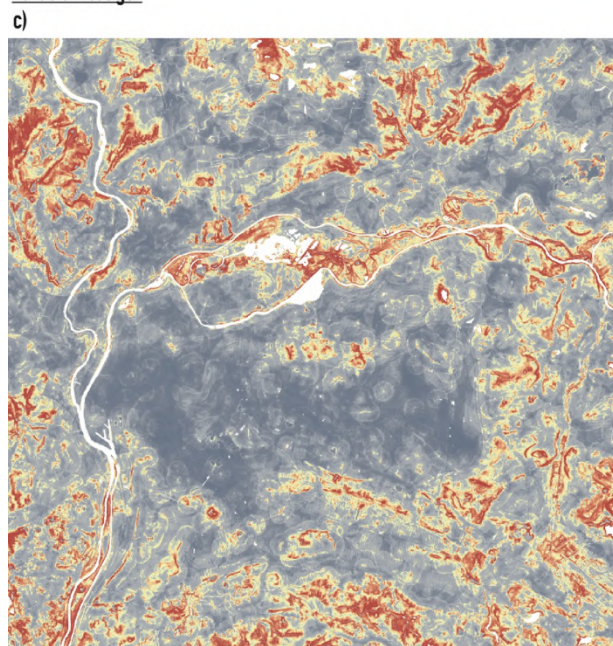


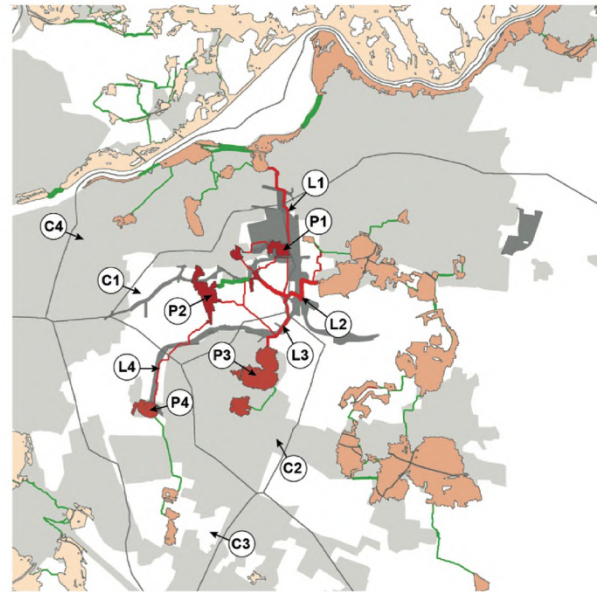
Fig. 34 Habitat suitability maps on a large scale (1,240 km²) from Maxent (a, c) and resulting binary maps of habitat/non-habitat patches (b, d) for the red squirrel (a, b) and the Eurasian badger (c, d). Connectivity analysis was carried out on a smaller scale (144 km²) focused on the development project.

Red squirrel

a)



b)



Eurasian badger

c)



d)

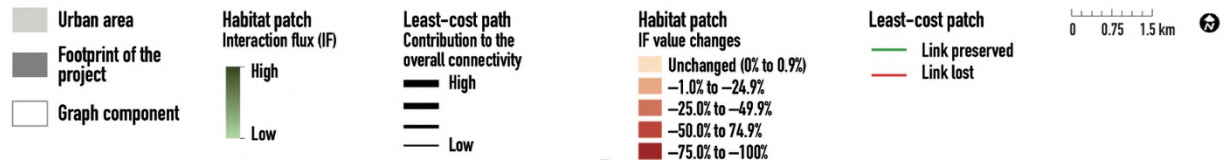
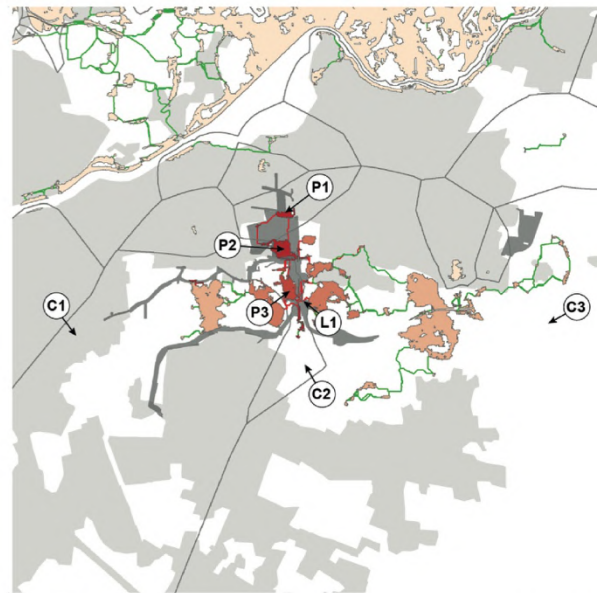


Fig. 35. Landscape graph of the immediate project area (144 km²) showing 1) interaction flux IF of each habitat patch and contribution to the overall connectivity of each link before the development project (a, c), and 2) changes in interaction flux IF of each habitat patch and changes in link structure (link preserved or lost) before and after the development project (b, d)

for the red squirrel (a, b) and the Eurasian badger (c, b). Items labeled with the letters correspond to links (L_i), habitat patches (P_i) and components (C_i).

Table 2 Assessment of the potential impact of the development project on landscape graph metrics, before and after the development project (X_{bp} and X_{ap} , respectively).

Graph characteristics	Red squirrel			Eurasian badger		
	X_{bp}	X_{ap}	Variation	X_{bp}	X_{bp}	Variation
Number of graph components	5	8	+60.0%	17	20	+17.6%
Mean size of graph components in ha (min-max)	1,972 (10 – 7,115)	1,644 (10 – 5,355)	-16.6%	1,096 (11 – 6,119)	821 (11 – 3,782)	-25.1%
Number of habitat patches	80	80	0.0%	60	58	-3.3%
Mean size of habitat patches in ha (min-max)	14.83 (0.52 – 362.28)	14.54 (0.52 – 362,28)	-2.0%	10.69 (0.51 – 336.31)	10.61 (0.51 – 336.31)	-0.7%
Number of links	157	145	-7.6%	106	92	-13.2%
<i>PC</i>	2.97×10^{-3}	2.78×10^{-3}	-6.8%	1.64×10^{-3}	1.61×10^{-3}	-1.8%

—Identification of links to reconnect in priority

The stepwise search for the first 10 links whose reconnection maximizes the *PC* index yielded Fig. 36, in which the first five links maximizing the most habitat connectivity were identified (Fig. 36a,c). The increase in *PC* index value following link restoration revealed that the first link restored had a very high contribution to global connectivity gain, and 83.6% of the maximum gain was reached with the 10 new links for the red squirrel and 90.1% for the Eurasian badger (Fig. 36b,d). The *PC* index value did not increase any more after the fifth new link addition, meaning that only the previous links added, and especially the first one, was sufficient to restore global connectivity.

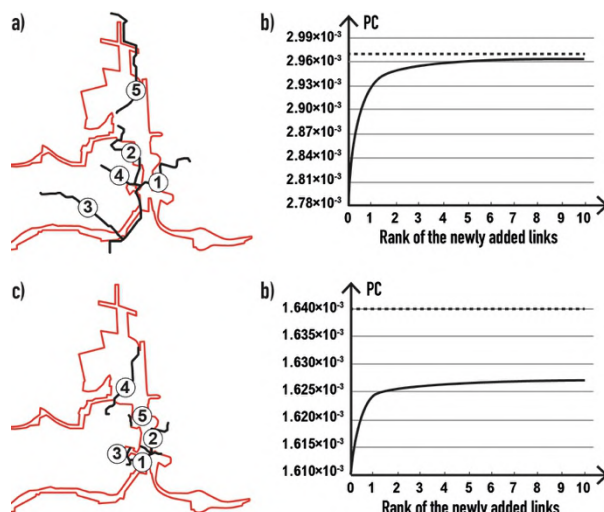


Fig. 36 Location of five links maximizing habitat connectivity for the red squirrel (a) and the Eurasian badger (c). The curves show the gain resulting from the addition of each new link for the red squirrel (b) and the Eurasian badger (d) [see method for details]. The dotted line (b, d) corresponds to the initial *PC* value.

Discussion

We developed a method combining two modelling approaches accessible to environmental consultants and researchers, that would quantify potential loss of the landscape connectivity, so as to provide input to the first part of the mitigation hierarchy in EIA [Bigard *et al.*, 2017]. Our results show the importance of habitat patches and least-cost paths

for overall habitat connectivity, crucial to the survival of species. The approach should enable decision-makers to identify key landscape zones where species live or move, like hedges, forests or grasslands, to be preserved in the long term through avoidance and minimization measures. Each step of the methodological framework is discussed below, as well as the limits and possible alternatives of the approach.

—Habitat patch identification and connectivity analysis

The terms “habitat suitability” and “ability to disperse” are often used interchangeably. For instance, Dufлот *et al.* (2018) and Rödder *et al.* (2016) proposed using SDM-derived maps to calculate a species-specific landscape resistance surface. In this paper, we consider that the movement of species during dispersal is not always subject to the same rules as habitat selection [Ziółkowska *et al.*, 2012; Keeley *et al.*, 2017]. Expert-informed resistance maps can thus be an appropriate means of assessing resistance [Krosby *et al.*, 2015]. However, this requires good knowledge of the ecology of the species, *i.e.* an expert-based and empirically derived resistance matrix [Zeller *et al.*, 2012; Reed *et al.*, 2017]. Here, this condition was satisfied since the red squirrel and the Eurasian badger are both well-documented species.

The *Maxent*-derived habitat patches and least-cost paths were presented to a group of experts from local NGOs to obtain an external opinion different from that of local stakeholders. They confirmed our findings based on their knowledge of the study area and the species. However, the goal here was not to qualitatively validate the model outputs. Expert knowledge can usefully be included, for example, to improve species range predictions [Merow *et al.*, 2017], or to qualitatively validate the output maps and response curves from several SDMs [Le Roux *et al.*, 2017]. But expert input also has limitations, introducing subjectivity that reduces method reproducibility [Rayfield *et al.*, 2010]. Looking at the occurrences only outside habitat patches for the red squirrel, it can be seen that 23.4% of occurrences were recorded less than 20 m from modelled LCPs (least-cost paths), with 75.1% less than 200 m away. For the Eurasian badger, the

same pattern was observed, with 16.7% and 83.3% of recorded occurrences respectively. Thus, the LCPs did not exactly represent where the species is likely to move through the landscape. Kool *et al.* (2013) and Simpkins *et al.* (2018) suggested testing models with empirical field data, but this analysis shows that it is not easy to observe the corresponding paths in the field. This is because the LCP is only one of many possible paths (actually the shortest one), unlike least-cost corridors (LCC), which represent all viable paths (Avon and Bergès, 2016). Identifying LCPs and LCCs is easier in an area containing a great diversity of land uses that are more or less suitable to species movement (*i.e.* with higher spatial variation of ecological conditions). In our study area, the high percentage of agricultural land could complicate our analysis, but the density of hedgerows strongly influenced the design of LCPs.

—Estimation of development project impact on habitat connectivity and links to reconnect in priority to implement mitigation or attenuation strategies

The impact assessment method was based on the interaction flux (IF) for habitat patches and on the contribution to the PC for links (Fig. 35a,c). The results show that the spatial extent of the development project leaves many habitat patches isolated in the western part of the red squirrel's habitat network. The links between the northern and eastern areas were lost (respectively L1 and L2 in Fig. 35b). The loss of L1 may be explained by the removal of a stepping stone habitat (P1 in Fig. 35b) crucial to the movement of species. Other southward links (L2, L3 and L4 in Fig. 35b) were also lost because of the construction of public transport lanes and the interchange with the national road, which represent a barrier for the species. For the Eurasian badger, the only area where animals can disperse was lost (L1 in Fig. 35d), isolating several habitat patches in the western part of the eastern sector (C1 and C2 in Fig. 35d). These changes may affect landscape structure and have a direct impact on the functional habitat connectivity that is vital to the survival of these two terrestrial mammals. On the other hand, the construction of a car park in the eastern sector did not affect habitat connectivity for either species.

Our results highlight the conservation challenges related to habitat fragmentation and isolation. Planners and designers' reflections must consider which links to reconnect in priority (Fig. 36) to prioritize and localize restoration efforts. The impacts revealed on habitat patches and links could be used to preserve ecological connectivity at the project scale (Duflot *et al.*, 2018) defining mitigation (and, possibly, also adaptation) strategies at finer scale. To decrease the intensity of the potential impact, the development project must integrate landscape elements favoring the movement of sensitive species among habitat patches (Dalang and Hersperger, 2012). This may involve creating small developments explicitly linking two existing patches, *i.e.* hedgerows, underground or overhead wildlife crossing structures (respectively, for the Eurasian badger and the red squirrel) between two patches (Dondina *et al.*, 2016; De Montis *et al.*, 2018), or scattered elements (hedgerows or small wooded patches) which modify matrix permeability and act as stepping stones (Ernst, 2014). However, even if all links maximizing the PC index are restored, the initial PC value could not be reached since the total habitat area may have decreased, which was the case for the Eurasian badger (Fig. 36d).

—Limitations and alternatives to the methodological framework

To identify habitat patches with *Maxent*, the main limitation of the proposed methodology is that it requires a set of species occurrence data covering large areas to increase the accuracy and power of species distribution models. Using species records in the process has advantages for interactions between stakeholders, but the exact location of occurrence data is not systematically publicly available. This can hinder environmental consultants carrying out environmental impact assessments. Using a habitat-oriented approach based on expert opinions or literature is one alternative (Avon and Bergès, 2016; Mimet *et al.*, 2016; Sahraoui *et al.*, 2017). This approach has the advantage of making the ecological network visible and understandable to all the territory's stakeholders. However, this is not species-specific and thus not appropriate for addressing conservation issues

involving particularly endangered or emblematic species [Ziótkowska *et al.*, 2012].

Results from a landscape graph can vary significantly depending on data sources, data detail level, knowledge of the ecology of the species, or parameters used. Pereira *et al.* [2010] recommended testing cost ranges to evaluate the sensitivity of connectivity measures to cost values. However, another recent paper pointed out that connectivity estimates are rather robust to uncertainty in selected cost values, unlike other sources of error, *i.e.* number of land use represented, spatial resolution or misclassification of edges between landscape classes [Simpkins *et al.*, 2017]. Thus, it would be interesting to develop a collaborative database that identifies the elements of the landscape that facilitate species movement (ponds, low walls, wildlife crossings), or breaks in continuity (fences, obstacles) that cannot be detected by photo-interpretation.

Many habitat patches at the study area border had very high *IF* values (*e.g.* in the north; [Fig. 35a,c](#)), probably because of their attributes (areas). Other small habitat patches located at the border of the study area (*i.e.* in the west for the Eurasian badger; [Fig. 35c](#)) had very little importance for connectivity. However, their importance may be underestimated due to the fact that the land outside the study area was not considered, a well-known problem in spatial analysis [Gil-Tena *et al.*, 2014; Avon and Bergès, 2016]. It might be interesting to expand the study area, but caution would be required. Since the *PC* value depends on the total study area and on the average weight of each habitat patch, increasing the size of the study area could lead to a fairly low *PC* variation, unless particularly crucial nodes or connections are identified in the full graph.

Finally, other types of relationship between the probability of dispersion and distance between patches *i* and *j* (see Eq. 2 [Step 2 : connectivity and node importance analysis](#) on page 59) could be proposed, for example flat-tailed dispersal kernel, as proposed by some authors [Nathan *et al.*, 2008] to better account for long-distance dispersal events. Furthermore, note that *PC* index is only one of the existing methods to calculate habitat connectivity. Topological methods might also be used to

evaluate the functional complexity of a landscape [Papadimitriou, 2013]. For example, ultrametric distances can help distinguish the relative contribution of each landscape function to the overall complexity of landscape functions in order to create maps of landscape complexity.

Conclusion

The development scenario requires finding ways to model ecological processes and functioning [Pereira *et al.*, 2010]. Our study shows that combining modelling methods can improve potential environmental impact assessment, providing relevant information for the mitigation process. This is a first step toward applying the method to dimension avoidance and minimization measures. Our methodological framework can also improve the design of the development project to increase its environmental efficiency. A similar step-by-step method can be developed in the design phase to re-evaluate the residual impacts in a meaningful way. This method would evaluate the effectiveness of avoidance or mitigation measures in terms of habitat connectivity and resize them if necessary. Finally, if ecological equivalence is not reached at the end of the project design process, our method can also help planners, designers and decision-makers in choosing land where compensation measures can be implemented to reach no net loss of habitat connectivity. In conclusion, our methodology provides a useful tool for EIA studies supporting different land-use planning stakeholders. The insights on habitat connectivity offered by this method, including freeware available to all practitioners, will be valuable input to 1) decision-makers and project designers applying the mitigation hierarchy to protect biodiversity and 2) environmental authorities assessing whether development projects will have irreversible effects on the species concerned.

Supplementary material

Table 3 *Environmental variables used to model foraging habitat distribution (10 m-resolution raster map)*

Metric type	Environmental variables	Land-cover classes	Range	Sources
Land cover (natural habitats)	Distance to forest (m)	Broadleaved, coniferous, mixed, trees outside forest	0.0 – 1,764.0	BD TOPO®
	Distance to pasture (m)		0.0 – 6,225.1	RPG
	Distance to hedge and bush (m)		0.0 – 1,328.8	BD TOPO®
	Distance to moor and heathland (m)		0.0 – 6,290.6	BD TOPO®
	Distance to artificial tree plantations (m)	Vineyards, poplar grove and fruit trees	0.0 – 8,018.6	BD TOPO®
Land cover (other land uses)	Distance to agricultural area (m)	Permanent crops	0.0 – 5,467.7	RPG
	Distance to densely built-up urban area (m)	Continuous urban fabric, discontinuous medium-density urban fabric and industrial units	0.0 – 2,046.3	European Urban Atlas
	Distance to discontinuous urban fabric area (m)	Discontinuous medium-density urban fabric and discontinuous low-density urban fabric	0.0 – 2,895.6	European Urban Atlas
	Distance to urban park (m)	Green urban areas	0.0 – 4,920.0	European Urban Atlas
	Distance to transport network (m)	Main roads, main railways and high-speed railways	0.0 – 3,114.5	BD TOPO®
	Distance to water (m)	Water bodies and courses	0.0 – 2,277.5	BD TOPO®
Topographic	Slope (degrees)		0.0 – 62.5	Derived from RGE ALTI®

Table 4 Conversion of land-use and land-cover types into resistance classes and cost values for the red squirrel and the Eurasian badger. The continuous urban fabric and the various subdivisions of the discontinuous urban fabric are distinguished by their degree of soil sealing (S.L. = sealing level), expressed in a percentage for every category.

Categories	Land-cover classes	Sources	Cost values for the red squirrel	Cost values for the Eurasian badger
Habitat patch		Derived of <i>Maxent</i> outputs	Favorable (1)	Favorable (1)
Forest, hedge and bush	Broadleaved, coniferous, mixed, trees outside forest, hedges and bushes	BD TOPO®	Favorable (1)	Favorable (1)
Moor and heathland		BD TOPO®	Suitable (50)	Suitable (50)
Crop area	Permanent crops	RPG	Neutral (100)	Suitable (50)
Pasture		RPG	Suitable (50)	Suitable (50)
Tree plantations	Vineyards, poplar grove and fruit trees	BD TOPO®	Suitable (50)	Suitable (50)
Densely built-up urban area	Continuous urban fabric (S.L. > 80%) and discontinuous medium-density urban fabric (S.L.: 50% - 80%)	European Urban Atlas	Highly unfavorable (800)	Highly unfavorable (800)
Industrial and commercial area	Industrial, commercial, public, military and private units	European Urban Atlas	Unfavorable (400)	Highly unfavorable (800)
Discontinuous urban fabric	Discontinuous medium-density urban fabric (S.L.: 30% - 50%) and discontinuous low-density urban fabric (S.L.: 10% - 30%)	European Urban Atlas	Neutral (100)	Unfavorable (400)
Sports and leisure facilities		European Urban Atlas	Neutral (100)	Neutral (100)
Urban park	Green urban areas	European Urban Atlas	Favorable (1)	Suitable (50)
Grass strip		Derived of GIS calculation (roadsides...)	Neutral (100)	Suitable (50)
Hydrography	Water bodies and courses	BD TOPO®	Barrier (10,000)	Highly unfavorable (800)
Road network	Main roads	BD TOPO®	Unfavorable (400)	Unfavorable (400)
Railway network	Main railways	BD TOPO®	Suitable (50)	Suitable (50)
Highway network	High-speed railways	BD TOPO®	Barrier (10,000)	Barrier (10,000)
Airport		European Urban Atlas	Barrier (10,000)	Barrier (10,000)
TGV network		BD TOPO®	Barrier (10,000)	Barrier (10,000)

Bilan et perspectives

Cette première partie montre l'intérêt de combiner des modèles de distribution d'espèces et basé sur la théorie des graphes dans l'évaluation des impacts potentiels des projets d'aménagement. Le cadre méthodologique proposé fournit un outil utile pour les études d'impacts dans lequel une évaluation des effets potentiels des projets est mise en œuvre. Les résultats apportent des informations pertinentes sur les enjeux de conservation. Il s'agit d'une première étape primordiale, préalable au dimensionnement des mesures d'évitement et de réduction. Les applications existantes concernent généralement de grandes infrastructures de transports linéaires et il y a encore peu d'application pour des projets plus modestes. Ce cadre constitue un élément d'appui non négligeable à la prise de décision en matière de planification de la conservation de la biodiversité à une échelle « opérationnelle » et plus générale de l'aménagement.

Dans cette étude, nous avons évalué les effets potentiels à partir d'un seul scénario correspondant à l'assiette « brute » du projet aménagé en 2012. S'il est plus aisé de comparer des fuseaux dans le cadre de grandes infrastructures de transport, nous suggérons, pour ce type de projets (développement urbain, zones de loisirs, d'activité, etc.), de comparer des scénarios sommaires, mais en ne se limitant pas seulement à l'emprise foncière. L'enjeu consiste donc à proposer différentes variantes en préservant un ou plusieurs éléments du paysage d'intérêt écologique, comme les bosquets ou boisements, les prairies, les effets de lisières, ou tout autre habitat d'espèces nécessaire au bon fonctionnement de ses cycles biologiques. La procédure systématique permise par *Graphab* par suppression et ajout itératif des liens est une approche préalable, mais il est pertinent d'également tester l'influence de la conservation de taches d'habitats dans la comparaison des scénarios d'aménagement.

La démarche peut être appliquée aussi bien à la biodiversité protégée qu'ordinaire, comme c'est le cas ici avec le Blaireau d'Europe, espèce non protégée mais indicatrice des fonctionnalités

écologiques pour la moyenne faune terrestre. Cependant, les espèces dites « parapluies » ne permettant pas toujours à elles seules de rendre compte de l'ensemble de la biodiversité, les espèces communes sont tout aussi indispensables dans la compréhension et l'évaluation du fonctionnement des écosystèmes.

Nous noterons que l'approche espèce par espèce (*species-specific*) peut être un frein dans le développement de la démarche du fait du temps nécessaire et donc des coûts engendrés selon les projets. Ce frein peut provenir des maîtres d'ouvrage qui ne se sentent pas encore investis de la mission de préservation de la biodiversité qui va souvent, à très court terme, à l'encontre de leurs intérêts financiers. Pour compenser cela, les bureaux d'études et l'autorité environnementale se doivent donc d'être exigeants en la matière. L'enjeu est important, puisque nous venons de démontrer les bénéfices que peut engendrer l'usage de la modélisation lors de la phase d'évitement, étape importante pour s'assurer de la non-perte nette de biodiversité.

Enfin, notre méthode nécessite d'utiliser des données de présence couvrant des étendues relativement importantes (*i.e.* pouvant atteindre plusieurs kilomètres autour des sites de projet). L'utilisation de ces données d'inventaires présente de nombreux avantages mais l'accès aux bases de données collaboratives n'est pas toujours facile. Nous préconisons en recours aux acteurs l'utilisation d'une approche orientée vers l'habitat basée sur des opinions d'experts ou la littérature existante.

Ce cadre méthodologique doit ensuite être étendu au dimensionnement des mesures réductrices et compensatoires. Aussi, d'autres défis doivent être relevés comme celui de prendre en compte la dimension temporelle et les pertes intermédiaires, ce que nous faisons dans le troisième chapitre [Comment améliorer l'application de la séquence ERC en tenant compte des dimensions spatiales et temporelles de la biodiversité ?](#), page suivante.

Chapitre 3

Comment améliorer l'application de la séquence ERC en tenant compte des dimensions spatiales et temporelles de la biodiversité ?

— Préambule (page [73](#))

— Résumé étendu (page [74](#))

— *Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment* (page [76](#))

— Bilan et perspectives (page [94](#))



Préambule

L'intégration des fonctionnalités écologiques dans la conception des projets et donc à l'ensemble de la séquence ERC est inévitable pour atteindre l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité. Aujourd'hui, les méthodes employées sont encore lacunaires et rien ne garantit que les emplacements choisis des mesures d'évitement, de réduction comme de compensation offrent le plus de gains écologiques.

Aussi, l'enjeu des pertes intermédiaires n'est guère abordé dans les études mais pourtant omniprésent. Certains processus sont assez rapides comme le développement d'une prairie, mais d'autres sont beaucoup plus longs comme celle des arbres qui sont susceptibles de devenir favorables à la biodiversité après un certain temps variant de quelques années à quelques décennies selon les cas. La prise en compte de cette dimension temporelle est primordiale puisqu'elle facilite la réduction des pertes intermédiaires dues au décalage temporel entre les impacts et les gains issues des actions écologiques.

Pour répondre à ces enjeux, nous proposons de compléter le cadre méthodologique amorcée dans la partie précédente ([Comment évaluer les impacts potentiels d'un projet d'aménagement sur les fonctionnalités écologiques ?](#), page 49), dans le cadre d'un projet « opérationnel » ([Fig. 37](#)).

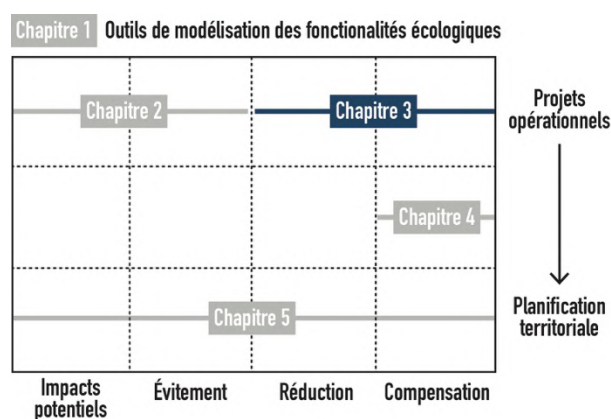


Fig. 37 Lien entre ce chapitre et les étapes de la séquence Éviter-Réduire-Compenser ainsi que les échelles spatiales d'application. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Ce chapitre est composé, d'un résumé étendu en français (ci-dessous), du travail produit en anglais et publié en mai 2019 dans la revue *Journal of Environmental Management* ([Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment](#), on page 76) et d'un bilan spécifique (page 94).

Résumé

Cadre méthodologique

L'objectif est d'identifier où et comment réduire et compenser *in situ* les impacts du projet pour tendre au maximum vers l'équivalence écologique (*i.e.* vers l'absence de perte nette de biodiversité d'un point de vue fonctionnel). Pour cela, nous avons mis en avant les secteurs pouvant accueillir différents types de mesures écologiques tels que l'implantation d'ouvrages spécifiques (par exemple, passages à faune aériens ou souterrains) et la création ou restauration d'habitats d'espèces. L'analyse est faite à partir des gains potentiels sur la connectivité que génère chaque mesure. Ces gains sont évalués à partir de *Graphab* en testant par une approche itérative et systématique un ensemble de changements potentiels d'occupation du sol. Dans cette étude, nous avons utilisé l'indice de connectivité *EC* (*Equivalent Connectivity*; Saura *et al.*, 2011) traduisant la « disponibilité » en habitat à l'échelle du paysage.

L'analyse a été faite aussi bien à court qu'à moyen terme en dissociant pour chaque cas les coefficients de friction en fonction de l'attraction des mesures pour les espèces cibles. Pour faciliter les choix dans la conception des projets, chaque mesure est hiérarchisée par rapport aux bénéfices créée aux différents stades temporels. Cette approche permet de donner du poids à certaines mesures qualitatives comme les passages à faune qui permettent de restaurer ou d'accroître très rapidement les connectivités écologiques en attendant le développement des autres habitats en fonction de leur typologie (haies, boisements, etc.).

Pour mettre en avant l'intérêt de la méthode proposée, nous avons comparés les gains générés par

les aménagements réellement mis en œuvre dans le projet depuis 2012 à ceux localisés à partir de notre approche (en quantité et typologie équivalente⁵⁰) regroupé dans un scénario dit « optimal ».

Cas d'étude : l'aménagement du Grand Stade de Lyon

—Site d'étude et espèces cibles

Tout comme dans le chapitre précédent ([Comment évaluer les impacts potentiels d'un projet d'aménagement sur les fonctionnalités écologiques ?](#) page 49), le cas du Grand Stade de Lyon, inauguré en 2012 sur la commune de Décines (Rhône, France), est site support du cadre méthodologique proposé. Pour rappel, le projet du Grand Stade se compose du stade et d'aménagements connexes pour assurer sa desserte (extension d'une ligne de tramway, création d'un échangeur avec la rocade, réaménagement d'une voirie existante, création d'une voie de bus en site propre, et aménagement d'un parking) (Fig. 40, page 79).

Nous avons étudié trois espèces de mammifères terrestres, présentes sur la zone d'étude et reconnues comme vulnérables aux pressions humaines et à la fragmentation constante des habitats : l'Écureuil roux (*Sciurus vulgaris*), le Hérisson européen (*Erinaceus europaeus*) et le Blaireau d'Eurasie (*Meles meles*). Elles relèvent un certain enjeu : le Hérisson d'Europe et l'Écureuil roux bénéficient d'une protection nationale, tandis que le Blaireau d'Europe présente un intérêt écologique assez marqué compte tenu de sa forte régression dans l'Est lyonnais (espèce patrimoniale).

Nous nous sommes principalement concentrés ici sur les étapes de réduction et de compensation pour que les différents scénarios soient comparables (voir ci-contre). L'évitement correspond à ce

qui a été conservé dans le cadre de l'aménagement du site en 2012, à savoir de grandes haies et des bosquets localisés en dehors des emprises techniques (infrastructures telles que les voiries, le stade et les parkings). En dehors de ces éléments paysagers et écologiques, le projet du Grand Stade a affecté un système de prairies (pâtures), une bande boisée et un espace en friche⁵¹. Différentes mesures ont ainsi été ciblées et mises en œuvre : création de prairies, de bosquets, de haies fonctionnelles⁵² et aménagement d'ouvrage en faveur de la faune.

Nous avons ainsi réalisé une analyse rétrospective à partir de ces mesures écologiques et identifié un scénario « optimal » à partir des aménagements qui maximisent le plus la métrique *EC*, aussi bien à court qu'à moyen terme. Pour que notre analyse soit comparable, nous avons considéré dans le scénario optimal des mesures à quantité et typologie égale à ce qui a été réalisé en 2012 (en surface pour les aménagements surfaciques – prairies et bosquets –, en mètre linéaire pour les haies et en nombre pour les passages à faune).

—Synthèse des résultats

L'analyse comparative entre les prospections des bénéfices issus des aménagements réalisés en 2012 et ceux issues du scénario « optimal » a donné des résultats très concluants, montrant l'intérêt de notre démarche et de l'usage des outils de modélisation (Fig. 47).

Premièrement, il ressort de cette étude que les mesures d'évitement et de réduction, prises une à une, ne suffisent jamais pour garantir l'absence de perte nette de connectivité. Pour les espèces cibles, les gains sont plus importants dès lors que l'on combine plusieurs types de mesures ensemble

⁵⁰ Ainsi dire, les aménagements mis en œuvre en 2012 peuvent tout ou en partie être relocalisés dans le cas où les gains engendrés selon les indices de connectivité considérés sont plus importants.

⁵¹ Éléments issus des études environnementales menées en 2011.

⁵² On entend par « haies fonctionnelles » des plantations arborives avec de larges bandes enherbées de part et d'autre (minimum 10 m de large).

(par exemple, prairies + boisements + passages à faune).

Ensuite, dans une démarche d'optimisation du processus, nous avons montré qu'une grande partie des nouvelles plantations et des passages à faune pourrait être relocalisée. Cela ne veut pas dire que les mesures réellement mises en œuvre n'engendrent aucun gain sur la connectivité, mais l'optimisation de leur emplacement permet d'accroître les gains d'écologie basés sur l'indice *EC*, en améliorant davantage la fonctionnalité des continuités écologiques. Ces gains ont augmenté de

21% (+1,19 ha⁵³) pour l'Écureuil roux, de 48% (+0,21 ha) le Blaireau d'Europe et de 8% (+3,39 ha) pour le Hérisson européen. Cela est particulièrement marqué à court terme, à un moment crucial où les nouvelles plantations ne sont pas encore réellement attractives et favorables aux espèces visées (Fig. 47).

L'intégralité de ce travail est présentée dans la partie suivante [*Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment.*](#)

⁵³ Variation de l'indice *EC*, exprimé en ha.

Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment

Article publié dans la revue *Journal of Environmental Management* — Mai 2019

Journal of Environmental Management 243 (2019) 340–349



Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Journal of Environmental Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jenvman



Research article

Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment



Simon Tarabon^{a,b,*}, Laurent Bergès^c, Thierry Dutoit^b, Francis Isselin-Nondedeu^{b,d}

^a Soberco Environnement, Chemin de Taffignon, 69630 Chaponost, France

^b Institut Méditerranéen de Biodiversité et Ecologie, UMR CNRS-IRD, Avignon Université, Aix-Marseille Université, IUT d'Avignon, 337 chemin des Meinajariés, Site Agroparc BP 61207, 84911, Avignon, cedex 09, France

^c Université Grenoble Alpes, Irstea, UR LESSEM, 2, rue de la papeterie, BP 76, 38402 Saint-Martin-d'Hères, Cedex, France

^d Département Aménagement et Environnement École Polytechnique de l'Université de Tours, UMR CNRS 7324 CITERES 33-35 Allée Ferdinand de Lesseps, 37200, Tours, France

Introduction

Preserving biodiversity is a major concern where landscapes are changing rapidly, especially due to urbanization (Antrop, 2004). Urban sprawl, city growth and conurbations are important factors that degrade habitats and fragment landscapes. Such fragmentation and habitat loss have been established as major causes of biodiversity decline over the last decades (Maxwell *et al.*, 2016). If urban expansion continues at the current rate, more than 70% of all species concerned will be impacted by 2030 in countries with low levels of urban regulation and planning (Huang, McDonald, *et al.*, 2018). This highlights the importance of environmental planning to limit threats to biodiversity. Regulations in the most industrialized countries impose an environmental impact assessment (EIA) to limit the potential impacts of development projects on the environment and on biodiversity (Bezombes *et al.*, 2017). Environmental policies typically define a goal of *no net loss* (NNL), or sometimes of *net gain*, of biodiversity to be achieved through the mitigation hierarchy. The NNL principle refers to a baseline situation (Maron *et al.*, 2018), generally the initial state of the environment before the development project.

Avoidance, reduction and offsetting measures are used to reach this goal. These actions (such as ecosystem restoration) provide biodiversity gains that are supposed to be equivalent to the biodiversity losses from development impacts. Mitigation measures are usually performed *in situ* for reduction and elsewhere for offsetting by means of habitat restoration or the management of “ecologically important areas”, defined as sites containing populations of very vulnerable species (Arlidge *et al.*, 2018). However, offsetting is often much easier in theory than in practice, which makes applying the NNL principle challenging (Quétier *et al.*, 2014). The answer is for all projects to promote impact avoidance and reduction, for instance by selecting an alternative development site or by as far as possible preserving natural habitats and reducing impacts on both species and ecosystem functions (Phalan *et al.*, 2018). For example, two existing habitats can be reconnected in the landscape by planting hedgerows and constructing underground

or overhead wildlife crossings (De Montis *et al.*, 2018). Ultimately, biodiversity gains resulting from the whole mitigation hierarchy should compensate for biodiversity losses both in quality and in quantity (Bezombes *et al.*, 2017).

Ecological equivalence is calculated based on the ratio between ecological gains and losses, and is part of *environmental impact assessment* (EIA) (Gonçalves *et al.*, 2015). Many different assessment methods are used worldwide, but most are accused of not adequately taking into consideration the different scales of biodiversity functioning and the effects of development projects at the landscape scale (Bergsten and Zetterberg, 2013; Bigard *et al.*, 2017). Any landscape element, such as a habitat patch or an ecological corridor, needs to be considered as an integral part of a wider functional network whose integrity allows individuals to move and to exchange genes, and finally populations to survive (Kiesecker *et al.*, 2010). Thus, insufficient consideration of landscape connectivity can lead to irreversible effects on biodiversity (Tallis *et al.*, 2015). Habitat connectivity *sensu* Saura *et al.* (2011) (*i.e.* the ‘amount of reachable habitat’ concept) is a response to the need to conserve biodiversity in the face of habitat loss and fragmentation (Martensen *et al.*, 2017).

A better understanding of how species are distributed and how they use the different landscape elements is therefore required to improve assessment of the potential impacts of development projects and to evaluate the effects of mitigation measures. This can be achieved notably by using species distribution models (SDMs) and landscape connectivity analysis. SDMs relate species distribution records to environmental data and can be used to produce maps of suitable habitats (Elith, Graham, *et al.*, 2006). Therefore they are increasingly applied to prioritize areas for conservation (Bosso *et al.*, 2018) and support conservation decision-making (Guillera-Aroita *et al.*, 2015). Landscape connectivity analysis uses graph-based approaches to map habitat networks and assess habitat connectivity. This method has recently been applied in land-use planning for habitat

prioritization and connectivity improvement (Clauzel *et al.*, 2018; Foltête, 2018). In addition, a recently-developed methodological framework combining SDM and spatial graphs has improved assessment of the environmental impacts of development projects, valuable input to decision-making (Dufлот *et al.*, 2018; Tarabon, Berges, *et al.*, 2019). However, although the latter study strongly recommended that the framework be applied to implement appropriate avoidance and reduction measures, this has not yet followed. Such modelling approaches need to be thorough to fully cover all the steps in the mitigation hierarchy, from re-evaluating residual impacts in a meaningful way to dimensioning mitigation measures.

In the EIA context, understanding the spatio-temporal dynamics of biodiversity is crucial to obtaining reliable predictions that can guide decision-making. Predictions of biodiversity losses and gains are subject to some uncertainty, despite the implementation of the offset ratio (Moilanen *et al.*, 2009), in particular because during the project design process, benefits to the species from the mitigation measures are usually considered in the short term (ST; generally between 3 and 5 years). However, many naturalist surveys actually report a loss of biodiversity during the first years following development projects (see for example Fig. 38). It is well known that plantations like hedgerows only increase landscape connectivity for terrestrial mammal species in the medium term (MT), particularly when they are well-developed, wide and continuous (Dondina *et al.*, 2016).

The aims of this study were 1) to quantify the overall impact of a development project on the functioning of an ecological network, and 2) to assess the ecological gains at landscape scale that result from the avoidance and reduction measures. For this purpose, we combined species distribution modelling and landscape graphs using *Maxent* and *Graphab* software and presence points of three mammal species. This methodological framework was intended to help us choose the best locations for new habitat patches that would enhance landscape connectivity for the studied species.

We studied three terrestrial mammals presents in suburban areas, recognized as vulnerable to human pressures and to increasing habitat fragmentation (see references below).

We considered these three species as key indicators of suburban biodiversity, *i.e.* their mere presence indicates the probable presence of many other species that are characteristic of suburban habitats. The three species studied were (1) the Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758), an indicator species of well-preserved woodland and forest in the landscape (Adren and Delin, 1994; Avon and Bergès, 2016) but fairly sensitive to urban development (Tannier *et al.*, 2016); (2) the Eurasian badger (*Meles meles* L. 1758), widely recognized as particularly sensitive to habitat loss and to the disruption of connectivity (Bani *et al.*, 2002) and whose populations are either threatened or in decline in the study area (Malèvre, 2017b); and (3) the European hedgehog (*Erinaceus europaeus* L. 1758), adapted to both urban and suburban environments but highly affected by human activities and road development, which have decreased the hedgehog's range area (Ceballos and Ehrlich, 2002) and exposed it to risk from traffic collisions (van de Poel *et al.*, 2015).



Fig. 38 Illustration, in the case of the new stadium of Lyon, of the development of trees few years after planting. ©Tarabon, 2018.

Methods

—Study site

The study area is located in the suburbs of Lyon, France. The urban and suburban landscapes have been modified since 2012 by a 161-ha project for a new stadium and its associated developments: extension of a tramway line, creation of an interchange with a national road, construction of public transport lanes and restructuring of an existing street. The city decided to invest in major sports facilities of regional or national stature, in line with the European ambitions of Lyon and its region.

To counterbalance potential impacts on the environment, as an avoidance measure (AM), some small forest patches (5.9 ha) located within the project footprint were preserved. In addition, specific reduction measures (RM) were implemented: plantation of small forest patches of over 0.5 ha, plantation of 8 ha of 10 meters-wide multi-strata hedgerows (herbs, shrubs and tree layers; Fig. 39), and construction of four wildlife crossings (Fig. 40). Plantations were identified in 2018 using a field-based approach to discriminate plantations too close to disturbance zones (e.g. recreational and tourist areas).

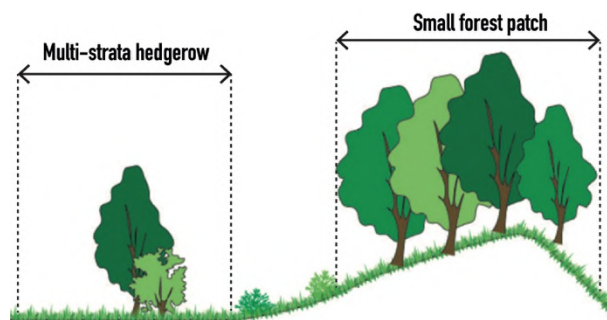


Fig. 39. Principle of multi-strata hedgerows and small forest patches planted. Tarabon et al., IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

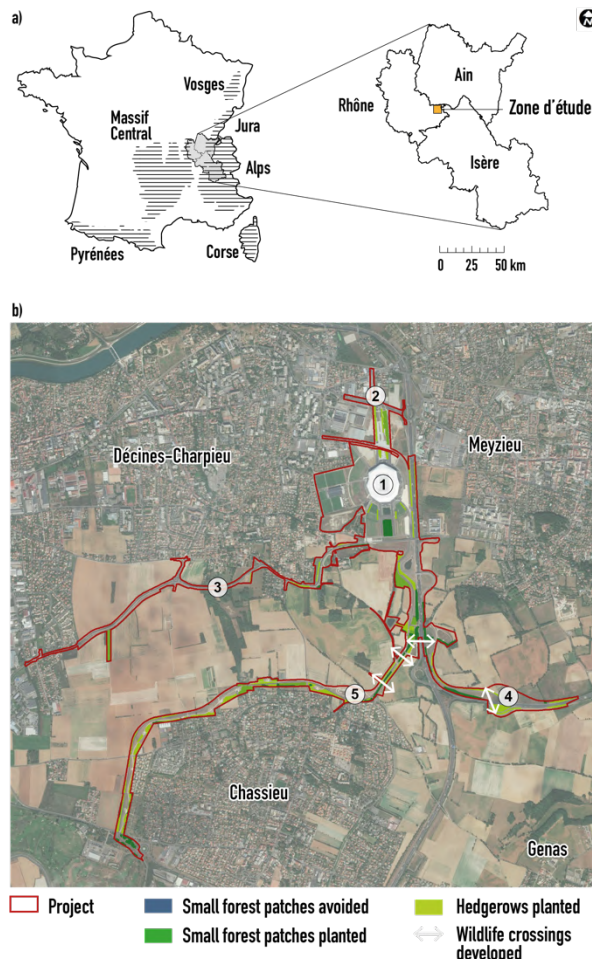


Fig. 40. A): Location of the study area at the national and regional scale. B) Aerial view of the new stadium and its associated developments (1: New stadium, 2: Extension of the tramway line, 3: Development of existing street, 4: Creation of interchange with national road, 5: Construction of public transport lanes) with specific avoidance and reduction measures. Tarabon et al., IMBE-CITERES-Soberco Environnement. Background map: Esri.

—Identifying habitat patches with species distribution modelling

We used maximum entropy modelling *Maxent* version 3.4.1 (Phillips *et al.*, 2006; Elith *et al.*, 2011) to identify suitable habitats for each studied species and to create a species habitat suitability index (I) across the wider study area (1,240 km²; see Fig. 41), to ensure that results would be more robust and less sensitive to sample size.

Occurrence data on the red squirrel, the Eurasian badger and the European hedgehog were obtained from non-governmental organization (NGO) databases created by the League for the Protection of Birds (LPO Ain, Rhône and Isère sections). The surveys feeding the database were conducted by trained observers (naturalist NGOs, managers of natural areas and other partners) between 2000 and 2011 and every observation (by camera trapping or visual observation) was validated by local experts from the LPO. The databases had 793, 231 and 357 occurrence records for the red squirrel, the Eurasian badger and the European hedgehog, respectively (Fig. 41). To avoid geographical sampling bias in these occurrence data, we implemented a bias file with the package *dismo* (Hijmans *et al.*, 2017), calculating a kernel density estimate of sampling effort across the study area. This was required because collaborative databases such as LPO contain observations from different sources or made near urban areas and roads.

Habitat variables and slope (derived from the topography) were extracted from available national databases: BD TOPO® and RGE ALTI® provided by the French National Geographical Institute (IGN), the French Record of Agricultural Plots (RPG) and European Urban Atlas provided by the Global Monitoring for Environment Security project. In line with the literature, we selected twelve categories expected *a priori* to be the most relevant to the habitat preferences (ecological and biological

requirements) of the species. These environmental variables were categorized (see Table 3 in Supplementary material of the previous chapter) and converted into a 5 m-resolution raster map using ArcGIS 10 (Environmental Systems Research Institute, Inc.). For each variable and raster generated (except for the slope), a value was attributed to each cell corresponding to the closest distance between the centroid of the cell and the nearest patch of the habitat variable. We identified collinearity and estimated the extent of the effect of multicollinearity among explanatory variables with the variance inflation factors (VIF) obtained using the *r-squared* value of the regression of a given variable against all other explanatory variables. In a step-wise approach, we calculated a VIF for each variable, removed the variable with the highest value and recalculated all VIF values for the new set of variables, until all values were below the threshold (VIF < 10; *usdm* package; Naimi *et al.*, 2014).

The *Maxent* model were presented in —Step 1 : identifying habitat patches based on species distribution modelling on page 57 in the previous chapter. The parameters are the same in this chapter.

Finally, the resulting I map was used to define suitable habitat patches as derived from the threshold selection method available in *Maxent*: maximum training sensitivity plus specificity (MaxTSS). This method has been shown to produce highly accurate predictions (Jiménez-Valverde and Lobo, 2007; Liu *et al.*, 2013). We used the mean logistic threshold value from the 15 runs. Then, the habitat patch outputs were selected using a minimum area to account for the home-range size of the species, which eliminated habitat patches too small to permanently support individuals. A threshold of 0.5 ha was chosen for the red squirrel (Wauters *et al.*, 1994) and the Eurasian badger (Bouniol, 2017) and 0.1 ha for the European hedgehog (Morris, 1988).

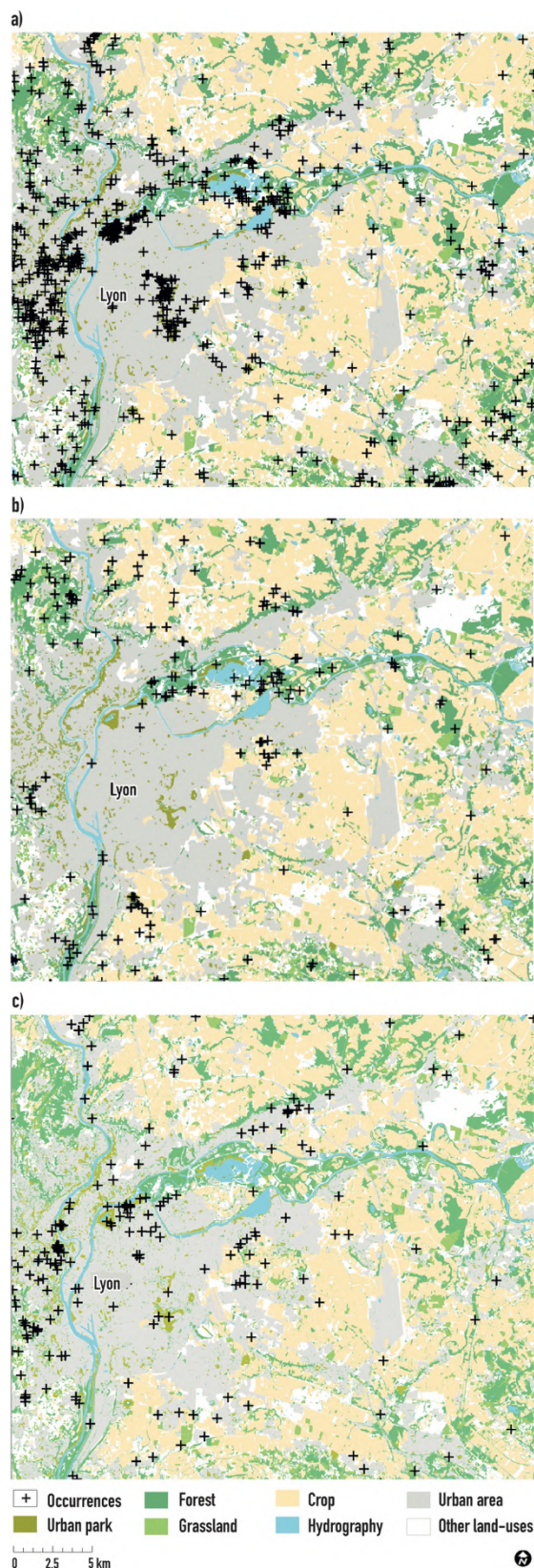


Fig. 41 Distribution of occurrence points (black cross) for the red squirrel (a), the Eurasian badger (b) and the European hedgehog (c) [from www.faune-ain.org, extracted 18.01.2018, www.faune-rhone.org, extracted 06.11.2017, and www.faune-isere.org, extracted 13.11.2017]. Tarabon et al., IMBE-CITERES-Soberco Environnement. Background map : BD Topo and RPG IGN®.

—Connectivity analysis

Landscape graph analyses were used to evaluate habitat connectivity (Pascual-Hortal and Saura, 2006; Galpern et al., 2011; Foltête, Clauzel, Vuidel, et al., 2012). Habitat connectivity was calculated using the Equivalent Connectivity (EC; Eq. 5) index proposed by Saura et al. (2011), a combined measure of habitat amount and connectivity derived from the Probability of Connectivity index (PC; Saura and Pascual-Hortal, 2007), which is defined as ‘the probability that two animals randomly placed within the landscape fall into habitat areas that are reachable from each other’:

$$(5) EC = \sqrt{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i a_j p_{ij}^*}$$

where n is the total number of patches, and a_i and a_j are attributes of nodes i and j . Habitat patch attributes can be defined in many ways (Saura and Rubio, 2010). Here, connectivity models were improved by integrating habitat patch quality from the habitat suitability Index (I) value (Minor and Urban, 2007; Decout et al., 2012). Thus, node attributes correspond to the quality-weighted habitat area, i.e. 1 ha of habitat amounts to 1 ha if its average I equals 1, while the same habitat area actually amounts to 0.5 ha if its average I is 0.5. p_{ij}^* is defined as the maximum product probability of all possible paths between patches i and j (including single-step paths). The product probability of a path (where a path consists of a set of steps in which no patch is visited more than once) is the product of all the p_{ij} belonging to each step in that path. If patches i and j are close enough, the maximum probability path will be simply the step (direct movement) between patches i and j ($p_{ij}^* = p_{ij}$). If patches i and j are more distant, the “best” (maximum probability) path would probably comprise several steps through intermediate stepping stone patches,

yielding $p_{ij}^* > p_{ij}$ (Saura and Pascual-Hortal, 2007). Here, the probability of connection between two patches was based on the least-cost distance between these two patches. Least-cost distance was transformed into probability of connection between patches i and j using a decreasing exponential function, as shown in Eq. 6 (Saura and Pascual-Hortal, 2007).

$$(6) p_{ij} = e^{-\alpha d_{ij}}$$

where α is a cost distance-decay coefficient: α is usually set so that $p_{ij} = 0.5$ for the median or mean dispersal distance of the focal species, or $p_{ij} = 0.05$ for the maximum distance dispersal (Saura and Pascual-Hortal, 2007), as here.

Moreover, to ensure comparability, EC index is compared with the sum of area S weighted by average quality.

Links between patches were generated with *Graphab* software, version 2.2 (Foltête, Clauzel and Vuidel, 2012) [see <http://thema.univ-fcomte.fr/productions/graphab/>], using a least-cost path (LCP) based on landscape matrix permeability (Minor and Urban, 2007; Dale and Fortin, 2010; Rayfield *et al.*, 2010; Etherington and Holland, 2013). The least-cost path is the path of least resistance between two patches (Zeller *et al.*, 2012). It represents the shortest functional connection between habitat patches (Adriaensen *et al.*, 2003) and is currently the method most commonly used to produce connectivity estimates (Simpkins *et al.*, 2018). Six resistance values were attributed to the different landscape classes according to species' ability to cross into and survive within them, regardless of habitat suitability: highly suitable, suitable, neutral, unfavorable, highly unfavorable or barrier to animal movement (Mimet *et al.*, 2016). Values ranged from 1 (very low resistance, *i.e.* habitat patches from *Maxent* output and other landscape elements) to 10,000 (barrier), with four intermediate classes (50, 100, 400 and 800).

The linkages were defined from a land-use map converted into a 5 m-resolution raster map to consider hedgerows, streams or paths, landscape elements which are important for the dispersal of the species studied (for example, Moorhouse *et al.*, 2014). This map of the initial situation ("IS")

provided a baseline for assessing impact on habitat connectivity. The habitat connectivity index we used took into consideration a maximum cumulative dispersal distance (cost distance) related to medium- and long-term metapopulation dynamics and gene flow. Dispersal distances expressed in metric units were converted into cost units using a linear regression between link topological distance and link cost distance for all the links of the graph, following recommendations in *Graphab*. Based on the literature, we used the following distances: 5,000 m for the red squirrel (Wauters *et al.*, 2010; Avon *et al.*, 2014), 2,000 m for the Eurasian badger (Delahay *et al.*, 2000; Do Linh San, 2002; Macdonald and Barrett, 2005) and 4,000 m for the European hedgehog (Berthoud, 1978; Morris, 1984). These distances were converted into 32,061, 6,644 and 32,118 cost units, respectively.

—Assessment of connectivity gain from the different avoidance and reduction measures implemented in 2012

We applied the same framework, running *Maxent* and *Graphab* as previously described but this time based on the following scenarios: without ecological measures (*i.e.*, preliminary outline project; PO), with avoidance measure only (AM₁), with AM₁ and small forest patches planted (RM₁), with AM₁ and hedgerows planted (RM₂), with AM₁ and wildlife crossings built (RM₃), and with the full set of avoidance and reduction measures implemented (ARM₇). See [Fig. 42](#) for more details.

For the connectivity analysis, resistance values were attributed to the different land-use and land-cover (LULC) classes in the same way as for the initial state (see [Table 4](#) in [Supplementary material](#) on page 69 of the previous chapter for the red squirrel and the Eurasian badger, and the following [Table 5](#) for the European hedgehog). In each scenario tested, a given resistance cost was applied for each category of LULC ([Table 6](#)). For each scenario, the dispersal distance (cost distance) was identical to that used in the initial state. The impact of each scenario on the amount of reachable habitat ΔEC was simply defined as the relative difference between the initial EC index and the EC index of each scenario.

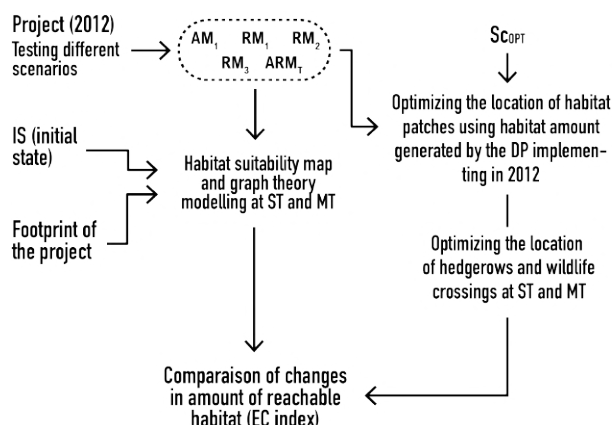


Fig. 42 Methodological framework applied in this study to evaluate changes in amount of reachable habitat between development project scenarios. The method combines the species distribution model Maxent with the landscape functional connectivity model Graphab. See text for more details about parameters used in SDM and spatial graphs, and for meaning of different scenarios. Time dimension indicated by ST and MT (short and medium term). Tarabon et al., IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

—Developing an optimal scenario

Finally, we determined an optimal scenario (SC_{OPT}) at ST and MT based on the best locations for implementation of habitat patches and reduction measures (hedgerows and wildlife crossings). For the sake of comparability with ARM_T, we considered the same habitat amount as that created in 2012 for each species, according to our short term and medium term estimates (Fig. 42): 2.04 and 6.40 ha for the red squirrel, 0.83 and 2.48 ha for the Eurasian badger, and 6.58 and 8.45 ha for the European hedgehog, respectively at ST and MT. For each species, habitat patches were located in areas with high potential for gains in amount of reachable habitat (see Fig. 48). We also considered four wildlife crossings and 5.5 ha of plantations. The reduction measures offering the highest potential gains in amount of reachable habitat were selected (see Fig. 49).

—Optimizing the location of habitat patches

To identify where new habitat patches of 0.5 ha would theoretically maximize connectivity gains, we prioritized cells by means of a cumulative patch addition process available in Graphab. The candidate cells, which have a surface area of 5,000 m², were

restricted to the development project area available for ecological development (Fig. 43). Particular attention was paid to ensuring that points representing cells were not located where there was a land-use acting as an obstacle, such as a major road (in which case the gain may be overestimated). The stepwise procedure was described in Foltête et al. (2014) and previously applied in different studies (Clauzel, Bannwarth, et al., 2015; Mimet et al., 2016). The process first computes the EC index to quantify the amount of reachable habitat in the initial state. Then, a search algorithm tests each cell by adding a virtual node to its centroid and adding new links from this node to the other existing nodes. The EC index is recomputed after each cell addition and selects the cell that most greatly increases EC. Then, the cell with the second highest contribution to increased EC is determined, and so on. At the end of the process, each cell is associated with a value corresponding to the increase in EC. Once single-species prioritization maps were obtained, the different maps were overlaid to spatialize new habitat patches of benefit to all three species. We normalized single-species maps to make them comparable, based on the Jenks method, using ArcGIS 10 (Environmental Systems Research Institute, Inc.).

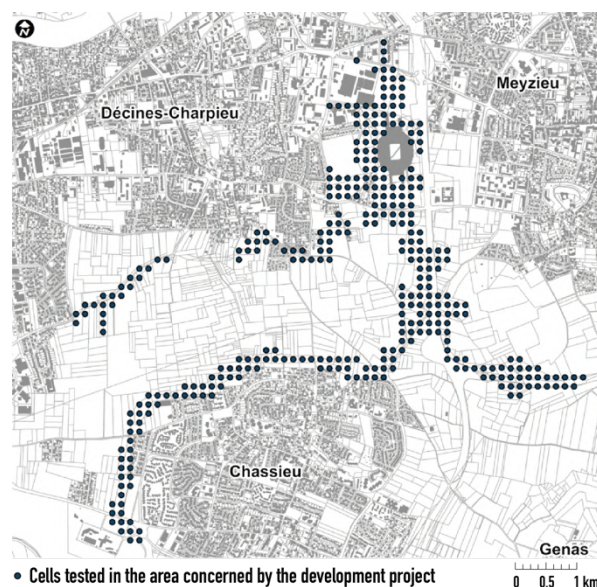


Fig. 43. Location of cells tested, using a patch addition process, within the footprint of the development project. Tarabon et al., IMBE-CITERES-Soberco Environnement. Background map: BD Parcellaire IGN®.

Table 5 Conversion of land-use and land-cover types into resistance classes and cost values for the European hedgehog. The continuous urban fabric and the various sub-divisions of the discontinuous urban fabric are distinguished by their degree of soil sealing (S.L. = sealing level), expressed in a percentage for every category.

Categories	Land-cover classes	Sources	Cost values
Habitat patch		Derived of <i>Maxent</i> outputs	Highly suitable (1)
Hedge and bush		BD TOPO®	Highly suitable (1)
Broadleaved forest		BD TOPO®	Suitable (50)
Coniferous forest		BD TOPO®	Neutral (100)
Trees outside forest		BD TOPO®	Highly suitable (1)
Moor and heathland		BD TOPO®	Highly suitable (1)
Crop area	Permanent crops	RPG	Neutral (100)
Pasture		RPG	Highly suitable (1)
Tree plantations	Vineyards, poplar grove and fruit trees	BD TOPO®	Neutral (100)
Densely built-up urban area	Continuous urban fabric (S.L. > 80%) and discontinuous medium-density urban fabric (S.L.: 50% - 80%)	European Urban Atlas	Highly unfavorable (800)
Industrial and commercial area	Industrial, commercial, public, military and private units	European Urban Atlas	Highly unfavorable (800)
Discontinuous urban fabric	Discontinuous medium-density urban fabric (S.L.: 30% - 50%) and discontinuous low-density urban fabric (S.L.: 10% - 30%)	European Urban Atlas	Suitable (50)
Sports and leisure facilities		European Urban Atlas	Neutral (100)
Urban park	Green urban areas	European Urban Atlas	Highly suitable (1)
Grass strip		Derived of GIS calculation (roadsides...)	Suitable (50)
Hydrography	Water bodies and courses	BD TOPO®	Barrier (10,000)
Road network	Main roads	BD TOPO®	Unfavorable (400)
Railway network	Main railways	BD TOPO®	Unfavorable (400)
Highway network	High-speed railways	BD TOPO®	Barrier (10,000)
Airport		European Urban Atlas	Barrier (10,000)
TGV network		BD TOPO®	Barrier (10,000)

Table 6 Conversion of LULC types into resistance classes and cost values attributed to each category of land-cover for the red squirrel, the Eurasian badger and the European hedgehog. ST and MT mean short and medium term, respectively.

Categories		Ecological function (cost values)		
		Red squirrel	Eurasian badger	European hedgehog
Buildings and main roads	ST / MT	800	800	800
Secondary roads and other public infrastructure (without development projects or ecological measures)	ST / MT	400	400	400
New small forest patches (RM ₁) and hedge-rows (RM ₂) as well as grass strips at roadsides	ST	50	50	1
	MT	1	1	1
Preserved forest patches (AM)	ST / MT	1	1	1
Wildlife crossings (RM ₃)	ST / MT	100	50	50
References	Red squirrel	Adren and Delin, 1994; Wauters <i>et al.</i> , 2010; VINCI <i>et al.</i> , 2016; Hämäläinen <i>et al.</i> , 2018b		
	Eurasian badger	Dondina <i>et al.</i> , 2016; O'Brien <i>et al.</i> , 2016; VINCI <i>et al.</i> , 2016; Bouniol, 2017		
	European hedgehog	Iorris, 1984; Driezen <i>et al.</i> , 2007; Moorhouse <i>et al.</i> , 2014		

Table 7 Model statistics and relative contribution of environmental variables (>3 % of total contribution) to explaining species distribution of the red squirrel, the Eurasian badger and the European hedgehog in the study area. The table shows mean values (\pm SD) of the 15 replicates.

		Red squirrel	Eurasian badger	European hedgehog
Model statistics	AUC training	0.801 \pm 0.012	0.883 \pm 0.012	0.865 \pm 0.013
	AUC test	0.800 \pm 0.014	0.800 \pm 0.038	0.820 \pm 0.021
	TSS	0.701 \pm 0.026	0.662 \pm 0.036	0.685 \pm 0.017
	Kappa max	0.704 \pm 0.019	0.687 \pm 0.028	0.691 \pm 0.015
Relative contribution of environmental variables	Forest areas	59.6 %	36.5 %	
	Crop areas	12.4 %	5.2 %	39.1 %
	Main transport network	3.7 %	6.0 %	16.6 %
	Tree plantations		6.4 %	8.1 %
	Hydrography		5.1 %	7.4 %
	Moors and heathlands		6.3 %	5.1 %
	Discontinuous urban fabric	4.8 %	9.8 %	4.5 %
	Pasture		4.2 %	6.0 %
	Densely built-up urban areas		5.7 %	4.5 %
	Urban parks		5.0 %	3.2 %
	Slope		7.7 %	
Hedges and bushes	5.0 %			

—Optimizing the location of hedgerows and wildlife crossings

We hypothesized that new habitat patches (from the cumulative patch addition process previously described) would be created in cells that maximized habitat connectivity, i.e. in the areas identified by black circles in Fig. 48d. For each species, the total area of habitat patches considered was equivalent to that created for ARM_T at ST and MT. Thus, under the new habitat patch maps, a similar cumulative process was developed to test a set of potential land-use changes (Mimet *et al.*, 2016), using the *landmod* command in *Graphab*. We tested 8.5 ha (20 units) of plantations, at ST and MT, and 23 wildlife crossings located throughout the footprint of the project (Fig. 44), i.e. along roadsides for hedgerows and within road infrastructures for underground or overhead wildlife crossings that did not involve species movement constraints (e.g. length) (Fagart *et al.*, 2016). Reduction measures implemented in 2012 were integrated into the analysis. The global metric EC was also considered as the criterion to maximize at each step. The ranking of the connectivity gains from each reduction measure was generalized to the three mammals by averaging EC index values at ST and MT.

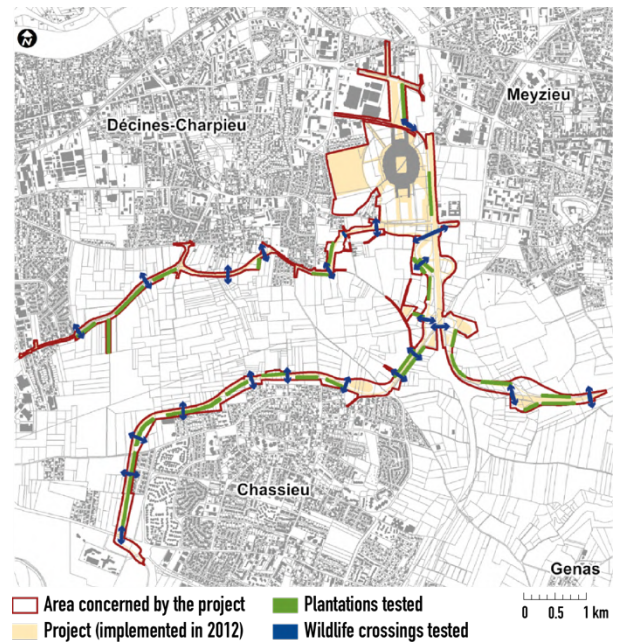


Fig. 44 Location of plantations (in green) and wildlife crossings (blue arrows) considered and tested to maximize connectivity under our approach. Tarabon *et al.*, IMBE-CITERES-Soberco Environnement. Fond de plan : BD Parcellaire IGN®

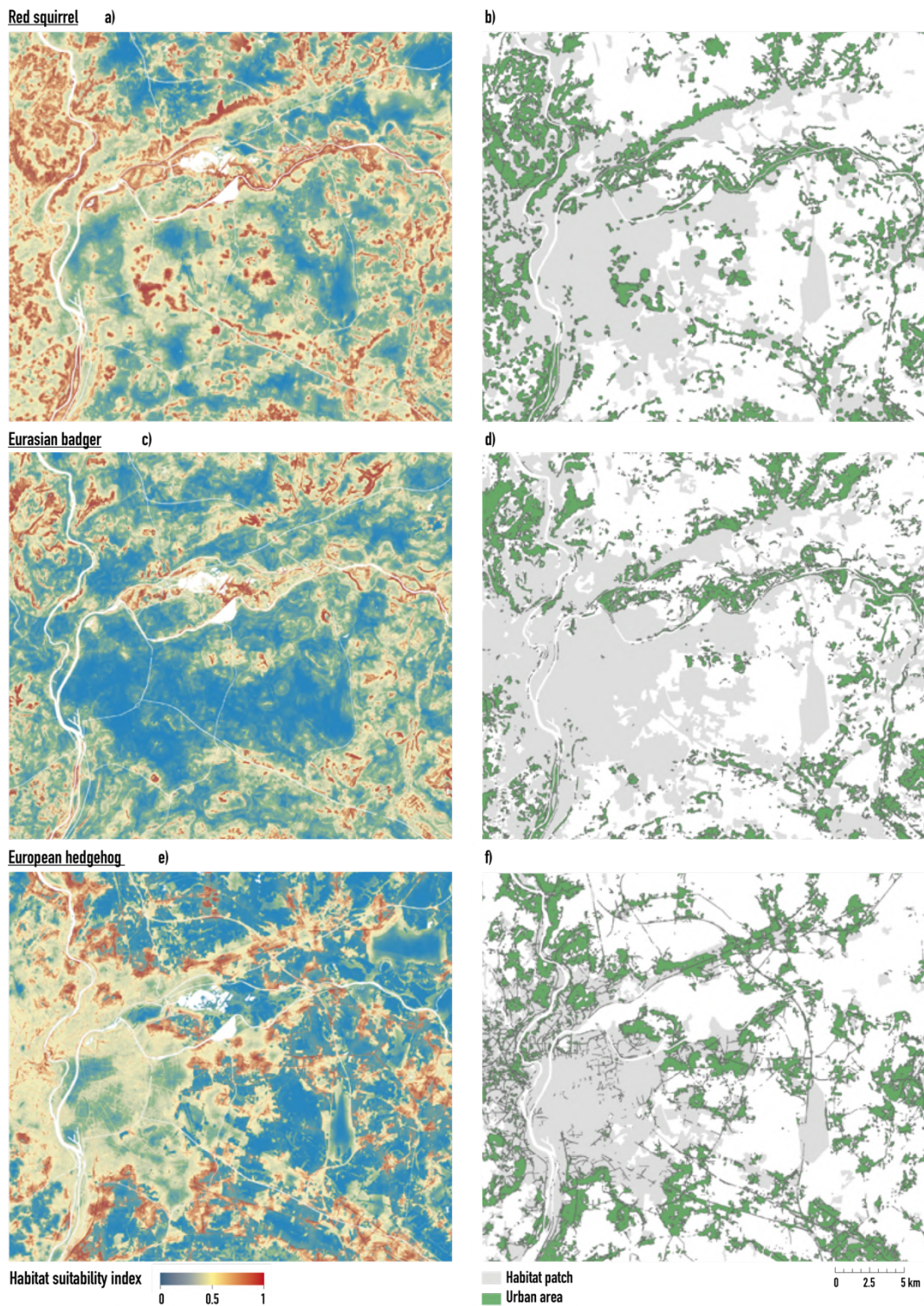


Fig. 45 Habitat suitability maps on a large scale (1,240 km²) from Maxent (a, c and e) and resulting binary maps of habitat/non-habitat patches (b, d and f) for the red squirrel (a, b), the Eurasian badger (c, d) and the European hedgehog (e, f). Connectivity analysis was carried out on a smaller scale (144 km²) focused on the development project. Tarabon et al., IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Results

—Species distribution modelling

Of the 12 input variables previously selected, none presented a collinearity problem. After the VIF process, no variables were excluded for any species. All models performed well, with AUCs > 0.80, TSS > 0.66 and Cohen's Kappa max > 0.69 (Table 7). Several environmental variables contributed to explaining the distribution of the species in the study area (see Fig. 33 on page 62 in the previous chapter and Fig. 46 below)

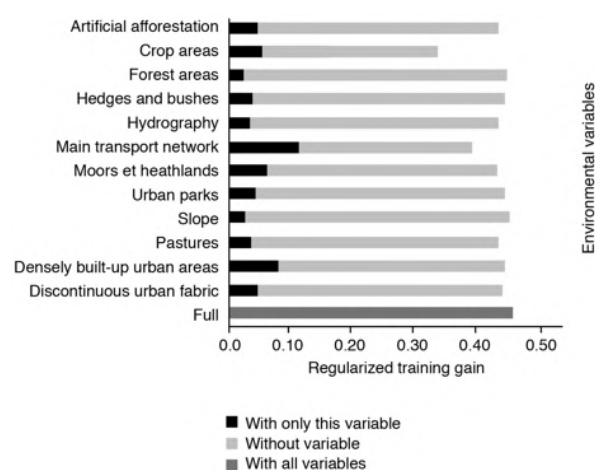


Fig. 46 Results of jackknife tests showing the contribution of each environmental variable to the models the European hedgehog, evaluated as regularized training gain. Black bars indicate how the models perform with a given variable versus a full model. S. Tarabon – IMBE 2020.

For the red squirrel and the Eurasian badger, forest areas made the greatest contribution to the models (59.6% and 36.5%, respectively) followed by crop areas, hedges and bushes and discontinuous urban fabric for the red squirrel, and by discontinuous urban fabric, slope and tree plantations for the Eurasian badger. For the European hedgehog, crop areas made the greatest contribution to the models (39.1%), followed by main transport network, tree plantations and hydrography. Jackknife tests on the variables yielded the same results (see Fig. 33 in the previous chapter for the red squirrel and the Eurasian badger, and Fig. 46 for the European hedgehog).

Based on the habitat suitability map, we identified 1,024, 1,122 and 3,595 habitat patches for the red squirrel, the Eurasian badger and the European hedgehog, respectively (Fig. 45). Total area of suitable habitats amounted to approximately 262 km² for the red squirrel, 199 km² for the Eurasian badger and 236 km² for the European hedgehog.

—Habitat connectivity analysis

A graph representing all the inter-patch links (*i.e.* complete graph) was constructed for each species and for all the scenarios described in —Connectivity analysis and —Assessment of connectivity gain from the different avoidance and reduction measures implemented in 2012. Overall connectivity *EC* in the initial situation (IS; reference value) was 333.30 ha for the red squirrel, 219.53 ha for the Eurasian badger and 519.73 ha for the European hedgehog.

For each scenario, variations in habitat area (ΔS) and in *EC* index (ΔEC) with respect to the initial situation are presented in Fig. 47. The trends were nearly identical for the 3 species, *i.e.*, 1) the avoidance measures alone (AM₁) were not enough to achieve the objective of *no net loss* (NNL) of biodiversity for habitat connectivity; 2) similarly, the reduction measures (RM₁) alone were insufficient 3) in contrast, the combination of avoidance and reduction measures (ARM₁) led to a higher gain in connectivity, still low in the short term (ST) but significant in the medium term (MT), with a net positive gain in habitat connectivity for the red squirrel and the Eurasian badger (+5.5 and +0.5 ha, respectively), but a net loss for the European hedgehog (–2.1 ha). However, although habitat area increased MT for the red squirrel (+0.8 ha), there were still distinct losses of habit area for the Eurasian badger (–4.5 ha) and the European hedgehog (–3.9 ha).

The quantitative and qualitative analysis showed lower losses when it was the *EC* index rather than the sum of habitat area *S* that was considered. The average difference, corresponding to the undervaluation of gains, amounted to 123.2 %, 89.5 % and 241.4 % for the red squirrel, the Eurasian badger and the European hedgehog, respectively

—Optimizing the location of habitat patches and reduction measures from new modelling approaches

The patch addition process highlighted the cells where habitat creation generates the highest gain in connectivity. The results are shown in Fig. 48. Then, based on the new habitats implemented for each species in areas identified by black circles in Fig. 48d, the stepwise search for the hedgerows and wildlife crossings that would maximize the EC index yielded Fig. 49.

The habitat connectivity of the optimal scenario (Sc_{OPT}) was evaluated in the short and medium

term. In terms of areas equivalent to ARM_T at ST and MT (see Fig. 47a,b,c), our optimization method performed better than ARM_T for all 3 species. At ST, the EC index gain increased by +1.19 ha, +0.21 ha and +3.39 ha for the red squirrel, the Eurasian badger and the European hedgehog, respectively. For the red squirrel and the European hedgehog, this achieved the objective of NNL regarding habitat connectivity. At MT and compared to ARM_T, EC gains were +0.68 ha, +0.09 ha and +3.15 ha for the red squirrel, the Eurasian badger and the European hedgehog, respectively, also achieving a net gain in habitat connectivity for the European hedgehog (Fig. 47).

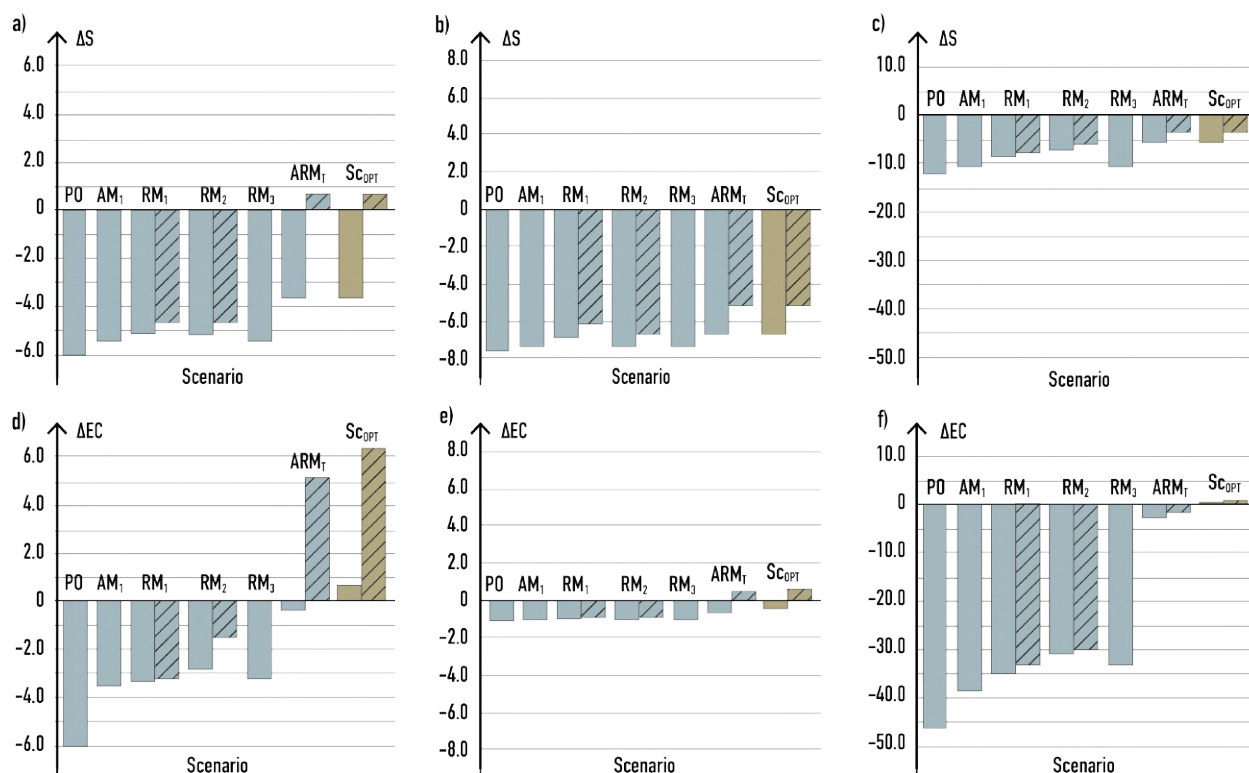


Fig. 47 Variation in habitat area (ΔS) and EC index (ΔEC) for each scenario (PO : preliminary outline project, AM₁ : Avoidance Measure 1 = small forest patches avoided, RM₁ : Reduction Measure 1 = small forest patches planted + AM₁, RM₂ : hedgerows + AM₁, RM₃ : wildlife crossings developed + AM₁, ARM_T = AM₁+RM₁+RM₂+RM₃, Sc_{OPT} : optimal scenario) compared to the initial situation for the red squirrel (a, d), the Eurasian badger (b, e) and the European hedgehog (c, f). Results at medium-term (MT) are represented with dashed lines. Tarabon et al., IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

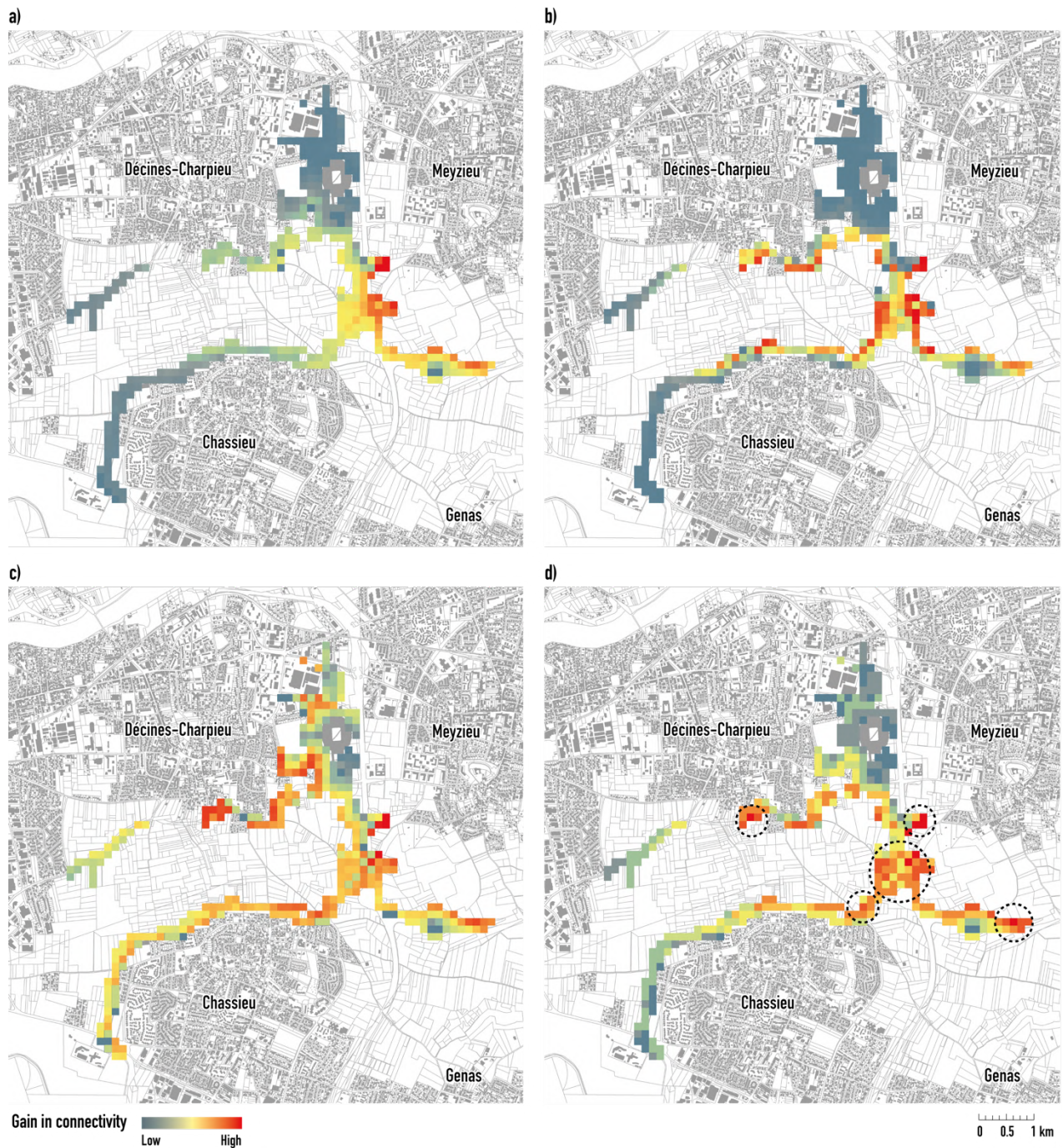


Fig. 48 Potential habitat reachability gains in terms of EC index following the creation of new habitat cells (with a habitat area of 0.5 ha) for the red squirrel (a), the Eurasian badger (b) and the European hedgehog (c). Cells were added separately, i.e. EC was recomputed after each cell addition. Single-species maps were standardized and combined to show where new habitat patches benefit all three mammal species. (d) Black circles indicate areas with high potential for gain in amount of reachable habitat, selected for the creation of new habitat patches in the optimal scenario (SC_{OPT}). Tarabon et al., IMBE-CITERES-Soberco Environnement. Background map: BD Parcellaire and BD Topo IGN®.

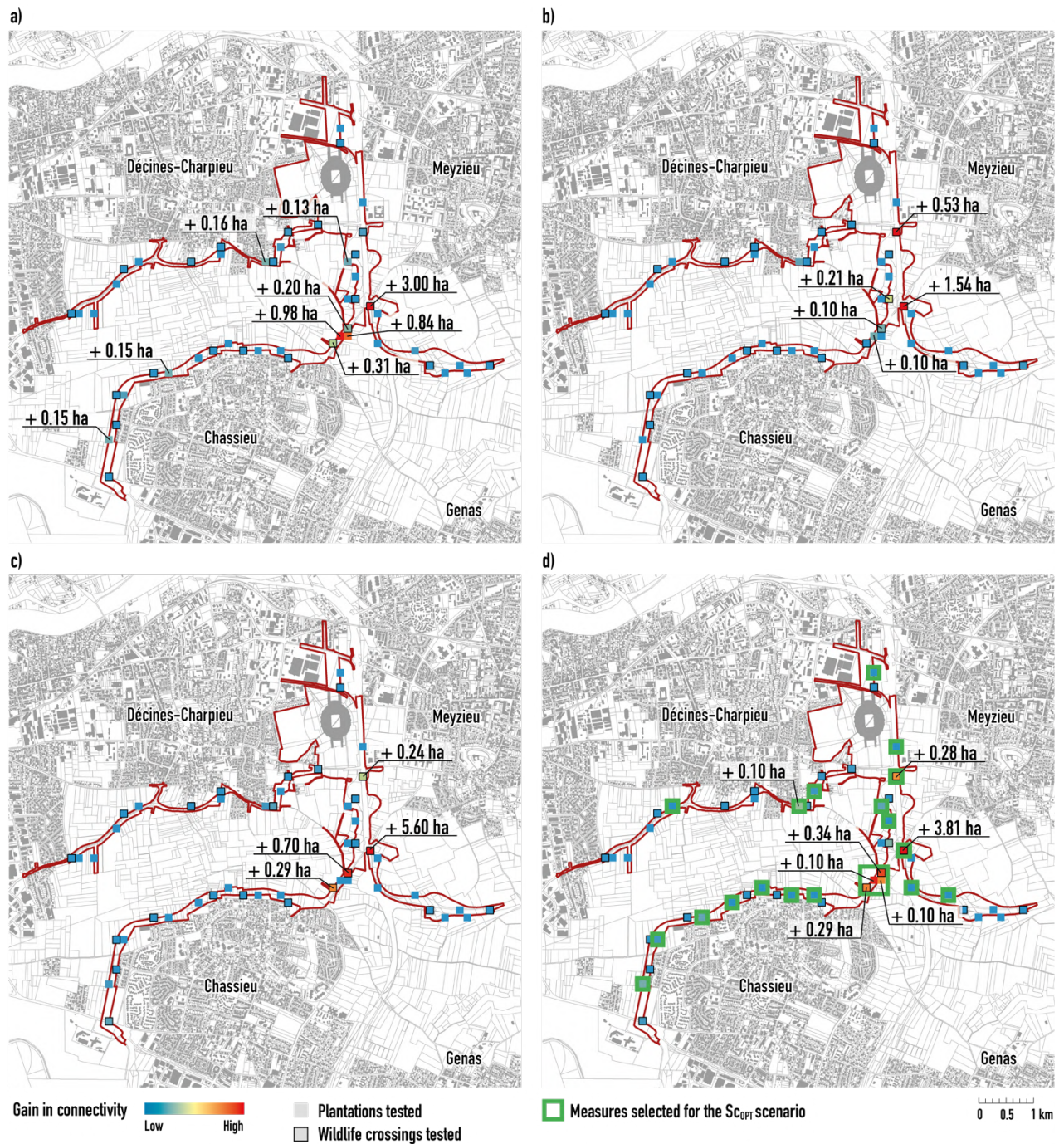


Fig. 49 Location of plantations and wildlife crossings that maximize reachable habitat for the red squirrel (a), the Eurasian badger (b) and the European hedgehog (c). Labels correspond to the average connectivity gain at ST and MT (gains > +0.10 ha). The average connectivity gain, from single-species maps, shows where adding plantations and wildlife crossings is of benefit to all three mammal species. Reduction measures selected for their high potential for gain in amount of reachable habitat to define the optimal scenario (Sc_{OPT}) are identified by green squares (d). Tarabon et al., IMBE-CITERES-Soberco Environnement. Background map: BD Parcellaire and BD Topo IGN®.

Discussion

The approach developed here combines species distribution modelling with landscape functional connectivity modelling to quantify potential losses and gains in landscape connectivity. The goal was to better implement the mitigation hierarchy by maximizing connectivity gains at landscape scale (Tallis *et al.*, 2015). Our findings indicate first that there is a need to take the temporal scale into account in EIA. This supports field observations by naturalists reporting that expected medium-term gains from ecological measures are not always achieved in the short term. Sometimes, losses in biodiversity are also observed. Secondly, since Huang, He, *et al.* (2018) demonstrated that connectivity decline due to the urban structure shift is not inevitable provided that the ecological network is considered in land-use planning, our approach defines the most suitable location for the reduction measures required to improve the overall amount of reachable habitat.

—Comparison of scenarios

We used the EC index to improve habitat connectivity through the mitigation hierarchy, by reconnecting habitat patches and increasing the density of nodes and links on the species' ecological networks. The EC index has area units, making it more appropriate than the PC index (Saura and Pascual-Hortal, 2007) for quantifying and interpreting changes in habitat connectivity and comparing them to changes in the total amount of habitat at landscape scale.

This step-by-step analysis of the impact of avoidance and reduction measures (ME₁, then MR₁, MR₂, etc.) is relevant in this context and shows how each step of the mitigation hierarchy has its own importance. Our approach highlights that additional habitat patches contribute less to the amount of reachable habitat than ecological engineering, *i.e.* hedgerows or wildlife crossings. However, the combination of new habitat patches and corridors generates a higher biodiversity gain than separate measures. This is especially important to consider in the short term, when new plantations have not yet developed and thus are not useful to the target species (Maron *et al.*, 2010). Some ecological

measures, like hedgerows, pastures or wildlife crossings, are supposed to improve access to other habitat patches located in the surrounding landscape, because they modify matrix permeability and act as stepping stones. However, the naturalist inventories carried out in 2016 in our study site (using camera trapping and examining signs and traces) on terrestrial mammals showed that wildlife crossings were not used by the studied species, but only by domestic animals (Frapna, 2017). In 2018, faunistic studies (using camera trapping alone) showed an increase in frequentation by the Eurasian badger, but no signs of use by the two other studied species (Ecosphère, 2019). Therefore, the results predicted here support the findings of naturalists. Failure to find individuals of the studied species living in the study area may be explained by the fact that, while a habitat can be made theoretically accessible, probability of occurrence depends mainly on the quality of the habitats, whose attractiveness is very likely limited in the first years. Dispersal is a strategy for avoidance of poor environments, also conditioned by other species in an ecological network (Fronhofer *et al.*, 2018). For example, Young *et al.* (2006) predicted that the probability of hedgehog occurrences in suburban habitats will decline in areas of high badger density. There may also be other reasons: species dispersal is multi-causal and identifying the drivers involved remains challenging. Nevertheless, ecological engineering may generate new habitats in the future if species need to move in the landscape. Small forest patches, hedgerows (provided proper hedgerow management is implemented; Graham *et al.*, 2018), and wildlife crossings will benefit those species of terrestrial mammals vulnerable to human pressures and increased habitat fragmentation.

—Developing an optimal scenario

The analysis of the optimal scenario, based on the best locations for implementation of habitat patches and reduction measures (hedgerows and wildlife crossings), was conducted using a two-stage process. First, the cumulative patch addition tested all potential locations, spatially restricted here to the area concerned by the development

project, to prioritize the reduction measures. Then, a similar process was developed to test a set of potential land-use changes integrating plantations and wildlife crossings suitable for the species studied. While Clauzel, Bannwarth, *et al.* (2015) and Mimet *et al.* (2016) used only the second one, here for the first time we applied this two-stage approach. Our results show which areas are most suitable both for creating new habitat patches (Fig. 48) and for implementing reduction measures (Fig. 49). Our method maximizes connectivity, thereby increasing the chances of success. Note that the EC gains were greatest for the European hedgehog. This may be because our methodology was applied to a large part of the reduction measures implemented in 2012 (for instance, 3 of the 4 wildlife crossings), which appear particularly relevant to the red squirrel and the Eurasian badger.

—Implementing of offsetting

It has been suggested that sets of small habitat patches with a large total area may have high conservation value (Fahrig *et al.*, 2019). To further optimize the landscape configuration, our methodological framework can be extended to the land not directly concerned by the development project but owned by the local authorities available nearby. These issues can be addressed if residual impacts persist and if offsetting becomes necessary.

Conclusion

The landscape-based approach we implemented in this study helped to increase habitat connectivity in the mitigation hierarchy and to improve the design of the development project. Optimized location of the reduction measures was achieved through cumulative patch addition followed by a similar process testing a set of potential land-use changes

and taking into account the time required for the new plantations to develop. Including in the mitigation process the time needed for new plantations to be well-developed and usable by species is a real challenge. However, this can increase the environmental efficiency of a development project, thus limiting fragmentation and habitat loss.

This study showed how habitat connectivity could be promoted in human-modified suburban landscapes for three mammal species recognized as vulnerable to human pressures. By focusing on optimizing the location of reduction measures, judicious design choices can thus increase the amount of reachable habitat within the landscape without imposing major land-use transformation. The improvement of habitat reachability for the terrestrial mammal species considered in our study may also benefit other species with similar ecological requirements. In conclusion, our methodology provides a useful tool for environmental impacts assessment studies and the application of the mitigation hierarchy by project designers and decision-makers. The study applies a “species-specific” approach which has the advantage of making the ecological network visible and understandable to all stakeholders in the territory. Several species can be treated with this kind of method, and species should be chosen with reference to conservation status at local or regional scale.

Finally, further research could be applied in anticipation and planning of offsetting. Given current development policies and processes, biodiversity offsets are almost inevitable. However, the application of offsets can be significantly improved to further reduce loss of biodiversity. Our method based on optimizing the location of the mitigation hierarchy should contribute to this.

Bilan et perspectives

Notre travail, basé sur la combinaison d'un modèle de distribution d'espèces et de la théorie des graphes, intègre une approche multiscalaire (spatiale et temporelle) permettant d'accroître la connectivité des habitats et d'améliorer de fait la conception des projets. En tenant compte du temps de développement de la végétation et en se concentrant sur l'optimisation de l'emplacement des mesures de réduction et de compensation *in situ*, des choix judicieux de conception améliorent l'atteinte de l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité à court comme à moyen terme. Cette dimension nous permet ainsi de revoir notre approche de l'évaluation de l'équivalence écologique, qui n'est plus portée seulement sur les gains *in fine* et complète le travail de Bezombes *et al.* [2018].

Cette approche constitue une vision relativement novatrice dans le processus de conception et de décision des projets d'aménagement. L'application de cette démarche doit néanmoins intervenir le plus en amont possible dans le processus décisionnel. De nombreux projets d'aménagement sont généralement décidés et leur implantation géographique arrêtée avant même d'évaluer les principaux enjeux écologiques des territoires. Les conséquences sont multiples : l'atteinte de l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité est peu réalisable, mais cela peut surtout avoir des retentissements sur les compensations attendues par la suite où le maître d'ouvrage se voit imposer des compensations d'une ampleur démesurée avec des conséquences sur la valeur foncière et sur le degré d'acceptabilité du projet du fait des coûts engendrés. Il est donc primordial d'anticiper les impacts des projets en comparant différentes variantes d'implantation, en intégrant des critères écologiques comme nous l'avons fait et pas seulement des critères socio-économiques.

Dans la continuité du précédent chapitre ([Comment évaluer les impacts potentiels d'un projet d'aménagement sur les fonctionnalités écologiques ?](#), page 49), notre travail est basé sur une approche espèce par espèces (*species-specific*) qui a l'avantage de rendre le réseau écologique visible et compréhensible pour tous les acteurs du

territoire. Plusieurs espèces peuvent être traitées avec ce type de méthode, et les espèces doivent être choisies en fonction de l'état de conservation à l'échelle locale ou régionale. Cela est particulièrement intéressant pour les espèces menacées ou remarquables à fort enjeu de conservation, mais également pour les espèces communes pour lesquelles les enjeux sont de plus en plus forts dans un contexte d'érosion globale de la biodiversité.

Bien que les approches de modélisation proposées présentent certaines limites opérationnelles posées par les compétences nécessaires pour les praticiens, les données à acquérir ou les coûts engendrés (voir [L'adéquation entre réalisme et opérationnalité](#), page 147 dans [Discussion et perspectives](#)), ce cadre méthodologique constitue une contribution intéressante à l'appui des différents acteurs, tant pour les porteurs de projets que l'autorité environnementale à charge d'évaluer la prise bonne prise en compte des enjeux biodiversitaires dans les études.

Aussi, notre étude, appliquée au Grand Stade de Lyon, a porté uniquement sur des mesures écologiques dans les emprises du projet. Dans le cas où des impacts résiduels persistent après l'étape de réduction et de compensation *in situ* des impacts, nous préconisons aux praticiens une approche similaire étendue à la compensation *ex situ*. Il s'agira à ce stade d'identifier selon le même processus les parcelles publiques et/ou à acquérir à proximité (ou plus largement, à conditions de définir le cadrage d'étude adéquat) où mettre en œuvre les mesures tout en maximisant la fonctionnalité des continuités écologiques. Cette question est abordée dans le chapitre prochain [Mutualiser et planifier la compensation écologique, quels intérêts ?](#), page suivante.

Chapitre 4

Mutualiser et planifier la compensation écologique, quels intérêts ?

- Preamble (page [96](#))
- Résumé étendu (page [96](#))
- *Pooling biodiversity offsets to improve habitat connectivity and species conservation* (page [98](#))
- Bilan et perspectives (page [111](#))

Préambule

Bien que les réglementations sur la conservation de la biodiversité aient récemment intégré les fonctionnalités écologiques (via notamment la Trame Verte et Bleue), la compensation écologique est généralement mise en œuvre sans se soucier de la configuration spatiale des écosystèmes dans le paysage. Conscients des enjeux qui pèsent sur le succès des mesures compensatoires, les protagonistes recommandent de passer d'une approche projet par projet à une approche mutualisée et proactive, partant du postulat que cette dernière offre de plus grands avantages (voir pour rappel — La mise en œuvre de la séquence ERC, de l'échelle projet à la planification territoriale, page 30).

Le mitage des mesures compensatoires a en effet montré ses limites par nos expériences passées et il semble désormais préférable d'opter pour des mesures mutualisées et efficaces en cohérence les continuités écologiques au titre des Trame Verte et Bleue. Néanmoins, les avantages de la mise en commun et de l'anticipation des compensations n'ont jamais vraiment été démontrés par des approches de modélisation.

La territorialisation de la compensation est encore à ses débuts et les connaissances sur les bénéfices sont encore lacunaires. Nous proposons de répondre à cet enjeu dans le cadre d'un cas appliqué à un territoire l'Ouest lyonnais (Fig. 50).

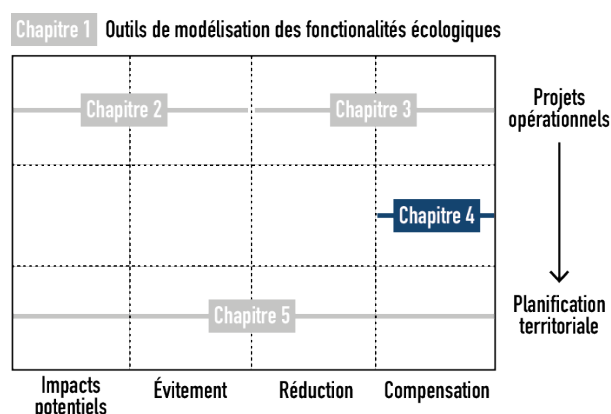


Fig. 50 Lien entre ce chapitre et les étapes de la séquence Éviter-Réduire-Compenser ainsi que les échelles spatiales d'application. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Ce chapitre est composé d'un résumé étendu en français (ci-dessous), du travail produit en anglais et accepté en septembre 2020 dans la revue *Journal of Environmental Management* ([Pooling biodiversity offsets to improve habitat connectivity and species conservation](#), page 98) et d'un bilan spécifique (page 111).

Résumé

Cadre méthodologique

Les outils de modélisation sont utilisés pour simuler différentes stratégies de compensation de la biodiversité. Nous comparons ici les gains de connectivité de deux scénarios de compensation différents, à l'aide de la théorie des graphes et de métriques de connectivité associées (*Graphab*). Dans le premier scénario, nous considérons que les sites compensatoires ne sont pas connectés entre eux et sont semblables à des compensations dispersées dans le paysage, alors que dans le second, les interconnexions potentielles entre les sites du fait de leur organisation spatiale et de leur proximité sont prises en compte. Nous avons comparé les gains que générerait chacun des scénarios sur plusieurs espèces à partir de la métrique de connectivité *EC*, traduisant au niveau de chaque réseau écologique, associé à chaque espèce cible, la « quantité d'habitats accessible ».

Enfin, en supposant que les gains peuvent être augmentés en optimisant l'emplacement des compensations, nous identifions, en utilisant un processus d'ajout de tâches permis par *Graphab*, les sites (maîtrisés, ou non), qui auraient tout avantage à été acquis et/ou utilisés à des fins de compensation dans une approche proactive à l'échelle d'un territoire pour les bénéfices qu'ils génèrent ensemble.

Cas d'étude

—Zone d'étude

Cette étude est menée à partir d'un cas d'étude situé au Sud-Ouest de Lyon, sur la commune de Saint-Genis-Laval (Rhône, France). Secteur déjà

fortement urbanisé, il est soumis à une pression urbaine du fait du dynamisme territorial de l'agglomération lyonnaise, qui impacte notamment les habitats semi-naturels et agricoles de la zone d'étude. Dans un contexte comme celui-ci, des réflexions sur la compensation écologique et la conservation de la biodiversité peuvent être bénéfiques pour freiner l'érosion de la biodiversité face à l'artificialisation des sols. Vingt-deux sites compensatoires potentiels, maîtrisés par les collectivités territoriales (commune et Métropole), ont été considérés pour comparer les deux scénarios (Fig. 51).

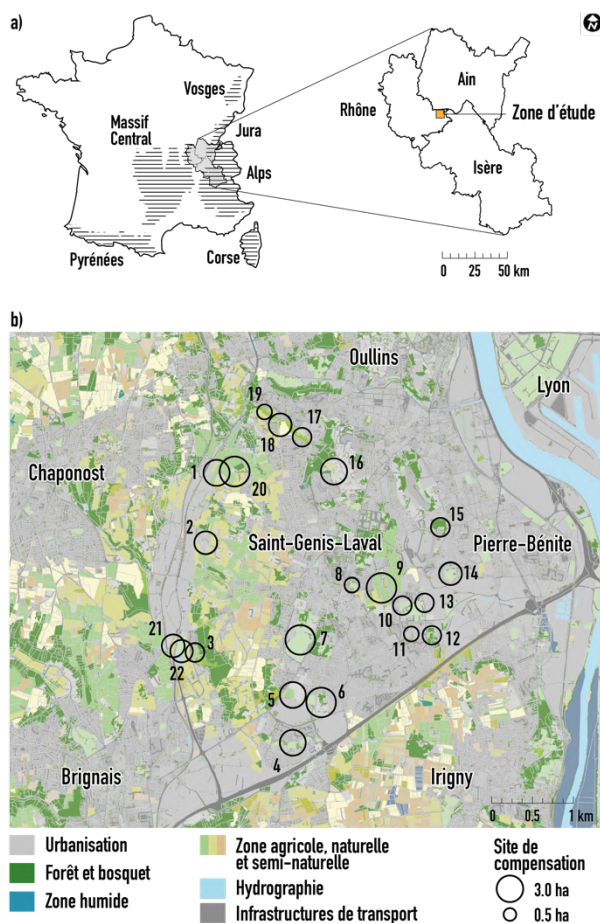


Fig. 51 a) Localisation de la zone d'étude et b) couverture terrestre de la zone d'étude relative et localisation des 22 sites de compensation écologique ciblés. Tarabon et al., IMBE-CITERES-Soberco Environnement. Fond de plan : BD Topo et RPG IGN®.

En outre, 53 sites supplémentaires, localisés sur l'ensemble de la zone d'étude, ont été ajoutés à l'évaluation pour optimiser la localisation des sites compensatoires sur le territoire communal et limitrophe (voir Fig. 52, page 104).

—Espèces cibles

L'élaboration de stratégies efficaces pour la compensation écologique nécessite des mesures qui peuvent bénéficier à diverses espèces, y compris des espèces rares et plus communes, avec diverses préférences d'habitats. Dans cette étude, nous avons abordé des objectifs de conservation multi-espèces à partir de 4 espèces représentatives différents groupes taxonomiques liés aux zones forestières mais aux exigences écologiques hétérogènes et particulièrement touchées par les projets de développement locaux :

- l'Écureuil roux (*Sciurus vulgaris*), mammifère terrestre indicateur des boisements bien préservés ;
- le Gobemouche grisé (*Muscicapa striata*), oiseau typique des lisières et des vieux parcs et jardins urbains et périurbains,
- la Noctule de Leisler (*Nyctalus leisleri*) chauve-souris indicatrice de la qualité du paysage urbain et périurbain et surtout de la présence de haies et d'arbres isolés ;
- la Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra*), amphibien particulièrement sensible à la perte et à la fragmentation de l'habitat, ce qui l'expose au risque de collisions routières.

—Synthèse des résultats

Le regroupement des compensations écologiques sur un territoire a entraîné des gains supplémentaires (par rapport à des sites déconnectés), de +103% en moyenne (Table 10, page 106). Nous avons également montré qu'en augmentant le nombre de site potentiel, les bénéfices sur les fonctionnalités écologiques peuvent être davantage améliorés (+8% dans notre cas), améliorant ainsi les chances d'atteindre l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité à l'échelle territoriale.

L'intégralité de ce travail est présentée dans la partie suivante [Pooling biodiversity offsets to improve habitat connectivity and species conservation.](#)

Pooling biodiversity offsets to improve habitat connectivity and species conservation

Article publié dans la revue *Journal of Environmental Management* — Septembre 2020

Journal of Environmental Management 277 (2021) 111425

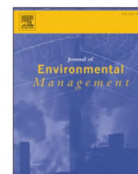


ELSEVIER

Contents lists available at [ScienceDirect](#)

Journal of Environmental Management

journal homepage: <http://www.elsevier.com/locate/jenvman>



Research article

Pooling biodiversity offsets to improve habitat connectivity and species conservation

Simon Tarabon ^{a,b,*}, Thierry Dutoit ^b, Francis Isselin-Nondedeu ^{b,c}

^a Soberco Environnement, Chemin du Taffignon, 69630, Chaponost, France

^b Institut Méditerranéen de Biodiversité et Ecologie, UMR CNRS-IRD, Avignon Université, Aix-Marseille Université, IUT d'Avignon, 337 chemin des Meinajariés, Site Agroparc BP 61207, 84911, Avignon, cedex 09, France

^c Département Aménagement et Environnement École Polytechnique de l'Université de Tours, UMR CNRS 7324 CITERES, 33-35 Allée Ferdinand de Lesseps, 37200, Tours, France



Introduction

Biodiversity offsetting is increasingly used worldwide (Maron *et al.*, 2018) to mitigate biodiversity losses caused mainly by human activities and land cover changes that result in natural habitat loss and fragmentation (Newbold *et al.*, 2016; Fahrig, 2017). Compensation for the negative impacts on biodiversity related to the loss and degradation of species and habitats is provided by improving ecological conditions elsewhere (Gelcich *et al.*, 2017), the goal being to achieve No Net Loss (NNL) of biodiversity (Maron *et al.*, 2016; Simmonds *et al.*, 2019). Offsetting is the third step of the so-called mitigation hierarchy, in which ecological damage is first avoided and then reduced (Kiesecker *et al.*, 2010; Bull *et al.*, 2016). Biodiversity offset can take the form either of concrete action like ecosystem restoration or of protection (avoidance of future habitat degradation or loss of biodiversity; Maron *et al.*, 2012).

In general, the goal of biodiversity offsetting is to counterbalance losses attributable to a given impact at a given location. One of the main criticisms regarding this process is that in most cases it is not designed to decrease biodiversity loss, but only to allow averted loss to count as a biodiversity gain (Kormos *et al.*, 2014; Moilanen and Laitila, 2016). Moreover, biodiversity offsetting is only applied to certain components of biodiversity (Bezombes *et al.*, 2018; Carreras Gamarra *et al.*, 2018) and does not thoroughly address, for instance, issues related to biodiversity at spatial scales larger than the impacted site or the offset sites (Kiesecker *et al.*, 2010). Landscape connectivity is not a primary concern in biodiversity offsetting design (Bergsten and Zetterberg, 2013; Kujala *et al.*, 2015; Bigard *et al.*, 2017). In fact, biodiversity offsetting is generally applied in a project-by-project approach where little effort is made to ensure that the offset areas chosen provide the greatest connectivity benefit (Persson *et al.*, 2015; Bigard *et al.*, 2017). Yet connectivity appears to be a key factor in increasing the chances of offset success (Scolozzi and Geneletti, 2012; van Teeffelen *et al.*, 2014). Landscape heterogeneity and habitat connectivity affect species movements, playing an important role in

determining the likelihood of species persistence and richness (Crooks and Sanjayan, 2006; Hooftman *et al.*, 2016; Fahrig, 2017). Connectivity influences in particular how much of offsets is utilized (Hodgson *et al.*, 2011).

In the light of recurrent failures in biodiversity offsetting implementation (see May *et al.*, 2017; Bezombes *et al.*, 2019; Weissgerber *et al.*, 2019), there is growing evidence of the benefits of including landscape connectivity into the mitigation hierarchy (Dalang and Hersperger, 2012; Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019b; Tarabon, Calvet, *et al.*, 2020). A territorial-scale conservation strategy seems to further increase these benefits. To that end, biodiversity offsetting can be implemented through mitigation banking, where ecological restorations are generated prior to any impact from projects, and then purchased by future land developers (Bekessy *et al.*, 2010; Boisvert, 2015; Levrel *et al.*, 2017). This is a common system in some countries but new in France, where it was installed by the 2016 Biodiversity Act (Loi n° 2016-1087 *pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages*). By anticipating future damage, mitigation banking helps avoid temporary losses of biodiversity while restoring large functional areas which have greater chances of ecological efficiency (Moreno-Mateos *et al.*, 2012; Bull and Strange, 2018). However, the gap between measures and impacts has drawn some criticism (Kiesecker *et al.*, 2009). Another form of biodiversity offsetting organization is the so-called “pre-identified” offsetting emerging in the US, Germany, or France (Wende, Tucker, *et al.*, 2018). In this approach, offsetting is implemented during or after the impacts, as in a case-by-case approach, but is also used to develop and manage green corridors allowing the movements that ensure species’ survival.

However, despite recent studies which have used spatial prioritization to demonstrate the value of locating biodiversity offsets in different parts of the landscape (e.g., McKenney and Kiesecker, 2010; Moilanen, 2013) and others which have focused on incorporating connectivity (e.g., Tambosi *et al.*, 2014), the territorial organization of biodiversity

offsetting and the benefits generated by their localization and pooling are poorly considered in studies, whatever the form chosen by land developers [Scolozzi and Geneletti, 2012]. Yet, organizing and pooling offsets are key to improving and reaping biodiversity offsets benefits [Bigard *et al.*, 2020; Tarabon, Calvet, *et al.*, 2020], particularly in agricultural and suburban areas where the pressure of urbanization is relatively strong and where the landscape usually suffers from fragmentation [Haverland and Veech, 2017].

To better address these biodiversity offsetting issues, a landscape connectivity approach needs to be taken. Effective modeling tools have been developed to assess landscape connectivity [Kool *et al.*, 2013], including models based on graph theory like *Graphab* [Foltête, Clauzel and Vuidel, 2012] or *Conefor* [Saura and Torne, 2009], a mathematical tool for analyzing functional connectivity in ecological conservation [Correa Ayram *et al.*, 2016; Foltête, 2019]. They provide operational models of ecological networks due to their good compromise between information yielded and data requirements [Saura and de la Fuente, 2017; Foltête, 2019]. Landscape graphs measure landscape connectivity with reference to the spatial configuration of the patches, the nature of the landscape matrix they form, and the dispersal capacities and ecological requirements of species [Rayfield *et al.*, 2011]. They have already proved useful in various aspects of planning for biodiversity conservation [Foltête, 2019], particularly in the mitigation hierarchy (see for example [Mimet *et al.*, 2016; Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019b; Bergès *et al.*, 2020]).

In this paper, we address the following question: Can the pooling and the spatial organization of biodiversity offsets increase the efficiency and effectiveness of planning for biodiversity conservation? We hypothesize that pooling biodiversity offsets can have a cumulative beneficial effect on habitat connectivity. We also assume that these gains could be increased by optimizing the biodiversity offsets location. Different offsets located in the same study area were assessed for habitat connectivity gains generated by their pooling or networking, as compared to a scenario where the same offsets were not considered as interconnected. We performed habitat connectivity analysis

using *Graphab* [Foltête, Clauzel and Vuidel, 2012] on several species from different taxonomic groups, in a case study located in the suburbs of Lyon, in France.

Methods

—Study site

The study was carried out in the suburbs of Lyon, France, an area covering 78 km² and already heavily urbanized (56%). It is subject to urban pressure from metropolitan Lyon's territorial dynamism, which particularly impacts the semi-natural and agricultural habitats representing 28% and 16% of the study area, respectively.

We identified 22 biodiversity offsetting sites belonging to local authorities from a local study conducted by an engineering consultant, based on their potential gains in terms of habitats and species [Soberco Environnement, 2019] (Fig. 51 on page 97). Gains were assessed for several species (terrestrial mammals, birds, amphibians, chiropterans, etc.), mitigation measures generally having multi-species objectives [Rayfield *et al.*, 2016; Santini *et al.*, 2016].

The 100 scenarios 100 city offset sites are located on average 620 m from neighboring offset sites and vary in size between 0.5 and 3.0 ha (mean of 1.4 ha). At each offset site, we defined and planned ecological measures for diversifying habitats and improving the ecological connectivity of the study area. These ecological measures were aimed at various species linked to hedgerows, groves and wood-fringes and involved either the creation of hedgerows, groves and grasslands, or the development of regulatory protection. Our method of selecting biodiversity offset sites and defining ecological principles is in line with the usual procedure followed by developers in a project-by-project approach. Cost-efficiency influences offsetting design, and the simplest ecological measures (access to land, planning principles) are generally sought [Pouzols *et al.*, 2012]. The ecological quality of offset sites is not really defined [Weissgerber *et al.*, 2019], thus minimizing the extent of biodiversity offset implementation [Persson *et al.*, 2015].

—Target species

Landscape graphs model the ecological networks of single species by focusing on well-identified habitat. However, the development of efficient mitigation hierarchy strategies requires measures that can benefit various species, including both rare and more common species, with various habitat preferences. Here, we addressed multi-species conservation goals by identifying several representative species of different taxonomic groups linked to forest areas and particularly affected by development projects in this area (Soberco Environnement, 2019). Four target species were selected: 1) the red squirrel (*Sciurus vulgaris*), a terrestrial mammal species that is an indicator of well-preserved woodland and forest in the landscape (Avon and Bergès, 2016; Fey *et al.*, 2016; Hämäläinen *et al.*, 2018); 2) the spotted flycatcher (*Muscicapa striata*), a typical bird species of edges and, in France, old parks and urban and peri-urban gardens (Stevens *et al.*, 2007; Rogeon and Sordello, 2012); 3) the lesser noctule (*Nyctalus leisleri*), a chiropteran species that is a good indicator of the quality of the urban and peri-urban landscape matrix and especially the presence of hedges and trees outside forests (Arthur and Lemaire, 2009); and 4) the fire salamander (*Salamandra salamandra*), an amphibian species widely recognized as particularly sensitive to habitat loss and fragmentation, which exposes it to risk from traffic collisions (Duguet *et al.*, 2003; Thirion *et al.*, 2014). Although dependent on forest habitats, these species have different habitat preferences and dispersal capacities that we identified from the biological literature (Table 8).

—Land-use and land-cover data

Data used to map the ecological value of landscape and simulate ecological networks were extracted from available national databases in order to produce a relevant 5m-resolution raster map. This allows one to take into account the small habitat characteristics, which can be very important for some taxa (Le Roux *et al.*, 2017; Wintle *et al.*, 2019). Forests, hedges, bushes, moor, heathland, tree plantations and hydrography are taken from BD TOPO® provided by the French National Geographical Institute (IGN), crop areas and pastures from

the French Record of Agricultural Plots (RPG), and urban areas, urban parks, ports and transport networks from the European Urban Atlas provided by the Global Monitoring for Environment Security project. We also extracted street trees, wetland areas and inventory and protection areas from the available local database of metropolitan Lyon. We selected 22 categories of land-use and land-cover (LULC) data expected to be *a priori* the most relevant to the ecological and biological requirements of the selected species (Table 8).

—Landscape connectivity analysis

We represented habitat networks from landscape graphs where habitats patches appear as nodes and the potential movements of individuals between patches appear as links connecting pairs of nodes (Urban *et al.*, 2009). We used *Graphab* (version 2.4; Foltête, Clauzel and Vuidel, 2012), (see <http://thema.univ-fcomte.fr/productions/graphab/>) to model habitat networks and then conduct the connectivity analysis.

First, we assumed that the capacity of a habitat patch depends not only on its size, but also on the quality of the surrounding environment (*i.e.* its ability to provide conditions favorable for occurrence of individuals) (Hooftman *et al.*, 2016; Häkkinä *et al.*, 2018), especially important for species with low mobility (see for example Fuentes-Montemayor *et al.*, 2017). Therefore, a map of landscape ecological values was produced based on certain ecologically relevant criteria identified from the literature. We identified several indicators related to landscape structure, nature of land-use and cover, and inventory and protection areas. The ecological value of landscape relies not only on LULC characteristics (including different biodiversity potential factors such as nature, inventory and protection areas, and ecological functionality level), but also on the composition and configuration of the landscape (such as density, rarity, or shape of habitats; Bigard *et al.*, 2020; Table 9).

Table 8 Ecological requirements of the representative species across their habitats (land-cover and land-use; LULC) and minimum surface area (S_{min}) and their maximum dispersal capacity (D_{max}). Representative species were A: Red squirrel (*Sciurus vulgaris*), B: Spotted flycatcher (*Muscicapa striata*), C: Lesser noctule (*Nyctalus leisleri*), D: Fire

salamander (*Salamandra salamandra*). LULC categories were: 1) urban parks, 2) hedges and bushes, 3) coniferous forests, 4) broad-leaved forests, 5) mixed forests, 6) trees outside forests, 7) other forests (not determined), 8) street trees, 9) natural grasslands, 10) temporary pastures, 11) moors and heathlands, 12) tree plantations, 13) wetland areas, 14) watercourses, 15) other urban areas, 16) other agricultural areas, 17) discontinuous urban fabric, 18) densely built-up urban areas, 19) industrial and commercial areas, 20) ports, 21) railways and associated land, 22) major transport infrastructures, 23) secondary roads. LULC types were converted into resistance classes and cost values (1 to 10,000) to identify those that facilitate or constrain species movements.

Species	A	B	C	D	
Habitats (LULC types)	2, 3, 4, 5, 6, 7	1, 2, 6	4, 5, 6, 13	4, 5, 6, 13	
D _{max} (m)	4,000	1,200	12,000	700	
S _{min} (ha)	0.5	0.3	0.5	0.3	
LULC types per cost values	1	3, 4, 5, 6	1, 6	4, 5, 6, 13	
	50	2, 7, 9, 11, 12, 13	2, 9, 10, 11, 12, 13, 17	1, 2, 3, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 17	
	100	1, 8, 10, 17	8, 14, 15, 16, 19, 20, 21, 23	11, 21, 23	1, 10, 17
	400	15, 16, 21, 23	3, 4, 5, 7	15, 16, 19, 22	3, 15, 16, 21, 23
	800	18, 19	18, 22	18, 20	14
10,000	14, 20, 22	-	-	18, 19, 20, 22	

A rare environment is considered important and requires special attention (CRENAM, 2011). We thus considered, through an indicator called “LULC rarity”, the proportion of each land-cover type (except for urban areas) relative to the total area of natural

and semi-natural areas. Moreover, high diversity or local wealth of habitats is considered beneficial for biodiversity, particularly when habitats are homogeneous in size (McGarigal and Cushman, 2005; CRENAM, 2011). The richness and homogeneity of areas was captured here through an indicator called “LULC diversity” in summary form by the Shannon Index (Shannon, 1948) using *Land Facet Corridor Designer* (Beier and Brost, 2010). LULC offers differing potential for the development or maintenance of biodiversity (Letourneau and Thompson, 2014; Kujala *et al.*, 2015). We prioritized the different types of land-cover according to their biodiversity potential. The ecological interest of natural environments is also reflected in protection, inventory, and management measures (Le Saout *et al.*, 2013; Gray *et al.*, 2016), which we defined from the various protection tools in France (UICN, 2013; 2016 Biodiversity Act). Ecotones, too, are very important in biological processes and were incorporated through an indicator called “Form complexity”, the Fractal Dimension Index (FRAC; Eq. 7) for a landscape element *l* (according to LULC) given by the following formula (Crossman *et al.*, 2007):

$$(7) \text{FRAC} = \frac{2 \ln(0.25 \times p_i)}{\ln a_i}$$

where *a_i* is the area and *p_i* the perimeter of the landscape element.

Finally, we considered the ratio between the “core area” of landscape elements, defined by a buffer zone (20 m), and its total area. This Core Area Index completes the form complexity index.

As a preliminary, we tested collinearity and estimated the effect of multicollinearity among variables with the variance inflation factors (VIF). A stepwise approach was used, where a VIF is calculated with *usdm* package for each variable, which is then selected if values are below the threshold (VIF < 10; Naimi *et al.*, 2014; R Team, 2017). For each indicator, we defined in each cell a value between 0 and 1 (continuous or ordinal value depending on the indicators). Then, we produced a 5-m resolution raster map by combining indicator values. The value of each cell is here the average of each indicator value using a uniform weighting. The calculation was performed for each connectivity

model involving changes in land-use and therefore in the value of indicators.

Although this type of approach cannot fully reveal the ecological reality, the aim here was to prioritize landscape elements based on ecologically relevant criteria, so as to weight habitat areas according to habitat quality for the following step involving the connectivity analysis.

Next, we prepared a 20-m resolution raster map by combining different vector data. A landscape graph was generated for each representative species. The nodes of landscape graphs were defined according to the land-cover categories favored as habitat by each species, based on the literature, as the minimal area of nodes (Table 8). The LULC categories were assigned to six resistance classes based on the species' ability to move within them: highly suitable, suitable, neutral, unfavorable, highly unfavorable or barrier to animal movement (Mimet *et al.*, 2016), with cost values from 1 (highly suitable) to 10,000 (barrier) (Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019a) (Table 8).

We used the extrapolation of the local metric of interaction flux IF (Eq. 8 and 9) to evaluate the potential accessibility of any point (*i.e.* pixel) to the overall study area.

$$(8) IF = \sum_{j=1}^n a_i a_j p_{ij}$$

where n is the total number of patches, and a_i and a_j are attributes of the nodes of landscape graphs i and j . Node attributes correspond to the quality-weighted habitat area we considered here in the connectivity calculation, as an indicator of incoming or outgoing flows of each habitat patch. For instance, 1 ha of habitat amounts to 1 ha if its average ecological importance value is 1, while the same habitat area amounts to 0.5 ha if its average ecological importance value is 0.5. p_{ij}^* is defined as the maximum product probability of all possible paths between patches i and j (including single-step paths). The product probability of a path (where a path is made up of a set of steps in which no patch is visited more than once) is the product of all the p_{ij} belonging to each step in that path. If patches i and j are close enough, the maximum probability

path will be simply the step (direct movement) between patches i and j ($p_{ij}^* = p_{ij}$). If patches i and j are more distant, the "best" (maximum probability) path would probably comprise several steps through intermediate stepping-stone patches yielding $p_{ij}^* > p_{ij}$ (Saura and Pascual-Hortal, 2007). Here, the probability of connection between two patches was based on the least-cost distance between these two patches. Least-cost distance was transformed into probability of connection between patches i and j using a decreasing exponential function, as presented in the following Eq. 9:

$$(9) p_{ij} = e^{-\alpha d_{ij}}$$

where α is a cost-distance-decay coefficient: α is usually set so that $p_{ij} = 0.5$ when d corresponds to the median dispersal distance, or $p_{ij} = 0.05$ when d corresponds to the maximal distance dispersal (Saura and Pascual-Hortal, 2007).

The extrapolation of IF relies on the assumption that individuals may be found outside habitat patches, although this is less likely than within habitat patches (Hirzel and Le Lay, 2008). For a given point, connectivity levels from several patches were attributed by summing the weighted values of IF as follows (Eq.10; Sahraoui *et al.*, 2017):

$$(10) gIF_i = \sum_{j=1}^n IF_j \times w_{ij}$$

where gIF_i is the generalized value of IF for point i , and w_{ij} is the weighting of patch j for point i . The weighting function is a decreasing exponential function, as presented in Eq. 9. For each scenario tested (see below) in the connectivity analysis, we obtained a 5-m spatial resolution single-species map where potential of connectivity to the overall network is defined for each pixel.

—Methods of assessing habitat connectivity

Two different methods were used here to calculate gains. The first, called "SC_{IND}", entailed evaluating for each species the gains that each separate BO provided. A model was built for each BO and an aggregated single-species map was produced by considering for each cell the maximum value of gains generated by BO. The second method, called "SC_{ALL}", entailed considering all the Bos and their

potential degree of connectivity. Overall landscape connectivity was estimated as the sum of gains for all cells according to the extrapolation of the local interaction flux index ($\sum gIF$). Overall gains from each scenario (SC_i) were defined as the relative difference between the values from this scenario and initial state (Δ_i). Then, we quantified the “additional” gains (AG) generated by the pooling of BO as the relative difference between the gains provided under the two scenarios. Landscape connectivity being evaluated for each cell, we also spatialized the local variation (*i.e.* gains) in additional gains for each species.

—Optimizing the location of BO and habitat connectivity gains

Finally, we determined the best locations to implement habitat patches and further improve gains in habitat connectivity. Cells corresponding to habitat patches of 5,000 m² were prioritized for each species by means of a cumulative patch addition process available in *Graphab*. In addition to the 22 initial BO sites, we randomly defined (without regard to whether plots were public or private) 53 potential sites located on crop areas, meadows, and discontinuous urban areas (Fig. 52). For the sake of comparability, we included 22 BO sites considered previously. The stepwise procedure was as described in (Foltête *et al.*, 2014) and applied in previous studies (Clauzel, Bannwarth, *et al.*, 2015; Mimet *et al.*, 2016; Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019b).

Once single-species prioritization maps were obtained, we overlaid them to identify the new habitat patches of benefit to all four species targeted, selecting the 25 most beneficial and assessing the gains generated by optimizing their location.

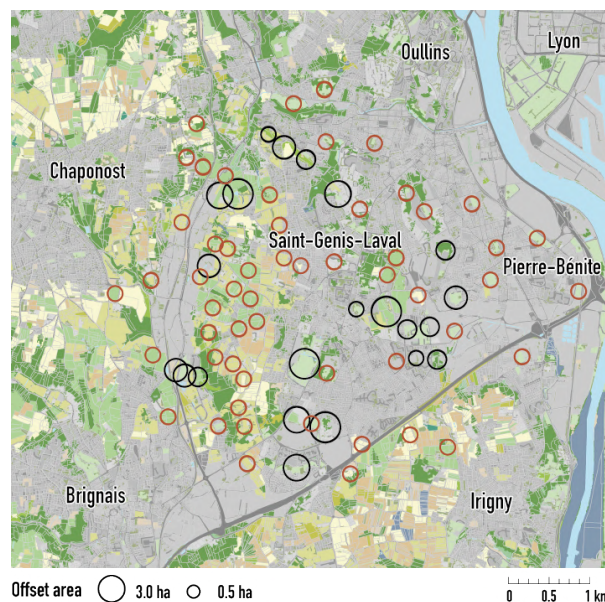


Fig. 52 Location of the 22 initial biodiversity offset sites (represented here by black circles) and the 53 additional biodiversity offset sites (represented by red circles) in the suburbs of Lyon used in the cumulative patch addition process available in *Graphab* to optimize habitat connectivity. Tarabon *et al.*, IMBE-CITERES-Soberco Environnement. Background map: BD Topo et RPG IGN®.

Table 9 Indicators related to landscape structure and nature of land-use and land-cover (LULC) to assess the landscape contribution to biodiversity of each cell at 5-m resolution. ENS, ORE, APPB, ZNIEFF, EBC and EVV are France-specific regulatory tools for the protection of natural environments (UICN, 2013; 2016 Biodiversity Act).

Indicators (and literature associated)	Categories	Value
LULC rarity (CRENAM, 2011)	High: < 1%	1
	Medium: 1 à 5%	0.6
	Low: > 5%	0.3
	Not affected: water bodies and courses	0
LULC diversity (McGarigal and Cushman, 2005; CRENAM, 2011)	High to low	0 to 1
Potential for biodiversity (Letourneau and Thompson, 2014; Kujala <i>et al.</i> , 2015)	High: natural grasslands, broad-leaved and mixed forests, trees outside forests, moors and heathlands,	1
	Medium to high: wetland areas, coniferous forests, other forests, temporary pastures, hedges and bushes	0.75
	Medium: tree plantations, urban parks	0.50
	Low: street trees, crop areas, other agricultural areas, water bodies, water courses	0.25
	Very low: artificial areas	0
French inventory and protection areas (Le Saout <i>et al.</i> , 2013; Gray <i>et al.</i> , 2016)	Major contribution: <i>Espace naturel sensible (ENS), Obligation Réelle Environnementale (ORE), Arrêté Préfectoraux de Protection de Biotope (APPB)</i>	1
	Important contribution: <i>Zones Naturelles d'Intérêt Écologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF)</i>	0.50
	Significant contribution: <i>Espaces Classés Boisés (EBC), Espaces végétalisés à valoriser (EVV)</i>	0.25
	Others	0
Form complexity (Crossman <i>et al.</i> , 2007)	High to low	0 to 1
Core area (McGarigal and Cushman, 2005)	High to low	0 to 1

Table 10 The sum of potential for connectivity to the overall network, according to the extrapolation of the local interaction flux index ($\sum gIF$), is calculated at the initial state ($\sum gIF_{IS}$), assessing both gains from each individual BO ($\sum gIF_{IND}$) and gains from all Bos and their potential interconnections ($\sum gIF_{ALL}$). Δ_{IND} and Δ_{ALL} are the relative difference between $\sum gIF$ values at the initial state (IS) and from the two scenarios SC_{IND} and SC_{ALL} , respectively. AG ("additional" gains) is the variation in gains generated by pooling Bos.

Species	IS	SC _{IND}		SC _{ALL}		AG
	$\sum gIF_{IS}$	$\sum gIF_{IND}$	Δ_{IND}	$\sum gIF_{ALL}$	Δ_{ALL}	
Red squirrel (<i>Sciurus vulgaris</i>)	3.36×10^{19}	3.39×10^{19}	+0.89%	3.45×10^{19}	+2.61%	+194.0%
Spotted flycatcher (<i>Muscicapa striata</i>)	1.23×10^{16}	1.24×10^{16}	+0.92%	1.26×10^{16}	+2.10%	+128.1%
Lesser noctule (<i>Nyctalus leisleri</i>)	1.08×10^{20}	1.09×10^{20}	+0.94%	1.10×10^{20}	+1.50%	+59.8%
Fire salamander (<i>Salamandra salamandra</i>)	7.78×10^{17}	7.82×10^{17}	+0.62%	7.84×10^{17}	+0.82%	+32.1%

Results

—Mapping of ecological value

The ecological value map of natural and semi-natural areas at the initial state is illustrated in Fig. 53. A high value indicates the highest possible ecological interest, while a low value shows zero or low ecological importance. In this study case, ecological value is mainly attributed to natural or semi-natural areas preserved from urbanization, and inventory and protection areas.

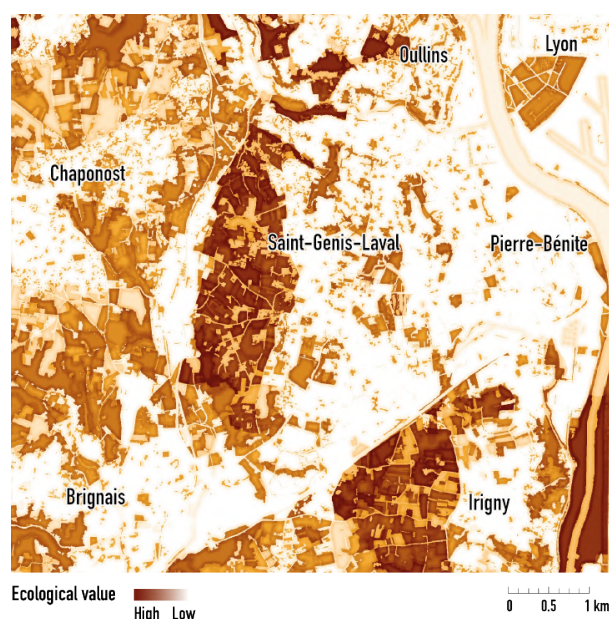


Fig. 53 Ecological value map at the initial state according to multi-criteria analysis in the suburbs of Lyon, Rhône valley, France. Tarabon et al., IMBE-CITERES-Soberco Env.

—Assessment of BO effects on habitat connectivity

The results presented in Table 10 show different overall gains in habitat connectivity depending on whether BO was pooled (SC_{ALL}) or not (SC_{IND}). On average, habitat connectivity gains were +0.84% for SC_{IND} and +1.76% for SC_{ALL} . Pooling BO led to additional gains in overall habitat connectivity of +103.5% on average. Benefits were particularly strong for the terrestrial mammals, represented here by the red squirrel, with an increase of +194%. For amphibians (fire salamander), additional gains were 'only' +32.1%. Next, by spatializing the

additional gains for each species, we show the spatial extent of BO pooling benefits (Fig. 55).

—Optimizing the location of habitat patches

The patch addition process highlighted the locations where the 25 new habitat patches generate the highest gain in connectivity. The results are shown in Fig. 54. Only 6 of the BO sites identified with our method correspond to the initial BO sites, i.e. 27.3%. Then, we estimated the new locations where BO increased overall habitat connectivity compared to SCALL by +12.3%, +6.9%, +3.1% and +9.5% for the red squirrel, the spotted flycatcher, the lesser noctule and the fire salamander, respectively.

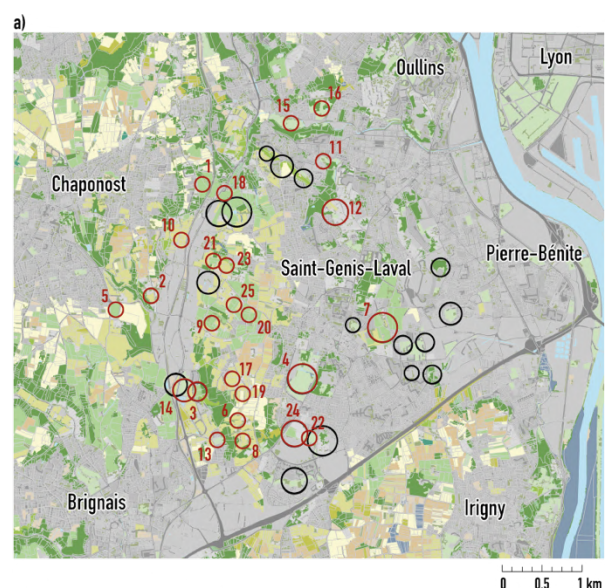


Fig. 54 (a) Location of the 25 BO sites that, on average for the four species targeted, maximize habitat connectivity gains. 6 of these BO sites are initial BO sites and the rest are new BO sites. (b) Cumulative contribution (in %) to connectivity gains generated by these 25 selected BO. Tarabon et al., IMBE-CITERES-Soberco Environnement. Background map : BD Topo et RPG IGN®.

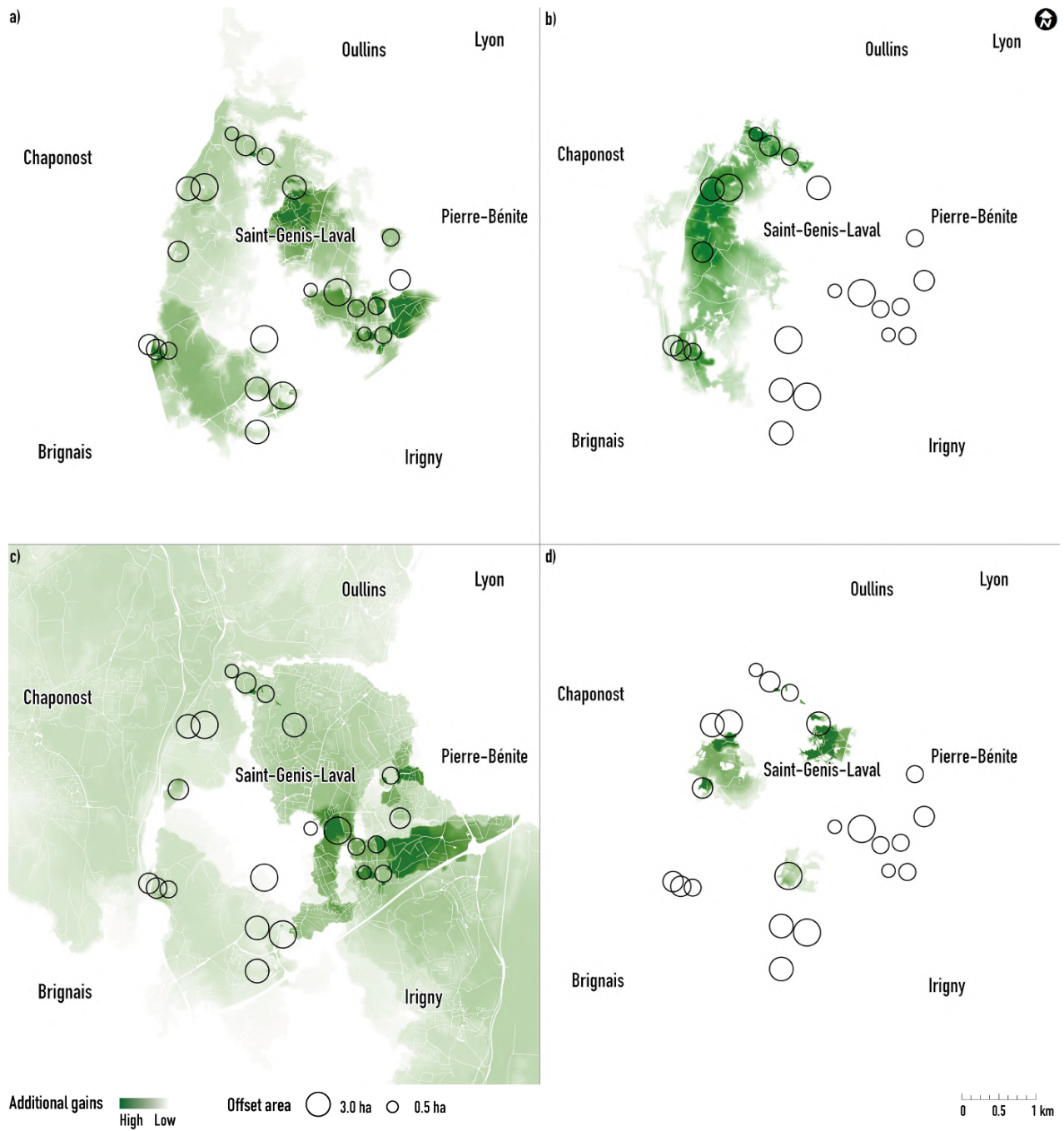


Fig. 55 Spatialization of the additional gains for (a) terrestrial mammals (red squirrel), (b) birds (spotted flycatcher), (c) chiropterans (lesser noctule) and (d) amphibians (fire salamander). Black circles represent the 22 initial BO sites used in the analysis (see Section 2.1). Tarabon et al., IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Discussion

—Planning and pooling biodiversity offsets

Our analysis points to the importance of biodiversity offset location and planning in biodiversity conservation. Using our study case, we demonstrated here how anticipating and pooling biodiversity offset sites can improve habitat connectivity for several representative species of different taxonomic groups (terrestrial mammals, birds, chiropterans, and amphibians). Biodiversity offset sites have often been selected according to land availability, without considering the need to integrate them into ecological networks. We voluntarily adopted this approach, usually criticized (Kujala *et al.*, 2015; Bigard *et al.*, 2017), for the purposes of comparison. It enabled us to show that gains can be further optimized if biodiversity offset sites are properly located. While this is commonly recommended, as in Hooftman *et al.* (2016) who suggested that conservation could be enhanced by strengthening connectivity, it has rarely been applied (but see Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019b; Bergès *et al.*, 2020; Tarabon, Calvet, *et al.*, 2020).

Several biodiversity offset sites (*i.e.* n° 4 to 6 and 10 to 15; Fig. 54) were not located in areas of high ecological interest (*sensus* our ecological value map; Fig. 53), and therefore greater biodiversity gains could have been expected (Weissgerber *et al.*, 2019). However, in urban and peri-urban areas, fragmentation is relatively high. Despite the theoretical proximity of biodiversity offset sites, connectivity is not always improved, and a land-locked area is unlikely to be used by species. This is why landscape connectivity needs to be included in gain assessment for biodiversity offset sites and measures.

The gains from pooling biodiversity offsets varied here, appearing to depend on species' dispersal capacity. Additional gains were smaller for low mobility species (*i.e.* fire salamander), and for species with high dispersal capacity (*i.e.* lesser noctule) for whom the stepping stone (Saura *et al.*, 2014) was probably less useful, although Fuentes-Montemayor *et al.* (2017) pointed out that landscape elements are important for higher mobility species, in their case the bat. Here, the gains were greater

for the two other species (*i.e.* red squirrel and spotted flycatcher), whose dispersal distances are 2 to 7 times greater than the average distance between biodiversity offset sites.

—Recommendations to stakeholders

First, although our approach is based on a relatively small study area (78 km²), relevant in our local context, a wider landscape scale (from towns or municipalities to provinces or regions) could be relevant in the context of spatial biodiversity offsets planning (Bigard *et al.*, 2017). Moreover, broader issues related to agricultural, urban, or economic development strategies could be considered.

Second, we showed here that the spatial organization of biodiversity offsets in habitat networks can enhance ecological connectivity, thereby increasing the chances of biodiversity offsets success. Nevertheless, gains depend on the plots used in the analysis, and we suggest that the analysis should not be limited to public plots as it is here, but extended to private land (see for instance Tarabon *et al.*, 2020). Locating the most ecologically relevant biodiversity offsets in these plots can support ecological networks like the "green and blue corridors" (Chaurand *et al.*, 2019), and their strategic position will lead to far greater ecological gains. We are aware that environmental and urban planners have little control over private land, which represent an operational constraint to implement biodiversity offsets (cost of acquiring lands, etc.). However, the modelling tools are only to test potential gains and to guide ecological, political and/or economical decisions. In some case, the cost-benefit can be significant and acquiring land as offset could eventually be more economical in the long-term than the ecological developments and management of several lands with low ecological gains on habitat connectivity. In addition, in order to facilitate the implementation of biodiversity offsets, we suggest to stakeholders to adopt a mixed approach, for instance considering private-public partnerships.

Then, while a multi-species approach (see for example Sahraoui *et al.*, 2017) is important in

planning of biodiversity offsets, since the challenges and impacts of development projects are not yet identified, planners should not rush into grouping species (*i.e.* habitat type favoring a wide range of species). Oversimplification can lead to failure to represent biodiversity in a pertinent manner, and thus to future failure to meet the NNL objective (Walker *et al.*, 2009; Bekessy *et al.*, 2010). Species' respective ecological requirements can generate disparities in the benefits from an offset that it is important to assess. Here, we tested the methodological framework on 4 representative species, but more species need to be assessed in operational studies.

Finally, models based on graph theory provide interesting leads to implement biodiversity offsets by contributing to preserving biodiversity and the functionality of natural environments (Foltête, 2019). But we can note two major limitations: they are only based on the availability of spatially explicit data on species' habitat and their uncertainty is rarely assessed (Gippoliti and Battisti, 2017; but see Foltête *et al.* (2020)). Therefore, even if our understanding of connectivity is improved by modelling approaches, we will still need to collect field data, on species behavior, habitat quality and demography (Kool *et al.*, 2013). Many important habitat attributes for species are not available as spatially explicit data or at an appropriate scale, it therefore seems inevitable to cross the models results with expert opinions (naturalist, NGOs, managers of natural areas and other partners).

—Implications and opportunities for the NNL objective

Adopting a landscape approach to meet the NNL (No Net Loss) objective has implications for ecological equivalent assessment (Quétier and Lavorel, 2011; Bergès *et al.*, 2020). This new perspective on biodiversity conservation should enable later assessment (*i.e.* when sizing biodiversity offset measures) of whether the gains from the biodiversity offset carried out by developers are proportionate to the effects of their development projects. To assess this, stakeholders should use the Equivalent Connectivity index, *EC* (Saura *et al.*, 2011), to be applicable to the mitigation hierarchy (see for example Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019b;

Bergès *et al.*, 2020; Tarabon, Calvet, *et al.*, 2020). *EC* is a quantitative, spatially explicit and ecologically relevant metric both for species sensitive to fragmentation and for those with habitat 'amounts' requirements (De Camargo *et al.*, 2018).

Conclusion

The goal of this paper was to investigate the relevance of pooling and planning of biodiversity offsets within spatially and ecologically coherent areas. The choice of biodiversity offset sites and measures, and their management method, should no longer be based solely on the intrinsic potential of each biodiversity offset site, but should also take the whole ecological network into account.

In France, local authorities now have greater responsibility for urban and environmental planning (due to recent European and French regulatory reforms). Thus, the anticipation and planning of biodiversity offsets can be a real decision-making lever at the heart of territorial organization strategies. Being anticipated upstream, biodiversity offsetting could be integrated into territorial planning and town planning tools (Martin and Brumbaugh, 2013), and find its place in the territories without getting sidelined. Hence, early anticipation of biodiversity offset sites and the various stakeholders could 1) limit the well-known administrative and economic hurdles (access to land, dispersion of biodiversity offset sites generating more numerous and more complex studies, monitoring and controls, etc. (Scemama and Levrel, 2013), and 2) contribute to preserving biodiversity and the functionality of natural environments while ensuring better socio-economic acceptability.

Bilan et perspectives

En comparant différentes stratégies territoriales de compensation écologique, avec et sans considération théorique de la synergie entre sites, nous avons montré l'importance de la localisation et de la planification de la compensation dans la conservation de la biodiversité. Nous avons démontré, par une approche de modélisation, comment l'anticipation et la mise en commun des sites compensatoires peuvent améliorer la fonctionnalité des continuités écologiques pour plusieurs espèces représentatives de différents groupes taxonomiques (mammifères terrestres, oiseaux, chiroptères et amphibiens). Les sites destinés à la compensation sont souvent sélectionnés en fonction de la maîtrise des parcelles, sans tenir compte de leur organisation spatiale au sein des canevas écologiques. Nous avons ici volontairement adopté cette approche pour montrer que les bénéfices engendrés ne sont pas les plus importants.

Si l'objectif de cette partie n'est autre que montrer l'intérêt d'organiser spatialement la compensation à l'échelle de territoire au regard des bénéfices supplémentaires que cela peut engendrer, cela ouvre d'autres opportunités. En effet, cette approche peut favoriser le développement d'un processus de compensation collective dans lequel vont être impliqués plusieurs projets d'aménagement portés par différents maîtres d'ouvrage et dissociés dans le temps et dans l'espace. Cela permet de prendre en compte les impacts cumulés des projets d'aménagement à l'échelle de territoire. Dans ce cadre, l'adoption d'une approche multiscalaire et anticipée permet d'accroître les chances d'atteindre l'objectif de non perte nette de biodiversité.

Nous préconisons néanmoins aux acteurs d'être vigilant lors de l'application de cette démarche. Il peut tout d'abord être nécessaire de considérer une échelle d'analyse plus grande que celle utilisée dans cette étude (*i.e.* 78 km²) et englober des territoires allant des intercommunalités à des territoires encore plus larges. Nous suggérons également d'intégrer dans les réflexions des questions plus larges liées notamment aux stratégies de développement agricole, urbain ou économique

puisque le processus de mise en œuvre de la compensation est complexe et qu'il ne se limite pas essentiellement au volet écologique. Ensuite, nous suggérons de ne pas essentiellement se limiter aux parcelles publiques, maîtrisées. Bien que l'acquisition soit parfois contraignante, il existe d'autres leviers d'actions (Obligation Réelle Environnementale, etc.). Par conséquent, intégrer certaines parcelles privées dans l'analyse, par exemple celles à proximité des Trame Verte et Bleue identifiées dans les documents d'urbanisme, peut conduire à des gains écologiques issus des mesures encore plus importants. Enfin, quant au choix des espèces ou guildes d'espèces cibles, une simplification excessive peut conduire à l'échec de la représentation pertinente de la biodiversité et donc sa conservation. Il s'agira donc d'évaluer les enjeux propres à chaque territoire et de sélectionner un certain nombre d'espèces pour que l'analyse soit à la fois pertinente, mais pas non plus irréalisable (voir page 147 dans [Discussion et perspectives](#)).

Comme nous l'avons montré, la modélisation peut être utilisée pour simuler différentes stratégies de compensation écologique. L'utilisation de ces outils n'a pour objectif que de guider les processus décisionnels, généralement tronqués par les intérêts de chaque acteur. Ainsi, le cadre méthodologique proposé dans ce chapitre complète bien les réflexions autour de l'usage de la modélisation initiées plus tôt dans ce travail (voir Chapitre 2 [Comment évaluer les impacts potentiels d'un projet d'aménagement sur les fonctionnalités écologiques ?](#), page 49 et Chapitre 3 [Comment améliorer l'application de la séquence ERC en tenant compte des dimensions spatiales et temporelles de la biodiversité ?](#), page 72). Il s'agira désormais d'améliorer davantage l'application et l'anticipation de la séquence complète Éviter, Réduire et Compenser à l'échelle des territoires dans un contexte d'urbanisation croissante. Ces enjeux sont abordés dans le chapitre suivant, [Comment intégrer la séquence ERC dans le cadre de réflexions stratégiques d'aménagement des territoires ?](#).

Chapitre 5

Comment intégrer la séquence
ERC dans le cadre de réflexions
stratégiques d'aménagement
des territoires ?

— Préambule (page [113](#))

— Résumé étendu (page [114](#))

— *Integrating a landscape connectivity approach
to the mitigation hierarchy planning by antici-
pating urban dynamics* (page [116](#))

— Bilan et perspectives (page [141](#))

Préambule

Le champ de l'urbanisme et notamment des documents d'urbanisme n'intègre aujourd'hui que partiellement les enjeux de préservation de la biodiversité, ce qui peut expliquer les défaillances dans l'application de l'évitement des zones à fort enjeux et de la compensation des impacts induits notamment par l'urbanisation des territoires. Le développement d'une stratégie de la séquence Éviter-Réduire-Compenser à l'échelle de territoires implique que le choix des mesures ne doit plus uniquement se faire au regard du potentiel intrinsèque de chaque site, mais de celui des réseaux écologiques. S'il est important de tenir compte de la qualité des habitats, il est important de concevoir des mesures compensatoires fonctionnelles pour assurer leur efficacité par rapport aux objectifs de résultats attendus.

La connaissance des territoires et de ses dynamiques est un prérequis essentiel à toute forme d'anticipation et de planification des stratégies de conservation de la biodiversité. Il est donc nécessaire d'étudier conjointement les dynamiques urbaines et écologiques afin d'éviter en priorité les secteurs à forts enjeux et d'organiser ensuite de manière pertinente la compensation pour s'assurer l'objectif de non-perte nette des différentes composantes de la biodiversité.

Pour répondre à cet enjeu, nous proposons un cadre méthodologique, appliqué à la Métropole de Toulouse, pour étudier conjointement les dynamiques urbaines et écologiques selon différents scénarios d'aménagement et de compensation (Fig. 56).

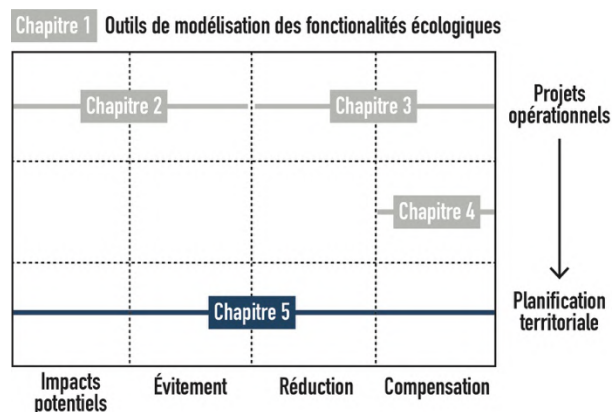


Fig. 56 Lien entre ce chapitre et les étapes de la séquence Éviter-Réduire-Compenser ainsi que les échelles spatiales d'application. S. Tarabon, IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

Ce chapitre est composé d'un résumé étendu en français (page suivante), du travail produit en anglais et publié en juin 2020 dans la revue *Landscape and Urban Planning* ([Integrating a landscape connectivity approach to the mitigation hierarchy planning by anticipating urban dynamics](#), page 116) et d'un bilan spécifique (page 141).

Résumé

Cadre méthodologique

Pour aider les collectivités territoriales et les bureaux d'études qui les accompagnent à anticiper, minimiser et compenser les impacts de l'étalement urbain, nous proposons un cadre méthodologique spécifique. Ce dernier anticipe les futurs besoins de compensation écologique en simulant l'urbanisation future selon plusieurs scénarios possibles et en évaluant leurs impacts sur les réseaux écologiques. La dynamique urbaine est modélisée à l'horizon 2040, à l'aide d'un simulateur développé *ad hoc* (*SimUrba*), selon deux scénarios de développement différents : un scénario « tendanciel » considérant le même taux d'évolution de la surface consommée par habitant que les années passées, et un scénario de réduction dit « facteur 4 » avec un objectif de réduire par quatre la surface consommée par habitant d'ici à 2040.

La séquence ERC est initiée dès la simulation de la dynamique urbaine puisque les modèles évitent autant que possible les secteurs à forts enjeux écologiques, définis à partir d'un ensemble d'indicateurs. Ensuite, les effets des scénarios d'urbanisation sont évalués à partir de plusieurs espèces cibles de différents groupes taxonomiques et de la théorie des graphes et métriques de connectivité associées (*Graphab*). Nous identifions les zones nécessaires à la compensation en considérant deux ratios de compensation (100 et 200%) basés, dans un premier temps, sur la superficie des habitats impactés. Nous testons également deux cas précis pour le choix des parcelles compensatoires, en utilisant d'une part le foncier sous maîtrise publique seulement, d'autre part en y ajoutant des parcelles privées localisées à proximité des grands corridors écologiques identifiés par le SCoT.

Dans le cas où des impacts résiduels relatifs au fonctionnement des continuités écologiques persistent pour certains groupes d'espèces, nous définissons le ratio minimum de compensation pour atteindre l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité.

Cas d'étude : la Métropole de Toulouse

—Zone d'étude

Dans cette étude, nous présentons la démarche en l'appliquant à la Métropole de Toulouse, située en région Occitanie ([Fig. 57](#)). La région Occitanie est l'une des plus attractives de France et accueille chaque année plus de 50 000 nouveaux habitants.

La Région Occitanie élabore actuellement son SRADDET « Occitanie 2040 »⁵⁴ dans lequel la séquence ERC peut constituer une des réponses aux défis d'urbanisation et de préservation de la biodiversité. Ainsi, le document fixe deux objectifs marqueurs, en matière de foncier et de préservation des espaces naturels, agricoles et forestiers, qui ont pour horizon temporel 2040 : réussir la zéro artificialisation nette à l'échelle régionale, et atteindre la non-perte nette de biodiversité. Dans ce cadre la région Occitanie a mis en place une « stratégie régionale ERC » tout en souhaitant se focaliser sur des échelles plus réduites. En effet, les métropoles, comme celle de Toulouse, sont notamment les territoires qui rassemblent le plus d'enjeux en matière de développement urbain et durable.

—Espèces cibles

Nous avons sélectionné dans cette étude 20 espèces, dont 16 vertébrés et 4 invertébrés, particulièrement affectés par les projets d'aménagement sur le territoire toulousain ([Table 13](#), page

⁵⁴ Le SRADDET « Occitanie 2040 » a été adopté le 19 décembre 2019 pour une mise en consultation début 2020.

123]. 15 de ces espèces sont protégées par les directives européennes Habitats et Oiseaux, et 14 sont incluses dans la liste française de cohérence nationale de la Trame Verte et Bleue produite par le Muséum National d'Histoire Naturel (MNHN). Les espèces ont été regroupées en 5 groupes liés à leur préférence en termes d'habitats, à savoir liés aux milieux ouverts (5 espèces), aux milieux cultivés (3 espèces), aux milieux forestiers (6 espèces), aux cours d'eau (4 espèces) et aux mares (2 espèces).

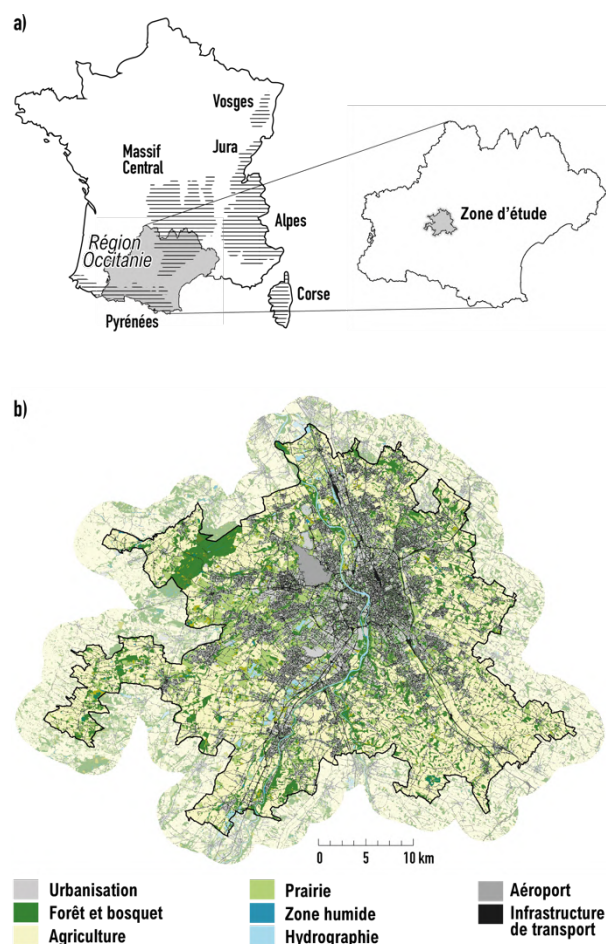


Fig. 57 Localisation (a) and couverture terrestre (b) de la zone d'étude relative à l'aire métropolitaine toulousaine. Fond de plan : BD Topo et RPG IGN®. Tarabon et al., IMBE-CITERES-CEEM-Soberco Environnement.

—Synthèse des résultats

Après avoir cartographier les secteurs à plus forts enjeux écologiques sur le territoire métropolitain de Toulouse (Fig. 59, page 129) à des fins d'évitement, deux scénarios de développement urbain ont été produits (Fig. 60, page 129). Nous avons constaté une différence de 30% en termes d'étalement urbain entre ces deux scénarios, expliquer principalement par une densification accrue dans le cas de figure le plus favorable.

Nous montrons ensuite que les impacts de l'urbanisation sont les plus forts pour les espèces associées aux zones ouvertes et semi-ouvertes, et cultivées (Table 16, page 131).

L'application de la démarche ERC est poursuivie en identifiant, pour chaque groupe d'espèces, les mailles où des compensations écologiques pertinentes génèrent les gains le plus élevé en termes de connectivité d'habitat en fonction des deux ratios considérés (i.e. 100% et 200%). La spatialisations des sites compensatoires les plus favorables est illustrée Fig. 61, page 132. Dans le cas où les deux ratios ne suffisent pas à atteindre l'équivalence écologique (i.e. pour 4 espèces), nous ciblons le ratio minimum et donc la quantité nécessaire pour s'assurer de l'absence de perte nette (Table 15, page 130). Par ces résultats, nous démontrons qu'il peut être risqué d'utiliser un ratio de compensation standard car, si cela peut être suffisant pour une approche surfacique de la biodiversité, cela ne suffit pas toujours pour une approche fonctionnelle.

Enfin, nous avons également montré qu'inclure les terrains privés dans le choix des sites compensatoires offrait l'opportunité de maximiser davantage les bénéfices engendrés par les mesures sur le fonctionnement des continuités écologiques et limitait les risques de conflits, propre au cadre méthodologique développé, entre différents types de mesures sur une même parcelle (Table 17, page 134).

L'intégralité de ce travail est présentée dans la partie suivante [Integrating a landscape connectivity approach to the mitigation hierarchy planning by anticipating urban dynamics.](#)

Integrating a landscape connectivity approach to the mitigation hierarchy planning by anticipating urban dynamics

Article publié dans la revue *Landscape and Urban Planning* — Juin 2020

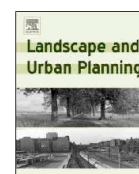
Landscape and Urban Planning 202 (2020) 103871



Contents lists available at [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

Landscape and Urban Planning

journal homepage: www.elsevier.com/locate/landurbplan



Integrating a landscape connectivity approach into mitigation hierarchy planning by anticipating urban dynamics



Simon Tarabon^{a,b,*}, Coralie Calvet^c, Vincent Delbar^c, Thierry Dutoit^b, Francis Isselin-Nondedeu^{b,d}

^a Soberco Environnement, Chemin du Taffignon, 69630 Chaponost, France

^b Institut Méditerranéen de Biodiversité et Ecologie, UMR CNRS-IRD, Avignon Université, Aix-Marseille Université, IUT d'Avignon, 337 chemin des Meinajariés, Site Agroparc BP 61207, 84911 Avignon, cedex 09, France

^c Centre d'Économie de l'Environnement Montpellier (CEEM), Université de Montpellier, CNRS, INRA, Montpellier SupAgro, 2 place Pierre Viala, 34060 Montpellier, France

^d Département Aménagement et Environnement École Polytechnique de l'Université de Tours, UMR CNRS 7324 CITERES 33-35 Allée Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France

Introduction

In developed countries, fragmentation and habitat loss, mainly due to urban growth, are major causes of biodiversity decline (Maxwell *et al.*, 2016). Urban sprawl and the resulting artificialization of semi-natural areas affect landscape connectivity and biodiversity conservation (Haverland and Veech, 2017). Landscape connectivity means “the degree to which the landscape facilitates or impedes species movement among resource patches” (Taylor *et al.*, 1993). It depends on the quantity and spatial arrangement of the landscape, including the landscape matrix, core habitat areas (i.e. where individuals perform their life cycle functions like feeding, breeding or daily dispersing), the corridors between habitat patches, as well as the species’ dispersal ability (Forman, 1995; Saura *et al.*, 2014). Recent studies have highlighted the need to conserve ecological networks at a large scale, because their integrity allows individuals to move and exchange genes, thereby ensuring populations’ survival (Boitani *et al.*, 2007; Kiesecker *et al.*, 2010).

To date, few effective tools have been developed to properly assess landscape connectivity (Kool *et al.*, 2013). Among the most common models are cost-distance analysis (Adriaensen *et al.*, 2003), circuit theory (McRae, 2006; McRae *et al.*, 2008), stochastic simulation models (Tracey, 2006; Allen *et al.*, 2016) and graph-theory-based models (Minor and Urban, 2008; Urban *et al.*, 2009). Graph theory is a relevant mathematical framework for the analysis of functional connectivity and for ecological conservation issues (Correa Ayram *et al.*, 2016; Foltête, 2019) requiring connectivity metrics (Saura and Rubio, 2010; Rayfield *et al.*, 2011). Landscape graphs are simplified representations of ecological networks where habitat patches appear as nodes. The potential movements of individuals or fluxes between patches appear as links that connect pairs of nodes (Urban *et al.*, 2009). They have recently grown in popularity as a way to easily identify ecological networks [see for instance (Niculae *et al.*, 2016; Mechai *et al.*, 2018; Clauzel and Bonneville, 2019), to assess the effects of fragmentation and loss of landscape connectivity (Tournant *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2016; Clauzel, 2017), and to wholly or partially implement the mitigation hierarchy (for instance Clauzel, Bannwarth, *et al.*, 2015; Tarabon, Bergès,

et al., 2019a; b; Bergès *et al.*, 2020). Moreover, graph-theory-based models can be combined with species distribution models (SDMs) to identify habitat patches (see Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019a). SDMs relate species distribution records to environmental data and can be used to produce maps of habitat suitability (Elith, H. Graham, *et al.*, 2006). Nevertheless, SDMs require large-scale databases of species occurrences, making this type of modeling challenging (Bigard *et al.*, 2020).

In response to biodiversity losses mainly caused by urban development (Haddad *et al.*, 2015), national regulations in many countries require developers to implement a three-step mitigation hierarchy aimed at first avoiding, and failing this, reducing impacts on biodiversity and then compensating for them (Maron *et al.*, 2018). The mitigation hierarchy has been part of environmental policies since the 1970s in many countries, but only applied since the 2000s following recent regulatory developments. It aims to reach the goal of *no net loss* (NNL) or *net gain* of biodiversity (Gibbons and Lindenmayer, 2007; Maron *et al.*, 2016). In the last compensation step, developers have to implement biodiversity offsets (BO) providing ecological gains elsewhere through restoration or habitat creation actions on public or private land, in a quantity at least equal to what was impacted. Depending on the environmental policy, they generally have to comply with offset ratios (between the amount of area negatively impacted and the compensation area) to reduce the effects of delays and uncertainties (Bull *et al.*, 2015; Moilanen and Kotiaho, 2018). However, neither France nor Europe imposes any standard equivalence assessment method (EAM) of calculating the offset ratios, which can lead to extensive requirements for land (Bezombes *et al.*, 2017). In other countries, such as in the United States, there is a standard calculation method such as Florida’s Uniform Mitigation Assessment Method (UMAM) (Reiss and Hernandez, 2018). Yet there is a lack of clear guidelines and methods that could help developers and regulators properly anticipate and assess the actual impacts of development on biodiversity, and the relevance of the proposed BO (Maron *et al.*, 2010; Gardner, Hase, *et al.*, 2013; Moreno-Mateos *et al.*, 2015; Thorn *et al.*, 2018).

In addition, despite recent European regulatory requirements (e.g. the Green Infrastructure Strategy in Europe, the green and blue corridors recommended by the “*Grenelle de l’Environnement*” in France), little attention is paid to the territorial organization of BO. Anticipating, organizing and pooling offsets are key to reaping BO benefits (Bigard *et al.*, 2020), particularly in territories where the pressure of urbanization is relatively strong and where the landscape suffers from fragmentation (Haverland and Veech, 2017). The mitigation hierarchy is also only applied to certain components of biodiversity, when it should apply to the whole range (Bezombes *et al.*, 2018; Carreras Gamarra *et al.*, 2018). For example, landscape connectivity is not a primary criterion within the mitigation hierarchy, nor for land-use and urban planning, as pointed out by different authors (Bergsten and Zetterberg, 2013; Kujala *et al.*, 2015; Bigard *et al.*, 2017). In practice, BO implementation has so far taken little account of issues related to the spatial configuration of ecosystems in the landscape. Yet this should be a major component of BO, since connectivity appears to be a key factor in BO successes (Scolozzi and Geneletti, 2012; van Teeffelen *et al.*, 2014; May *et al.*, 2017). Adopting a landscape approach also appears essential to implement the three steps of the mitigation hierarchy; this should be based on scientific methodology and tools that can properly anticipate future negative impacts of urban development and to implement their avoidance (Bigard *et al.*, 2020). Although a growing literature addresses BO from an ecological perspective (Calvet, Ollivier, *et al.*, 2015), as well as the use of spatial tools in conservation planning (Almenar *et al.*, 2019), no work so far has linked these two issues.

We propose to fill this gap by addressing the following question: how can we better anticipate and plan mitigation hierarchy implementation at territorial scales in relation to future urban development? We developed a methodological framework to

implement mitigation hierarchy planning within a landscape connectivity approach. We considered both ecological connectivity and urban dynamics, seeking to (1) minimize the ecological impacts of land development, and (2) enhance the application of the mitigation hierarchy.

We first simulated future urbanization needs under two different development scenarios using a bespoke urban model called *SimUrba* developed by (Calvet *et al.*, 2020) and described here. We then assessed their impact on ecological networks using the spatial ecology tool *Graphab* (Foltête, Clauzel and Vuidel, 2012). Then, we implemented the mitigation hierarchy, first by avoiding ecological impacts from urbanization and, when necessary, by identifying the most appropriate locations for BO (corresponding to new habitat patches) from two different sets of potential sites (public and private land) and using two different offset ratios (2:1 and 1:1).

We empirically tested this approach with a case study located in the French Occitanie region: the Toulouse conurbation, closely concerned by these planning issues. Indeed, its territorial cohesion program (ScoT) is currently undergoing revision aimed at reconciling spatially balanced economic growth with environmental objectives, especially under recent French regulatory changes (e.g. Council Directive 85/337/EEC, Directive 2014/52/EU, French laws n°2015-991 and n° 2016-1087; Wende, Bezombes, *et al.*, 2018). In this context, local authorities have been given greater responsibility for urban and environmental planning.

This paper is organized in three sections. First, we present the overall methodological approach. Then we apply it to the Toulouse conurbation case study. Lastly, we conclude on the lessons learned in the context of BO, offering further research and policy recommendations.

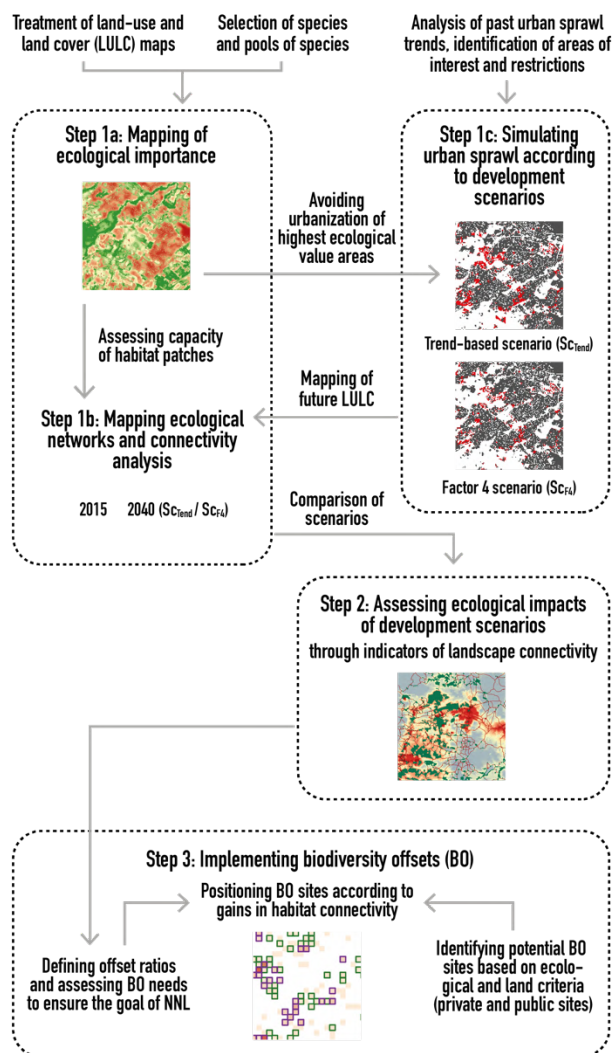


Fig. 58 Summary of the overall method proposed. The first steps of the mitigation hierarchy are applied from 1c by avoiding urbanization of areas of highest ecological value, before implementing BO if necessary (step 3). Note that steps 1a, 1b and 1c are concurrent, numbering of the steps is not chronological. Tarabon et al., IMBE-CITERES-CEEM-Soberco Environnement.

Methods

—The overall methodological approach

We propose a four-step method aimed at: 1) mapping the ecological value of a study area and its ecological networks based on several representative species and a global connectivity index (Equivalent Connectivity; Saura *et al.*, 2011), 2) simulating future urban sprawl according to two development scenarios (a past-trend scenario and an urban sprawl reduction scenario called “factor 4”), 3) assessing the ecological impacts of these two scenarios, and 4) implementing the mitigation hierarchy including appropriate and ecologically relevant biodiversity offsets based on landscape networks. Fig. 58 summarizes this overall approach.

—Study area

We selected a study area where our approach could be tested as part of the review process for a land-use planning scheme (ScoT), and for which data was accessible: the Toulouse conurbation, in the Occitanie region of Southern France (Fig. 57a). The Toulouse conurbation’s ScoT covers an area of 1,181 km² and encompasses 964,000 inhabitants spread over 114 municipalities and 5 municipal communities. The Metropolis of Toulouse is very attractive, and the ScoT predicts 250,000 to 300,000 additional inhabitants and 140,000 new jobs by 2030. Nearly 10,000 additional inhabitants yearly should settle in the suburban area and along the main lines of transportation. Therefore, meeting current needs and those of future generations requires real control of space consumption. Given the diversity and spatial proximity of land uses, and the high stakes regarding biodiversity conservation and the maintenance of a still-thriving agriculture, this is a particularly great challenge. To avoid the edge effect in urban and connectivity analysis, we applied a buffer zone of 5 km around the administrative boundary of the Toulouse conurbation (Fig. 57b). We defined this distance according to the availability of land-use and environmental geo-data, the computation times of models, and the dispersal distance of the focal species.

—Species data

Landscape graphs are intended for modeling the ecological networks of single species by focusing on well-identified habitat. However, the development of efficient mitigation hierarchy strategies requires measures of benefit to overall biodiversity, including both rare and more common species with various habitat preferences. Thus, a large set of representative species needed to be used to model ecological networks and cover all the issues related to offsetting in this study area with multispecific conservation goals (Sahraoui *et al.*, 2017).

We selected species of conservation interest in the context of the mitigation hierarchy for the Toulouse region, identifying 20 species, 16 vertebrate and 4 invertebrate, particularly affected by development projects there (Biotope, 2018). Of these, 15 are protected under the EU Habitats and Birds Directives, and 14 are included in the French list for national consistency of the green and blue corridor (*120scenarios nationale de la Trame Verte et Bleue*) defined by the French National Museum of Natural History (Sordello *et al.*, 2013). Two of these species, the roe deer and fire salamander, are not protected outside France but are highly affected by human activities and road development (Vincenz and Reyer, 2005; Jiang *et al.*, 2009).

Based on their habitat preferences, we then grouped them under 5 types of area: open and semi-open, cultivated, forest, watercourses and ponds (Table 13). See Table 18 and Table 19 in [Supplementary material](#) on page 137 for more details on the species' habitat preferences, dispersal capacities and literature used.

—Mapping of ecological value of landscape and ecological networks

The first step in implementing a planned and strategic mitigation hierarchy is to identify areas with high ecological value. Habitat quality will be used to assess the capacity of habitat patches other than surface area (see below), and then to begin the mitigation hierarchy process by avoiding urbanization of those areas of highest ecological value (see page 124).

Here, we mapped the ecological value of landscape based on landscape ecology indicators, as proposed by Bigard *et al.* (2020). We selected eight relevant indicators in the landscape ecology framework related to landscape structure, nature of land cover and use, and species occurrence. Indeed, the ecological value of landscape relies not only on LULC characteristics (including different biodiversity indicators such as type of LULC, form, inventory and protection areas, and ecological functionality level) but also on the composition and configuration of the landscape (such as density, rarity or shape of habitats) (see Table 2 and related literature). We produced a map of landscape ecological values that is not species-specific, although we are aware that the set of indicators is not always appropriate for all species. However, various considerations make this approach relevant. First, the values of the different indicators are weighted together (see below) and the average value within a habitat patch then enables the area of this patch to be weighted. Thus, if nuances according to species appear for some indicators, they will have very little impact on the analysis of connectivity and the calculation of the global connectivity index. Moreover, this approach is more easily reproducible for stakeholders than species-by-species mapping, which is tedious. In addition, weighting the surface area of habitat patches with the average value of overall ecological importance within them renders connectivity analyses more likely to be performed.

Data used to map the ecological value of landscape are presented in Table 11. As the initial typology included many different land covers, we classified them into 23 land cover categories (Table 12).

We used *Land Facet Corridor Designer* (Beier and Brost, 2010) to calculate the Local Shannon Index (Shannon, 1948), and the SDMtoolbox (Brown, Bennett, *et al.*, 2017) for species richness. The Fractal Dimension Index (FRAC; Eq. 11) for a landscape element l (according to LULC) is given by the following formula (Crossman *et al.*, 2007):

$$(11) \text{FRAC} = \frac{2 \ln(0.25 \times p_i)}{\ln a_i}$$

where a_i is the area and p_i the perimeter of the landscape element.

Table 11 Indicators related to landscape structure, land-use and land-cover (LULC), land form and species occurrence selected and used to assess the ecological value of each cell at 20-m resolution.

Indicators	Justification	Categories	Value
LULC rarity	A rare environment considered important and requiring special attention (CRENAM, 2011). We considered the proportion of each land cover (except urban areas) relative to the total area of natural and semi-natural areas.	High: < 1%	1
		Medium: 1 to 5%	0.6
		Low: > 5%	0.3
		Not affected: water bodies and courses	0
LULC diversity	A high diversity or local richness of habitats considered beneficial for biodiversity. Particularly favorable habitats are homogeneous in size (McGarigal and Cushman, 2005; CRENAM, 2011). The richness and homogeneity of areas are summarized by the Local Shannon Index (Shannon, 1948).	High to low	0 to 1
Biodiversity potential	Different LULC offer differing potential for the development or maintenance of biodiversity (Letourneau and Thompson, 2014; Kujala <i>et al.</i> , 2015). We ranked all types of land cover based on scoring by experts according to their biodiversity potential.	High: natural grasslands, broad-leaved and mixed forests, trees outside forests, moors and heathlands, wetland areas	1
		Medium to high: coniferous forests, temporary pastures, hedges and bushes	0.75
		Medium: tree plantations, urban parks	0.50
		Low: crop areas, other agricultural areas, water bodies, watercourses	0.25
		Very low: artificial areas	0
Wetland area	Wetland areas offer high levels of biodiversity (Kujala <i>et al.</i> , 2015).	High: identified wetland area	1
		Medium: potential wetland area (buffer zone of 50 m on each side of watercourses and water bodies)	0.50
		Very low: no wetland area	0
Inventory and protection areas	The ecological value of natural environments is reflected in protection, inventory and management measures (Le Saout <i>et al.</i> , 2013; Gray <i>et al.</i> , 2016).	Major contribution: ZNIEFF I, APPB, sites d'intérêt communautaire, zones de protection spéciale Natura 2000	1
		Major contribution: ZNIEFF II	0.75
		Significant contribution: sites 121cenari, sites inscrits, ZICO	0.50
		Others	0
Ecological functionality level	Biological corridors play an important role in the preservation of biodiversity (Hüse <i>et al.</i> , 2016). This study used corridors identified in the territorial cohesion program.	Major ecological corridors	0,5
		Secondary ecological corridors	0.25
		Low to very low	0
Form complexity	Ecotones are also very important in biological processes. We used the Fractal Dimension Index (FRAC) as a measure of complexity derived from the perimeter/area ratio (Crossman <i>et al.</i> , 2007).	High to low	1 to 0
Species richness	Species richness is an indicator of the number of species recorded in a cell (Gotelli and Colwell, 2011).	High to low	1 to 0

Table 12 Land-cover types identified in the study area and used to form a 20 m-resolution raster map. The continuous urban fabric and the various sub-divisions of the discontinuous urban fabric are distinguished by their degree of soil sealing (S.L. = sealing level), expressed as a percentage for each category.

Categories	Land-cover classes	Sources
Hedges and bushes		BD TOPO®
Oak forests		BD FORET®
Other broad-leaved forests	Closed broad-leaved forests with a mix of species (chestnut, beech, locust, etc.)	BD FORET®
Mixed forests	Closed forests with a mix of coniferous and deciduous tree species	BD FORET®
Coniferous forests	Closed forests with a mix of coniferous species (pine, fir or spruce species)	BD FORET®
Trees outside forests	Open forests with a mix of coniferous and deciduous tree species	BD FORET®
Moors and heathlands		BD FORET®
Crop areas	Permanent summer and winter crops	RPG
Other agricultural areas		RPG
Natural grasslands	Permanent pastures	RPG
Temporary pastures		RPG
Tree plantations	Vineyards, poplar groves and fruit trees	BD TOPO®
Water bodies		BD TOPO®
Watercourses		BD TOPO®
Wetland areas		Inventory carried out by the <i>Conseil Général de la Haute-Garonne</i>
Densely built-up urban areas	Continuous urban fabric (S.L. > 80%) and discontinuous medium-density urban fabric (S.L.: 50% - 80%)	European Urban Atlas
Discontinuous urban fabric	Discontinuous medium-density urban fabric (S.L.: 30% - 50%) and discontinuous low-density urban fabric (S.L.: 10% - 30%)	European Urban Atlas
Urban parks	Green urban areas	European Urban Atlas
Industrial and commercial areas	Industrial, commercial, public, military and private units	European Urban Atlas
Major transport infrastructures		European Urban Atlas
Secondary roads		European Urban Atlas
Railways and associated land		European Urban Atlas
Airport		European Urban Atlas

Table 13 List of targeted species used in the study. Some are included in the French list for national consistency of the green and blue corridor (cohérence nationale de la Trame Verte et Bleue : TVB) and/or protected under the EU Habitats and Birds Directives.

Habitat group	Taxonomic group	Species		TVB	European protection
		Scientific name	Vernacular name		
Open and semi-open areas	Bird	<i>Cisticola juncidis</i>	Zitting cisticola	×	×
	Reptile	<i>Lacerta bilineata</i>	Western green lizard	×	×
	Butterfly	<i>Phengaris arion</i>	Large blue	×	×
	Orthopteran	<i>Stethophyma grossum</i>	Large marsh grasshopper	×	×
	Mammal	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	European rabbit	×	
Cultivated areas	Bird	<i>Burhinus oedicanus</i>	Stone-curlew		×
		<i>Emberiza calandra</i>	Corn bunting		×
	Amphibian	<i>Epidalea calamita</i>	Natterjack	×	×
Forest areas	Bird	<i>Muscicapa striata</i>	Spotted flycatcher	×	×
	Mammal	<i>Sciurus vulgaris</i>	Red squirrel		×
		<i>Capreolus capreolus</i>	Roe deer		
	Chiropteran	<i>Nyctalus leisleri</i>	Lesser noctule	×	×
	Amphibian	<i>Salamandra salamandra</i>	Fire salamander		
	Coleopteran	<i>Cerambyx cerdo</i>	Great Capricorn beetle		×
Watercourses	Bird	<i>Alcedo atthis</i>	European kingfisher	×	×
	Mammal	<i>Lutra lutra</i>	European otter	×	×
	Reptile	<i>Natrix natrix</i>	Grass Snake	×	
	Dragonfly	<i>Coenagrion mercuriale</i>	Southern damselfly	×	×
Ponds	Amphibian	<i>Pelodytes punctatus</i>	Parsley frog	×	
		<i>Triturus marmoratus</i>	Marbled newt	×	×

We first tested collinearity and estimated the effect of multicollinearity among variables with the variance inflation factor (VIF), taking a stepwise approach where a VIF is calculated with the `usdm` package for each variable and the variable is selected if values are below the threshold (VIF < 10; Naimi *et al.*, 2014). Then, we produced a 20-m resolution raster map by combining variables. The value of each cell is the average of each indicator value using a uniform weighting.

Next, we used Graphab (version 2.4; Foltête, Clauzel and Vuidel, 2012) [see <http://thema.univ-fcomte.fr/productions/graphab/>] to model the ecological networks and conduct the connectivity

analysis from landscape graphs and an associated connectivity metric, the Equivalent Connectivity (EC) index proposed by Saura *et al.* (2011).

We prepared a 20 m-resolution raster map by combining different vector data. Areas showing transport infrastructure (roads, railways and associated land) were dilated by 10 m to avoid any breaks due to the rasterizing of the initial vector data. We based the analysis on several vertebrate and invertebrate species from the study area. The nodes of landscape graphs were defined according to the land-cover categories favored as habitat by each species. These were derived from the biological literature, as were the minimum areas of nodes

(Table 18 in [Supplementary material](#) on page 137). Species distribution models (SDMs) could not be used here due to a lack of species occurrence data at the scale of the study area. Then, the different land-cover categories defined during data compilation were assigned to six resistance classes based on the species' ability to move within them: highly suitable, suitable, neutral, unfavorable, highly unfavorable or barrier to animal movement (Mimet *et al.*, 2016). We defined the values of resistance to animal movement based on the methodology developed by Tarabon, Bergès, *et al.* (2019a), *i.e.* ranging from 1 (very low resistance) to 10,000 (barrier), with 50, 100, 400 and 800 as intermediate classes. Habitat connectivity was assessed from the Equivalent Connectivity index (EC; Saura *et al.*, 2011), an ecologically relevant metric appropriate to this mitigation hierarchy context. Indeed, the EC index uses the concept of 'amount of reachable habitat' for a species at the landscape scale (Saura and Rubio, 2010; Saura *et al.*, 2011). The index is derived from the Probability of Connectivity index (PC; Saura and Pascual-Hortal, 2007), defined as "the probability that two animals randomly placed within the landscape move to habitat areas that are reachable from each other." Thus, the EC index fulfills all the requirements of a connectivity metric, meeting conservation objectives linked to habitat loss and landscape fragmentation (Bergès *et al.*, 2020). EC is a combined measure of habitat amount and habitat connectivity, and the index is based on node attributes (here, on quality-weighted habitat area) and link attributes transformed into probability of dispersal p_{ij} between nodes i and j . p_{ij} values are calculated with a decreasing exponential function of the distance d_{ij} between patch i and j , taking into account the dispersal capacity of the focal species (Eq. 12):

$$(12) p_{ij} = e^{-\alpha d_{ij}}$$

where α is a cost distance-decay coefficient: α is usually set so that $p_{ij} = 0.5$ when d is the median dispersal distance, or $p_{ij} = 0.05$ when d is the maximum dispersal distance (Saura and Pascual-Hortal, 2007).

Here, we took into account a cumulative dispersal distance (cost distance) at the metapopulation level. These metapopulation dynamics are key

factors in population viability (Saunders *et al.*, 1991). Dispersal distances were extracted from existing literature reviews; however, no literature review gave maximum dispersal distances for birds. Therefore, we used an allometric relationship from (Sutherland *et al.*, 2000), as proposed in Sahraoui *et al.* (2017), which links diet types and species body mass, as well as dispersal capacity, given by the following formula: $13.1 \times M^{0.63}$. Bird body size (M , in kg) was extracted from the data set of (Lislevand *et al.*, 2007) containing 3,769 bird species. Then, dispersal distance values in metric units ($Dist_M$) were converted into cost units ($Dist$) using a linear regression between link topological distance and link cost distance for all the links of the graph, as given in the following formula (Eq. 13):

$$(13) Dist = e^{intercept + slope(Dist_M)}$$

—Simulation of urban dynamics with SimUrba

We used an ad hoc model, *SimUrba*, developed by Calvet *et al.* (2020) and presented here, which simulates urban dynamics based on the consumption of space related to future needs (including housing, commercial and industrial areas, roads and parking) per inhabitant under different development scenarios. *SimUrba* is an open source model available at: <https://gitlab.com/vidlb/simurbapy>. Data used in this section are presented in [Table 14](#).

The simulation approach of *SimUrba* combines a cellular automaton and a geographic information system. The literature contains other models that model urban systems (*e.g.* *Mup-City*, *UrbanSim*, *SLEUTH* as well as *GeOpenSim*, etc.). These were used as a starting point, but we decided to create our own model to better respond to our research problem and available data.

The objective of *Mup-city* is to identify spaces suitable for future urbanization (Tannier *et al.*, 2016). We could not use it directly in our study, first because it does not allow us to simulate evolution based on demographic data and second, because it does not cover the historical data on urbanization that we needed. However, the approach developed in this model was a major source of inspiration for our simulation, in particular when determining whether it was worth urbanizing the cells according

to the different criteria presented in the methodology.

The *GeOpenSim* model uses the multi-agent approach to model urban systems (Perret *et al.*, 2010). It is built from topographic data (roads, buildings and blocks) nested at different scales. The history of these data and statistical analysis are used to characterize the spatio-temporal dynamics of a city in order to establish rules of evolution. It is a particularly descriptive model that attempts to simulate urbanization with great finesse, from the emergence of new districts to the creation of a building of a certain shape, orientation and position within a group of buildings. It makes it possible to simulate an urbanization that is intended to be in harmony with its environment and that respects demographic or structural constraints at the micro (plot), meso (group of buildings, neighborhood) and macro (urban unit) levels. But this model was not usable in our case because it simulates down to the single building, and is not designed to project changes related to demographics, but rather trends in the evolution of urban morphology. We felt that its great complexity and the constraints that would be imposed by the set of data required for its operation made it unsuitable for the purposes of this study. There were also replicability issues. However, the analysis of the evolution of built-up areas as well as the homogeneity of the built-up areas of a single district inspired us to develop *SimUrba*, particularly for the urban densification processes.

As regards the *SLEUTH* model, it is indeed quite similar to *SimUrba* in terms of its objectives of modeling future urban growth and its initial conditions and data (slope, land cover, transport) (Houet *et al.*, 2016). But the problem with the *SLEUTH* model is the difficulty of adding other data sources and GIS layers (Saxena and Jat, 2019) In our study, we had to add other data sources to create other layers in order to compare different development scenarios, including the “layer of interests to be urbanized” (based on proximity to services, shops, roads, etc.),

and a “restriction layer” to simulate the avoidance step based on ecologically significant data.

Concerning *UrbanSim*⁵⁵, we did not use it because it is a paid service and not open-source software. This made it incompatible with our objective, which was to share the model and its results, and to facilitate its replicability and transfer to local stakeholders and public decision-makers.

Our model differs in the way we estimate housing needs from census data, so we can also focus our analysis of the results on comparing scenarios with different degrees of urban sprawl. We also added fine building data, to estimate population density at the individual building level, to our diachronic analysis of the trend in per capita space consumption. Thus, we were able to choose the type of results we wanted to obtain from the simulation output. For example, we were able to separate the numerical results on the consumption of built versus floor space, the average height of buildings in a cell, and many other indicators that we wanted to include in the sensitivity analysis.

The model estimates the probability of a cell (spatial unit) becoming urbanized in the future. The urbanization process is modeled according to estimated future needs in terms of built space. To do so, the model first assesses past trends in space consumption per inhabitant, and subsequently evaluates the future urban needs of the selected area based on its estimated population growth. Future projections of population growth are based on INSEE data (Institut national de la statistique et des études économiques). The time period chosen depends on the data available for the selected area. Here, we used data from 2009 to 2015 to assess past trends.

The probability of a cell becoming urbanized, in our case by 2040, depends on several “restriction” and “urbanization potential” parameters. For instance, our “urbanization potential” parameters included location indicators such as “being in areas that will be urbanized” according to the local development

⁵⁵ <https://urbansim.com/research/>

plans. Moreover, a cell close to amenities and services (such as roads, shops, schools and healthcare services) is more likely to be urbanized in the future. *SimUrba* also identifies areas where urbanization is restricted or not allowed (such as regulatory zones, existing biodiversity offsetting areas, floodplains and areas with slopes > 30%), called the “restriction” parameters.

To implement the first steps of the mitigation hierarchy (i.e. avoidance and reduction of ecological impacts), we added two further indicators to the simulations of urban dynamics: the ecological value of the study area (provided by the previous step of the method), and agricultural dynamics and land pressure estimated locally from existing studies or databases (Biotope, 2018). Our objective was to identify areas of potential conflict between

agriculture, urbanization, and biodiversity conservation. Thus, we favored particularly intense urbanization for cells of less ecological or agricultural importance.

Lastly, two different development scenarios were simulated: (1) a trend-based scenario (hereafter Sc_{Trend}) based on a diachronic analysis (2009-2015), where the past trend in per capita space consumption is maintained up to 2040, and which can be described as “business as usual”, and (2) a scenario where space consumption reduces in accordance with regulatory targets (e.g. *Plan Biodiversité 2018* in France), the “factor 4 scenario” (hereafter Sc_{F4}), the per capita space consumption calculated in the trend-based scenario being divided by 4 by 2040.

Table 14 Sources of data used to map the ecological value of landscape and to simulate ecological networks and urban dynamics.

Step	Detail	Data	Period	Source	Description
Ecological value and habitat connectivity mapping	Preparation of the land-cover map	BD TOPO®	2015	The French National Geographical Institute (IGN)	Hedges and bushes
		European Urban Atlas		The European Environment Agency	Urbanized areas
		BD FORET®	2015	The French National Geographical Institute (IGN)	Forest types
	Calculation of species richness	Agricultural areas	2016	The French Record of Agricultural Plots (RPG)	Grasslands and other agricultural areas
		Wetland inventory	2017	The Conseil Général de la Haute-Garonne	Wetlands
		Occurrences of species	2005–2015	The French SINP (<i>Système d'Information sur la Nature et les Paysages</i>) of the National Institute of Natural Heritage (INPN)	Recorded species occurrences
Simulation of urbanization process	Measuring demography	Sub-communal base IRIS (Ilots Regroupés pour l'Information Statistique)	2009–2015	The French <i>Institut national de la statistique et des études économiques</i> (INSEE)	Housing and demographical census
	Measuring artificialization	BDTOPO®	2009–2016	The French National Geographical Institute (IGN)	National topographical database
	Computing slope	BDALTI® 5m	2015	The French National Geographical Institute (IGN)	Digital Elevation Model
	Identifying non-residential buildings	–MAJIC (Mise À Jour des Informations Cadastres)	2017	The French <i>Direction 127cenario des Finances publiques</i> (DGFIP)	Land register and associated housing data
	Fitting to local planning	Local Urban Plan	2017	Metropolis of Toulouse	Local urban planning scheme
	Measuring land-cover change	CES OSO	2017	The French <i>Centre d'Etudes Spatiales de la Biosphère</i> (CESBIO)	Land cover from Sentinel 2 satellite data
	Preserving important ecological areas	Ecological value of landscape	2017	See —Mapping of ecological value on page 129	Computed ecological values
	Building restrictions	Natural areas	2018	The National Institute of Natural Heritage (INPN)	Heavily protected natural areas
		Existing biodiversity offsets	2018	The French <i>Ministère de la Transition Écologique et Solidaire</i>	Biodiversity offset areas
	Locating shops and services	SIRENE database	2018	The French <i>Institut national de la statistique et des études économiques</i> (INSEE)	All public or private establishments
Hierarchization of biodiversity offsetting targets	Locating public transport	OSM Public Transport	2018	OpenStreetMap Contributors	Bus stops, missing from BDTOPO® database
	Building restrictions	Atlas of Floodplains	2018	The French <i>Direction Départementale des Territoires</i> (31)	Flood-risk areas, a main component of the French <i>plan de 127cenarios127 du 127cenar 127cenarios127 (PPRI)</i>
	Identifying plots for compensation	Appellation d'origine 127cenarios (AOC)	2018	SAFER (<i>Société d'aménagement foncier et d'établissement rural</i>)	Regulatory pressures linked to agricultural activities
MAJIC (Mise À Jour des Informations Cadastres)		2017	The French <i>Direction Générale des Finances Publiques</i>	Land register (identifying public or private plots)	

—Assessment of ecological impacts

We calculated the ecological impacts of the urban development scenarios on habitat connectivity with the following formula (Eq. 14):

$$(14) \Delta X = \frac{X_{2040} - X_{2015}}{X_{2015}} \times 100$$

where X_{2015} and X_{2040} are the metric values of habitat connectivity (*i.e.*, habitat area weighted by the ecological value map and the amount of reachable habitat – *EC* index) assessed for each species before (in 2015) and after (in 2040) the simulated future urbanization. ΔX provides information on the habitat patches and ecological connectivity that will be lost or reduced due to urbanization.

—Implementation of planned and relevant biodiversity offsets

To address the mitigation hierarchy, we first considered whether the plots were public or private, assuming that public plots would be more readily available for BO. This yielded a first set of all-public potential plots, called “ P_{B01} ”. Then, we added plots of private land located near major ecological corridors identified in the territorial cohesion program (ScoT), with the objective of increasing the number of plots available, including the most ecologically relevant sites, and supporting ecological networks like the “green and blue corridors” (Chaurand *et al.*, 2019). We called this mixed public and private set of potential plots “ P_{B02} ”. In addition, farming was taken into account when selecting BO sites to avoid possible conflicts with agricultural activities (we excluded irrigated areas and major agricultural interests like famous wine-producing areas) thanks to a collaboration with SAFER (French land development and rural establishment agencies), the agency responsible for rural land development.

Certain landscape and area criteria were also considered in BO site selection. We restricted to areas of 0.5 ha or more located outside future urban areas, wetlands and existing BO sites. Since our approach was species-centered, we were also able to exclude habitats unsuitable for the species considered (*e.g.* we excluded forest patches for species from open/semi-open and cultivated areas). After

identifying areas for BO, we addressed ecological connectivity using *Graphab*’s “patch addition process” as described by Foltête *et al.* (2014). This enabled us to identify where BO would maximize species’ connectivity, by iteratively adding a virtual node (corresponding to a new habitat patch) in the centroid of each pre-targeted plot and adding new links from this node to the other nodes. This step-wise procedure is currently applied in studies aimed at identifying the most strategic habitats to prioritize for biodiversity preservation or restoration, as well to propose landscape management actions to protect terrestrial mammals, amphibians and birds (Clauzel, Bannwarth, *et al.*, 2015; Mimet *et al.*, 2016; Clauzel *et al.*, 2018). It results in a map of favorable habitat patches for the species classified under a habitat type, created by overlaying the prioritization maps of individual species.

Then, we identified plots from both P_{B01} and P_{B02} (see above) as candidates for BO to compensate for negative impacts on habitat area, using two standard offset ratios from current BO practice: 1:1 and 2:1 (called “ $R_{1:1}$ ” and “ $R_{2:1}$ ”, respectively) (Curran *et al.*, 2014). Landscape graphs being species-specific, ecological impacts are different for each species, even within the same group. Therefore, we used the highest habitat area loss value among species belonging to the same group to define BO objectives in terms of area, according to the offset ratio applied.

Lastly, we assessed residual impacts on habitat connectivity from BO sites identified using the $R_{2:1}$ offset ratio, assuming this to be more likely to reach the *NNL* objective. When the ratio was not met, we attempted to identify the appropriate minimum ratio to ensure *NNL* in habitat connectivity (Bergès *et al.*, 2020).

Results

—Mapping of ecological value

We calculated a VIF for each indicator selected to map the ecological value of landscape. All values were below the threshold ($VIF < 10$). Therefore, there were no further exclusions among the variables presented in [Table 11](#) on page [121](#).

The ecological value map of the Toulouse region used to assess habitat connectivity is presented in [Fig. 59](#). The gradient represents the cells' ecological importance, ranging from very high to low or zero.

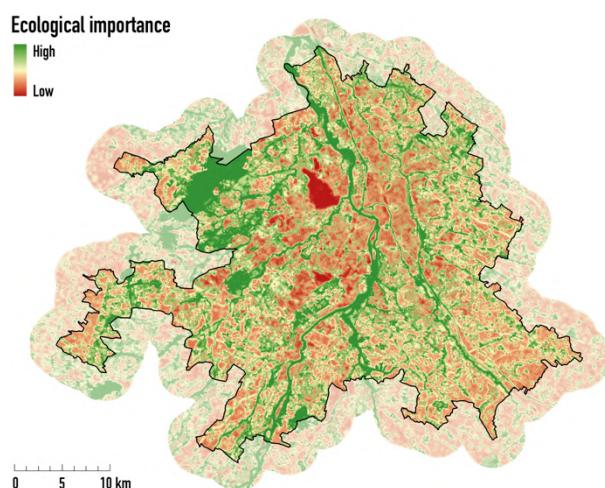


Fig. 59 Ecological value map according to the multi-criteria analysis. The denser the green, the higher the ecological value. Tarabon et al., IMBE-CITERES-CEEM-Soberco Environnement.

In this study case, urban areas are generally the least valuable in terms of biodiversity. Ecological value is mainly derived from natural or semi-natural areas preserved from urbanization, inventory and protection areas, and green and blue infrastructures.

—Simulation of urban dynamics

Future projections of urban sprawl are based on an increase of +1.464% in inhabitants each year, generating supplementary urbanization in 2040 of 6,108 ha for Sc_{Trend} and 4,286 ha for Sc_{F4} ([Fig. 60](#)). New urbanization is mainly distributed around

urban centers offering the widest urbanization potential. The greatly reduced urban sprawl obtained in Sc_{F4} (-30%) is due to the densification of existing buildings (via a fitting method which takes into account height rules for surrounding buildings) to meet estimated needs.

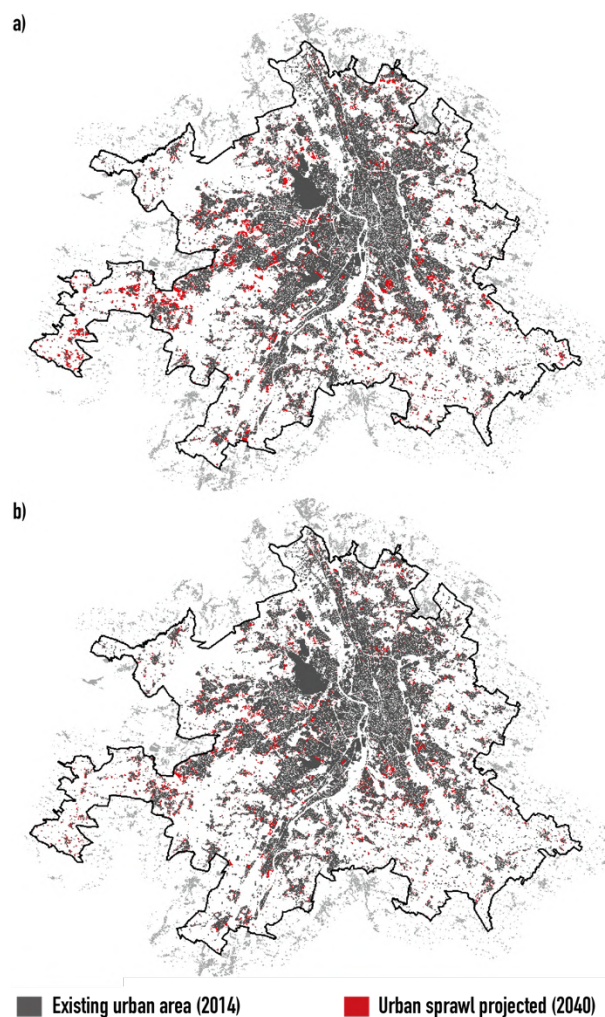


Fig. 60 Simulation of urban sprawl (in red) modeled with SimUrba for a) the trend-based scenario (Sc_{Trend}) and b) the "factor 4" scenario (Sc_{F4}). Tarabon et al., IMBE-CITERES-CEEM-Soberco Environnement.

—Assessment of ecological impacts

This result reveals the potential areas of conflict between future development and biodiversity conservation issues. Both urban development

scenarios led to a decrease in total patch surface area (S) and in habitat connectivity (EC index). The average decreases in S and EC values for Sc_{Trend} were -5.6% and -6.3% , respectively, and for Sc_{F4} , -4.1% and -4.8% , respectively. The most impacted species were those from open/semi-open and cultivated areas, particularly *Cisticola juncidis* and *Burhinus oediconemus*: on average, these groups lost more than 8% and 10% of surface area and habitat connectivity, respectively, under the worst-case urbanization scenario (Sc_{Trend}). Others were very little affected, such as species linked to watercourses (for details, see [Table 16](#)).

—Implementation of appropriate biodiversity offsets

Considering P_{B01} (exclusively public plots), appropriate sites for BO were identified on 1,164 ha of public land distributed over 452 cells of 50 ha for species associated with forest areas, watercourses and ponds. For species from open/semi-open and cultivated areas, 577.3 ha were identified, distributed over 391 cells. Considering P_{B02} (including private plots), we added another 3,788.8 ha for species associated with forest areas, watercourses and ponds, and 2,918.0 ha for the other species, together distributed over 1,159 and 1,238 cells, respectively. The position of the plots is illustrated in [Fig. 62](#) in [Supplementary material](#).

For easier readability, we focus our results on the more optimistic “factor 4” scenario (Sc_{F4}). It can be assumed that the Sc_{Trend} scenario will show more alarming results, since dense urbanization generates more impacts on habitat networks (Calvet, Napoléone, *et al.*, 2015; Tannier *et al.*, 2016). Thus, for each species pool and sets of plots P_{B01} and P_{B02} , we identified the most promising cells for BO implementation, i.e. where habitat creation (to compensate for negative effects on habitat area) generated the highest gain in habitat connectivity (based on EC index). [Fig. 61](#) shows the most promising areas in red, while those generating lower gains in connectivity tend towards white. From the areas maximizing habitat connectivity, we selected the BO sites required to meet the *NNL* objective for each habitat group under both P_{B01} and P_{B02} (for each habitat group, the highest impact value among species belonging to the group was used).

BO site requirements are illustrated in [Fig. 61](#) by green and purple squares corresponding to offset ratios of 1:1 and 2:1, respectively.

—Assessment of residual impacts on habitat connectivity

Habitat connectivity (regarding EC index) was maintained for most species, with the exception of 4 (in bold font in [Table 15](#)). The residual impacts vary between -0.3% and -1.9% . For these species, we thus estimated the minimum offset ratio that would ensure compliance with the *NNL* objective in terms of connectivity at from 217% to 338% ([Table 15](#)).

Table 15. Assessment of residual impacts based on variation in EC index (ΔEC) and on the minimum offset ratio (R_{min} ; expressed as a percentage) required to meet the *NNL* objective for habitat connectivity. We applied the analysis from urbanization scenario Sc_{F4} and offset ratio $R_{2:1}$.

Habitat group	Species	ΔEC ($R_{2:1}$)	R_{min}
Open and semi-open areas	<i>Cisticola juncidis</i>	+13.4%	
	<i>Lacerta bilineata</i>	+8.3%	
	<i>Phengaris arion</i>	-0.3%	217%
	<i>Stethophyma grossum</i>	+6.1%	
	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	-1.0%	338%
Cultivated areas	<i>Burhinus oediconemus</i>	-1.9%	246%
	<i>Epidalea calamita</i>	+9.2%	
	<i>Emberiza calandra</i>	+5.9%	
	<i>Muscicapa striata</i>	+11.3%	
Forest areas	<i>Sciurus vulgaris</i>	+5.3%	
	<i>Capreolus capreolus</i>	+10.2%	
	<i>Nyctalus leisleri</i>	-0.8%	283%
	<i>Salamandra salamandra</i>	+1.7%	
	<i>Cerambyx cerdo</i>	+1.4%	
Water courses	<i>Alcedo atthis</i>	+1.0%	
	<i>Lutra lutra</i>	+0.4%	
	<i>Natrix natrix</i>	+1.4%	
Ponds	<i>Coenagrion mercuriale</i>	+0.3%	
	<i>Pelodytes punctatus</i>	+3.0%	
	<i>Triturus marmoratus</i>	+7.1%	

Table 16 Assessment of ecological impacts for the trend-based (SC_{Trend}) and “factor 4” (SC_{F4}) scenarios based on variation in habitat area (ΔS) and EC index (ΔEC). ΔS_{moy} and ΔEC_{moy} . Indicate the average value for each species group (see Table 20 in Supplementary material for area values in ha.). The orange boxes represent maximum values of losses within habitat groups or between them.

Habitat group	Species	SC_{Trend}				SC_{F4}			
		ΔS	ΔS_{moy}	ΔEC	ΔEC_{moy}	ΔS	ΔS_{moy}	ΔEC	ΔEC_{moy}
Open and semi-open areas	<i>Cisticola juncidis</i>	-11.8%		-25.3%		-9.5%		-19.4%	
	<i>Lacerta bilineata</i>	-13.0%		-11.0%		-11.5%		-9.2%	
	<i>Phengaris arion</i>	-2.3%	-8.0%	-3.9%	-11.2%	-1.7%	-6.6%	-2.6%	-8.6%
	<i>Stethophyma grossum</i>	-1.4%		-0.2%		-1.0%		-0.1%	
	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	-11.6%		-15.7%		-9.1%		-11.7%	
Cultivated areas	<i>Burhinus oedicephalus</i>	-15.9%		-20.9%		-12.8%		-16.4%	
	<i>Epidalea calamita</i>	-6.9%	-9.2%	-4.2%	-10.5%	-5.1%	-7.0%	-3.2%	-8.0%
	<i>Emberiza calandra</i>	-4.9%		-6.4%		-3.1%		-4.5%	
Forest areas	<i>Muscicapa striata</i>	-9.6%		-13.1%		-8.0%		-11.5%	
	<i>Sciurus vulgaris</i>	-4.8%		-6.3%		-2.7%		-3.8%	
	<i>Capreolus capreolus</i>	-3.6%		-2.7%		-1.6%		-1.3%	
	<i>Nyctalus leisleri</i>	-4.6%	-5.1%	-7.8%	-5.5%	-2.5%	-3.1%	-5.2%	-4.0%
	<i>Salamandra salamandra</i>	-4.3%		-2.6%		-2.2%		-1.9%	
	<i>Cerambyx cerdo</i>	-3.9%		-0.7%		-1.6%		-0.4%	
Watercourses	<i>Alcedo atthis</i>	-0.4%		-0.3%		-0.2%		-0.3%	
	<i>Lutra lutra</i>	-0.4%		-0.7%		-0.2%		-0.4%	
	<i>Natrix natrix</i>	-4.4%	-1.4%	-0.8%	-0.5%	-2.7%	-0.8%	-0.6%	-0.4%
	<i>Coenagrion mercuriale</i>	-0.4%		-0.2%		-0.2%		-0.2%	
Ponds	<i>Pelodytes punctatus</i>	-1.4%	-4.1%	-0.2%	-1.9%	-1.0%	-3.0%	-0.2%	-1.6%

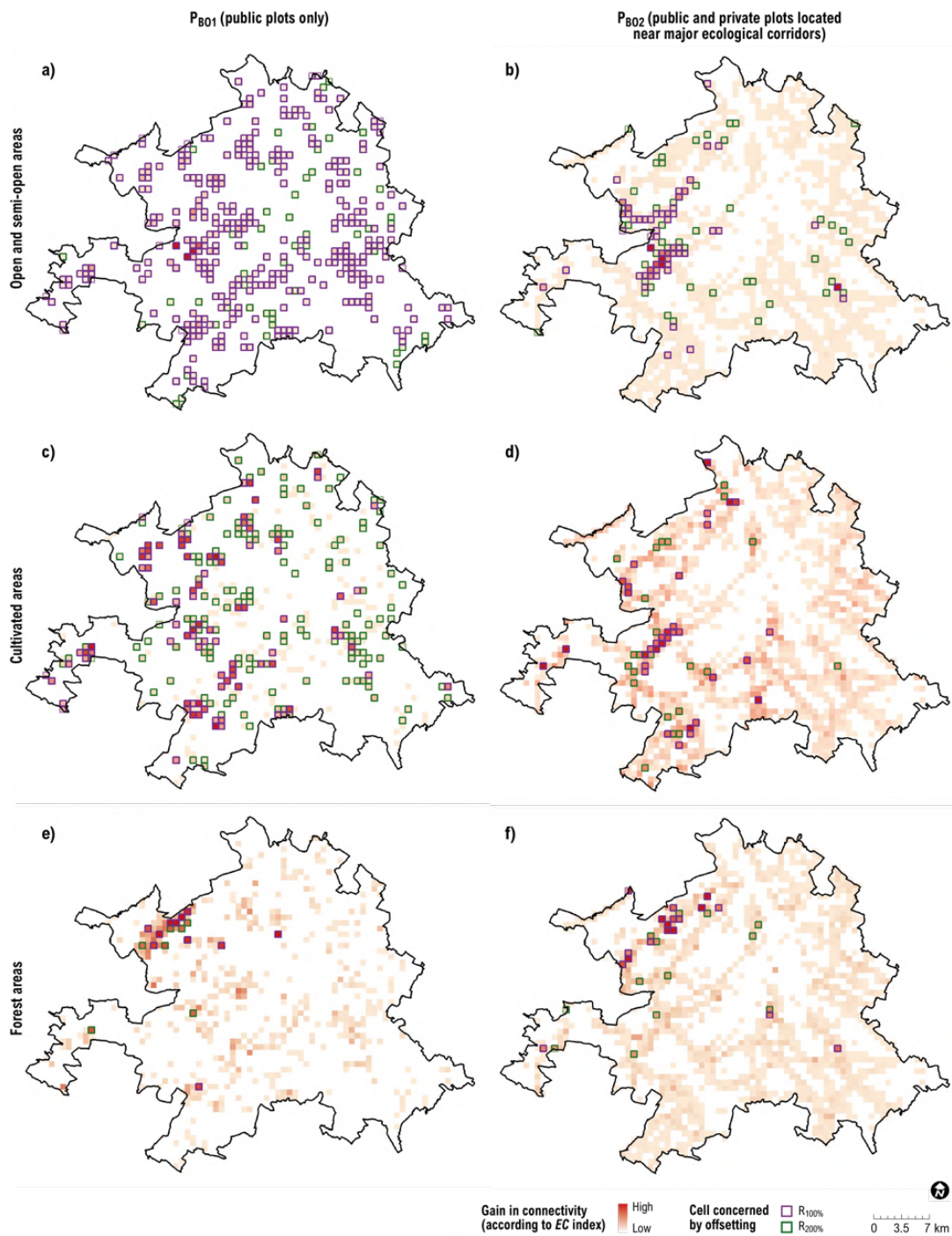


Fig. 61 Potential gains in habitat connectivity (EC index) for three habitat groups (a and b: open and semi-open areas; c and d: cultivated areas; e and f: forest areas; watercourses and ponds are not illustrated here for readability issues) under the Sc_{F4} scenario for two sets of available areas P_{B01} (a, c and e) and P_{B02} (b, d and f), the first consisting exclusively of public plots and the second including both public and private plots located near major ecological corridors. Purple squares represent priority cells for BO, i.e. plots where gains in connectivity are maximized, with an offset ratio of 1:1 [of impacts on habitat area]; green squares represent cells added to reach 2:1. Tarabon et al., IMBE-CITERES-CEEM-Soberco Environnement.

Discussion

Our paper provides a combined methodological framework to anticipate and plan the mitigation hierarchy. Future urban dynamics are modeled and a landscape connectivity standpoint is taken to assess ecological impacts. We use complementary indicators to precisely quantify and spatialize the ecological impacts of urban sprawl, and to locate their most relevant areas for biodiversity offsetting. Our analyses emphasize the role of development scenarios in space consumption and thus in biodiversity conservation.

—Planning biodiversity offsets at territorial scale

Based on the case study of the Toulouse conurbation, we identified areas of conflict between future development and biodiversity conservation issues. Our analysis highlighted the BO needs for each habitat type impacted, revealing the effects of urban sprawl. In this thriving agricultural area, it was mainly species associated with open/semi-open and cultivated areas that were affected, principally due to their number and the low ecological value of these areas (see —Mapping of ecological value of landscape and ecological networks on page 129).

The most appropriate locations for creating habitats (*i.e.* maximizing habitat connectivity) were identified after following the different steps of the mitigation hierarchy (avoidance/reduction steps are integrated into the simulation in the urban sprawl model). Gains in connectivity are generated either by reinforcing existing habitats (for instance, here, forest areas; Fig. 61e,f) or by creating within the landscape matrix new habitats that serve as stepping stones (Saura *et al.*, 2014). BO should, in this case, be more effective in conserving biodiversity (Resasco, 2019), provided the measures are not overambitious (Guillet and Semal, 2018) or the BO needs are not disproportionate to the supply of potential sites (for instance here, open, semi-open, and cultivated areas; Fig. 61a,b).

However, since this was done here in parallel for each species group, it generated several conflict areas involving different BO needs within the same

plot (for instance BO linked to forest areas and open areas), especially where the offset ratio used was high. This issue, previously raised by many authors (see for instance Maron *et al.*, 2010b; Weissgerber *et al.*, 2019), affects the feasibility of BO, making it impossible to implement all the offsets. Here, including under potential BO sites the private plots of land located near the main corridors of the ScoT proved to be one solution to this problem. In our study case, it significantly reduced the areas in conflict (Table 17).

Moreover, where private plots of land were used for BO (P_{BO2}), fewer were needed (for instance, Fig. 61b,d) because they were on average much larger than the public plots (+21.6%). Using fewer plots means fewer long-term constraints, like monitoring and management of compensatory plots (*i.e.* fewer sites to manage, fewer actors to coordinate, etc.). But it should be noted that multiple offset sites can limit the risk of larger-scale ecological failure (Moilanen *et al.*, 2009), and may thus be more successful in promoting specific types of biodiversity (Herrera *et al.*, 2018; Wintle *et al.*, 2019).

While we are aware that land-use conflicts cannot be reduced solely by using private plots, it should be remembered that the public plots commonly used by developers to implement BO are often subject to criticism concerning their ecological relevance. However, environmental and urban planners have little control over private land, which in practice limits access to relevant potential BO sites. Stakeholders would thus find it advantageous to adopt a mixed approach, for example considering private-public partnerships.

Adopting a landscape perspective to pursue the NNL objective has implications for ecological equivalence assessment (Quétier and Lavorel, 2011). Here, we proposed to estimate the minimum offset ratio that would ensure NNL of biodiversity for several species in terms of habitat connectivity, consistent with the warnings of Bergès *et al.* (2020) on the riskiness of using a standard offset ratio.

Table 17 Assessment of the proportion of areas where conflict arises over the differing offsets required. A value of 1 means there is no conflict while values from 2 to 5 represent the number of species pools in conflict situations. This analysis covers both offset ratios applied ($R_{1:1}$ and $R_{2:1}$) and highlights differences in conflict area between the two sets of potential BO offsetting sites (ΔS_{BO}).

Value	$R_{1:1}$			$R_{2:1}$		
	P_{BO1}	P_{BO2}	ΔS_{BO}	P_{BO1}	P_{BO2}	ΔS_{BO}
5	0 (0.0%)	0 (0.0%)	0 (0.0%)	0 (0.0%)	0 (0.0%)	0 (0.0%)
4	6.15 (0.9%)	0.11 (0.0%)	-6.04 (-0.9%)	44.01 (6.1%)	25.45 (2.9%)	-18.56 (-3.2%)
3	107.43 (16.3%)	37.23 (6.4%)	-70.20 (-9.9%)	96.40 (13.4%)	74.84 (8.6%)	-21.56 (-4.8%)
2	281.56 (42.8%)	205.81 (35.5%)	-75.75 (-7.3%)	426.93 (59.2%)	310.12 (35.4%)	-116.81 (-23.8%)
1	263.19 (40.0%)	336.54 (58.1%)	+73.35 (+18.1%)	153.37 (21.3%)	464.40 (53.1%)	+311.06 (+31.8%)

—Implications and opportunities for biodiversity conservation

Our methodological framework provides a relevant and comprehensive tool at the territorial scale, meeting two needs. First, identifying urban dynamics is a challenge because there is no standard simulation model for urban sprawl, despite the many developed to meet different research objectives. *SimUrba* was developed to address biodiversity conservation in the context of land-use planning scenarios and the application of the mitigation hierarchy. Second, the precise identification of local conservation issues requires specific ecological indicators and methods. Here, a habitat network connectivity model based on landscape graphs was used to estimate the impacts of projected urban dynamics on species' habitats in an ecologically relevant way (Gamarra *et al.*, 2018; Foltête, 2019).

Applying the mitigation hierarchy highlights areas of tension between future urbanization and conservation issues that can be taken into account in planning the best sites for biodiversity offsets. Bunton *et al.* (2015) showed the usefulness of coordination between linear infrastructure planning and conservation offset planning. In our case, this approach helps to identify the most appropriate locations for biodiversity offsets in terms of functional ecology. The hierarchization of BO sites enables relevant conservation sites to be selected, so as to reconnect existing ecological corridors and

to integrate BO into broader conservation actions that make sense locally. This is consistent with Dupont (2017), who pointed out the many advantages of pooling BO and green and blue infrastructure, provided that the principle of additionality is respected: *i.e.*, measures are taken (or planned) in addition to existing public or private commitments for the protection of the environment (Dupont and Lucas, 2017). This form of BO organization strengthens local biodiversity conservation and helps ensure BO success through natural recolonization during site restoration, a major factor in meeting the NNL of biodiversity objective (Resasco, 2019). Our method is similar in its anticipation of offsets to the mitigation bank model (Bekessy *et al.*, 2010), which was shown to outperform *project-by-project* BO (Scemama and Levrel, 2013). Our projections should therefore make offsetting sites more ecologically relevant.

—Improving the methodological framework

The main limitations of the proposed methodology are related to the data used, particularly to prepare the LULC map. Although landscape graphs are a good compromise between the information yielded and the data requirements of landscape connectivity analysis (Saura and de la Fuente, 2017; Foltête, 2019), combined models require a lot of data, and there is a risk of over-simplification or inconsistent results depending on the sources (Simpkins *et al.*, 2018). Here, our modeling approaches involve closely-related results; variations can stem both

from the mapping of landscape's ecological value and from the estimation of urban sprawl. For instance, we combined several relatively precise and reliable sources of data (European Urban Atlas provided by the European Environment Agency, BD TOPO by the French National Geographical Institute, the French Record of Agricultural Plots, etc.; see Table 3). However, data availability is a frequent challenge in this kind of study, and stakeholders may, depending on study areas (for example, the Urban Atlas only covers large urban zones with more than 100,000 inhabitants), have to use less detailed databases (e.g. Corine Land Cover in Europe). Photointerpretation could be an alternative way to produce LULC maps, but this requires significant technical and human resources (Hay and Castilla, 2008). Regarding the indicators in ecological value mapping, stakeholders must avoid using oversimplified indicators derived only from land cover maps (rarity, diversity, potential, wetland). Some used here are examples of relevant indicators (e.g. inventory and protection areas, species richness, ecological functionality). Moreover, if sufficient species occurrence data are available (for instance from regional NGOs), species distribution models (SDMs) can be used to determine suitable habitats according to Bigard *et al.* (2020). Note that this study used an indicator related to species richness. However, if collaborative databases are not available or if they contain observations from different sources using inconsistent sampling strategies, we suggest that stakeholders use this indicator with caution, and only if it is consistent with their other data.

In this paper, we defined resistance surface values by transforming a qualitative classification of resistance according to the well-documented preferences of each species. However, Simpkins *et al.* (2018) acknowledge that the performance of resistance surfaces is context-specific. Different populations of the same species in different landscape matrices could differ in their tolerance to unsuitable land use and land covers, which could

affect the resistance surfaces. Here, we did not generate values through expert knowledge (Le Roux *et al.*, 2017) nor based on context-specific empirical values (Reed *et al.*, 2017). Therefore, the values of the resistance surfaces may not be reliable enough to be used in a detailed study in the same part of France. But they are good enough for the purposes of this paper, which does not aim for the most accurate resistance surfaces available nor apply state-of-the-art methods to obtain them. Alternatives could be used in similar studies. For instance, some authors proposed using SDM-derived maps to calculate a species-specific landscape resistance surface (Rödger *et al.*, 2016; Dufлот *et al.*, 2018). However, SDMs require the acquisition of species occurrence data. At this spatial scale, databases like the French SINP nature and landscape system⁵⁶ can be used, but information is still too incomplete and inaccurate (only 28% of SINP data is considered to be spatially and temporally accurate; ONB, 2018) to make SDM results robust, as discussed by Bigard *et al.* (2020).

In the same way, Moilanen (2011) noted that habitat patches are not always mapped explicitly in landscape graphs. Here, for technical feasibility reasons (quantity of data), we defined habitat patches according to the land-cover map, which does not take into account possible ecological constraints that may limit species' presence (neighboring roads, topography, etc.). Using a SDM could provide a practical and relevant solution (see Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019a), especially in a changing global context, since we are studying the impacts of urbanization by 2040. Will species still occupy the same habitats in areas vulnerable to climate change, like the Mediterranean basin (Allen *et al.*, 2019)? Although most of the species distribution remains adapted to all the climate scenarios considered, some species may well disappear from some regions (Ofori *et al.*, 2017). Where the use of SDM is feasible, adding climate variables to models would be relevant (Dilts *et al.*, 2016), as the question of species' vulnerability to climate change

⁵⁶ Système d'Information sur la Nature et les Paysages ; <http://inventaire.naturefrance.fr/>

represents a real challenge in terms of the dimensioning of BO (Quétier and Lavorel, 2011).

Another possible limitation is that the offsetting step in our approach using landscape graphs is based on only two offset ratios. Depending on the ecological issues involved, this may not be enough to represent local or regional environmental policies, thus possibly leading to underestimations. Moreover, this methodological framework is based solely on the creation of habitats (adding habitat patches). We did not include (except in the avoiding steps) assessment and management of existing natural areas to enhance population viability (Hodgson *et al.*, 2011). Evaluating the potential for ecological gain at this spatial scale of analysis is difficult, and would require a detailed study of the ecological quality of the offset sites (Weissgerber *et al.*, 2019). Demonstrating the positive impact of BO on habitat connectivity would involve numerous non-measurable values and components of biodiversity (Calvet, Napoléone, *et al.*, 2015; Moreno-Mateos *et al.*, 2015). Research perspectives raised here include improving the accuracy and reliability of our simulation models. Some authors have shown that improving overall and local connectivity can be effective as offsetting measures, and an alternative to creating new habitats (Dalang and Hersperger, 2012). A wider approach could balance mitigation efforts between restoring habitat areas and reducing patch isolation (Fahrig, 2017). Thus, our models could be improved by incorporating more qualitative developments, such as wildlife crossings. Wildlife crossings lead to landscape defragmentation and reconnect environments with each other, thereby enhancing the overall connectivity of ecological networks (Mimet *et al.*, 2016; Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019b; Bergès *et al.*, 2020).

Finally, a wider territorial scale (from towns or municipalities to provinces or regions) could be relevant in the context of spatial BO planning (Bigard *et al.*, 2017). For instance, in France, the regional sustainable development plan, called "SRADDET" (*Schéma Régional d'Aménagement, de Développement Durable et d'Égalité des Territoires*), uses the regional scale, promoting the principles of sustainable development within broader territorial and ecosystem dynamics. This provides an overall view of the main organizational processes at work

in the area, but not at such a fine and accurate scale. Analysis such as that performed in this study would be difficult on a wider scale: data acquisition would be too complex and calculations too lengthy or unfeasible. In this study, we applied a buffer zone of several kilometers around the administrative boundary of the Toulouse conurbation, a compromise that took into account the availability of land-use and environmental geo-data, the computation times of models, and the dispersal distance of the focal species. The buffer zone we considered here was not always at least equal to their maximal dispersal distance, as suggested by Fletcher Jr *et al.*, (2018) and Bergès *et al.* (2020). Data acquisition and computation time permitting, this rule should be respected as far as possible in similar studies.

Conclusion

To meet the need for spatial tools in applying BO policies, we propose a methodological framework that can be used to implement a planning strategy respecting the mitigation hierarchy. Its originality lies in combining a simulation of projected urbanization up to 2040 with a simulation of the impacts on ecological networks within landscape ecology. We show through the case study of the Metropolis of Toulouse that simulations of projected urban development and mapping can be used to enhance land-use and offset planning. This approach can improve the application of the mitigation hierarchy, especially by anticipating future land and conservation conflict areas, and by proposing appropriate biodiversity offsets. Moreover, this framework should support public decision-makers by taking into account relevant local factors, with several advantages as highlighted by Regnery and Sibley (2017). First, the assessment of the residual impacts of future urbanization could give local stakeholders a better understanding of the limits of BO. Second, its territorial organization offers a comprehensive overview of the plans, policies and instruments related to the offsetting, so as to develop a framework of clear biodiversity objectives. Third, planning biodiversity offsets upstream could foster forward-looking territorial management, developing social dialogue and promoting the integration of ecological, social and economic issues.

Supplementary material

—Habitat preferences, ecological requirements and dispersal capacities

Table 18 Details of habitat preferences, ecological requirements and dispersal capacities, and literature used for data. Land-use and land-cover types were converted into resistance classes and cost values for each species grouped under pools of species related to habitat types: A) open and semi-open areas, B) cultivated areas, C) forest areas, D) watercourses, E) ponds. Land-cover categories were: (1) wetland areas, (2) other agricultural areas, (3) densely built-up urban areas, (4) crop areas, (5) discontinuous urban fabric, (6) hedges and bushes, (7) temporary pastures, (8) natural grasslands, (9) watercourses, (10) tree plantations, (11) trees outside forests, (12) moors and heathlands, (13) other broad-leaved forests, (14) oak forests, (15) coniferous forests, (16) mixed forests, (17) water bodies, (18) urban parks, (19) industrial and commercial areas, 20) airports, 21) secondary roads, 22) railways and associated land, 23) major transport infrastructures. The habitats correspond to the node of the ecological networks, with S_{min} their minimum surface area. D_{max} is mean dispersal capacity for birds and maximum dispersal capacity for the other species.

Groups	Species	Habitats	Resistance values																							S_{min} (ha)	D_{max} (km)
			(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)	(16)	(17)	(18)	(19)	(20)	(21)	(22)	(23)		
A	<i>Cisticola juncidis</i>	(1) (7) (8)	1	50	800	50	100	50	1	1	50	100	100	100	400	400	400	400	50	50	400	800	100	100	400	0.5	0.7
	<i>Lacerta bilineata</i>	(6) (8) (11) (12)	400	100	800	100	100	1	50	1	10000	50	1	1	400	400	400	400	10000	100	800	800	100	50	10000	0.1	0.2
	<i>Phengaris arion</i>	(8) (11)	400	400	10000	400	400	100	50	1	400	400	100	100	800	800	800	800	100	100	800	800	100	100	800	0.1	4.0
	<i>Stethophyma grossum</i>	(1) (17)	1	400	800	400	400	100	100	100	50	400	400	400	400	400	400	400	1	100	800	10000	100	400	400	0.1	0.5
B	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	(7) (8) (11) (12)	100	100	10000	50	400	50	1	1	10000	100	1	1	400	400	400	400	10000	50	100	10000	400	100	800	0.5	1.5
	<i>Burhinus oedecnemus</i>	(4) (7) (20)	100	50	800	1	400	50	1	50	100	100	100	100	400	400	400	400	100	100	100	400	100	100	800	5.0	7.4
	<i>Epidalea calamita</i>	(17)	50	100	10000	50	100	400	50	50	100	400	400	400	800	800	800	800	1	100	800	10000	400	400	10000	0.0	2.5
	<i>Emberiza calandra</i>	(1) (8) (11) (12)	1	100	800	50	100	50	50	1	100	100	1	1	400	400	400	400	100	50	400	800	100	100	400	0.5	1.9
C	<i>Muscicapa striata</i>	(11) (18)	50	100	800	100	50	50	50	50	50	50	1	50	400	400	400	400	50	1	100	800	100	100	400	0.1	1.1
	<i>Sciurus vulgaris</i>	(13) (14) (15) (16) (18)	100	400	800	400	100	50	100	100	10000	100	50	100	1	1	1	1	10000	50	400	10000	100	100	10000	0.5	6.0
	<i>Capreolus capreolus</i>	(11) (13) (14) (15) (16)	100	400	10000	50	800	50	50	50	10000	100	1	50	1	1	1	1	10000	100	10000	10000	100	800	10000	10.0	4.0
	<i>Nyctalus leisleri</i>	(1) (11) (13) (14) (16)	1	400	800	400	50	50	50	50	50	50	1	100	1	1	50	1	50	50	400	10000	100	100	400	0.5	15.0
	<i>Salamandra salamandra</i>	(1) (11) (13) (14) (16)	1	400	10000	400	100	50	100	50	800	50	1	50	1	1	400	1	50	100	10000	10000	400	400	10000	0.1	0.7
	<i>Cerambyx cerdo</i>	(14)	400	400	800	800	400	50	100	50	400	100	50	100	50	1	400	100	100	50	400	10000	100	100	100	0.1	1.0
D	<i>Alcedo atthis</i>	(9)	50	400	800	400	100	100	100	100	1	100	100	100	400	400	400	400	50	100	800	800	100	100	400	0.1	1.6
	<i>Lutra lutra</i>	(9)	50	800	10000	10000	800	00	800	800	1	800	800	800	800	800	800	800	100	800	10000	10000	800	10000	10000	0.1	10.0
	<i>Natrix natrix</i>	(1) (9) (11) (12)	1	100	10000	100	100	50	100	100	1	100	1	50	400	400	400	400	50	100	800	10000	100	50	800	0.5	1.0
	<i>Coenagrion mercuriale</i>	(9)	50	100	10000	100	400	100	50	50	1	400	400	100	800	800	800	800	50	100	800	10000	100	100	400	0.1	2.0
E	<i>Pelodytes punctatus</i>	(1) (17)	1	800	10000	100	800	100	100	50	400	100	100	100	100	100	100	1	400	800	10000	400	400	800	0.0	1.5	
	<i>Triturus marmoratus</i>	(17)	50	400	10000	400	400	50	50	50	50	50	100	50	50	50	50	50	1	100	10000	10000	400	400	800	0.0	2.0

—Literature used to define habitats and ecological requirements of species

Table 19 Definition of habitats and ecological requirements of targeted species are taken from the following literature.

Species	References
<i>Cisticola juncidis</i>	Clergeau and Pascal, 2003; Ryan, 2006
<i>Lacerta bilineata</i>	Gasc <i>et al.</i> , 1997; Pérez-Mellado <i>et al.</i> , 2009
<i>Phengaris arion</i>	Nowicki <i>et al.</i> , 2005; Thomas and Simcox, 2005; Ugelvig <i>et al.</i> , 2012
<i>Stethophyma grossum</i>	Bönsel and Sonneck, 2011; Hochkirch <i>et al.</i> , 2016
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	Smith and Boyer, 2008; Bellmann and Luquet, 2009; Platz and Cloupeau, 2010
<i>Burhinus oedicephalus</i>	Malvaud and Blanchon, 1996; Tella <i>et al.</i> , 1996; Hume and Kirwan, 2013
<i>Emberiza calandra</i>	Perkins <i>et al.</i> , 2012; Madge and de Juana, 2017
<i>Epidalea calamita</i>	Banks <i>et al.</i> , 1993; Miaud <i>et al.</i> , 2000; Beja <i>et al.</i> , 2009
<i>Muscicapa striata</i>	Géroudet <i>et al.</i> , 1980; Stevens <i>et al.</i> , 2007; Rogeon and Sordello, 2012
<i>Sciurus vulgaris</i>	Gurnell and Wauters, 1999; Fey <i>et al.</i> , 2016; Hämäläinen <i>et al.</i> , 2018
<i>Capreolus capreolus</i>	Sempéré <i>et al.</i> , 1996; Linnell <i>et al.</i> , 1999
<i>Nyctalus leisleri</i>	Arthur and Lemaire, 2009
<i>Salamandra salamandra</i>	Gasc <i>et al.</i> , 1997; Duguet <i>et al.</i> , 2003
<i>Cerambyx cerdo</i>	Bensettiti and Rameau, 2001; Buse <i>et al.</i> , 2007; Carpaneto <i>et al.</i> , 2015
<i>Alcedo atthis</i>	Hurner and Libois, 2005
<i>Lutra lutra</i>	Macdonald <i>et al.</i> , 1986; Rosoux, 1998; Étienne, 2005
<i>Natrix natrix</i>	Wisler <i>et al.</i> , 2006; Wisler <i>et al.</i> , 2008; Edgar <i>et al.</i> , 2010
<i>Coenagrion mercuriale</i>	Purse <i>et al.</i> , 2003; Rouquette, 2004; Keller <i>et al.</i> , 2012
<i>Pelodytes punctatus</i>	Salvidio <i>et al.</i> , 2004; Boyer and Dohogne, 2008
<i>Triturus marmoratus</i>	Duguet <i>et al.</i> , 2003; Marty <i>et al.</i> , 2005; Boissinot and Grillet, 2010

—Results of assessment of ecological impacts under urban scenarios

Table 20 Assessment of ecological impacts under the trend-based (Sc_{Trend}) and “factor 4” (Sc_{F4}) scenarios based on variation in habitat area (ΔS) and EC index (ΔEC).

Category of habitats	Related species	S_{2015}	EC_{2015}	Sc_{Trend}				Sc_{F4}			
				S_{2040}	ΔS	EC_{2040}	ΔEC	S_{2040}	ΔS	EC_{2040}	ΔEC
Open and semi-open areas	<i>Cisticola juncidis</i>	5,385.89	842.01	4,750.89	-635.00	629.31	-212.70	4,873.05	-512.84	678.48	-163.53
	<i>Lacerta bilineata</i>	4,561.43	199.54	3,966.38	-595.05	177.65	-21.89	4,035.81	-525.62	181.15	-18.39
	<i>Phengaris arion</i>	817.99	148.50	798.82	-19.17	142.72	-5.78	804.43	-13.56	144.64	-3.86
	<i>Stethophyma grossum</i>	286.26	34.14	282.34	-3.92	34.07	-0.07	283.32	-2.94	34.09	-0.05
	<i>Oryctolagus cuniculus</i>	6,157.94	483.14	5,442.89	-714.72	407.41	-75.73	5,597.68	-559.93	426.45	-56.69
Cultivated areas	<i>Burhinus oediconemus</i>	2,717.61	966.15	2,285.93	-431.68	763.90	-202.25	2,370.78	-346.83	808.11	-158.04
	<i>Epidalea calamita</i>	19.99	2.83	18.62	-1.37	2.71	-0.12	18.98	-1.01	2.74	-0.09
	<i>Emberiza calandra</i>	1,826.30	361.58	1,736.88	-89.42	338.39	-23.19	1,769.77	-56.53	345.42	-16.16
Forest areas	<i>Muscicapa striata</i>	407.78	70.84	368.60	-39.18	61.54	-9.30	375.20	-32.58	62.70	-8.14
	<i>Sciurus vulgaris</i>	6,516.12	2,351.47	6,202.34	-313.78	2,202.83	-148.64	6,339.95	-176.17	2,261.45	-90.02
	<i>Capreolus capreolus</i>	4,717.55	1,608.08	4,551.11	-166.44	1,563.91	-44.17	4,640.05	-77.5	1,585.63	-21.45
	<i>Nyctalus leisleri</i>	6,663.97	3,915.91	6,357.28	-306.69	3,608.64	-307.27	6,496.27	-167.7	3,711.09	-204.82
	<i>Salamandra salamandra</i>	6,694.69	1,070.56	6,406.84	-287.85	1,042.31	-28.25	6,544.64	-150.05	1,050.42	-20.14
	<i>Cerambyx cerdo</i>	2,788.07	906.30	2,679.37	-108.7	899.94	-6.36	2,743.57	-44.51	902.48	-3.82
Watercourses	<i>Alcedo atthis</i>	746.93	530.72	744.18	-2.75	529.16	-1.56	745.58	-1.35	528.98	-1.74
	<i>Lutra lutra</i>	746.93	569.54	744.18	-2.75	565.63	-3.91	745.58	-1.35	567.01	-2.54
	<i>Natrix natrix</i>	1,970.42	585.32	1,884.57	-85.85	580.57	-4.75	1,917.19	-53.23	581.61	-3.71
	<i>Coenagrion mercuriale</i>	746.93	427.66	744.18	-2.75	426.30	-1.36	745.58	-1.35	426.74	-0.92
Ponds	<i>Pelodytes punctatus</i>	303.90	37.47	299.63	-4.27	37.39	-0.08	300.88	-3.02	37.40	-0.07
	<i>Triturus marmoratus</i>	19.99	2.80	18.62	-1.37	2.70	-0.1	18.98	-1.01	2.72	-0.08

—Location of the land plots available for B0

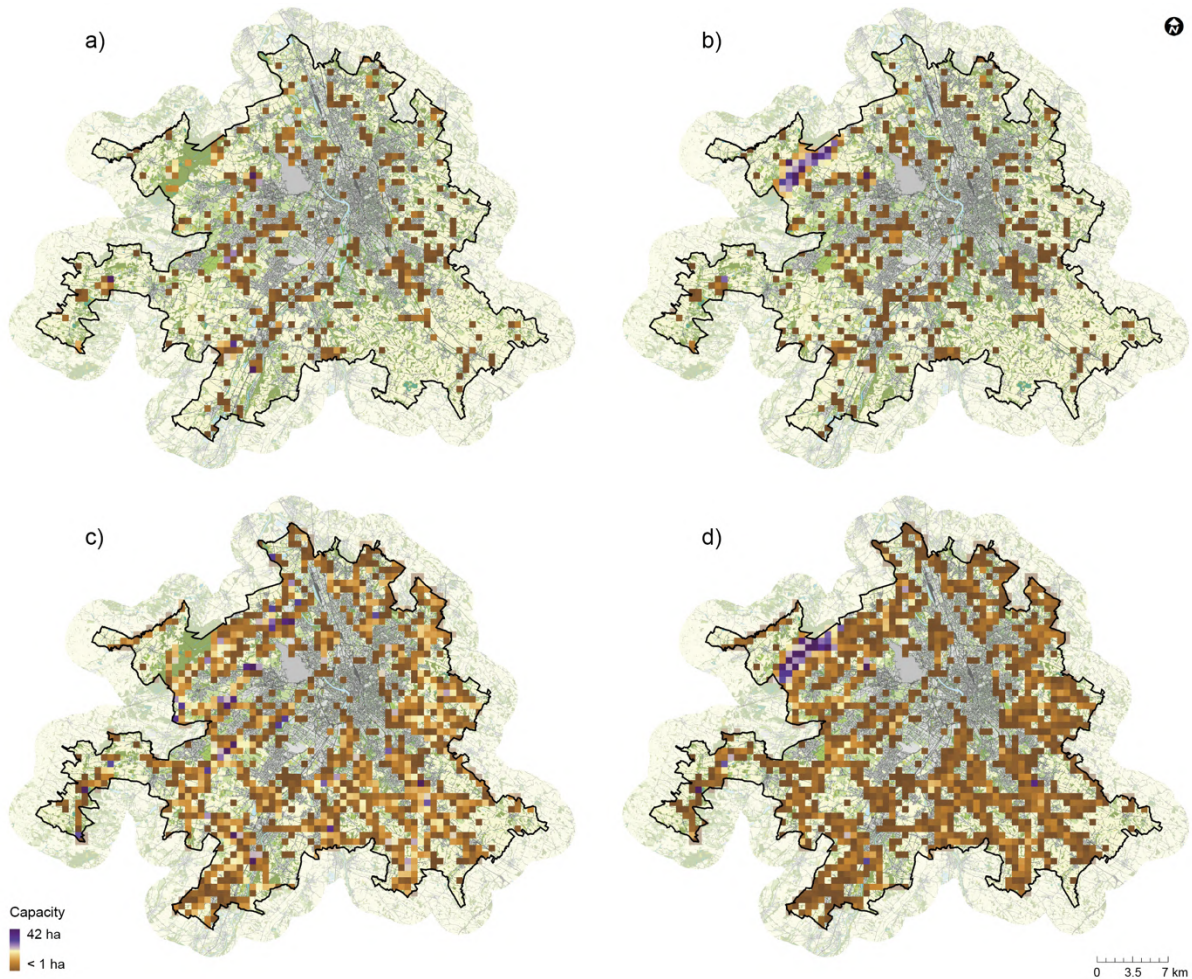


Fig. 62 Location of the land plots available for B0 illustrated by 50 ha cells. Public land alone is considered in P_{B01} (a, b), while private land located near the major corridors is added in P_{B02} (c, d). For practicality, wooded plots were excluded for species from open/semi-open and cultivated areas (a, c), but included for species from forest areas, watercourses and ponds (b, d). Tarabon et al., IMBE-CITERES-CEEM-Soberco Environnement.

Bilan et perspectives

Cette étude se base sur la combinaison d'un modèle de simulation de l'urbanisation future et de la théorie des graphes pour mettre en place une stratégie anticipée, proactive et territorialisée de la séquence ERC à l'échelle territoriale, appliquée ici à celle de la Métropole de Toulouse. Le cadre méthodologique proposé fournit une approche pertinente et complète qui répond à différents enjeux de la planification de la conservation de la biodiversité. Nous respectons le principe de hiérarchisation du triptyque ERC en évitant en premier lieu les secteurs à forts enjeux écologiques dans les stratégies d'urbanisation. L'étude conjointe des dynamiques urbaines et de la biodiversité est donc primordiale. L'absence de perte nette de biodiversité est assurée par l'identification des sites où la compensation génère le plus de gains sur la connectivité des habitats de plusieurs groupes d'espèces. Lors de la recherche des sites compensatoires, nous montrons l'intérêt de ne pas se focaliser essentiellement sur le foncier public, puisque d'autres parcelles peuvent relever d'un intérêt particulier qu'il est nécessaire de considérer. Nous soulevons également qu'il peut être risqué d'utiliser un ratio de compensation standard basé sur surfaces d'habitats⁵⁷ sans s'assurer que l'objectif d'absence de perte nette soit atteint au niveau des fonctionnalités écologiques.

Dans cette étude, la compensation s'est traduite uniquement par de la création de nouveaux habitats. Nous n'avons pas inclus (sauf dans l'étape d'évitement) l'évaluation et la gestion des zones naturelles existantes pour améliorer la viabilité de la population. Le processus d'ajout de taches ne nous permet pas aisément d'aborder ces aspects-là et des améliorations méthodologiques seraient à prévoir dans des applications futures. Néanmoins, dans un contexte où l'objectif de zéro

artificialisation nette est de plus en plus au cœur des débats, cette approche s'avère pertinente dans le cas où l'on ciblerait des terrains aujourd'hui artificialisés⁵⁸. Dans ce contexte, il est très probable que la finitude de l'espace remette la compensation au cœur des débats, car quasiment infaisable. Cela peut ainsi amener à revoir les objectifs de croissance et de développement des politiques, et sensibiliser davantage les territoires sur leur rôle en matière de conservation de la biodiversité.

Nous avons appliqué notre approche de modélisation à l'échelle de la Métropole de Toulouse dans le cadre d'une stratégie ERC régionale portée par le SRADDET. La démarche générale est *a priori* conçue pour être reproductible sur tout le territoire régional ainsi que transférable à d'autres régions pour donner une vue d'ensemble des principaux processus organisationnels régionaux. Néanmoins, les analyses ne pourront être réalisées à une échelle aussi fine et précise. Pour cause, l'acquisition de données serait possiblement trop complexe et les calculs trop longs ou irréalisables (voir [L'adéquation entre réalisme et opérationnalité](#), page 147 dans [Discussion et perspectives](#)). Nous préconisons donc de mener des réflexions à plusieurs échelles, emboîtées entre elles. La séquence ERC doit être appliquée au sein d'une stratégie globale avec différentes déclinaisons locales telles que les métropoles, les communautés d'agglomération ou les zones naturelles, échelles opérationnelles qui restent vraisemblablement les plus pertinentes pour mettre en œuvre la compensation écologique. Les mesures compensatoires doivent être intégrées sur des territoires fonctionnellement dans lesquels une mutualisation et une articulation des actions améliorer les chances d'absence de perte de biodiversité.

⁵⁷ 100 ou 200% par exemple comme nous l'avons fait ici.

⁵⁸ Cela nécessiterait une recherche particulière des sites compensatoires qui peut être complexe. Deux entreprises (Tervalia et Dervenn) ont néanmoins lancé des

plateformes numériques devant faciliter l'identification et la caractérisation des fonciers disponibles.

Discussion et perspectives

Les différentes parties de ma thèse tendent à répondre en partie aux défis de l'application de la séquence Éviter–Réduire–Compenser (ERC) et aux enjeux évoqués en introduction générale. Ce cadre, ou plutôt ces cadres méthodologiques répondent à un besoin urgent de disposer d'outils réutilisables pour prendre en compte la connectivité des habitats dans l'application du triptyque ERC.

Nous avons discuté, au fil des différents chapitres, des diverses méthodes proposées et des résultats qui en découlent. La discussion générale, qui suit, a pour vocation de prendre du recul sur ce projet de recherche et discuter plus largement du travail réalisé et de ses perspectives.

- Synthèse des apports des travaux de thèse au regard des enjeux identifiés (page [143](#))
- Les limites et les perspectives d'amélioration de l'usage de la modélisation (page [146](#))
- Perspectives scientifiques et opérationnelles au service des défis écologiques (page [150](#))

Synthèse des apports des travaux de thèse au regard des enjeux identifiés

Rappel des enjeux majeurs

Notre introduction générale (page 13) a mis en avant plusieurs lacunes et enjeux majeurs lors de l'application de la séquence ERC sur le plan opérationnel et scientifique, à savoir :

- Une absence de dispositions réglementaires solides et le développement hétérogène des méthodes d'évaluations ;
- La hiérarchisation des différentes étapes de la séquence peu respectée en s'intéressant peu à l'évitement et à la réduction, au profit de la compensation ;
- Une faible prise en compte des incertitudes et du temps de développement de la biodiversité pour atteindre les objectifs de gains écologiques ;
- Une considération très limitée de la dimension spatiale de la biodiversité, avec une faible prise en compte des échelles paysagères, pour les projets plus modestes que les grandes infrastructures de transport ou les projets de planification urbaine ;
- Une gestion encore peu intégrative de la séquence ERC à l'échelle territoriale.

Les parties de ce mémoire de thèse répondent, au travers de pistes de réflexion et de différents cadres méthodologiques faisant usage d'outils de modélisation, à ces différents enjeux. Ces points sont discutés dans les paragraphes qui suivent.

Les solutions apportées par ce projet de recherche

—Prendre en compte les différentes échelles spatiales de la biodiversité

Mieux prendre en compte les fonctionnalités écologiques dans l'aménagement et la préservation du territoire entend uniformiser les méthodes, actuellement hétérogènes ou lacunaires, pour prendre en compte de manière systématique les échelles du paysage, des projets aux territoires. La modélisation des habitats et de leurs connectivités est une méthode quantitative et

spatialement explicite pour évaluer les effets de projets d'aménagement et des mesures ERC. Cette nouvelle vision de la conservation des fonctionnalités des écosystèmes proposée ici, est cohérente avec celle proposée par Bergès *et al.* (2020) et permet de construire un espace de dialogue et d'implication des décideurs autour de résultats scientifiques et techniques. Et le défi est de mise, car les composantes de la biodiversité arrivent très souvent dans les derniers critères de sélection des variantes des projets, d'après l'enquête de Delforge & Guillet (2017). D'autres études montrent également que le tracé de moindre impact écologique n'est pas toujours celui retenu dans les études (Le Floch, 2018), tant les contraintes sont multiples : politiques (évitement de communes), hydrauliques (périmètres de protection de captage d'eau), patrimoniale (périmètres de protection des sites archéologiques), etc.

—Respecter la hiérarchisation de la séquence Éviter–Réduire–Compenser et développer une approche uniforme

Bigard *et al.* (2017) et Guillet *et al.* (2019) ont démontré, dans le cadre d'études d'impact, que les étapes d'évitement, et en moindre mesure de réduction, ne sont pas abordées de la meilleure manière dans l'application de la séquence ERC puisque laissées de côté. Les solutions alternatives du projet, permettant un éventuel évitement spatial sont très rarement étudiées, ou argumentées en termes d'impacts écologiques et les continuités écologiques sont généralement traduit à quelques mentions seulement (voir la discussion de Bigard, 2018).

Nous proposons ici un cadre méthodologique pouvant (et devant) être appliqué à toutes les étapes de la séquence ERC (Fig. 20, page 37). L'évaluation des impacts potentiels d'un ou plusieurs scénarios d'aménagement permet, d'une part, de comparer entre les différentes variantes et de mettre en évidence les moins impactantes et, d'autre part, d'identifier les enjeux de conservation, c'est-à-dire les éléments du paysage

faisant partie des réseaux écologiques, qu'il serait utile (sans dire nécessaire) de préserver. Cette approche devrait systématiquement intégrer les études préalables, et faire partie de la démonstration des projets en lien avec des considérations écologiques.

Nous avons proposé de considérer la métrique de connectivité *EC* dans l'objectif de non-perte nette de biodiversité (voir Chapitre 3, page 72, et Chapitre 5, page 112). Cette métrique intègre dans un seul et même calcul différents paramètres (capacité de déplacement des individus, liens entre les taches, superficie et qualité des taches d'habitat et leur structuration dans le paysage) traduisant la « disponibilité » des habitats pour une espèce donnée à l'échelle d'un paysage. Ainsi, en utilisant cet indicateur comme base de référence au calcul de l'équivalence écologique, le risque d'une négociation et d'arrangements⁵⁹ entre les porteurs de projets et les services instructeurs est limité. L'objectif pourrait être simplement de retrouver un « équilibre ou une neutralité écologique », selon l'indice *EC*, à l'échelle du paysage. À ce jour, la démarche a été intégrée par Soberco Environnement à une étude réglementaire en cours d'instruction : l'étude d'impact du projet du « Vallon des Hôpitaux » sur la commune de Saint-Genis-Laval, porté par la Métropole de Lyon (69). L'objectif était d'accompagner l'argumentaire en faveur de la cohérence globale entre les effets du projet et les mesures écologiques proposées.

—Améliorer l'anticipation et la territorialisation de la séquence ERC

L'application de la séquence ERC à l'échelle des territoires a été abordée de deux manières. D'une

part, nous démarche s'est appliquée dans un cadre opérationnel de l'aménagement du territoire en évaluant les impacts (Chapitre 2, page 49) et définissant la localisation optimale de mesures écologiques selon leur typologie, de sorte à maximiser la connectivité des habitats (Chapitre 3, page 72) et *a fortiori* les chances de succès des mesures (Scolozzi and Geneletti, 2012; van Teeffelen *et al.*, 2014; Pöll *et al.*, 2016).

D'autre part, nous avons cherché à intégrer la démarche ERC avec anticipation et proactivité dans les documents de planification (Chapitre 5, page 112). Dans cette approche, les dynamiques urbaines et les impacts sur les réseaux écologiques sont conjointement évalués, pour éviter d'abord les secteurs à enjeux puis définir une organisation spatiale de la compensation pour s'assurer de la non-perte nette de biodiversité. Cela répond ainsi au défi soulevé par Padilla *et al.* (2020) qui plaide pour une application territoriale la plus large possible à toutes les étapes de la démarche.

Dans un contexte où les collectivités locales ont désormais une plus grande responsabilité dans la planification urbaine et environnementale⁶⁰, l'approche que nous proposons devient ainsi un véritable levier décisionnel au cœur des stratégies d'organisation des territoires, de l'échelle locale et communale (PLU) à l'échelle régionale (SCoT et SRADDET). Les différents documents d'urbanisme sont complémentaires les documents déclinés à l'échelle locale doivent être compatibles avec ceux de l'échelle supra-locale. L'enjeu des PLU, voire des SCoT, est de décliner à des échelles relativement fines les enjeux de biodiversité identifiés à l'échelle du SRADDET⁶¹.

⁵⁹ Sur la significativité des impacts, par exemple.

⁶⁰ Les récentes réformes réglementaires européennes et françaises ont conduit à une nouvelle forme d'organisation territoriale qui investit d'avantage les collectivités locales en matière de planification de l'urbanisation et environnementale.

⁶¹ Le décret relatif à la partie réglementaire du code de l'urbanisme et portant modernisation du contenu des

plans locaux d'urbanisme (n°2015-1783) du 28 décembre 2015 réaffirme les grands objectifs de préservation de l'environnement et défend l'intérêt de « passer d'un urbanisme réglementaire à un urbanisme de projet » (MLHD, Guide de la modernisation du contenu du plan local d'urbanisme, 2017).

En outre, développer des stratégies de la compensation écologique à l'échelle de territoires apporte de nouvelles perspectives de gestion et de suivi des sites compensatoires. Cette forme de compensation, plus synergique et participant aux objectifs de préservation de la biodiversité et de la fonctionnalité des milieux naturels, pourrait s'insérer dans les territoires avec une meilleure acceptabilité socio-économique. Elle peut ainsi venir compléter d'autres initiatives les collectivités qui mettent en place des programmes « environnementaux » mais qui sont souvent séparés de leur politique urbaine. L'enjeu est plutôt de viser une transversalité des politiques sectorielles des collectivités. Par exemple, le programme Archipel de la SAFER favorise la concertation au sein des territoires et qui renforcent l'acceptabilité sociale des différentes mesures compensatoires envisagées par l'inclusion des acteurs dans les processus de décision (Vaissière *et al.*, 2020).

—Prendre en compte les incertitudes sur les gains écologiques

Pour garantir l'absence de perte nette de biodiversité dans le cadre des projets d'aménagement, la séquence ERC doit appréhender les incertitudes relatives aux gains des mesures écologiques (Regnery, 2017). Dans ce travail (Chapitre 5, page 112), nous traitons la question des incertitudes au travers des coefficients multiplicateurs de surface. Compenser plus que l'on n'impacte peut en effet amener à minimiser les risques de défaillances écologiques (Quétier and Lavorel, 2011; Moilanen and Kotiaho, 2018). De plus, la taille des sites compensatoires semble essentielle pour s'assurer de la réussite des mesures compensatoires. Deux cas existent et les résultats sur leurs bénéfices respectifs sont variables.

Tout d'abord, la compensation peut être mise en œuvre sur des surfaces d'un seul tenant, en nombre limité. Ce cas de figure engendrerait moins de contraintes pour leurs responsables, comme le suivi et la gestion des sites. (Bull and Strange, 2018) ont également montré que la plupart des zones de compensation sont très petites et que la majorité (99,7%) découle d'exigences

réglementaires, sans réelles pertinences écologiques dans leur dimensionnement. De surcroît, la richesse spécifique (nombre d'espèces) augmente avec la surface d'habitats (Muratet *et al.*, 2007) et les grandes parcelles bénéficient aux espèces à faible capacité de dispersion (Herrera *et al.*, 2018). Nous avons montré dans le cadre de la territorialisation de la compensation appliquée à la Métropole de Toulouse que la connectivité des habitats était améliorée par l'utilisation de plus grandes parcelles (Tarabon *et al.*, 2020). En outre, la restauration écologique a plus de chance de réussir, et plus rapidement, sur de grandes surfaces que sur plusieurs petites surfaces, comme le montre la méta-analyse de 621 zones humides restaurées à travers le monde, réalisée par Moreno-Mateos *et al.* (2012).

A contrario, un ensemble de sites compensatoires peut limiter les risques d'échec des actions écologiques (Moilanen *et al.*, 2009), générer des gains de connectivité significatifs pour les espèces qui se déplacent notamment sur de grandes distances (> 5000 m) et même favoriser d'autres espèces spécifiques qui n'étaient pas initialement visées (Herrera *et al.*, 2018; Wintle *et al.*, 2019).

Enfin, les incertitudes sur les gains écologiques ont été réduites dans le cadre de notre approche territorialisée de la compensation en les insérant au maximum dans les réseaux écologiques identifiés au titre de la trame verte et bleue (TVB). Les fonctionnalités potentielles du paysage maximisent les gains des sites compensatoires puisque la probabilité que des espèces accèdent aux nouveaux habitats est plus forte, tout comme la synergie entre les sites.

—Prendre en compte la dimension temporelle de la biodiversité et limiter les pertes intermédiaires

Les coefficients multiplicateurs, la taille de sites compensatoires ou les corridors écologiques ne permettent cependant pas toujours, voire très rarement de supprimer les pertes intermédiaires. Pour cela, nous avons intégré dans nos approches la dimension temporelle dans le dimensionnement des mesures écologiques, en dissociant le court du moyen terme (Chapitre 3, page 72). Dans le premier cas de figure, nous

considérons que les nouvelles plantations ne sont pas attractives pour la biodiversité alors que dans le second, elles deviennent pleinement favorables pour les espèces cibles (par exemple haies ou zones humides fonctionnelles, boisements matures, etc.) (Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019b).

Cela présente de nombreux avantages, dont la mise en œuvre de la séquence ERC devrait bénéficier, comme le fait de donner du poids à certaines mesures qualitatives comme les passages à faune qui permettent potentiellement de restaurer ou d'accroître très rapidement les connectivités écologiques pouvant être considérées comme de véritables mesures de réduction en attendant que les habitats se développent (Dalang and Hersperger, 2012), et éviter de fait les risques de goulot d'étranglement de la biodiversité (phénomène se produisant lorsqu'une population est fortement réduite sur au moins une génération, ce qui peut engendrer un appauvrissement génétique de la population). Quel qu'il soit, la manière la plus simple d'éviter les pertes intermédiaires est de mettre en œuvre la compensation avant le début des impacts, mais cela nécessite d'anticiper les compensations et il est rare aujourd'hui que les aménageurs les réalisent en amont, pour des questions de prise de risque ou d'impossibilité réglementaire.

Les limites et les perspectives d'amélioration de l'usage de la modélisation

La vérification des résultats prédictifs

Dans le cadre du projet CIRFE-ITTECOP⁶², Moulherat *et al.* (2019) ont comparé entre eux les

outils de modélisation les plus couramment utilisés dans les études traitant du déplacement ou de la dynamique populationnelle : *SimOiko*, *Graphab*, coût-déplacement, *Circuitscape*, dilatation-érosion (voir pour rappel le Chapitre 1 [Quels outils pour modéliser le fonctionnement des continuités écologiques ?](#), page 38]. Les auteurs notent des différences notables entre les résultats issus des différents modèles, et de manière plus ou moins importante selon l'écologie des espèces cibles. Il semble alors important dans l'usage de la modélisation d'évaluer la fiabilité et le réalisme des prédictions, bien qu'il soit reconnu que cette tâche soit difficile (Kadoya, 2009), notamment dans des environnements peu perturbés, comme les paysages ruraux à semi-naturels (Gray, 2017).

L'évaluation de la fiabilité des modèles est possible en comparant les résultats des métriques issues des simulations avec celles issues du terrain (Prunier *et al.*, 2014; Milanesi *et al.*, 2017; Simpkins *et al.*, 2017). Néanmoins, cela n'est possible que lorsque les modèles sont développés à des horizons présents et non futurs, avec une possibilité de suivis naturalistes. Le cas d'étude du Grand Stade à Lyon (voir Chapitre 3, page 72) avait initialement été choisi pour ses possibilités de comparer des résultats prédictifs aux données de terrain, puisque les résultats futurs « à court terme » pouvaient être associés aux conditions réelles d'aujourd'hui, soit plusieurs années après la réalisation du projet (Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019b). Cependant, ces aspects de comparaison n'ont pas été (ou peu puisque nous avons présentés les résultats à un comité d'experts locaux) développés, faute de moyens nécessaires pour mettre en place des protocoles de suivi ou de

⁶² ITTECOP (Infrastructures de Transports Terrestres, ÉCOsystèmes et Paysages) est un programme incitatif de recherche conduit par le ministère de la transition écologique et solidaire (MTES), en coordination avec l'Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Énergie (ADEME), et dont l'objectif principal est de confronter les enjeux techniques des infrastructures de transport et leurs interfaces avec les territoires en incluant les

dimensions paysagères et écosystémiques. Le projet CIRFE (Cumul d'Infrastructures linéaires de transports terrestres et Relations Fonctionnelles Écologiques) tend à déterminer si les modèles de dynamique de métapopulation existants sont capables de mimer les dynamiques réelles des espèces (démographie, dispersion et génétique).

valider à dire d'expert les prédictions. Cela conforte les constats de Hoban *et al.* (2012), Hoban (2014) et Abrahms *et al.* (2017), à savoir que les modèles manquent de mise à l'épreuve en conditions réelles.

Notons néanmoins que le recours aux modèles de distribution d'espèces, comme nous l'avons fait (Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019a; b), permet d'accroître la vraisemblance des modèles. Cette méthode empirique offre une manière relativement simple de rendre les simulations pertinentes, écologiquement et spatialement parlant, en utilisant des données d'occurrence d'espèces sur un territoire donné. De plus, la performance des modèles est évaluée à partir de différentes approches statistiques (AUC, TSS, Kappa de Cohen), pouvant être couplée à des groupes de travail composé d'experts locaux pour discuter des résultats. Durant cette dernière étape, (Le Roux *et al.*, 2017) a néanmoins été confrontée à la difficulté d'experts locaux d'identifier des habitats d'espèces à partir de plans et vues aériennes. La démarche pourrait comprendre une validation des résultats sur le terrain, mais cela semble peu réalisable puisque l'usage de la modélisation est généralement abordé sur de vastes territoires.

Graphab fournit des métriques de connectivités plus ou moins abstraites qui rendent difficile l'estimation de sa puissance prédictive à partir de données empiriques (Moulherat *et al.*, 2019). Seules des données de « trajectométrie » et de capture-marquage-recapture (CMR) sont directement utiles pour estimer (partiellement) le réalisme des fonctionnalités écologiques d'une zone d'étude (voir Balbi *et al.*, 2019). L'avantage des données de déplacement des individus (à condition que leur nombre soit significatif) est qu'elles peuvent être comparées à quasiment toutes les approches de modélisation utilisées qui utilisent des métriques de flux d'individus ou de taille de populations. Pour les données CMR, elles permettent quant à elles de comparer des données de taille de population (modèles individus-centrés seulement) et de flux d'individus (théorie des graphes, théorie des circuits, modèles individus-centrés) (Moulherat *et al.*, 2019). Néanmoins, les études de mouvements et de

CMR des espèces sont coûteuses en ressources et sont très difficiles à mettre en œuvre. Cependant, des progrès techniques dans le suivi des mouvements sont notables ces dernières années et faciliteront à l'avenir le suivi des animaux (voir Kays *et al.*, 2015; Neumann *et al.*, 2015; Ripperger *et al.*, 2020).

D'autres méthodes peuvent plus facilement être mises en œuvre pour valider la fonctionnalité des milieux, comme par exemple le photo-piégeage (LaPoint *et al.*, 2013), mais les moyens techniques seront toujours importants dès lors que de grands territoires sont à évaluer. Aussi, comme nous l'avons montré dans le cas du Grand Stade, les suivis naturalistes réalisés ces dernières années ne permettaient pas toujours de tirer des conclusions sur l'efficacité des mesures écologiques du fait du temps de développement de la végétation (voir par exemple [Ecosphère, 2019]. Une des solutions pour montrer le réalisme d'un modèle d'un point de vue du fonctionnement des métapopulations est le recours à la génétique. Sur le terrain, cette information est intégratrice à la fois des dynamiques populationnelles et des échanges au sein des populations (Ronce, 2007; Clobert *et al.*, 2012). Cependant, cette méthode d'évaluation est peu réalisable dans le cas d'études opérationnelles associées à la séquence ERC, excepté lors de programmes de recherche (voir par exemple Moulherat *et al.*, 2019).

L'adéquation entre réalisme et opérationnalité

—Adapter l'usage de la modélisation aux enjeux et aux moyens à disposition

Pour reprendre une citation bien connue de Paul Valéry⁶³, « ce qui est simple est toujours faux, ce qui ne l'est pas est inutilisable ». Le parallèle avec l'usage de la modélisation est simple : des modèles prédictifs trop simples ne seront pas réalistes et des modèles trop complexes seront inutilisables. Ainsi, un recul est nécessaire pour trouver le juste équilibre entre opérationnalité et reproductivité, et pertinence écologique. L'usage de la modélisation doit ainsi être adapté en fonction des compétences techniques et des moyens financiers, mais également en fonction des espèces étudiées. Par exemple, Pauwels *et al.* (2016) ont noté pour le cas des chiroptères que les déplacements issus des chemins de moindres coûts étaient bien modélisés. Plus généralement, il est montré que les résultats des simulations effectuées à partir de modèles individus-centrés sont généralement plus réalistes que ceux modélisés avec la théorie des circuits (Coulon *et al.*, 2015; Simpkins *et al.*, 2017), qui devancent eux-mêmes ceux issus des chemins de moindre coût (Girardet *et al.*, 2015; Simpkins *et al.*, 2017).

Si des disparités apparaissent donc entre les différentes espèces étudiées et les différents modèles utilisés, nous plaçons néanmoins pour une approche uniforme et plus opérationnelle des outils de modélisation. Si les modèles individus-centrés sont plus réalistes que les modèles basés sur la théorie des graphes, ils sont beaucoup plus exigeants en informations sur les espèces et leur écologie, qui ne sont pas toujours accessibles. Plusieurs modèles peuvent tout de même être testés si les moyens le permettent afin de confronter les résultats, bien que ce type d'approche soit généralement réservé au monde de la recherche, plus

axés sur l'innovation et l'expérimentation (voir par exemple Moulherat *et al.*, 2019 pour les modèles de connectivité, mais aussi Le Roux *et al.*, 2017 pour les modèles de distribution des espèces).

—La qualité des données utilisées : une condition à la robustesse des simulations

La bonne évaluation du fonctionnement des continuités écologiques pour la petite faune, telles que les papillons, reptiles, amphibiens ou micromammifères terrestres, part du postulat que tous les éléments facilitant ou, au contraire, contraignant leur déplacement soient pris en compte dans les modèles car ces espèces sont beaucoup plus sensibles à la précision de la matrice paysagère. Or, en réalité, nous savons que c'est généralement peu le cas puisque les mares, murets, passages à faunes ne peuvent pratiquement pas être détectés par photo-interprétation et que dans beaucoup de cas, des bases de données de faible précision sont utilisées. Les résultats produits par les praticiens doivent donc être discutés par rapport à la qualité des données d'occupation du sol utilisées dans les études.

L'absence de données est dans certains cas un frein à l'usage de la modélisation. Certains territoires (métropolitains la plupart du temps) génèrent leur propre base de données d'occupation du sol. Il pourrait aussi être intéressant de développer une démarche de science collaborative des territoires pour répondre à cet enjeu, en identifiant sur des territoires variés les obstacles à la continuité écologique et les ouvrages favorisant le franchissement des voiries par la petite faune. Des bases de données existent aujourd'hui, à l'échelle de gestionnaires d'espaces naturels ou de collectivités territoriales, à l'image de la base de données *Ecoline*⁶⁴ développée en Île-de-France qui

⁶³ Paul Valéry (1871–1945) était un écrivain, poète et philosophe français.

⁶⁴ Cette base de données a été développée par l'ARB-IdF et Natureparif (<http://www.natureparif.fr/observer/cartographie-indicateurs/ecoline>)

cartographie au 1/2500^{ème} des arbres isolés, haies, bandes enherbées, fossés, mares, mouillères, etc., et le travail de recherche de Bellec (2018) dans le cadre du projet ARMATURE⁶⁵ qui visait à identifier et qualifier la végétation présente sur le territoire du Grand Lyon, mais cela reste encore trop lacunaires.

Aussi, le recours au modèle de distribution d'espèces (SDMs) implique l'utilisation de données d'occurrence des espèces (voir Chapitre 2, page 49) et nécessite de base de données généralement importante. Mais l'accès aux bases de données collaboratives locales n'est pas toujours facile pour les bureaux d'études, voire impossible (c'est le cas notamment de la transmission des données naturalistes de structures comme la LPO). La base de données du SINP (<http://inventaire.naturefrance.fr/>) est désormais une alternative intéressante, bien que les données soient encore très incomplètes (ONB, 2018) pour que l'usage des SDMs soit opérationnel, comme l'évoque Bigard *et al.* (2020).

—La maîtrise des outils de modélisation : un frein pour la reproductibilité de la méthode

Les outils utilisés au cours de cette thèse sont gratuits, ce qui facilite leur application dans le monde de la recherche et *a priori* celui du monde opérationnel (bureaux d'études, associations naturalistes, gestionnaires d'espaces naturels⁶⁶, etc.) (Girardet and Clauzel, 2018). Néanmoins, les difficultés pour rendre opérationnelles ces méthodes sont encore importantes, et l'objectif recherché, visant à accroître les partages des

outils novateurs par le monde de la recherche et leur mise en pratique par le reste des acteurs, est difficilement atteignable.

Bien que ces approches puissent France simples d'utilisation, il est essentiel de poser différentes questions d'ordre méthodologique sont essentielles. Le « bon » paramétrage des modèles et le choix des données est une condition *sine qua non* pour obtenir des résultats écologiquement pertinents, au risque de décrédibiliser l'usage de ces outils (Gippoliti and Battisti, 2017). De plus, l'usage d'outils de modélisation peut nécessiter des compétences particulières. Par exemple, bien que *Maxent* soit accessible par une interface Java, le paramétrage pertinent tel que nous le suggérons (sur la base de la littérature scientifique) nécessite différents outils comme le package *ENMEval* (Muscarella *et al.*, 2017) sous le logiciel R⁶⁷, et donc une bonne connaissance, voire une maîtrise, du langage informatique correspondant. De même, pour une utilisation complète et de tout le potentiel de *Graphab*⁶⁸, nous conseillons aux praticiens de suivre des formations de base puis avancées proposées lors des journées de formation CNRS⁶⁹. Néanmoins, les acteurs (dont les bureaux d'études) ne peuvent pas toujours investir de temps ou d'argent pour acquérir ces compétences.

Bien que des points de vigilance aient été abordés dans chacun des chapitres, la valorisation du travail répond principalement aux exigences scientifiques. Nous n'avons pas produit de guide méthodologique vulgarisé à destination des praticiens durant la durée de la thèse car le travail de

⁶⁵ <http://www.webarmature.fr/about>

⁶⁶ Les collectivités territoriales ont un rôle important à jouer dans la conservation de la biodiversité et des fonctionnalités écologiques mais sont parfois démunies face à un sujet qui peut être perçu comme technique et scientifique. Il n'est pas rare qu'elles s'accompagnent d'associations spécialisées (CEN, CPIE, LPO, etc.) qui développent de plus en plus une expertise en matière des réseaux écologiques

⁶⁷ Pour rappel, cela permet d'accroître la performance des modèles en sélectionnant statistiquement la combinaison de paramètres de *Maxent* la plus optimale.

⁶⁸ Plusieurs fonctions ne sont pas accessibles sur l'interface java de *Graphab* et ne sont qu'exploitables en ligne de commande.

⁶⁹ Laboratoire ThéMA, Université de Bourgogne-Franche-Comté ; <https://cnrsformation.cnrs.fr/stage-20054-Modelisation-des-reseaux-ecologiques--initiation-au-logiciel-Graphab.html?axe=116>

valorisation scientifique a été conséquent. Les guides techniques sont néanmoins très intéressants et permettent aux acteurs de s'approprier facilement les outils à condition que ces derniers soient bien présentés. L'exemple du rapport méthodologique produit dans le cadre de la thèse de Bigard (2018) est un bon exemple (voir Thiriet and Bigard, 2016). Des tutoriels vidéos ont également été réalisés par l'Agence française pour la biodiversité (AFB) dans le cadre du projet BioDispersal⁷⁰ (Chailloux and Amsallem, 2018). Ainsi, une perspective directe de transfert vers plus d'opérationnalité serait la rédaction d'un guide méthodologique, porté par exemple par le bureau d'études Soberco Environnement ou d'autres partenaires (DREAL, etc.).

Perspectives scientifiques et opérationnelles au service des défis écologiques

Intégrer les études prospectives à toutes les phases du projet et à toutes les échelles

Les approches analytiques et prospectives proposées au cours de cette thèse constituent un appui pertinent dans le cadre de nombreux projets en lien avec l'aménagement du territoire, à différentes échelles, et la préservation de la biodiversité. Elles peuvent ainsi être développées à différents temps du processus d'aménagement du territoire, de la planification (Clauzel and Bonnevalle, 2019; Tarabon *et al.*, 2020) à l'opérationnel (Tarabon, Bergès, *et al.*, 2019a; b; Bergès *et al.*, 2020) (Fig. 63).

La modélisation des réseaux écologiques par la théorie des graphes, à des échelles régionales, voire supra-régionales, a été abordée par Clauzel and Bonnevalle (2019) en recourant à des données relativement génériques. L'enjeu réside

aujourd'hui dans la définition des continuités écologiques à une échelle fine, de l'ordre du parcellaire. Les acteurs concernés par cette échelle manquent encore d'outils et de méthodes standardisés (Debray, 2016; Amsallem *et al.*, 2018). Comme abordé dans les deux premiers chapitres de ce mémoire de thèse, l'échelle de la parcelle facilite la prise en compte des fonctionnalités écologiques dans les études d'impacts notamment. Notre travail s'est cantonné à des espèces de mammifères terrestres dont les exigences écologiques sont globalement cohérentes avec la résolution des données d'occupation du sol (5 m) qui pourrait davantage être améliorée à la condition que des bases de données d'occupation du sol à une résolution plus importante soient développées.

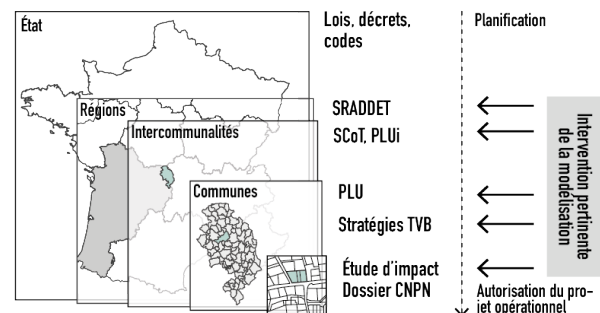


Fig. 63 Échelles et processus d'aménagement dans lesquels l'usage de la modélisation est pertinent. Tarabon *et al.*, IMBE-CITERES-CEEM-Soberco Environnement.

⁷⁰ BioDispersal est un plugin QGIS qui permet de modéliser les continuités écologiques par le calcul d'aires potentielles de dispersion se basant sur la perméabilité des milieux.

<https://www.youtube.com/playlist?list=PL0Wd1JAI6QuHdwALwwJqj5TcfNYvjRbcs>

Accompagner l'objectif de zéro artificialisation nette

En France, les espaces agricoles et naturels perdent environ 236 hectares par jour, ce qui correspond à la superficie d'un département français moyen (610 000 hectares) tous les sept ans. Face à ce phénomène, l'objectif de zéro artificialisation nette (ZAN) a récemment été introduit en France par le Plan national biodiversité de 2018, mais le dispositif n'en est qu'à ses prémices, et son application est extrêmement transversale et interroge autant sur la mesure de l'artificialisation que sur la mise en œuvre du dispositif. Le terme « nette » signifie ici en effet que de nouvelles surfaces devront être nécessairement compensées par de la restauration écologique de terrains aujourd'hui artificialisés.

L'objectif de ZAN est à décliner en priorité au moment où l'on planifie les projets futurs, c'est-à-dire à l'échelle des documents de planification (PLU et SCOT). Nous avons abordé l'anticipation et la planification de la compensation écologique dans ce travail (voir par exemple Chapitre 5, page 112), mais les sites compensatoires choisis ne permettent pas spécialement de répondre aux objectifs attendus ici. Compenser l'artificialisation signifie aujourd'hui en effet trouver des terrains libres à « désartificialiser » (par exemple, les friches industrielles), l'une des ressources les plus rares et convoitées dans les régions où la pression urbaine est importante.

L'enjeu réside donc dans l'identification, à l'échelle des territoires, des sites pouvant à la fois répondre à l'objectif de ZAN et d'absence de perte nette des composantes de la biodiversité, et notamment de la fonctionnalité des continuités écologiques pouvant être impactées par l'urbanisation future. L'intégration de ces enjeux dans notre cadre méthodologique, appliqué aux stratégies de conservation et de planification de la biodiversité,

peut ainsi amener à revoir les objectifs de croissance et des politiques de développement. En effet, la compensation ne doit intervenir qu'après évitement et réduction au maximum du gaspillage d'espace. Par conséquent, les outils de que nous proposons, qui consiste à étudier conjointement l'urbanisation, son impact sur les réseaux d'espèces et l'absence d'effets résiduels sur la connectivité des habitats d'espèces (Tarabon, Calvet, *et al.*, 2020), peuvent être support de discussion entre les acteurs des territoires et notamment des politiques pour redonner une place suffisamment importante à la biodiversité pour ne plus la mettre en second plan.

Justifier l'additionnalité des mesures Éviter-Réduire-Compenser

La coordination entre plusieurs projets géographiquement proches peut conduire à devoir justifier l'additionnalité⁷¹ sur un même territoire de mesures compensatoires relatives à plusieurs projets. En effet, les mesures compensatoires ne doivent pas être une substitution aux actions déjà existantes, ou prévues (Pilgrim and Bennun, 2014). Néanmoins, cela n'exclut pas que la séquence ERC puisse bénéficier des différents outils de gestion et de préservation de la biodiversité (parcs nationaux, réserves, sites Natura 2000,) qui ne relève pas de l'ERC, sans les substituer, mais en étant autant que possible en synergie avec eux (voir Gaucherand *et al.*, 2020). Cela nécessite que les politiques publiques de conservation soient programmées avec des engagements ou des objectifs de résultats chiffrés, quantifiables, comme ceux des mesures compensatoires (Maron *et al.*, 2013). Les graphes paysagers et les indices de connectivité associés pourraient être des outils répondant à ce défi en quantifiant des objectifs en termes de fonctionnalités écologiques à atteindre dans un délai fixé et ainsi quantifier l'additionnalité.

⁷¹ Selon le principe d'additionnalité, une mesure compensatoire ne peut pas générer un gain écologique qui aurait été atteint en son absence.

Prendre en compte l'ensemble de la biodiversité

La biodiversité « ordinaire » est encore peu concernée en France par la séquence ERC, contrairement aux espèces emblématiques, remarquables ou protégées qui accentuent les efforts de compensation (Regnery, 2013). Sur le plan réglementaire, l'France considère l'ensemble des composantes de la biodiversité dans son évaluation des impacts d'un projet d'aménagement. De son côté, la Suisse impose la compensation des « espaces naturels clés », c'est-à-dire offrant des fonctions nécessaires au maintien d'un équilibre naturel (marais, arbres, buissons). D'autres cas de compensations de biodiversité ordinaire sont toutefois observés, en Suède ou aux France par exemple, dans le cadre de démarches volontaires.

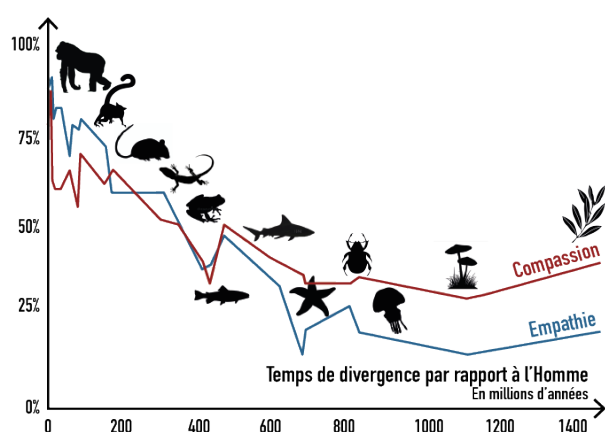


Fig. 64. Illustration notre empathie et de notre compassion en 152scenarior de notre degré d'appareillement à certains 152scenarios. Modifiée de Miralles et al. (2019).

En France, si un arrêté préfectoral autorise à détruire toutes les espèces recensées sur une zone d'étude, il arrive fréquemment que seule une partie d'entre elles fasse l'objet de mesures compensatoires (Guillet and Semal, 2018). Ces disparités de traitement peuvent s'expliquer par la différence de traitement que nous accordons aux différents taxons. Il a été démontré récemment que, plus une espèce est phylogénétiquement éloignée de l'Homme, moins nous nous reconnaissons en elle et nous sommes affectés par son sort (Miralles et al., 2019 ; Fig. 64).

La biodiversité ordinaire, ou commune, pourrait ainsi être davantage concernée à l'avenir par la séquence ERC, comme le prévoit le Plan national Biodiversité de 2018. Dans leur étude sur la biodiversité régionale en Languedoc Roussillon, Guillet et al. (2019) montrent que la biodiversité dite « ordinaire » représente 94% des espèces et qu'en se focalisant sur les espèces protégées, les mesures ERC portent sur une très faible part de la biodiversité. Une approche fonctionnelle de la biodiversité, par des approches de modélisation, pourrait ainsi inclure un grand nombre d'espèces, au travers par exemple d'espèces représentatives et parapluies, englobant aussi bien les espèces patrimoniales que communes. Ainsi, le choix des espèces est primordial, mais les praticiens doivent être vigilants à ne pas simplifier de manière excessive la biodiversité à certaines espèces clés, bien qu'assurant une protection indirecte à de nombreuses autres espèces, au risque d'engendrer des échecs d'absence de perte nette pour certaines espèces très vulnérables (Walker et al., 2009; Bekessy et al., 2010).

Définir l'état de référence et les trajectoires de la biodiversité

Nous avons démontré tout au long de ces travaux l'intérêt de changer d'échelle spatiale et de tenir compte des différentes dimensions de la biodiversité. Mais pour que l'évaluation des effets des projets d'aménagement soit la plus juste possible, les études doivent tenir compte de deux principaux enjeux, pouvant être traités par des approches de modélisation.

Tout d'abord, les effets des projets sur la biodiversité présente sur un site d'étude vont dépendre de la robustesse des inventaires naturalistes réalisés pour poser le cadre de référence de l'évaluation. En réalité, la biodiversité observée à un instant t peut être influencée par différents facteurs comme les conditions climatiques ou les efforts mis en œuvre par les observateurs. Des individus ou même des espèces pourraient ainsi ne pas être présents au moment des inventaires naturalistes ou ne pas avoir été observés. Cette biodiversité doit pourtant être prise en compte pour s'assurer d'une non-perte nette de biodiversité après réalisation d'un

projet d'aménagement. La prise en compte de ces enjeux constitue un enjeu important pour la compensation et l'utilisation de modèles de distribution des espèces (*SDMs*) peut y répondre, comme nous l'avons exploré à des échelles plus vastes que celle de la zone à proximité immédiate des projets (voir Chapitre 2, page 49). En effet, les *SDMs* définissent des potentialités de présence d'espèces, basées sur les conditions d'habitats, qui peuvent servir pour appliquer un principe de précaution ou guider des prospections plus précises.

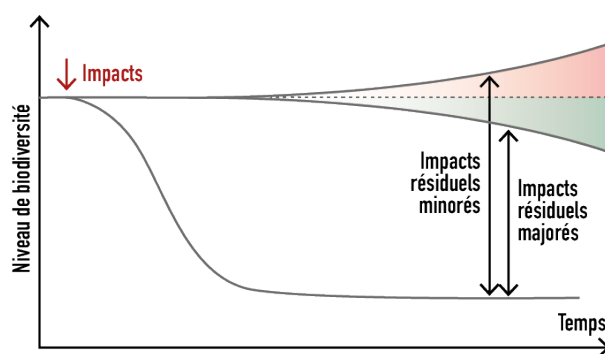


Fig. 65 La non-prise en compte de la dynamique locale, voire globale, de la biodiversité peut conduire à minorer ou à majorer les impacts réels d'un projet d'aménagement au niveau du site impacté. Modifiée de D. Couvet (MNHN).

Ensuite, la définition de l'état de référence de la biodiversité dans les études devrait être accompagnée d'une analyse de sa trajectoire. Écologiquement, un état de référence défini comme stationnaire n'est pas le plus pertinent et réaliste. En effet, la définition des objectifs de compensation tient rarement compte des dynamiques temporelles des écosystèmes locaux ou de la répartition d'espèces dans un contexte global changeant. Cette approche induit ainsi un risque de majoration ou de minoration des impacts résiduels du projet (Fig. 65). L'estimation des trajectoires dépend du cadre temporel considéré, pouvant varier selon les habitats (Sontner *et al.*, 2017). Une nouvelle fois, l'identification des habitats à différentes échelles temporelles pour évaluer leur trajectoire peut être améliorée par les modèles de distribution d'espèces qui intègrent différentes variables environnementales comme par exemple les conditions climatiques. La durée des compensations s'élevant généralement à 30 ans d'un point de vue

réglementaire, voire plus, nous ne pouvons nier les effets du dérèglement du climat sur la biodiversité et les objectifs de conservation de certaines espèces dont les aires de répartition sont amenées à évoluer.

Anticiper les effets du changement climatique

Il est reconnu que les conditions climatiques futures auront pour effet de modifier les niches climatiques des espèces. Jezkova and Wiens (2016) montrent, dans une étude portant sur les niches de 56 espèces végétales et animales, que la vitesse et l'amplitude des conditions climatiques étaient généralement trop importantes pour que les espèces persistent dans leurs aires de répartition. Cependant, les vitesses de déplacement des espèces en réponse aux changements climatiques ne sont pas les mêmes d'une communauté à une autre. Elles s'élèvent par exemple à 1,6 km par an pour les communautés d'oiseaux européens, et à 4,8 km par an pour les papillons. Ces données questionnent puisqu'elles sont moins élevées que la vitesse actuelle de déplacement des niches climatiques, de l'ordre de 13,8 km par an du Sud vers le Nord (Devictor *et al.*, 2012). Les mesures compensatoires devraient ainsi s'attacher à favoriser autant que possible les corridors écologiques pour répondre à ce grand défi de migration des espèces, aussi bien faunistique (Nuñez *et al.*, 2013; Kang, Minor, Lee, *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2018) que floristique (Keeffe and Han, 2019).

Des études spécifiques visant à anticiper, en fonction des différents scénarios climatiques, les modifications à venir des aires de répartition des espèces et de la distribution des habitats sont nécessaires pour tirer des recommandations pour accompagner la mise en œuvre de la séquence ERC. Pour cela, des modèles généraux de biodiversité (par exemple Harfoot *et al.*, 2014) peuvent être une première contribution à la conception des mesures. Si les moyens techniques le permettent, les bureaux d'études pourraient également mener des études plus fines sur des espèces régionales à enjeux (présentes sur la zone d'étude ou susceptible de le devenir en fonction des changements d'aire de répartition des espèces). Cela pourrait être

possible par le biais des modèles tels que *Maxent* ou *Rangeshifter* (Bocedi *et al.*, 2014) conçu spécifiquement pour traiter des changements de répartition des espèces face au réchauffement climatique.

Tenir compte des espèces envahissantes

La réussite de la compensation écologique peut être remise en cause par la présence d'espèces exotiques envahissantes (EEE) présentes sur le site ou en périphérie. Un grand nombre de ces espèces colonisent facilement les milieux perturbés (Lozon and Maclsaac, 1997), représentant un réel risque notamment lors d'actions de restauration de milieux faisant l'objet de terrassement ou de mouvement de terres.

Si des mesures spécifiques sont mis en œuvre dans les protocoles de chantier, l'usage de la modélisation peut mettre en lumière des enjeux relativement fort à l'échelle paysagère puisqu'une approche projet-site n'est pas toujours la plus pertinente pour appréhender la problématique des EEE. Les outils pourraient permettre par exemple de calculer un facteur de risque en fonction de la proximité d'espèces et les conditions favorables *in situ* à éventuellement accueillir après modification des sols.

De plus, dans un contexte de changement globaux, les outils de modélisation pourraient aider à considérer les effets indirects du changement climatique sur les espèces invasives. Par exemple, les conditions peuvent ne pas être favorables à une espèce donnée mais le fait que des évolutions soient attendues, leur répartition peut considérablement changer à l'avenir, ce qu'il est nécessaire de tenir compte pour s'assurer de la non remise en cause des gains écologiques pressentis. Nous pouvons illustrer ces réflexions à travers le travail mené en marge de cette thèse où la répartition

potentielle en France de l'Herbe de la pampa (*Cortaderia selloana*), espèce envahissante qui pose de nombreux problèmes dus à sa prolifération, a été évaluée à partir de plusieurs scénarios de présence et de changement climatique (voir Tarabon *et al.*, 2018 ; [Annexes](#), page 180 ; [Fig. 66](#)). Ces approches sont transposables à des échelles plus fines (voir par exemple Descombes *et al.*, 2016) et venir ainsi en appui du dimensionnement des mesures écologiques.

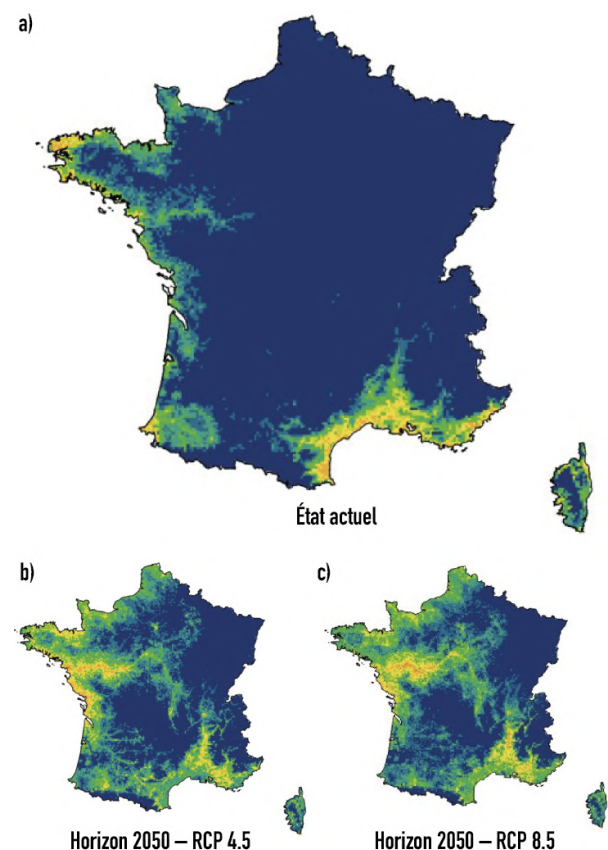


Fig. 66 a) Répartition actuelle des habitats *Cortaderia selloana* et évolutions attendues à l'horizon 2050 sous deux scénarios de changement climatique, b) RCP 4.5 et c) RCP 8.5. Tarabon *et al.*, IMBE-CITERES-CEEM-Soberco Environnement.

Conclusion

Les réflexions menées dans ce travail de recherche ont eu pour objectifs de répondre aux attentes qui consistent, comme nous l'avons relevé en [Avant-propos](#), page [7](#), en davantage d'échanges entre les chercheurs et les acteurs de terrain pour que chaque partie puisse en tirer des bénéfices (des pratiques d'un côté et des méthodes scientifiques de l'autre). Cette thèse a relevé le défi d'une démarche de recherche en lien avec les réalités opérationnelles pour :

- améliorer les connaissances en sciences de la conservation pour une meilleure application de la séquence Éviter–Réduire–Compenser (ERC) par l'usage de la modélisation ;
- apporter tous les outils aux bureaux d'études en charge du processus d'évaluation des enjeux et de dimensionnement du triptyque ERC.

Ces travaux complètent de nombreux projets sur le sujet de la compensation écologique en général menés ces dernières années et intervient au moment opportun où des réflexions fleurissent (voire se concrétise) sur une meilleure application de l'ERC notamment en tenant compte de la fonctionnalité des milieux que nous savons primordiale pour la conservation de la biodiversité, de l'intérêt de l'évitement pour s'assurer de la non perte nette de biodiversité, mais par la territorialisation des actions.

Notre travail s'est attaché à répondre aux différentes questions que nous avons énumérées dans la partie [Objectifs et organisation de cette thèse](#), page [36](#), en proposant différents cadres méthodologiques spécifiques à différentes échelles et couvrant toutes les étapes Éviter, Réduire et Compenser ([Fig. 20](#), page [37](#)).

Après avoir fait l'état des lieux des différentes méthodes pour analyser le fonctionnement des continuités écologiques (Chapitre 1, page [38](#)), nous avons montré comment l'usage de la modélisation pouvait améliorer l'évaluation des impacts potentiels de projets d'aménagement (autres que les grands projets d'infrastructures de transport linéaires) sur la connectivité des habitats à l'échelle du paysage (Chapitre 2, page [49](#)). Pour cela, nous avons couplé dans le cadre de l'aménagement du Grand Stade de Lyon (Rhône, France), un modèle de distribution des espèces (*Maxent*) à un modèle basé sur la théorie des graphes (*Graphab*). Les résultats apportent des informations pertinentes sur les enjeux de conservation avant l'amorce de la démarche ERC.

Ce cadre méthodologique a ensuite été complété pour couvrir le dimensionnement quantitatives et qualitatives de mesures écologiques en tenant compte de l'organisation spatiale des réseaux écologiques mais aussi le temps nécessaire pour que les aménagements deviennent favorables à la biodiversité (Chapitre 3, page [72](#)). La démarche engendre des stratégies et des choix de conception plus judicieux et améliore inévitablement l'atteinte de l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité à différents horizons temporels, limitant *de facto* les pertes intermédiaires de biodiversité.

Ensuite, nous avons évalué l'intérêt de mutualiser et planifier la compensation écologique (Chapitre 4, page [95](#)). Pour cela, nous avons montré au travers d'un cas appliqué au niveau de l'Ouest lyonnais (Rhône, France) et à partir de graphes paysagers (*Graphab*) que les gains écologiques sur le fonctionnement des continuités écologiques se trouvaient améliorés par la

mise en commun dans les paysages et que ça ne pouvait qu'améliorer les chances d'atteindre l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité à l'échelle territoriale.

Enfin, nous avons cherché à intégrer la séquence ERC dans la planification stratégie des territoires (Chapitre 5, page [112](#)). Pour cela avons exploré l'usage de la modélisation en simulant conjointement l'urbanisation future à l'horizon 2040 sur la Métropole de Toulouse (Haute-Garonne, France), en évitant premièrement les secteurs à fort enjeux écologiques du territoire, puis en évaluant et spatialisant les besoins de compensation.

Ce travail de recherche apporte de nombreuses solutions ou *a minima* pistes de réflexions pour améliorer l'application de la séquence ERC et limiter une perte de

biodiversité due à l'aménagement des territoires bien connue. Ce travail nous a permis d'explorer de nouvelles opportunités par l'usage de la modélisation que nous avons mis en valeur tout au long de ce travail, mais aussi de mettre en lumière les différentes limites liés d'un côté à l'interprétation des résultats, d'un autre à la reproductibilité des méthodes par la complexité des outils ou par les moyens (financiers / humains) qu'elles engendrent.

La discussion générale au terme de ces recherches nous a amené à cibler différentes perspectives scientifiques et opérationnelles qui alimenteront les pratiques à l'avenir pour faire évoluer davantage les méthodes au profit de la préservation de la biodiversité et des politiques menées en ce sens.

Bibliographie

A

- Aben, J., Strubbe, D., Adriaensen, F., Palmer, S.C., Travis, J.M., Lens, L. and Matthysen, E.** (2014). Simple individual-based models effectively represent A frotropical forest bird movement in complex landscapes. *Journal of Applied Ecology* 51(3): 693-702.
- Abrahms, B., Sawyer, S.C., Jordan, N.R., McNutt, J.W., Wilson, A.M. and Brashares, J.S.** (2017). Does wildlife resource selection accurately inform corridor conservation? *Journal of Applied Ecology* 54(2): 412-422.
- Adren, H. and Delin, A.** (1994). Habitat selection in the eurasian red squirrel, *sciurus vulgaris*, in relation to forest fragmentation. *Oikos* 70: 43-48.
- Adriaensen, F., Chardon, J., De Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H. and Matthysen, E.** (2003). The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and urban planning* 64(4): 233-247.
- Albert, C.H. and Chaurand, J.** (2018). Comment choisir les espèces pour identifier des réseaux écologiques cohérents entre les niveaux administratifs et les niveaux biologiques? *Revue Science Eaux & Territoires*(25): 26-31.
- Albert, C.H., Rayfield, B., Dumitru, M. and Gonzalez, A.** (2017). Applying network theory to prioritize multispecies habitat networks that are robust to climate and land-use change. *Conservation Biology* 31(6): 1383-1396.
- Allen, C.H., Parrott, L. and Kyle, C.** (2016). An individual-based modelling approach to estimate landscape connectivity for bighorn sheep (*Ovis canadensis*). *PeerJ* 4: e2001.
- Allen, M., Antwi-Agyei, P., Aragon-Durand, F., Babiker, M., Bertoldi, P., Bind, M.,... Cartwright, A.** (2019). Technical Summary: Global warming of 1.5° C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5° C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty.
- Alligand, G., Hubert, S., Legendre, T., Millard, F. and Müller, A.** (2018). Évaluation environnementale. Guide d'aide à la définition des mesures ERC. CGDD, MTES, Paris, Théma: 122.
- Allouche, O., Tsoar, A. and Kadmon, R.** (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43(6): 1223-1232.
- Almenar, J.B., Bolowich, A., Elliot, T., Geneletti, D., Sonnemann, G. and Rugani, B.** (2019). Assessing habitat loss, fragmentation and ecological connectivity in Luxembourg to support spatial planning. *Landscape and Urban Planning* 189: 335-351.
- Amsallem, J., Sordello, R., Billon, L. and Vanpeene, S.** (2018). Bilan des Schémas régionaux de cohérence écologique en France: quels apports méthodologiques pour l'identification et la cartographie de la Trame verte et bleue? *Sciences Eaux Territoires*(1): 4-11.
- Andelman, S.J. and Fagan, W.F.** (2000). Umbrellas and flagships: efficient conservation surrogates or expensive mistakes? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(11): 5954-5959.
- Anderson, C.D., Epperson, B.K., FORTIN, M.J., Holderegger, R., James, P.M., Rosenberg, M.S.,... Spear, S.** (2010). Considering spatial and temporal scale in landscape-genetic studies of gene flow. *Molecular ecology* 19(17): 3565-3575.
- Andren, H.** (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*: 355-366.
- Angelov, B.** (2019). Review of species distribution modeling open-source software.
- Antrop, M.** (2004). Landscape change and the urbanization process in Europe. *Landscape and urban planning* 67(1-4): 9-26.
- Arlidge, W.N., Bull, J.W., Addison, P.F., Burgass, M.J., Gianuca, D., Gorham, T.M.,... Watson, J.E.** (2018). A global mitigation hierarchy for nature conservation. *BioScience* 68(5): 336-347.
- Aronson, M.F., Lepczyk, C.A., Evans, K.L., Goddard, M.A., Lerman, S.B., MacIvor, J.S.,... Vargo, T.** (2017). Biodiversity in the city: key challenges for urban green space management. *Frontiers in Ecology and the Environment* 15(4): 189-196.
- Arthur, L. and Lemaire, M.** (2009). Bats of France, Belgium, Luxembourg and Switzerland, Biotope Editions.

- Avon, C. and Bergès, L.** (2016). Prioritization of habitat patches for landscape connectivity conservation differs between least-cost and resistance distances. *Landscape ecology* 31(7): 1551-1565.
- Avon, C., Bergès, L. and Roche, P.** (2014). Comment analyser la connectivité écologique des trames vertes? Cas d'étude en région méditerranéenne. *Sciences Eaux Territoires*(2): 14-19.
- Ayram, C.A.C., Mendoza, M.E., Etter, A. and Salicrup, D.R.P.** (2017). Anthropogenic impact on habitat connectivity: A multidimensional human footprint index evaluated in a highly biodiverse landscape of Mexico. *Ecological indicators* 72: 895-909.
- ## B
- Baguette, M., Blanchet, S., Legrand, D., Stevens, V.M. and Turlure, C.** (2013). Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews* 88(2): 310-326.
- Baguette, M. and Van Dyck, H.** (2007). Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape ecology* 22(8): 1117-1129.
- Balbi, M., Petit, E.J., Croci, S., Nabucet, J., Georges, R., Madec, L. and Ernoult, A.** (2019). Ecological relevance of least cost path analysis: An easy implementation method for landscape urban planning. *Journal of environmental management* 244: 61-68.
- Baldwin, R.A.** (2009). Use of Maximum Entropy Modeling in Wildlife Research. *Entropy* 11(4): 854-866.
- Bani, L., Baietto, M., Bottoni, L. and Massa, R.** (2002). The use of focal species in designing a habitat network for a lowland area of Lombardy, Italy. *Conservation Biology* 16(3): 826-831.
- Banks, B., Denton, J.S. and Beebee, T.J.** (1993). Long-term management of a natterjack toad (*Bufo calamita*) population in southern Britain. *Amphibia-Reptilia* 14(2): 155-168.
- Barbosa, F.G. and Schneck, F.** (2015). Characteristics of the top-cited papers in species distribution predictive models. *Ecological Modelling* 313: 77-83.
- Bas, A., Imbert, I., Clermont, S., Reinert, M.-E., Berté, C., Calvet, C. and Vaissière, A.-C.** (2020). Approches anticipées et planifiées de la compensation écologique en Allemagne : vers un retour d'expérience pour la France ? *Sciences, Eaux et Territoires* 31(Éviter, réduire, compenser : et si l'on s'organisait à l'échelle des territoires ?).
- Beck, J., Böller, M., Erhardt, A. and Schwanghart, W.** (2014). Spatial bias in the GBIF database and its effect on modeling species' geographic distributions. *Ecological Informatics* 19: 10-15.
- Beier, P. and Brost, B.** (2010). Use of land facets to plan for climate change: conserving the arenas, not the actors. *Conservation biology* 24(3): 701-710.
- Beier, P., Majka, D.R. and Spencer, W.D.** (2008). Forks in the road: choices in procedures for designing wildland linkages. *Conservation Biology* 22(4): 836-851.
- Beier, P. and Noss, R.F.** (1998). Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation biology* 12(6): 1241-1252.
- Beja, P., Kuzmin, S., Beebee, T., Denoel, M., Schmidt, B., Tarkhnishvili, D.,... Martinez Solano, I.** (2009). *Epidalea calamita*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T54598A86640094.
- Bekessy, S.A., Wintle, B.A., Lindenmayer, D.B., McCarthy, M.A., Colyvan, M., Burgman, M.A. and Possingham, H.P.** (2010). The biodiversity bank cannot be a lending bank. *Conservation Letters* 3(3): 151-158.
- Bellec, A.** (2018). Dynamiques spatiales, temporelles et écologiques de la métropole de Lyon: 1984-2015, Lyon.
- Bellmann, H. and Luquet, G.-C.** (2009). Guide des sauterelles, grillons et criquets d'Europe occidentale: 164 espèces décrites et illustrées, Delachaux et Niestlé.
- Belmont, L., Etienne, R. and Bordas, C.** (2010). Guide méthodologique de prise en compte de la trame verte et bleue. SCoT et Biodiversité en Midi-Pyrénées. Volume I Enjeux et méthodes, 100 p., DREAL Midi-Pyrénées. *DREAL Midi-Pyrénées*.
- Benítez-López, A., Alkemade, R. and Verweij, P.A.** (2010). The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: a meta-analysis. *Biological conservation* 143(6): 1307-1316.
- Bennett, A.F.** (1999). Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation, IUCN.
- Bensettiti, F. and Rameau, J.-C.** (2001). Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire, Documentation française.
- Benz, R.A., Boyce, M.S., Thurfjell, H., Paton, D.G., Musiani, M., Dormann, C.F. and Ciuti, S.** (2016). Dispersal ecology informs design of large-scale wildlife corridors. *PLoS One* 11(9).
- Bergès, L., Avon, C., Bezombes, L., Clauzel, C., Duflot, R., Foltête, J.-C.,... Spiegelberger, T.** (2020). Environmental mitigation hierarchy and biodiversity

- offsets revisited through habitat connectivity modelling. *Journal of Environmental Management* 256: 109950.
- Bergsten, A. and Zetterberg, A.** (2013). To model the landscape as a network: A practitioner's perspective. *Landscape and Urban Planning* 119: 35-43.
- Berté, C.** (2020). La problématique foncière de la compensation écologique. *Sciences, Eaux et Territoires* 31(Éviter, réduire, compenser : et si l'on s'organisait à l'échelle des territoires ?): 10-11.
- Berthoud, G.** (1978). Note préliminaire sur les déplacements du hérisson européen (*Erinaceus europaeus* L.) [Preliminary note on the movements of the European hedgehog].
- Bezombes, L., Gaucherand, S., Kerbiriou, C., Reinert, M.-E. and Spiegelberger, T.** (2017). Ecological equivalence assessment methods: what trade-offs between operationality, scientific basis and comprehensiveness? *Environmental management* 60(2): 216-230.
- Bezombes, L., Gaucherand, S., Spiegelberger, T., Gouraud, V. and Kerbiriou, C.** (2018). A set of organized indicators to conciliate scientific knowledge, offset policies requirements and operational constraints in the context of biodiversity offsets. *Ecological Indicators* 93: 1244-1252.
- Bezombes, L., Kerbiriou, C. and Spiegelberger, T.** (2019). Do biodiversity offsets achieve No Net Loss? An evaluation of offsets in a French department. *Biological conservation* 231: 24-29.
- Bezombes, L. and Regnery, B.** (2020). Séquence Éviter-Réduire-Compenser : des enjeux écologiques aux considérations pratiques pour atteindre l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité. *Sciences, Eaux et Territoires* 31(Éviter, réduire, compenser : et si l'on s'organisait à l'échelle des territoires ?): 4-9.
- Bigard, C.** (2018). Éviter-Réduire-Compenser: d'un idéal conceptuel aux défis de mise en œuvre: une analyse pluridisciplinaire et multi-échelle.
- Bigard, C., Pioch, S. and Thompson, J.D.** (2017). The inclusion of biodiversity in environmental impact assessment: Policy-related progress limited by gaps and semantic confusion. *Journal of environmental management* 200: 35-45.
- Bigard, C., Thiriet, P., Pioch, S. and Thompson, J.D.** (2020). Strategic landscape-scale planning to improve mitigation hierarchy implementation: An empirical case study in Mediterranean France. *Land Use Policy* 90: 104286.
- Biotope** (2018). Decision support study for implementing an mitigation hierarchy strategy at the regional scale: Report 2: 145.
- Bocedi, G., Palmer, S.C., Pe'er, G., Heikkinen, R.K., Matsinos, Y.G., Watts, K. and Travis, J.M.** (2014). RangeShifter: a platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Methods in Ecology and Evolution* 5(4): 388-396.
- Bodin, Ö. and Saura, S.** (2010). Ranking individual habitat patches as connectivity providers: integrating network analysis and patch removal experiments. *Ecological Modelling* 221(19): 2393-2405.
- Boisseaux, T. and Stéfanini-Meyrignac, O.** (2017). Mesures de compensation et intervention des conservatoires d'espaces naturels, Conseil Général de l'Environnement et du Développement Durable, Ministère de la transition écologique et solidaire. **11090-1.**
- Boissinot, A. and Grillet, P.** (2010). Conservation des bocages pour le patrimoine batrachologique. *Le Courrier de la nature* 252: 26-33.
- Boisvert, V.** (2015). Conservation banking mechanisms and the economization of nature: An institutional analysis. *Ecosystem services* 15: 134-142.
- Boitani, L., Falcucci, A., Maiorano, L. and Rondinini, C.** (2007). Ecological networks as conceptual frameworks or operational tools in conservation. *Conservation biology* 21(6): 1414-1422.
- Bond, M.L., Bradley, C.M., Kiffner, C., Morrison, T.A. and Lee, D.E.** (2017). A multi-method approach to delineate and validate migratory corridors. *Landscape ecology* 32(8): 1705-1721.
- Bönsel, A.B. and Sonneck, A.-G.** (2011). Habitat use and dispersal characteristic by *Stethophyma grossum*: the role of habitat isolation and stable habitat conditions towards low dispersal. *Journal of Insect Conservation* 15(3): 455-463.
- Bosso, L., Smeraldo, S., Rapuzzi, P., Sama, G., Garonna, A.P. and Russo, D.** (2018). Nature protection areas of Europe are insufficient to preserve the threatened beetle *Rosalia alpina* (Coleoptera: Cerambycidae): evidence from species distribution models and conservation gap analysis. *Ecological Entomology* 43(2): 192-203.
- Bouniol, J.** (2017). Etat des lieux de la population de Blaieau sur les îles de Crépieux-Charmy, FRAPNA Rhône: 23.

- Boyer, P. and Dohogne, R.** (2008). Atlas de répartition des reptiles et amphibiens de l'Indre, Indre Nature.
- Braaker, S., Ghazoul, J., Obrist, M. and Moretti, M.** (2014). Habitat connectivity shapes urban arthropod communities: the key role of green roofs. *Ecology* 95(4): 1010-1021.
- Braaker, S., Kormann, U., Bontadina, F. and Obrist, M.** (2017). Prediction of genetic connectivity in urban ecosystems by combining detailed movement data, genetic data and multi-path modelling. *Landscape and Urban Planning* 160: 107-114.
- Braaker, S., Moretti, M., Boesch, R., Ghazoul, J., Obrist, M. and Bontadina, F.** (2014). Assessing habitat connectivity for ground-dwelling animals in an urban environment. *Ecological applications* 24(7): 1583-1595.
- Breckheimer, I., Haddad, N.M., Morris, W.F., Trainor, A.M., Fields, W.R., Jobe, R.T.,... Walters, J.R.** (2014). Defining and evaluating the umbrella species concept for conserving and restoring landscape connectivity. *Conservation biology* 28(6): 1584-1593.
- Brodie, J.F., Paxton, M., Nagulendran, K., Balamurugan, G., Clements, G.R., Reynolds, G.,... Hon, J.** (2016). Connecting science, policy, and implementation for landscape-scale habitat connectivity. *Conservation Biology* 30(5): 950-961.
- Brown, J.L., Bennett, J.R. and French, C.M.** (2017). SDMtoolbox 2.0: the next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *PeerJ* 5: e4095.
- Brown, L.M., Fuda, R.K., Schtickzelle, N., Coffman, H., Jost, A., Kazberouk, A.,... Crone, E.E.** (2017). Using animal movement behavior to categorize land cover and predict consequences for connectivity and patch residence times. *Landscape ecology* 32(8): 1657-1670.
- Brownlie, S., King, N. and Treweek, J.** (2013). Biodiversity tradeoffs and offsets in impact assessment and decision making: can we stop the loss? *Impact Assessment and Project Appraisal* 31(1): 24-33.
- Bull, J., Hardy, M., Moilanen, A. and Gordon, A.** (2015). Categories of flexibility in biodiversity offsetting, and their implications for conservation. *Biological Conservation* 192: 522-532.
- Bull, J.W., Gordon, A., Watson, J.E. and Maron, M.** (2016). Seeking convergence on the key concepts in 'no net loss' policy. *Journal of Applied Ecology* 53(6): 1686-1693.
- Bull, J.W. and Maron, M.** (2016). How humans drive speciation as well as extinction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283(1833): 20160600.
- Bull, J.W. and Strange, N.** (2018). The global extent of biodiversity offset implementation under no net loss policies. *Nature Sustainability* 1(12): 790.
- Bull, J.W., Suttle, K.B., Gordon, A., Singh, N.J. and Milner-Gulland, E.** (2013). Biodiversity offsets in theory and practice. *Oryx* 47(3): 369-380.
- Bullock, J.M., White, S.M., Prudhomme, C., Tansey, C., Perea, R. and Hooftman, D.A.** (2012). Modelling spread of British wind-dispersed plants under future wind speeds in a changing climate. *Journal of Ecology* 100(1): 104-115.
- Bunton, J., Ernst, A., Hanson, J., Beyer, H., Hammill, E., Runge, C.,... Rhodes, J.** (2015). Integrated planning of linear infrastructure and conservation offsets. International Congress on Modelling and Simulation 2015: Partnering with industry and the community for innovation and impact through modelling, Modelling and Simulation Society of Australia and New Zealand.
- Burel, F. and Baudry, J.** (1999). Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications (Landscape Ecology: concepts, methods and applications). *Librairie Lavoisier Editions TEC & DOC, Paris* 392.
- Buschke, F.T.** (2017). Biodiversity trajectories and the time needed to achieve no net loss through averted-loss biodiversity offsets. *Ecological Modelling* 352: 54-57.
- Buse, J., Schröder, B. and Assmann, T.** (2007). Modelling habitat and spatial distribution of an endangered longhorn beetle—a case study for saproxylic insect conservation. *Biological Conservation* 137(3): 372-381.
- ## C
- Cabin, R.J.** (2007). Science-driven restoration: a square grid on a round earth? *Restoration Ecology* 15(1): 1-7.
- Calvet, C.** (2015). Analyse de l'utilisation de la compensation écologique dans les politiques comme outil de conciliation des intérêts économiques et des objectifs de conservation de la biodiversité.
- Calvet, C., Delbar, V., Chapron, P., Brasebin, M., Perret, J. and Moulherat, S.** (2020). Biodiversity facing development choices: a modeling approach applied to the Occitanie region,. *Sciences, Eaux et Territoires* 31: 24-31.
- Calvet, C., Le Coent, P., Napoleone, C. and Quétier, F.** (2019). Challenges of achieving biodiversity offset outcomes through agri-environmental schemes: Evidence from an empirical study in Southern France. *Ecological economics* 163: 113-125.

- Calvet, C., Napoléone, C. and Salles, J.** (2015). The biodiversity offsetting dilemma: between economic rationales and ecological dynamics. *Sustainability* 7(6): 7357-7378.
- Calvet, C., Ollivier, G. and Napoleone, C.** (2015). Tracking the origins and development of biodiversity offsetting in academic research and its implications for conservation: a review. *Biological Conservation* 192: 492-503.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P.,... Wardle, D.A.** (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486(7401): 59-67.
- Carpaneto, G.M., Baviera, C., Biscaccianti, A.B., Brandmayr, P., Mazzei, A., Mason, F.,... Fattorini, S.** (2015). A Red List of Italian Saproxyllic Beetles: taxonomic overview, ecological features and conservation issues (Coleoptera). *Fragmenta entomologica* 47(2): 53-126.
- Carreras Gamarra, M.J., Lassoie, J.P. and Milder, J.** (2018). Accounting for no net loss: A critical assessment of biodiversity offsetting metrics and methods. *Journal of Environmental Management* 220: 36-43.
- Ceballos, G. and Ehrlich, P.R.** (2002). Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* 296(5569): 904-907.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M. and Palmer, T.M.** (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science advances* 1(5): e1400253.
- CGDD** (2018a). Bilan 2018 de l'état de la biodiversité en France, Commissariat général au développement durable, Observation National de la Biodiversité (ONB).
- CGDD** (2018b). Evaluation environnementale. Guide d'aide à la définition des mesures ERC. Paris, Ministère de la Transition énergétique et solidaire. Service de l'économie, de l'évaluation et de l'intégration du développement durable (SEEIDD) du Commissariat Général du Développement Durable (CGDD): 134.
- CGDD** (2019a). Bilan 2019 de l'état de la biodiversité en France, Commissariat général au développement durable, Observation National de la Biodiversité (ONB).
- CGDD** (2019b). Rapport de synthèse, L'environnement en France, La Documentation Française (ed.). 220.
- Chailloux, M. and Amsellem, J.** (2018a). BioDispersal : a QGIS plugin for modelling potential dispersal areas.
- Chambéry-Métropole** (2012). Signature du plan d'actions en faveur des zones humides (PAFZH) de Chambéry métropole. Communiqué de presse publié le 18 octobre 2012: 5.
- Chapuis, J.-L. and Marnet, J.** (2006). Ecureuils d'Europe occidentale : Fiches descriptives. Paris, France, Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN).
- Chardon, J.P., Adriaensen, F. and Matthysen, E.** (2003). Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). *Landscape Ecology* 18(6): 561-573.
- Chaurand, J., Bigard, C., Vanpeene-Bruhier, S. and Thompson, J.D.** (2019). Articulating the green and blue corridor policy and the mitigation hierarchy: complementarities and limits for an effective biodiversity conservation in France. *VertigO-la revue électronique en sciences de l'environnement* 19(1).
- Clare, S., Krogman, N., Foote, L. and Lemphers, N.** (2011). Where is the avoidance in the implementation of wetland law and policy? *Wetlands Ecology and Management* 19(2): 165-182.
- Clauzel, C.** (2017). Evaluating and mitigating the impact of a high-speed railway on connectivity: a case study with an amphibian species in France. *Railway Ecology*: 215.
- Clauzel, C., Bannwarth, C. and 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.
- Clauzel, C. and Bonnevalle, C.** (2019). Apports de la modélisation spatiale pour la gestion de la trame verte et bleue. *Cybergeo: European Journal of Geography*.
- Clauzel, C., Foltête, J.-C., Girardet, X. and Vuidel, G.** (2017). Graphab 2.0 Manuel d'utilisation.
- Clauzel, C., Girardet, X. and 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-Comté. *Journal of environmental management* 127: 125-134.
- Clauzel, C., Jeliaskov, A. and Mimet, A.** (2018). Coupling a landscape-based approach and graph theory to maximize multispecific connectivity in bird communities. *Landscape and Urban Planning* 179: 1-16.
- Clauzel, C., Xiqing, D., Gongsheng, W., Giraudoux, P. and Li, L.** (2015). Assessing the impact of road developments on connectivity across multiple scales: Application to Yunnan snub-nosed monkey conservation. *Biological Conservation* 192: 207-217.
- Clergeau, P. and Pascal, M.** (2003). La Cisticole des joncs : *Cisticola juncidis* (Rafinesque, 1810). In : Pascal,

- M., Lorvelec, O., Vigne, J.-D., Keith, P. & Clergeau, P. Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et extinctions. *Rapport INRA/CNRS/MNHN*(Rapport INRA/CNRS/MNHN): 246.
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G. and Bullock, J.M.** (2012). *Dispersal ecology and evolution*, Oxford University Press.
- Concepción, E.D., Moretti, M., Altermatt, F., Nobis, M.P. and Obrist, M.K.** (2015). Impacts of urbanisation on biodiversity: the role of species mobility, degree of specialisation and spatial scale. *Oikos* 124(12): 1571-1582.
- Correa Ayram, C.A., Mendoza, M.E., Etter, A. and Salicrup, D.R.P.** (2016). Habitat connectivity in biodiversity conservation: A review of recent studies and applications. *Progress in Physical Geography* 40(1): 7-37.
- Coulon, A., Aben, J., Palmer, S., Stevens, V., Callens, T., Strubbe, D.,... Travis, J.M.J.** (2015). A stochastic movement simulator improves estimates of landscape connectivity. *Ecology* 96(8): 2203-2213.
- CRENAM** (2011). Identifying potential biodiversity reservoirs. Ecological networks of the Massif Central project. IPAMAC project. France: 55.
- Crisp, M.D., Laffan, S., Linder, H.P. and Monro, A.** (2001). Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* 28(2): 183-198.
- Crooks, K.R. and Sanjayan, M.** (2006). *Connectivity conservation*, Cambridge University Press.
- Crossman, N.D., Bryan, B.A., Ostendorf, B. and Collins, S.** (2007). Systematic landscape restoration in the rural-urban fringe: meeting conservation planning and policy goals. *Biodiversity and Conservation* 16(13): 3781-3802.
- Crutzen, P.J.** (2016). Geology of mankind. Paul J. Crutzen: A Pioneer on Atmospheric Chemistry and Climate Change in the Anthropocene, Springer: 211-215.
- Curran, M., Hellweg, S. and Beck, J.** (2014). Is there any empirical support for biodiversity offset policy? *Ecological Applications* 24(4): 617-632.
- Curran, M., Hellweg, S. and Beck, J.** (2015). The jury is still out on biodiversity offsets: reply to Quétier et al. *Ecological applications* 25(6): 1741-1746.
- ## D
- Dalang, T. and Hersperger, A.M.** (2012). Trading connectivity improvement for area loss in patch-based biodiversity reserve networks. *Biological conservation* 148(1): 116-125.
- Dale, M. and Fortin, M.-J.** (2010). From graphs to spatial graphs. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41.
- Dantec, R. and Longeot, J.-F.** (2017). Sur la réalité des mesures de compensation des atteintes à la biodiversité engagées sur des grands projets d'infrastructures, intégrant les mesures d'anticipation, les études préalables, les conditions de réalisation et leur suivi. Rapport n° 517 [2016-2017] fait au nom de la commission d'enquête du Sénat. France.
- Darses, O.** (2017). Le coût de l'évitement vs. le coût de la compensation ». Évaluation environnementale. La phase d'évitement de la séquence ERC, CGDD, Théma.
- De Camargo, R.X., Boucher-Lalonde, V. and Currie, D.J.** (2018). At the landscape level, birds respond strongly to habitat amount but weakly to fragmentation. *Diversity and Distributions* 24(5): 629-639.
- De Montis, A., Ledda, A., Ortega, E., Martín, B. and Serra, V.** (2018). Landscape planning and defragmentation measures: an assessment of costs and critical issues. *Land Use Policy* 72: 313-324.
- De Witt, M., Pope, J., Retief, F., Bond, A., Morrison-Saunders, A. and Steenkamp, C.** (2019). Biodiversity offsets in EIA: Getting the timing right. *Environmental Impact Assessment Review* 75: 1-12.
- Debray, A.** (2016). Les difficultés de la transposition communale des corridors écologiques. Analyses appliquées à trois communes de l'agglomération tourangelle. *Développement durable et territoires. Économie, géographie, politique, droit, sociologie* 7(3).
- Decout, S., Manel, S., Miaud, C. and 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(2): 267-279.
- Delahay, R., Brown, J., Mallinson, P., Spyvee, P., Handoll, D., Rogers, L. and Cheeseman, C.** (2000). The use of marked bait in studies of the territorial organization of the European badger (*Meles meles*). *Mammal Review* 30(2): 73-87.
- Delforge, P. and Guillet, F.** (2017). « Cessons d'éviter l'évitement », Évaluation environnementale. La phase d'évitement de la séquence ERC, CGDD, Théma, juillet 2017.
- Desjardins, X.** (2017). L'aménagement du territoire, Armand Colin.
- Devictor, V.** (2015). Nature en crise. Penser la biodiversité: Penser la biodiversité, Le Seuil.

- Devictor, V., Van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J.,... Lindström, Å.** (2012). Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature climate change* 2(2): 121-124.
- Dilts, T.E., Weisberg, P.J., Leitner, P., Matocq, M.D., Inman, R.D., Nussear, K.E. and Esque, T.C.** (2016). Multiscale connectivity and graph theory highlight critical areas for conservation under climate change. *Ecological Applications* 26(4): 1223-1237.
- Do Linh San, E.** (2002). Socialité, territorialité et dispersion chez le blaireau européen (*Meles meles*): état des connaissances, hypothèses et besoins de recherche. L'Etude et la conservation des carnivores, Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères Paris: 74-86.
- Dondina, O., Kataoka, L., Orioli, V. and Bani, L.** (2016). How to manage hedgerows as effective ecological corridors for mammals: A two-species approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 231: 283-290.
- Driezen, K., Adriaensen, F., Rondinini, C., Doncaster, C.P. and Matthysen, E.** (2007). Evaluating least-cost model predictions with empirical dispersal data: a case-study using radiotracking data of hedgehogs (*Erinaceus europaeus*). *Ecological modelling* 209(2-4): 314-322.
- Duflot, R., Avon, C., Roche, P. and Bergès, L.** (2018). Combining habitat suitability models and spatial graphs for more effective landscape conservation planning: An applied methodological framework and a species case study. *Journal for nature conservation* 46: 38-47.
- Duguet, R., Melki, F. and Acemav** (2003). Amphibians of France, Belgium and Luxembourg, Biotope.
- Dupont, L.** (2017). Biodiversity offset and green and blue corridor: a combination to explore for biodiversity. *Revue juridique de l'environnement* 42(4): 649-658.
- Dupont, V. and Lucas, M.** (2017). The law for the reconquest of biodiversity: towards a strengthening of the legal regime of biodiversity offsetting? *Cahiers Droit, Sciences & Technologies*(7): 143-165.
- Dutoit, T., Jaunatre, R., Alignan, J.-F., Bulot, A., Buisson, É., Calvet, C.,... Provost, E.** (2015). Première expérimentation de compensation par l'offre: bilan et perspective. *Sciences Eaux Territoires*(1): 64-69.
- Dylewski, Ł., Przyborowski, T. and Myczko, Ł.** (2016). Winter habitat choice by foraging the red squirrel [*Sciurus vulgaris*]. *Annales Zoologici Fennici*, BioOne.
- Ecosphère** (2017). Définition d'une stratégie et d'un plan d'actions de préservation et de restauration de la trame verte et bleue sur le territoire métropolitain, Grand Lyon.
- Ecosphère** (2019). Suivi des mesures compensatoires. Projet de Grand Stade. Métropole de Lyon.
- Edgar, P., Foster, J. and Baker, J.** (2010). Reptile habitat management handbook, Amphibian and Reptile Conservation Bournemouth.
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A.,... Lehmann, A.** (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29(2): 129-151.
- Ernst, B.W.** (2014). Quantifying landscape connectivity through the use of connectivity response curves. *Landscape ecology* 29(6): 963-978.
- ESRI** (2011). ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA, Environmental Systems Research Institute.
- Etherington, T.R. and Holland, E.P.** (2013). Least-cost path length versus accumulated-cost as connectivity measures. *Landscape Ecology* 28(7): 1223-1229.
- Étienne, P.** (2005). La loutre d'Europe: description, répartition, habitat, moeurs, observation, Delachaux et Niestlé.
- Etten, J.v.** (2017). R package gdistance: distances and routes on geographical grids.
- Fagart, S., Heurtebise, C., Quaintenne, G., Jourde, P. and Micol, T.** (2016). Fréquentation de buses dédiées aux passages de la petite et moyenne faune sous deux autoroutes de l'ouest de la France. Bilan des deux premières années de suivis par pièges photographiques (Frequentation of wildlife crossings under two highways of the West of France. Review of the first two years of monitoring by camera traps).
- Fahrig, L.** (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 34(1): 487-515.
- Fahrig, L.** (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48: 1-23.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J.R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D.J.,... Jaeger, J.A.** (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation* 230: 179-186.
- Fan, J., Zhao, N., Li, M., Gao, W., Wang, M. and Zhu, G.** (2018). What are the best predictors for invasive potential of weeds? Transferability evaluations of model

- predictions based on diverse environmental data sets for *Flaveria bidentis*. *Weed Research* 58(2): 141-149.
- Farrell, L.E., Levy, D.M., Donovan, T., Mickey, R., Howard, A., Vashon, J.,... Kilpatrick, C.W.** (2018). Landscape connectivity for bobcat (*Lynx rufus*) and lynx (*Lynx canadensis*) in the Northeastern United States. *PLoS one* 13(3): e0194243.
- Fey, K., Hämäläinen, S. and Selonen, V.** (2016). Roads are no barrier for dispersing red squirrels in an urban environment. *Behavioral Ecology* 27(3): 741-747.
- Fletcher Jr, R.J., Reichert, B.E. and Holmes, K.** (2018). The negative effects of habitat fragmentation operate at the scale of dispersal. *Ecology* 99(10): 2176-2186.
- Foltête, J.-C.** (2018). A parcel-based graph to match connectivity analysis with field action in agricultural landscapes: Is node removal a reliable method? *Landscape and Urban Planning* 178: 32-42.
- Foltête, J.-C.** (2019). How ecological networks could benefit from landscape graphs: A response to the paper by Spartaco Gippoliti and Corrado Battisti. *Land Use Policy* 80: 391-394.
- Foltête, J.-C., Clauzel, C. and Vuidel, G.** (2012). A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. *Environmental Modelling & Software* 38: 316-327.
- Foltête, J.-C., Clauzel, C., Vuidel, G. and Tournant, P.** (2012). Integrating graph-based connectivity metrics into species distribution models. *Landscape Ecology* 27(4): 557-569.
- Foltête, J.-C., Girardet, X. and Clauzel, C.** (2014). A methodological framework for the use of landscape graphs in land-use planning. *Landscape and Urban Planning* 124: 140-150.
- Foltête, J.-C., Savary, P., Clauzel, C., Bourgeois, M., Girardet, X., Saharoui, Y.,... Garnier, S.** (2020). Coupling landscape graph modeling and biological data: a review. *Landscape Ecology*: 1-18.
- Forman, R.T.** (1995). Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape ecology* 10(3): 133-142.
- Forman, R.T.** (2000). Estimate of the area affected ecologically by the road system in the United States. *Conservation biology* 14(1): 31-35.
- Forman, R.T. and Godron, M.** (1986). *Landscape Ecology*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Frapna** (2017). Bilan du suivi des passages à faune des différents ouvrages de rétablissement des continuités écologiques. (Review of the monitoring of wildlife crossings applied to restore ecological corridors), Métropole de Lyon.
- Fronhofer, E.A., Legrand, D., Altermatt, F., Ansart, A., Blanchet, S., Bonte, D.,... De Raedt, J.** (2018). Bottom-up and top-down control of dispersal across major organismal groups. *Nature ecology & evolution* 2(12): 1859.
- Fu, W., Liu, S., Degloria, S.D., Dong, S. and 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(3): 122-129.
- Fuentes-Montemayor, E., Watts, K., Macgregor, N.A., Lopez-Gallego, Z. and J. Park, K.** (2017). Species mobility and landscape context determine the importance of local and landscape-level attributes. *Ecological applications* 27(5): 1541-1554.
- Fuller, R.A., Irvine, K.N., Devine-Wright, P., Warren, P.H. and Gaston, K.J.** (2007). Psychological benefits of greenspace increase with biodiversity. *Biology letters* 3(4): 390-394.
- Le Floch, C.** (2018). Rééquilibrage de la séquence ERC (éviter, réduire, compenser) en faveur de l'évitement. Cas pratique pour 20 Infrastructures Linéaires de Transport (ILT) en Occitanie, Mémoire de Master 2 AgroParistech.
- ## G
- Galante, P.J., Alade, B., Muscarella, R., Jansa, S.A., Goodman, S.M. and Anderson, R.P.** (2018). The challenge of modeling niches and distributions for data-poor species: a comprehensive approach to model complexity. *Ecography* 41(5): 726-736.
- Galpern, P., Manseau, M. and Fall, A.** (2011). Patch-based graphs of landscape connectivity: a guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological conservation* 144(1): 44-55.
- Gamarra, M.J.C., Lassoie, J.P. and Milder, J.** (2018). Accounting for no net loss: a critical assessment of biodiversity offsetting metrics and methods. *Journal of environmental management* 220: 36-43.
- Garcia, C.** (1991). La réparation du préjudice écologique, École doctorale Sociétés méditerranéennes et sciences humaines. ED 509.
- Gardner, T.A., Von Hase, A., Brownlie, S., Ekstrom, J.M., Pilgrim, J.D., Savy, C.E.,... Ward, G.** (2013). Biodiversity offsets and the challenge of achieving no net loss. *Conservation Biology* 27(6): 1254-1264.

- Garrido-Garduño, T., Téllez-Valdés, O., Manel, S. and Vázquez-Domínguez, E.** (2016). Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and spatial population structure of a dominant rodent species in a tropical dry forest. *Journal of Zoology* 298(4): 293-302.
- Gasc, J.-P., Cabela, A., Crnobrnja-Isailovic, J., Dolmen, D., Grossenbacher, K., Haffner, P.,... Maurin, H.** (1997). Atlas of amphibians and reptiles in Europe, Societas Europaea Herpetologica Bonn, Germany.
- Gaston, K.J. and Spicer, J.I.** (2013). Biodiversity: an introduction, John Wiley & Sons.
- Gaucherand, S., Pioch, S., Quétier, F., Barillier, A. and Olivereau, F.** (2020). Enjeux d'une approche territorialisée de la séquence ERC : dialogue autour de quelques questions clés. *Sciences, Eaux et Territoires* 31(Éviter, réduire, compenser : et si l'on s'organisait à l'échelle des territoires ?): 56-63.
- Gelcich, S., Vargas, C., Carreras, M.J., Castilla, J.C. and Donlan, C.J.** (2017). Achieving biodiversity benefits with offsets: Research gaps, challenges, and needs. *Ambio* 46(2): 184-189.
- Géroutet, P., Robert, L.-P., Reichel, M. and Robert, P.-A.** (1980). Les passereaux: Des pouillots aux moineaux/avec 48 pl. I 32 en couleur d'après les aquarelles de Léo-Paul Robert et 38 dessins de Robert Hainard, Manfred Reichel, Paul Barruel et P.-A. Robert, Delachaux & Niestlé.
- Gibbons, P. and Lindenmayer, D.B.** (2007). Offsets for land clearing: no net loss or the tail wagging the dog? *Ecological Management & Restoration* 8(1): 26-31.
- Gil-Tena, A., Nabucet, J., Mony, C., Abadie, J., Saura, S., Butet, A.,... Ernoult, A.** (2014). Woodland bird response to landscape connectivity in an agriculture-dominated landscape: a functional community approach. *Community ecology* 15(2): 256-268.
- Gippoliti, S. and Battisti, C.** (2017). More cool than tool: Equivoques, conceptual traps and weaknesses of ecological networks in environmental planning and conservation. *Land Use Policy* 68: 686-691.
- Girardet, X.** (2013). Paysage & infrastructures de transport: modélisation des impacts des infrastructures sur les réseaux écologiques, Besançon.
- Girardet, X. and Clauzel, C.** (2018). Graphab. 14 réalisations à découvrir. Actes de la journée "Retour d'expérience sur Graphab" du 27 juin 2017.
- Girardet, X., Conruyt-Rogeeon, G. and Foltête, J.-C.** (2015). Does regional landscape connectivity influence the location of roe deer roadkill hotspots? *European journal of wildlife research* 61(5): 731-742.
- Goddard, M.A., Dougill, A.J. and Benton, T.G.** (2010). Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments. *Trends in ecology & evolution* 25(2): 90-98.
- Gómez-Fernández, A., Alcocer, I. and Matesanz, S.** (2016). Does higher connectivity lead to higher genetic diversity? Effects of habitat fragmentation on genetic variation and population structure in a gypsophile. *Conservation genetics* 17(3): 631-641.
- Gonçalves, B., Marques, A., Soares, A.M.V.D.M. and Pereira, H.M.** (2015). Biodiversity offsets: from current challenges to harmonized metrics. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 14: 61-67.
- Goodwin, B.J. and Fahrig, L.** (2002). How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos* 99(3): 552-570.
- Gotelli, N.J. and Colwell, R.K.** (2011). Estimating species richness. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment* 12: 39-54.
- Grafius, D.R., Corstanje, R., Siriwardena, G.M., Plummer, K.E. and Harris, J.A.** (2017). A bird's eye view: using circuit theory to study urban landscape connectivity for birds. *Landscape Ecology* 32(9): 1771-1787.
- Graham, L., Gaulton, R., Gerard, F. and Staley, J.T.** (2018). The influence of hedgerow structural condition on wildlife habitat provision in farmed landscapes. *Biological conservation* 220: 122-131.
- Gray, C.L., Hill, S.L., Newbold, T., Hudson, L.N., Börger, L., Contu, S.,... Scharlemann, J.P.** (2016). Local biodiversity is higher inside than outside terrestrial protected areas worldwide. *Nature Communications* 7(1): 1-7.
- Gray, M.** (2017). The influence of land use and habitat fragmentation on landscape connectivity, UC Berkeley.
- Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski, N.E., Redman, C.L., Wu, J., Bai, X. and Briggs, J.M.** (2008). Global change and the ecology of cities. *science* 319(5864): 756-760.
- Guillera-Arroita, G., Lahoz-Monfort, J.J., Elith, J., Gordon, A., Kujala, H., Lentini, P.E.,... Wintle, B.A.** (2015). Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications. *Global Ecology and Biogeography* 24(3): 276-292.
- Guillet, F., Le Floch, C. and Julliard, R.** (2019). Séquence Éviter-Réduire-Compenser : quelle

biodiversité est visée par les mesures d'évitement ? *Sciences, Eaux et Territoires* 31(Éviter, réduire, compenser : et si l'on s'organisait à l'échelle des territoires ?): 8.

Guillet, F. and Semal, L. (2018). Policy flaws of biodiversity offsetting as a conservation strategy. *Biological conservation* 221: 86-90.

Gurnell, J. and Wauters, L. (1999). *Sciurus vulgaris*. In: A. J. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, P. J. H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J. B. M. Thissen, V. Vohralík, and J. Zima (eds), *The Atlas of European Mammals*, Academic Press, London, UK.

Gustafson, E.J. and Gardner, R.H. (1996). The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77(1): 94-107.

Le Guyader, H. (2020). Biodiversité : le pari de l'espoir.

H

Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D.,... Collins, C.D. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science advances* 1(2): e1500052.

Häkkilä, M., Abrego, N., Ovaskainen, O. and Mönkkönen, M. (2018). Habitat quality is more important than matrix quality for bird communities in protected areas. *Ecology and evolution* 8(8): 4019-4030.

Hale, J.D., Fairbrass, A.J., Matthews, T.J., Davies, G. and Sadler, J.P. (2015). The ecological impact of city lighting scenarios: exploring gap crossing thresholds for urban bats. *Global change biology* 21(7): 2467-2478.

Hämäläinen, S., Fey, K. and Selonen, V. (2018a). Habitat and nest use during natal dispersal of the urban red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Landscape and Urban Planning* 169: 269-275.

Hämäläinen, S., Fey, K. and Selonen, V. (2018b). Research paper: Habitat and nest use during natal dispersal of the urban red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Landscape and Urban Planning* 169: 269-269-275.

Hanski, I. and Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological journal of the Linnean Society* 42(1-2): 3-16.

Harfoot, M.B., Newbold, T., Tittensor, D.P., Emmott, S., Hutton, J., Lyutsarev, V.,... Purves, D.W. (2014). Emergent global patterns of ecosystem structure and function from a mechanistic general ecosystem model. *PLoS biology* 12(4).

Hassan, F., Levrel, H., Scemama, P. and Vaissière, A.-C. (2015). Le cadre de gouvernance américain des mesures compensatoires pour les zones humides.

Haverland, M.B. and Veech, J.A. (2017). Examining the occurrence of mammal species in natural areas within a rapidly urbanizing region of Texas, USA. *Landscape and Urban Planning* 157: 221-230.

Hay, G.J. and Castilla, G. (2008). Geographic Object-Based Image Analysis (GEOBIA): A new name for a new discipline. *Object-based image analysis*, Springer: 75-89.

Herrera, J.M., Alagador, D., Salgueiro, P. and Mira, A. (2018). A distribution-oriented approach to support landscape connectivity for ecologically distinct bird species. *PLoS one* 13(4): e0194848.

Herrera, L.P., Sabatino, M.C., Jaimes, F.R. and Saura, S. (2017). Landscape connectivity and the role of small habitat patches as stepping stones: an assessment of the grassland biome in South America. *Biodiversity and conservation* 26(14): 3465-3479.

Hess, G.R. and Fischer, R.A. (2001). Communicating clearly about conservation corridors. *Landscape and urban planning* 55(3): 195-208.

Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J. and Hijmans, M.R.J. (2017). Package 'dismo'. *Circles* 9(1).

Hirzel, A.H. and Le Lay, G. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology* 45(5): 1372-1381.

Hoban, S. (2014). An overview of the utility of population simulation software in molecular ecology. *Molecular ecology* 23(10): 2383-2401.

Hoban, S., Bertorelle, G. and Gaggiotti, O.E. (2012). Computer simulations: tools for population and evolutionary genetics. *Nature Reviews Genetics* 13(2): 110-122.

Hochkirch, A., Willemse, L.P.M., Rutschmann, F., Chobanov, D.P., Kleukers, R., Kristin, A.,... Szovenyi, G. (2016) *Stethophyma grossum*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T16084611A74516611.

Hodgson, J.A., Moilanen, A., Wintle, B.A. and Thomas, C.D. (2011). Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *Journal of Applied Ecology* 48(1): 148-152.

Hofman, M.P., Hayward, M.W., Kelly, M.J. and Balkenhol, N. (2018). Enhancing conservation network design with graph-theory and a measure of protected area effectiveness: Refining wildlife corridors in Belize,

- Central America. *Landscape and Urban Planning* 178: 51-59.
- Hooftman, D.A., Edwards, B. and Bullock, J.M.** (2016). Reductions in connectivity and habitat quality drive local extinctions in a plant diversity hotspot. *Ecography* 39(6): 583-592.
- Houet, T., Aguejdad, R., Doukari, O., Battaia, G. and Clarke, K.** (2016). Description and validation of a "non path-dependent" model for projecting contrasting urban growth futures. *Cybergeo: European Journal of Geography*.
- Hough, P. and Robertson, M.** (2009). Mitigation under Section 404 of the Clean Water Act: where it comes from, what it means. *Wetlands Ecology and Management* 17(1): 15-33.
- Huang, C.-W., McDonald, R.I. and Seto, K.C.** (2018). The importance of land governance for biodiversity conservation in an era of global urban expansion. *Landscape and urban planning* 173: 44-50.
- Huang, J., He, J., Liu, D., Li, C. and Qian, J.** (2018). An ex-post evaluation approach to assess the impacts of accomplished urban structure shift on landscape connectivity. *Science of The Total Environment* 622: 1143-1152.
- Hulme, P.E.** (2014). Bridging the knowing-doing gap: know-who, know-what, know-why, know-how and know-when. *Journal of Applied Ecology* 51(5): 1131-1136.
- Hume, R. and Kirwan, G.M.** (2013). Eurasian Thick-knee (*Burhinus oedicephalus*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. and de Juana, E. (eds), Handbook of the Birds of the World Alive, Lynx Edicions, Barcelona.
- Hurner, H. and Libois, R.** (2005). Etude par radiopistage de la territorialité chez le martin pêcheur (*Alcedo atthis*): cas de deux mâles voisins. *Aves* 42(1-2): 135-141.
- Hüse, B., Szabó, S., Deák, B. and Tóthmérész, B.** (2016). Mapping an ecological network of green habitat patches and their role in maintaining urban biodiversity in and around Debrecen city (Eastern Hungary). *Land Use Policy* 57: 574-581.
- I-K**
- IPBES** (2019). Summary for Policymakers of the Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. . IPBES secretariat, Bonn, Germany.
- Jacob, C.** (2017). Approche géographique de la compensation écologique en milieu marin: analyse de l'émergence d'un système de gouvernance environnementale.
- Jacob, C., Quéfier, F., Aronson, J., Pioch, S. and Levrel, H.** (2015). Vers une politique française de compensation des impacts sur la biodiversité plus efficace: défis et perspectives. *VertigO-la revue électronique en sciences de l'environnement* 14(3).
- Jezkova, T. and Wiens, J.J.** (2016). Rates of change in climatic niches in plant and animal populations are much slower than projected climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283(1843): 20162104.
- Jiang, G., Ma, J., Zhang, M. and Stott, P.** (2009). Effects of human activities on the spatial distribution of eastern roe deer *Capreolus pygargus bedfordi* in the Lesser Khingan Mountains, northeastern China. *Mammal Research* 54(1): 61-76.
- Jiménez-Valverde, A. and Lobo, J.M.** (2007). Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta oecologica* 31(3): 361-369.
- Jongman, R. and Pungetti, G.** (2004). Ecological networks and greenways: concept, design, implementation/edited by Rob HG Jongman, Gloria Pungetti. *Cambridge studies in landscape ecology*.
- Kadoya, T.** (2009). Assessing functional connectivity using empirical data. *Population ecology* 51(1): 5-15.
- Kang, W., Minor, E.S., Lee, D. and Park, C.-R.** (2016). Predicting impacts of climate change on habitat connectivity of *Kalopanax septemlobus* in South Korea. *Acta oecologica* 71: 31-38.
- Kang, W., Minor, E.S., Woo, D., Lee, D. and Park, C.-R.** (2016). Forest mammal roadkills as related to habitat connectivity in protected areas. *Biodiversity and conservation* 25(13): 2673-2686.
- Kays, R., Crofoot, M.C., Jetz, W. and Wikelski, M.** (2015). Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science* 348(6240): aaa2478.
- Keeffe, G. and Han, Q.** (2019). Mapping the flow of forest migration through the city under climate change. *Urban Planning* 4(1): 139-151.
- Keeley, A.T., Beier, P. and Gagnon, J.W.** (2016). Estimating landscape resistance from habitat suitability: effects of data source and nonlinearities. *Landscape Ecology* 31(9): 2151-2162.
- Keeley, A.T., Beier, P., Keeley, B.W. and Fagan, M.E.** (2017). Habitat suitability is a poor proxy for landscape

- connectivity during dispersal and mating movements. *Landscape and Urban Planning* 161: 90-102.
- Keller, D., Van Strien, M.J. and Holderegger, R.** (2012). Do landscape barriers affect functional connectivity of populations of an endangered damselfly? *Freshwater Biology* 57(7): 1373-1384.
- Kiesecker, J.M., Copeland, H., Pocewicz, A., Nibbelink, N., McKenney, B., Dahlke, J.,... Stroud, D.** (2009). A framework for implementing biodiversity offsets: selecting sites and determining scale. *BioScience* 59(1): 77-84.
- Knight, A.T., Cowling, R.M., Rouget, M., Balmford, A., Lombard, A.T. and Campbell, B.M.** (2008). Knowing but not doing: selecting priority conservation areas and the research-implementation gap. *Conservation biology* 22(3): 610-617.
- Kool, J.T., Moilanen, A. and Treml, E.A.** (2013). Population connectivity: recent advances and new perspectives. *Landscape Ecology* 28(2): 165-185.
- Kormos, R., Kormos, C.F., Humle, T., Lanjouw, A., Rainer, H., Victurine, R.,... Williamson, E.A.** (2014). Great apes and biodiversity offset projects in Africa: The case for national offset strategies. *PLoS One* 9(11).
- Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J.D., Schröder, B., Lindenborn, J., Reinfelder, V.,... Augeri, D.M.** (2013). The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions* 19(11): 1366-1379.
- Krosby, M., Breckheimer, I., Pierce, D.J., Singleton, P.H., Hall, S.A., Halupka, K.C.,... Cosentino, B.L.** (2015). Focal species and landscape "naturalness" corridor models offer complementary approaches for connectivity conservation planning. *Landscape ecology* 30(10): 2121-2132.
- L**
- Laborie, J.-P., Langumier, J.-F. and DE ROO, P.** (1985). La politique française d'aménagement du territoire de 1950 à 1985, La documentation française.
- LaPoint, S., Gallery, P., Wikelski, M. and Kays, R.** (2013). Animal behavior, cost-based corridor models, and real corridors. *Landscape Ecology* 28(8): 1615-1630.
- Latune, J., Levrel, H. and Frascarica-Lacoste, N.** (2019). Où en est la France en matière de compensation écologique?. Eléments de réponses à partir de l'analyse des mesures compensatoires mises en place dans le cadre de la Ligne à Grande Vitesse Sud Europe Atlantique et mises en perspective avec les Sites Naturels de Compensation et des initiatives territoriales. *Cybergeo: European Journal of Geography*.
- Laurance, W.F., Goosem, M. and Laurance, S.G.** (2009). Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in ecology & evolution* 24(12): 659-669.
- Lautre, Y.** (2018). Alertes Biodiversité en France: le silence des oiseaux.
- Ledenvic, P.** (2017). « Retour d'expérience de l'Autorité environnementale (Ae) sur la prise en compte de l'évitement dans les projets, plans, programmes ». Évaluation environnementale. La phase d'évitement de la séquence ERC, CGDD, Théma.
- Letourneau, A. and Thompson, J.** (2014). Methodological note for identifying areas important for the biodiversity and ecological continuities conservation in Languedoc region. *Annexe au SRCE Languedoc-Roussillon. Montpellier: DREAL-Région LR.*
- Lévêque, A. and Cerisier-Auger, A.** (2018). Biodiversité. Les chiffres clés: édition 2018.
- Levins, R.** (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *American Entomologist* 15(3): 237-240.
- Levrel, H., Guillet, F., Lombard-Latune, J., Delforge, P. and Frascarica-Lacoste, N.** (2018). Application de la séquence éviter-réduire-compenser en France: le principe d'additionnalité mis à mal par 5 dérives. *VertigO: la revue électronique en sciences de l'environnement* 18(2).
- Levrel, H., Scemama, P. and Vaissière, A.-C.** (2017). Should we be wary of mitigation banking? Evidence regarding the risks associated with this wetland offset arrangement in Florida. *Ecological Economics* 135: 136-149.
- Li, J., Li, D., Xue, Y., Wu, B., He, X. and Liu, F.** (2018). Identifying potential refugia and corridors under climate change: A case study of endangered Sichuan golden monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in Qinling Mountains, China. *American journal of primatology* 80(11): e22929.
- Li, L., Xue, Y., Wu, G., Li, D. and Giraudoux, P.** (2015). Potential habitat corridors and restoration areas for the black-and-white snub-nosed monkey *Rhinopithecus bieti* in Yunnan, China. *Oryx* 49(4): 719-726.
- Li, W., Clauzel, C., Dai, Y., Wu, G., Giraudoux, P. and Li, L.** (2017). Improving landscape connectivity for the Yunnan snub-nosed monkey through cropland reforestation using graph theory. *Journal for Nature Conservation* 38: 46-55.
- Lindenmayer, D., Manning, A., Smith, P., Possingham, H., Fischer, J., Oliver, I. and McCarthy, M.** (2002). The focal-species approach and landscape restoration: a critique. *Conservation biology* 16(2): 338-345.

- Linnell, J.D., Nijhuis, P., Teurlings, I. and Andersen, R.** (1999). Selection of bed-sites by roe deer *Capreolus capreolus* fawns in a boreal forest landscape. *Wildlife Biology* 5(1): 225-232.
- Lislevand, T., Figuerola, J. and Székely, T.** (2007). Avian body sizes in relation to fecundity, mating system, display behavior, and resource sharing. *Ecology* 88(6): 1605-1605.
- Liu, C., White, M. and Newell, G.** (2013). Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of biogeography* 40(4): 778-789.
- Liu, Y., Peng, J., Zhang, T. and Zhao, M.** (2016). Assessing landscape eco-risk associated with hilly construction land exploitation in the southwest of China: Trade-off and adaptation. *Ecological indicators*(62): 289-297.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A. and Real, R.** (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global ecology and Biogeography* 17(2): 145-151.
- Loro, M., Ortega, E., Arce, R.M. and Geneletti, D.** (2015). Ecological connectivity analysis to reduce the barrier effect of roads. An innovative graph-theory approach to define wildlife corridors with multiple paths and without bottlenecks. *Landscape and Urban Planning* 139: 149-162.
- Lucas, M.** (2009). La compensation environnementale, un mécanisme inefficace à améliorer. *Revue juridique de l'Environnement*: 59-68.
- Lucas, M.** (2015). Étude juridique de la compensation écologique, Issy-les-Moulineaux, LGDJ, lextenso éditions, coll.«Bibliothèque de droit de ...
- Lucas, M.** (2018). Regards sur le contentieux français relatif aux mesures compensatoires: quarante ans d'attentes, de déceptions et d'espoirs portés par la jurisprudence. *Natures Sciences Sociétés* 26(2): 193-202.
- ## M
- MacArthur, R.H. and Wilson, E.O.** (1967). *Island biogeography*, Princeton.
- Macdonald, D.W. and Barrett, P.** (2005). Guide complet des mammifères de France et d'Europe: plus de 200 espèces terrestres et aquatiques [Complete guide of mammals in France and Europe: more than 200 terrestrial and aquatic species], Delachaux & Niestlé.
- Macdonald, S., Mason, C. and Shalmon, B.** (1986). A survey for otters in Israel. *Oryx* 20(4): 233-236.
- Madadi, H., Moradi, H., Soffianian, A., Salmanmahiny, A., Senn, J. and Geneletti, D.** (2017). Degradation of natural habitats by roads: comparing land-take and noise effect zone. *Environmental Impact Assessment Review* 65: 147-155.
- Madge, S. and de Juana, E.** (2017). Corn Bunting (*Emberiza calandra*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (ed.), *Handbook of the Birds of the World Alive*, pp. (retrieved from <http://www.hbw.com/node/61861> on 30 August 2017). Lynx Edicions, Barcelona.
- Malèvre, S.** (2017). Étude de la densité d'une population du blaireaux *Meles meles* en zone périurbaine de Lyon. Master Science pour l'Environnement, LBBE Lyon: 16.
- Malvaud, F. and Blanchon, R.** (1996). L'œdicneme criard en France (*Burhinus œdicnemus*): résultats d'une enquête nationale (1980-1993) importance et distribution des populations, biologie, exigences écologiques et conservation de l'espèce, Groupe Ornithologique Normand.
- Mandelik, Y., Dayan, T. and Feitelson, E.** (2005). Planning for biodiversity: the role of ecological impact assessment. *Conservation biology* 19(4): 1254-1261.
- Maron, M., Brownlie, S., Bull, J.W., Evans, M.C., von Hase, A., Quétier, F.,... Gordon, A.** (2018). The many meanings of no net loss in environmental policy. *Nature Sustainability* 1(1): 19.
- Maron, M., Dunn, P.K., McAlpine, C.A. and Apan, A.** (2010). Can offsets really compensate for habitat removal? The case of the endangered red-tailed black-cockatoo. *Journal of Applied Ecology* 47(2): 348-355.
- Maron, M., Hobbs, R.J., Moilanen, A., Matthews, J.W., Christie, K., Gardner, T.A.,... McAlpine, C.A.** (2012). Faustian bargains? Restoration realities in the context of biodiversity offset policies. *Biological Conservation* 155: 141-148.
- Maron, M., Ives, C.D., Kujala, H., Bull, J.W., Maseyk, F.J., Bekessy, S.,... Gibbons, P.** (2016). Taming a wicked problem: resolving controversies in biodiversity offsetting. *BioScience* 66(6): 489-498.
- Maron, M., Rhodes, J.R. and Gibbons, P.** (2013). Calculating the benefit of conservation actions. *Conservation letters* 6(5): 359-367.
- Martensen, A.C., Saura, S. and Fortin, M.J.** (2017). Spatio-temporal connectivity: assessing the amount of reachable habitat in dynamic landscapes. *Methods in Ecology and Evolution* 8(10): 1253-1264.
- Martin, G., Frascarica-Lacoste, N., Hay, J., Levrel, H. and Pioch, S.** (2015). Restaurer la nature pour atténuer

- les impacts du développement: analyse des mesures compensatoires pour la biodiversité, Quae.
- Martin, G.J.** (2016). La compensation écologique: de la clandestinité honteuse à l'affichage mal assumé. *Revue juridique de l'environnement* 41(4): 601-616.
- Martin, S. and Brumbaugh, R.** (2013). Defining service areas for wetland mitigation: an overview. *Wetlands Newsletter* 35(2): 9.
- Marty, P., Angélibert, S., Giani, N. and Joly, P.** (2005). Directionality of pre-and post-breeding migrations of a marbled newt population (*Triturus marmoratus*): implications for buffer zone management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15(3): 215-225.
- Massetti, J. and Wroza, S.** (2019). Bilan 2019 de l'ONB - La nature sous pression : pourquoi la biodiversité disparaît ?
- Masso, M., De Sousa, L. and Laval, M.** (2019). Les dérogations « espèces protégées » – Analyse des contentieux, Toulouse-Montpellier, DREAL Occitanie.
- Mauz, I. and Granjou, C.** (2010). La construction de la biodiversité comme problème politique et scientifique, premiers résultats d'une enquête en cours. *Sciences Eaux Territoires*(3): 10-13.
- Maxwell, S.L., Fuller, R.A., Brooks, T.M. and Watson, J.E.** (2016). Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 536(7615): 143-145.
- May, J., Hobbs, R.J. and Valentine, L.E.** (2017). Are offsets effective? An evaluation of recent environmental offsets in Western Australia. *Biological Conservation* 206: 249-257.
- McDonnell, M.J. and Hahs, A.K.** (2008). The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: current status and future directions. *Landscape Ecology* 23(10): 1143-1155.
- McGarigal, K. and Cushman, S.** (2005). The gradient concept of landscape structure [Chapter 12]. In: *Wiens, John A., Moss, Michael R., eds. Issues and Perspectives in Landscape Ecology. Cambridge University Press. p. 112-119.*: 112-119.
- McKenney, B.A. and Kiesecker, J.M.** (2010). Policy development for biodiversity offsets: a review of offset frameworks. *Environmental management* 45(1): 165-176.
- McKinney, M.L.** (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological conservation* 127(3): 247-260.
- McRae, B.H.** (2006). Isolation by resistance. *Evolution* 60(8): 1551-1561.
- McRae, B.H., Dickson, B.G., Keitt, T.H. and Shah, V.B.** (2008). Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology* 89(10): 2712-2724.
- McRae, B.H. and Kavanagh, D.M.** (2011). Linkage mapper connectivity analysis software. *The Nature Conservancy*.
- Mechai, S., Margos, G., Feil, E.J., Lindsay, L.R., Michel, P., Kotchi, S.O. and Ogden, N.H.** (2018). Evidence for an effect of landscape connectivity on *Borrelia burgdorferi* sensu stricto dispersion in a zone of range expansion. *Ticks and tick-borne diseases* 9(6): 1407-1415.
- MEED** (2012). Doctrine relative à la séquence éviter, réduire et compenser les impacts sur le milieu naturel. Paris, Ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Énergie: 9.
- MEED** (2013). Lignes directrices nationales sur la séquence éviter, réduire et compenser les impacts sur les milieux naturels. Paris, Ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Énergie: 252.
- Merow, C., Smith, M.J. and Silander, J.A.** (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36(10): 1058-1069.
- Merow, C., Wilson, A.M. and Jetz, W.** (2017). Integrating occurrence data and expert maps for improved species range predictions. *Global Ecology and Biogeography* 26(2): 243-258.
- Miaud, C., Sanuy, D. and Avriillier, J.-N.** (2000). Terrestrial movements of the natterjack toad *Bufo calamita* (Amphibia, Anura) in a semi-arid, agricultural landscape. *Amphibia Reptilia* 21(3): 357-370.
- Milanesi, P., Holderegger, R., Caniglia, R., Fabbri, E., Galaverni, M. and Randi, E.** (2017). Expert-based versus habitat-suitability models to develop resistance surfaces in landscape genetics. *Oecologia* 183(1): 67-79.
- Mills, L.S., Soulé, M.E. and Doak, D.F.** (1993). The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43(4): 219-224.
- Mimet, A., Clauzel, C. and Foltête, J.-C.** (2016). Locating wildlife crossings for multispecies connectivity across linear infrastructures. *Landscape Ecology* 31(9): 1955-1973.
- Minor, E.S. and Urban, D.L.** (2007). Graph theory as a proxy for spatially explicit population models in

- conservation planning. *Ecological Applications* 17(6): 1771-1782.
- Minor, E.S. and Urban, D.L.** (2008). A graph-theory framework for evaluating landscape connectivity and conservation planning. *Conservation biology* 22(2): 297-307.
- Miralles, A., Raymond, M. and Lecointre, G.** (2019). Empathy and compassion toward other species decrease with evolutionary divergence time. *Scientific Reports* 9(1): 1-8.
- Moilanen, A.** (2011). On the limitations of graph-theoretic connectivity in spatial ecology and conservation. *Journal of Applied Ecology* 48(6): 1543-1547.
- Moilanen, A.** (2013). Planning impact avoidance and biodiversity offsetting using software for spatial conservation prioritisation. *Wildlife Research* 40(2): 153-162.
- Moilanen, A. and Kotiaho, J.S.** (2018). Fifteen operationally important decisions in the planning of biodiversity offsets. *Biological conservation* 227: 112-120.
- Moilanen, A. and Laitila, J.** (2016). Indirect leakage leads to a failure of avoided loss biodiversity offsetting. *Journal of Applied Ecology* 53(1): 106-111.
- Moilanen, A. and Nieminen, M.** (2002). Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83(4): 1131-1145.
- Moilanen, A., Van Teeffelen, A.J., Ben-Haim, Y. and Ferrier, S.** (2009). How much compensation is enough? A framework for incorporating uncertainty and time discounting when calculating offset ratios for impacted habitat. *Restoration Ecology* 17(4): 470-478.
- Moine, A.** (2007). Le territoire: comment observer un système complexe, coll. *Itinéraires géographiques, L'Harmattan, Paris*.
- Monserud, R.A. and Leemans, R.** (1992). Comparing global vegetation maps with the Kappa statistic. *Ecological modelling* 62(4): 275-293.
- Moorhouse, T.P., Palmer, S.C., Travis, J.M. and Macdonald, D.W.** (2014). Hugging the hedges: Might agri-environment manipulations affect landscape permeability for hedgehogs? *Biological conservation* 176: 109-116.
- Morales, N.S., Fernández, I.C. and Baca-González, V.** (2017). MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ* 5: e3093.
- Moreno-Mateos, D., Maris, V., Béchet, A. and Curran, M.** (2015). The true loss caused by biodiversity offsets. *Biological Conservation* 192: 552-559.
- Moreno-Mateos, D., Power, M.E., Comín, F.A. and Yockteng, R.** (2012). Structural and functional loss in restored wetland ecosystems. *PLoS biology* 10(1): e1001247.
- Morris, P.** (1984). An estimate of the minimum body weight necessary for hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) to survive hibernation. *Journal of Zoology, Lond.* 203: 291-294.
- Morris, P.** (1988). A study of home range and movements in the hedgehog (*Erinaceus europaeus*). *Journal of Zoology* 214(3): 433-449.
- Mougenot, C. and Melián, É.** (2000). Entre science et action: le concept de réseau écologique. *Nature Sciences Sociétés* 8(3): 20-30.
- Moulherat, S., Bestion, E., Baguette, M., Moulherat, M., Palmer, S.C., Travis, J.M. and Clobert, J.** (2020). MetaConnect, a new platform for population viability modelling to assist decision makers in conservation and urban planning. *bioRxiv*: 2019.2012.2030.890921.
- Moulherat, S., de Roince, C., Remon, J., Le Gallic, Y., Michel, B. and Prunier, J.G.** (2019). Cumul d'Infrastructures linéaires de transports terrestres et Relations Fonctionnelles Ecologiques. Livrable II – Méthodes et résultats du programme CIRFE.
- MTES** (2017). Évaluation environnementale - La phase d'évitement de la séquence ERC. Actes du séminaire du 19 avril 2017, Commissariat général au développement durable, Service de l'économie, de l'évaluation et de l'intégration du développement durable, Théma.
- Muratet, A., Machon, N., Jiguet, F., Moret, J. and Porcher, E.** (2007). The role of urban structures in the distribution of wasteland flora in the greater Paris area, France. *Ecosystems* 10(4): 661.
- Muscarella, R., Galante, P., Soley-Guardia, M., Boria, R., Kass, J. and Uriarte, M. (2017). [ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models.](#) *Methods Ecol. Evol.* 2014; 5: 1198-1205.
- Muscarella, R., Galante, P.J., Soley-Guardia, M., Boria, R.A., Kass, J.M., Uriarte, M. and Anderson, R.P.** (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution* 5(11): 1198-1205.

N-O

- Naeem, S., Duffy, J.E. and Zavaleta, E.** (2012). The functions of biological diversity in an age of extinction. *science* 336(6087): 1401-1406.
- Naimi, B., Hamm, N.A., Groen, T.A., Skidmore, A.K. and Toxopeus, A.G.** (2014). Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography* 37(2): 191-203.
- Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. and Tsoar, A.** (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in ecology & evolution* 23(11): 638-647.
- Neumann, W., Martinuzzi, S., Estes, A.B., Pidgeon, A.M., Dettki, H., Ericsson, G. and Radeloff, V.C.** (2015). Opportunities for the application of advanced remotely-sensed data in ecological studies of terrestrial animal movement. *Movement ecology* 3(1): 8.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Arnell, A.P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S.,... Phillips, H.R.** (2016). Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science* 353(6296): 288-291.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A.,... Collen, B.** (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520(7545): 45.
- Niculae, M.-I., Nita, M.R., Vanau, G.O. and Patroescu, M.** (2016). Evaluating the functional connectivity of Natura 2000 forest patch for mammals in Romania. *Procedia Environmental Sciences* 32: 28-37.
- Noble, B. and Nwanekezie, K.** (2017). Conceptualizing strategic environmental assessment: Principles, approaches and research directions. *Environmental Impact Assessment Review* 62: 165-173.
- Nowicki, P., Settele, J., Thomas, J.A. and Woyciechowski, M.** (2005). A review of population structure of *Maculinea* butterflies. *Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe* 2: 144-149.
- Nuñez, T.A., Lawler, J.J., McRae, B.H., Pierce, D.J., Krosby, M.B., Kavanagh, D.M.,... Tewksbury, J.J.** (2013). Connectivity planning to address climate change. *Conservation Biology* 27(2): 407-416.
- O'Brien, J., Elliott, S. and Hayden, T.J.** (2016). Original Investigation: Use of hedgerows as a key element of badger (*Meles meles*) behaviour in Ireland. *Mammalian Biology* 81(1): 104-104-110.
- Ofori, B.Y., Stow, A.J., Baumgartner, J.B. and Beaumont, L.J.** (2017). Influence of adaptive capacity on the outcome of climate change vulnerability assessment. *Scientific reports* 7(1): 12979.
- Olden, J.D., Poff, N.L., Douglas, M.R., Douglas, M.E. and Fausch, K.D.** (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in ecology & evolution* 19(1): 18-24.
- Ollivier, C., Bezombes, L., Spiegelberger, T. and Gaucherand, S.** (2020). La territorialisation de la séquence ERC : quels enjeux liés au changement d'échelle spatiale ? *Sciences, Eaux et Territoires* 31(Éviter, réduire, compenser : et si l'on s'organisait à l'échelle des territoires ?): 50-55.
- ONB** (2018). Gaps in naturalist knowledge produced and shared in France. Paris, Observatoire National de la Biodiversité.
- ONU** (1992). Convention sur la diversité biologique. Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement. Nations Unies, Rio de Janeiro.
- Opdam, P.** (1990). Dispersal in fragmented populations: the key to survival. *Species dispersal in agricultural habitats*: 3-17.
- Opdam, P., Foppen, R. and Vos, C.** (2001). Bridging the gap between ecology and spatial planning in landscape ecology. *Landscape ecology* 16(8): 767-779.
- Opdam, P., Pouwels, R., van Rooij, S., Steingröver, E. and Vos, C.C.** (2008). Setting biodiversity targets in participatory regional planning: introducing ecoprofiles. *Ecology and Society* 13(1).
- P**
- Padilla, B.** (2018). Projet d'offre de compensation du Département des Yvelines. Référentiel méthodologique de déploiement d'une offre de compensation territorialisée. 116.
- Padilla, B., Herard, K. and Hulin, V.** (2020). Manifeste pour une séquence CERCA (Connaître, Éviter, Réduire puis Compenser et Accompagner) territorialisée : initiatives pour l'action. *Sciences, Eaux et Territoires* 21(Éviter, réduire, compenser : et si l'on s'organisait à l'échelle des territoires ?): 18-23.
- Palmer, S.C., Coulon, A. and Travis, J.M.** (2011). Introducing a 'stochastic movement simulator' for estimating habitat connectivity. *Methods in Ecology and Evolution* 2(3): 258-268.
- Papadimitriou, F.** (2013). Mathematical modelling of land use and landscape complexity with ultrametric topology. *Journal of land use science* 8(2): 234-254.
- Paquot, T.** (2011). Qu'est-ce qu'un «territoire»? *Vie sociale*(2): 23-32.

- Partidario, M.R.** (2015). A strategic advocacy role in SEA for sustainability. *Journal of Environmental Assessment Policy and Management* 17(01): 1550015.
- Pascual-Hortal, L. and 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(7): 959-967.
- Pauwels, J., Laforge, A., Le Viol, I., Coulon, A., Julien, J.-F., Azam, C.,... Kerbiriou, C.** (2016). Ecological corridors in urban landscapes: The impact of artificial light on the movements of bats. 4th International conference on Artificial Light At Nigh. Cluj-Napoca, Romania.
- Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M. and Townsend Peterson, A.** (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of biogeography* 34(1): 102-117.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P., Fernandez-Manjarrés, J.F.,... Cheung, W.W.** (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*: 1196624.
- Pérez-Mellado, V., Cheylan, M., Geniez, P., Nettmann, H.K., Schmidt, B., Podloucky, R.,... Antonio, R.** (2009) *Lacerta bilineata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T61519A12501065.
- Perkins, A.J., Watson, A., Maggs, H.E. and Wilson, J.D.** (2012). Conservation insights from changing associations between habitat, territory distribution and mating system of *Corn Bunting* *Eberiza calandra* over a 20-year population decline. *Ibis* 154(3): 601-615.
- Perret, J., Curie, F., Gaffuri, J. and Ruas, A.** (2010). A Multi-Agent System for the simulation of urban dynamics. 10th european conference on complex systems (ECCS'2010).
- Persson, J., Larsson, A. and Villarroya, A.** (2015). Compensation in Swedish infrastructure projects and suggestions on policy improvements. *Nature Conservation* 11: 113.
- Phalan, B., Hayes, G., Brooks, S., Marsh, D., Howard, P., Costelloe, B.,... Whitaker, S.** (2018). Avoiding impacts on biodiversity through strengthening the first stage of the mitigation hierarchy. *Oryx* 52(2): 316-324.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. and Schapire, R.E.** (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling* 190(3-4): 231-259.
- Phillips, S.J. and Dudík, M.** (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31(2): 161-175.
- Pickett, S. and White, P.** (1985). Natural disturbance: the patch dynamics perspective. *Academic Press, New York, New York, USA. Pickett Natural disturbance: the patch dynamics perspective 1985*.
- Pilgrim, J.D. and Bennun, L.** (2014). Will biodiversity offsets save or sink protected areas? *Conservation Letters* 7(5): 423-424.
- Pilgrim, J.D., Brownlie, S., Ekstrom, J.M., Gardner, T.A., von Hase, A., Kate, K.t.,... Treweek, J.** (2013). A process for assessing the offsetability of biodiversity impacts. *Conservation Letters* 6(5): 376-384.
- Platz, J. and Cloupeau, R.** (2010). Liste rouge commentée des Orthopères de la région Centre. *Materiaux Orthopériques et Entomocénétiques* 15: 17-33.
- Pöll, C.E., Willner, W. and Wrbka, T.** (2016). Challenging the practice of biodiversity offsets: ecological restoration success evaluation of a large-scale railway project. *Landscape and ecological engineering* 12(1): 85-97.
- Pouzols, F.M., Burgman, M.A. and Moilanen, A.** (2012). Methods for allocation of habitat management, maintenance, restoration and offsetting, when conservation actions have uncertain consequences. *Biological Conservation* 153: 41-50.
- Prevedello, J.A., Forero-Medina, G. and Vieira, M.V.** (2010). Movement behaviour within and beyond perceptual ranges in three small mammals: effects of matrix type and body mass. *Journal of Animal Ecology* 79(6): 1315-1323.
- Primack, R.B., Sarrazin, F. and Lecomte, J.** (2012). *Biologie de la conservation*, Dunod Paris.
- Prunier, J.G., Kaufmann, B., Lena, J.-P., Fenet, S., Pompanon, F. and Joly, P.** (2014). A 40-year-old divided highway does not prevent gene flow in the alpine newt *Ichthyosaura alpestris*. *Conservation Genetics* 15(2): 453-468.
- Pulliam, H.R.** (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* 132(5): 652-661.
- Purse, B.V., Hopkins, G.W., Day, K.J. and Thompson, D.J.** (2003). Dispersal characteristics and management of a rare damselfly. *Journal of applied ecology* 40(4): 716-728.

Q-R

- Le Roux, M., Redon, M., Archaux, F., Long, J., Vincent, S. and Luque, S.** (2017). Conservation planning with

- spatially explicit models: a case for horseshoe bats in complex mountain landscapes. *Landscape ecology* 32(5): 1005-1021.
- Quétier, F. and Lavorel, S.** (2011). Assessing ecological equivalence in biodiversity offset schemes: key issues and solutions. *Biological conservation* 144(12): 2991-2999.
- Quétier, F., Regnery, B. and Levrel, H.** (2014). No net loss of biodiversity or paper offsets? A critical review of the French no net loss policy. *Environmental Science & Policy* 38: 120-131.
- Rao, Y., Zhang, J., Xu, Q. and Wang, S.** (2018). Sustainability assessment of road networks: A new perspective based on service ability and landscape connectivity. *Sustainable cities and society* 40: 471-483.
- Rayfield, B., Fortin, M.-J. and Fall, A.** (2010). The sensitivity of least-cost habitat graphs to relative cost surface values. *Landscape Ecology* 25(4): 519-532.
- Rayfield, B., Fortin, M.-J. and Fall, A.** (2011). Connectivity for conservation: a framework to classify network measures. *Ecology* 92(4): 847-858.
- Rayfield, B., Pelletier, D., Dumitru, M., Cardille, J.A. and Gonzalez, A.** (2016). Multipurpose habitat networks for short-range and long-range connectivity: a new method combining graph and circuit connectivity. *Methods in Ecology and Evolution* 7(2): 222-231.
- Razgour, O., Rebelo, H., Di Febbraro, M. and Russo, D.** (2016). Painting maps with bats: species distribution modelling in bat research and conservation. *Hystrix*.
- Reed, G., Litvaitis, J., Callahan, C., Carroll, R., Litvaitis, M. and Broman, D.** (2017). Modeling landscape connectivity for bobcats using expert-opinion and empirically derived models: how well do they work? *Animal Conservation* 20(4): 308-320.
- Reed, J.M., Mills, L.S., Dunning, J.B., Menges, E.S., McKelvey, K.S., Frye, R.,... Miller, P.** (2002). Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology* 16: 7-19.
- Regnery, B.** (2013). Les mesures compensatoires pour la biodiversité: conception et perspectives d'application, Paris 6.
- Regnery, B.** (2017). La compensation écologique: concepts et limites pour conserver la biodiversité, Publications scientifiques du Muséum.
- Regnery, B. and Sibley, J.-P.** (2017). Biodiversity offset: concepts and limits for conserving biodiversity, Scientist publication of the French Museum.
- Reiss, K.C. and Hernandez, E.** (2018). Florida Uniform Mitigation Assessment Method. *Wetland and Stream Rapid Assessments*, Elsevier: 371-379.
- Resasco, J.** (2019). Meta-analysis on a Decade of Testing Corridor Efficacy: What New Have we Learned? *Current Landscape Ecology Reports*: 1-9.
- Revilla, E., Wiegand, T., Palomares, F., Ferreras, P. and Delibes, M.** (2004). Effects of matrix heterogeneity on animal dispersal: from individual behavior to metapopulation-level parameters. *The American Naturalist* 164(5): E130-E153.
- Rézouki, C., Dozières, A., Le Cœur, C., Thibault, S., Pisanu, B., Chapuis, J.-L. and Baudry, E.** (2014). A Viable Population of the European Red Squirrel in an Urban Park. *PLoS ONE* 9(8): 1-1-7.
- Rich, C. and Longcore, T.** (2013). Ecological consequences of artificial night lighting, Island Press.
- Ripperger, S.P., Carter, G.G., Page, R.A., Duda, N., Koelpin, A., Weigel, R.,... Schadhauer, M.** (2020). Thinking small: next-generation sensor networks close the size gap in vertebrate biologging. *PLoS biology* 18(4): e3000655.
- Roche, P., Geijzendorffer, I., Levrel, H. and Maris, V.** (2016). Valeurs de la biodiversité et services écosystémiques. *Perspectives interdisciplinaires. Quae, Versailles*.
- Rockström, J., Steffen, W.L., Noone, K., Persson, Å., Chapin III, F.S., Lambin, E.,... Schellnhuber, H.J.** (2009). Planetary boundaries: exploring the safe operating space for humanity. *Ecology and society*.
- Rödder, D., Nekum, S., Cord, A.F. and Engler, J.O.** (2016). Coupling satellite data with species distribution and connectivity models as a tool for environmental management and planning in matrix-sensitive species. *Environmental management* 58(1): 130-143.
- Rogeeon, G. and Sordello, R.** (2012). Synthèse bibliographique sur les traits de vie du Gobemouche gris (*Muscicapa striata* (Pallas, 1764) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques. *Muséum national d'Histoire Naturelle*: 11.
- Ronce, O.** (2007). How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 38: 231-253.
- Rosoux, R.** (1998). La loutre d'Europe et ses habitats naturels. *Zones humides infos* 20: 8-10.
- Rouquette, J.R.** (2004). The ecology and conservation requirements of the Southern Damselfly, *Coenagrion*

mercuriale, in chalkstream habitats, University of Liverpool.

Rudnick, D., Ryan, S.J., Beier, P., Cushman, S.A., Dieffenbach, F., Epps, C.,... Kintsch, J. (2012). The role of landscape connectivity in planning and implementing conservation and restoration priorities. *Issues in Ecology*.

Ryan, P. (2006). Zitting Cisticola (*Cisticola juncidis*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. and de Juana, E. (eds), *Handbook of the Birds of the World Alive*, Lynx Edicions, Barcelona.

S

Le Saout, S., Hoffmann, M., Shi, Y., Hughes, A., Bernard, C., Brooks, T.M.,... Badman, T. (2013). Protected areas and effective biodiversity conservation. *Science* 342(6160): 803-805.

Saenz, S., Walschburger, T., González, J., León, J., McKenney, B. and Kiesecker, J. (2013). A framework for implementing and valuing biodiversity offsets in Colombia: A landscape scale perspective. *Sustainability* 5(12): 4961-4987.

Sahley, C., Vildoso, B., Casaretto, C., Taborga, P., Ledesma, K., Linares-Palomino, R.,... Alonso, A. (2017). Quantifying impact reduction due to avoidance, minimization and restoration for a natural gas pipeline in the Peruvian Andes. *Environmental Impact Assessment Review* 66: 53-65.

Sahraoui, Y., Foltête, J.-C. and Clauzel, C. (2017). A multi-species approach for assessing the impact of land-cover changes on landscape connectivity. *Landscape ecology* 32(9): 1819-1835.

Salvidio, S., Lamagni, L., Bombi, P. and Bologna, M.A. (2004). Distribution, ecology and conservation of the parsley frog (*Pelodytes punctatus*) in Italy (Amphibia, Pelodytidae). *Bollettino di Zoologia* 71(S2): 73-81.

Sanderson, E.W., Jaiteh, M., Levy, M.A., Redford, K.H., Wannebo, A.V. and Woolmer, G. (2002). The human footprint and the last of the wild: the human footprint is a global map of human influence on the land surface, which suggests that human beings are stewards of nature, whether we like it or not. *BioScience* 52(10): 891-904.

Santini, L., Saura, S. and Rondinini, C. (2016). A composite network approach for assessing multi-species connectivity: an application to road defragmentation prioritisation. *PloS one* 11(10): e0164794.

Saunders, D.A., Hobbs, R.J. and Margules, C.R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation biology* 5(1): 18-32.

Saura, S., Bodin, Ö. and Fortin, M.J. (2014). Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. *Journal of Applied Ecology* 51(1): 171-182.

Saura, S. and de la Fuente, B. (2017). Connectivity as the amount of reachable habitat: conservation priorities and the roles of habitat patches in landscape networks. *Learning Landscape Ecology*, Springer: 229-254.

Saura, S., Estreguil, C., Mouton, C. and Rodríguez-Freire, M. (2011). Network analysis to assess landscape connectivity trends: application to European forests (1990-2000). *Ecological Indicators* 11(2): 407-416.

Saura, S. and 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. and 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(3): 523-537.

Saura, S. and Torn., J. (2012). Conefor 2.6 user manual. Retrieved March 10, 2018, from www.conefor.org.

Saura, S. and Torne, J. (2009). Conefor Sensinode 2.2: a software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental modelling & software* 24(1): 135-139.

Sawyer, S.C., Epps, C.W. and Brashares, J.S. (2011). Placing linkages among fragmented habitats: do least-cost models reflect how animals use landscapes? *Journal of Applied Ecology* 48(3): 668-678.

Saxena, A. and Jat, M.K. (2019). Capturing heterogeneous urban growth using SLEUTH model. *Remote Sensing Applications: Society and Environment* 13: 426-434.

Scemama, P. and Levrel, H. (2013). L'émergence du marché de la compensation des zones humides aux États-Unis: impacts sur les modes d'organisation et les caractéristiques des transactions. *Revue d'économie politique* 123(6): 893-924.

Scolozzi, R. and Geneletti, D. (2012). A multi-scale qualitative approach to assess the impact of urbanization on natural habitats and their connectivity. *Environmental Impact Assessment Review* 36: 9-22.

- Sempéré, A.J., Sokolov, V.E. and Danilkin, A.A.** (1996). *Capreolus capreolus*. *Mammalian species*(538): 1-9.
- Shannon, C.** (1948). A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal* 27: 379-423 & 623-656.
- Simberloff, D.** (1998). Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological conservation* 83(3): 247-257.
- Simmonds, J.S., Sonter, L.J., Watson, J.E., Bennun, L., Costa, H.M., Dutson, G.,... Jones, J.P.** (2019). Moving from biodiversity offsets to a target-based approach for ecological compensation. *Conservation Letters*: e12695.
- Simpkins, C.E., Dennis, T.E., Etherington, T.R. and Perry, G.L.** (2017). Effects of uncertain cost-surface specification on landscape connectivity measures. *Ecological Informatics* 38: 1-11.
- Simpkins, C.E., Dennis, T.E., Etherington, T.R. and Perry, G.L.** (2018). Assessing the performance of common landscape connectivity metrics using a virtual ecologist approach. *Ecological modelling* 367: 13-23.
- Smith, A.T. and Boyer, A.F.** (2008) *Oryctolagus cuniculus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T41291A10415170.
- Soberco Environnement** (2019). Decision support study for implementing an offsets strategy in the project of 'Vallon des Hôpitaux' context, in the Lyon metropolis. Chaponost: 45.
- Sonter, L., Tomsett, N., Wu, D. and Maron, M.** (2017). Biodiversity offsetting in dynamic landscapes: Influence of regulatory context and counterfactual assumptions on achievement of no net loss. *Biological Conservation* 206: 314-319.
- Sordello, R., Conruyt-Rogéon, G., Merlet, F., Houard, X. and Touroult, J.** (2013). Review on needs relating to movements and ecological functionality of 39 species proposed for the French list for national consistency of the green and blue corridor *Muséum national d'histoire naturelle (MNHN)-Service du Patrimoine naturel et Office pour les insectes et leur environnement (Opie)* 20.
- Spear, S.F., Balkenhol, N., FORTIN, M.J., McRae, B.H. and Scribner, K.** (2010). Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: considerations for parameterization and analysis. *Molecular ecology* 19(17): 3576-3591.
- Stevens, D.K., Anderson, G.Q., Grice, P.V. and Norris, K.** (2007). Breeding success of Spotted Flycatchers *Muscicapa striata* in southern England—is woodland a good habitat for this species? *Ibis* 149: 214-223.
- Stevenson-Holt, C.D., Watts, K., Bellamy, C.C., Nevin, O.T. and Ramsey, A.D.** (2014). Defining landscape resistance values in least-cost connectivity models for the invasive grey squirrel: a comparison of approaches using expert-opinion and habitat suitability modelling. *PloS one* 9(11).
- Sutherland, G.D., Harestad, A.S., Price, K. and Lertzman, K.P.** (2000). Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation ecology* 4(1).
- ## T
- Tallis, H., Kennedy, C.M., Ruckelshaus, M., Goldstein, J. and Kiesecker, J.M.** (2015). Mitigation for one & all: An integrated framework for mitigation of development impacts on biodiversity and ecosystem services. *Environmental Impact Assessment Review* 55: 21-34.
- Tambosi, L.R., Martensen, A.C., Ribeiro, M.C. and Metzger, J.P.** (2014). A framework to optimize biodiversity restoration efforts based on habitat amount and landscape connectivity. *Restoration ecology* 22(2): 169-177.
- Tannier, C., Bourgeois, M., Houot, H. and Foltête, J.-C.** (2016). Impact of urban developments on the functional connectivity of forested habitats: a joint contribution of advanced urban models and landscape graphs. *Land Use Policy* 52: 76-91.
- Tarabon, S., Bergès, L., Dutoit, T. and Isselin-Nondedeu, F.** (2019a). Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling. *Journal of environmental management* 241: 439-449.
- Tarabon, S., Bergès, L., Dutoit, T. and Isselin-Nondedeu, F.** (2019b). Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment. *Journal of environmental management* 243: 340-349.
- Tarabon, S., Bertrand, R., Lavoie, C., Vigouroux, T. and Isselin-Nondedeu, F.** (2018). The effects of climate warming and urbanised areas on the future distribution of *Cortaderia selloana*, pampas grass, in France. *Weed research* 58(6): 413-423.
- Tarabon, S., Calvet, C., Delbar, V., Dutoit, T. and Isselin-Nondedeu, F.** (2020). Integrating a landscape connectivity approach into mitigation hierarchy planning by anticipating urban dynamics. *Landscape and Urban Planning* 202: 103871.
- Tarabon, S., Dutoit, T. and Isselin-Nondedeu, F.** (2020). Pooling biodiversity offsets to improve habitat

- connectivity and species conservation. *Journal of environmental management*. 277: 111-425.
- Tarabon, S., Thieuriau, F., Bergès, L., Dutoit, T. and Isselin-Nondedeu, F.** (2020). Améliorer la prise en compte des fonctionnalités écologiques dans la séquence Éviter-Réduire-Compenser. *Sciences, Eaux et Territoires* Hors-série: 8.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. and Merriam, G.** (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*: 571-573.
- Team, R.C.** (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2016.
- Tella, J.L., Torre, I. and Sanchez, C.** (1996). Habitat availability and roost-site selection by the Stone Curlew *Burhinus oedicephalus* in an arid cultivated landscape (Los Monegros, NE Spain). *Revue d'écologie*.
- Ten Kate, K., Bishop, J. and Bayon, R.** (2004). Biodiversity offsets: Views, experience, and the business case, IUCN--The World Conservation Union.
- Theobald, D.** (2006). Exploring the functional connectivity of landscapes using landscape networks. *Conservation Biology Series-Cambridge* 14: 416.
- Thierry, C., Lesieur-Maquin, N., Fournier, C., Delzons, O., Gourdain, P. and Herard, K.** (2020). Comment cartographier l'occupation du sol en vue de modéliser les réseaux écologiques ? Méthodologie générale et cas d'étude en Île-de-France. *Revue Science Eaux & Territoires* Hors série: 8.
- Thiriet, P. and Bigard, C.** (2016). Cartographie de l'importance écologique des milieux et du potentiel de compensation écologique à l'échelle du territoire de Montpellier Méditerranée Métropole - Guide méthodologique. 78.
- Thirion, J.-M., Vollette, J., Mathé, E., Landry, G. and Gironnet, E.** (2014). An original littoral population of spotted salamander *Salamandra salamandra* subsp. *terrestris* [Linnaeus, 1758]. *Annales de la Société des Sciences Naturelles de la Charente-Maritime*.
- Thomas, C.D. and Gillingham, P.K.** (2015). The performance of protected areas for biodiversity under climate change. *Biological Journal of the Linnean Society* 115(3): 718-730.
- Thomas, J. and Simcox, D.** (2005). Contrasting management requirements of *Maculinea arion* across latitudinal and altitudinal climatic gradients in west Europe. *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe* 2: 240-244.
- Thorn, S., Hobbs, R.J. and Valentine, L.E.** (2018). Effectiveness of biodiversity offsets: An assessment of a controversial offset in Perth, Western Australia. *Biological Conservation* 228: 291-300.
- Tilman, D.** (2001). Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity* 3(1): 109-120.
- Tischendorf, L. and Fahrig, L.** (2000). On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90(1): 7-19.
- Tournant, P., Afonso, E., Roué, S., Giraudoux, P. and Foltête, J.-C.** (2013). Evaluating the effect of habitat connectivity on the distribution of lesser horseshoe bat maternity roosts using landscape graphs. *Biological Conservation* 164: 39-49.
- Tracey, J.** (2006). Individual-based modeling as a tool for conserving connectivity. *Conservation Biology Series-Cambridge* 14: 343.
- Trainor, A.M., Walters, J.R., Morris, W.F., Sexton, J. and Moody, A.** (2013). Empirical estimation of dispersal resistance surfaces: a case study with red-cockaded woodpeckers. *Landscape Ecology* 28(4): 755-767.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., O'Neill, R.V. and O'Neill, R.V.** (2001). Landscape ecology in theory and practice, Springer.
- U-V**
- Ugelvig, L.V., Andersen, A., Boomsma, J.J. and Nash, D.R.** (2012). Dispersal and gene flow in the rare, parasitic Large Blue butterfly *Maculinea arion*. *Molecular ecology* 21(13): 3224-3236.
- IUCN** (2013). Protected natural areas in France: a plurality of tools at the service of biodiversity conservation. Paris: 44.
- UN** (2018). The 2017 Revision of World Population Prospects. Retrieved November 9, 2019, from <https://population.un.org/wpp/>, United Nations.
- Urban, D. and Keitt, T.** (2001). Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology* 82(5): 1205-1218.
- Urban, D.L., Minor, E.S., Treml, E.A. and Schick, R.S.** (2009). Graph models of habitat mosaics. *Ecology letters* 12(3): 260-273.
- Vaissière, A.-C., Bierry, A. and Quéfier, F.** (2016). Mieux compenser les impacts sur les zones humides: modélisation de différentes approches dans la région de Grenoble. *Sciences, Eaux et Territoires*(4): 64-69.
- Vaissière, A.-C., Quéfier, F., Calvet, C. and Latune, J.** (2020). Quelles implications possibles du monde agricole dans la compensation écologique ? Vers des

approches territoriales. *Sciences, Eaux et Territoires* 31(Éviter, réduire, compenser : et si l'on s'organisait à l'échelle des territoires ?): 38-43.

Vaissière, A.-C., Tardieu, L., Quétier, F. and Roussel, S. (2018). Preferences for biodiversity offset contracts on arable land: a choice experiment study with farmers. *European Review of Agricultural Economics* 45(4): 553-582.

van de Poel, J.L., Dekker, J. and van Langevelde, F. (2015). Dutch hedgehogs *Erinaceus europaeus* are nowadays mainly found in urban areas, possibly due to the negative effects of badgers *Meles meles*. *Wildlife biology* 21(1): 51-56.

Van Dyck, H. and Baguette, M. (2005). Dispersal behaviour in fragmented landscapes: routine or special movements? *Basic and Applied Ecology* 6(6): 535-545.

van Teeffelen, A.J., Opdam, P., Wätzold, F., Hartig, F., Johst, K., Drechsler, M.,... Quétier, F. (2014). Ecological and economic conditions and associated institutional challenges for conservation banking in dynamic landscapes. *Landscape and Urban Planning* 130: 64-72.

Vanpeene, S. and Plissonneau, M. (2013). Analyse de la prise en compte de la trame verte et bleue dans les SCOT en région PACA, tome 2: fiches par SCOT, Irstea.

Vanpeene, S., Sordello, R., Amsallem, J. and Billon, L. (2017). Bilan technique et scientifique des Schémas régionaux de cohérence écologique. *Méthodologies d'identification des obstacles et d'attribution des objectifs*, Centre de ressources TVB, Paris, France.

Verbeylen, G., De Bruyn, L., Adriaensen, F. and Matthysen, E. (2003). Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape ecology* 18(8): 791-805.

Villemey, A., van Halder, I., Quin, A., Barbaro, L., Chenot, J., Tessier, P.,... Archaux, F. (2015). Mosaic of grasslands and woodlands is more effective than habitat connectivity to conserve butterflies in French farmland. *Biological Conservation* 191: 206-215.

Vincenz, B. and Reyer, H.-U. (2005). Road Effects on a Fire Salamander Population (*Salamandra salamandra terrestris*), Universität Zürich.

VINCI, LPO and CEREMA (2016). Synthèse du retour d'expérience des aménagements et des suivis faunistiques sur le réseau VINCI Autoroutes (Synthesis of experience feedback on developments and monitoring of wildlife crossings on the VINCI Autoroutes network), VINCI Autoroutes.

Vos, C.C., Verboom, J., Opdam, P.F. and Ter Braak, C.J. (2001). Toward ecologically scaled landscape indices. *The American Naturalist* 157(1): 24-41.

W–Z

Wake, D.B. and Vredenburg, V.T. (2008). Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(Supplement 1): 11466-11473.

Walker, S., Brower, A.L., Stephens, R.T. and Lee, W.G. (2009). Why bartering biodiversity fails. *Conservation Letters* 2(4): 149-157.

Warren, P.S., Katti, M., Ermann, M. and Brazel, A. (2006). Urban bioacoustics: it's not just noise. *Animal behaviour* 71(3): 491-502.

Wauters, L., Casale, P. and Dhondt, A.A. (1994). Space use and dispersal of red squirrels in fragmented habitats. *Oikos*: 140-146.

Wauters, L.A., Verbeylen, G., Preatoni, D., Martinoli, A. and Matthysen, E. (2010). Dispersal and habitat cuing of Eurasian red squirrels in fragmented habitats. *Population ecology* 52(4): 527-536.

Weissgerber, M., Roturier, S., Julliard, R. and Guillet, F. (2019). Biodiversity offsetting: Certainty of the net loss but uncertainty of the net gain. *Biological Conservation* 237: 200-208.

Wende, W., Bezombes, L. and Reinert, M.-E. (2018). Introduction of a European Strategy on No Net Loss of Biodiversity. *Biodiversity Offsets*, Springer: 5-15.

Wende, W., Tucker, G.-M., Quétier, F., Rayment, M. and Darbi, M. (2018). Biodiversity Offsets: European Perspectives on No Net Loss of Biodiversity and Ecosystem Services, Springer.

Wintle, B.A., Kujala, H., Whitehead, A., Cameron, A., Veloz, S., Kukkala, A.,... Cadenhead, N.C. (2019). Global synthesis of conservation studies reveals the importance of small habitat patches for biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116(3): 909-914.

Wisler, C., Hofer, U. and Arlettaz, R. (2006). Habitat requirements of the Grass snake (*Natrix natrix* L.) in a landscape dominated by intensive farmland: a first appreciation of conservation needs, MS thesis, University of Bern, Switzerland.

Wisler, C., Hofer, U. and Arlettaz, R. (2008). Snakes and monocultures: habitat selection and movements of female grass snakes (*Natrix natrix* L.) in an agricultural landscape. *Journal of Herpetology* 42(2): 337-347.

- Wu, J.** (2004). Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations. *Landscape ecology* 19(2): 125-138.
- Young, J.C., Waylen, K.A., Sarkki, S., Albon, S., Bainbridge, I., Balian, E.,... Margerison, C.** (2014). Improving the science-policy dialogue to meet the challenges of biodiversity conservation: having conversations rather than talking at one-another. *Biodiversity and Conservation* 23(2): 387-404.
- Young, R., Davison, J., Trewby, I., Wilson, G., Delahay, R. and Doncaster, C.** (2006). Abundance of hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) in relation to the density and distribution of badgers (*Meles meles*). *Journal of Zoology* 269(3): 349-356.
- Zeller, K.A., McGarigal, K. and Whiteley, A.R.** (2012). Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape ecology* 27(6): 777-797.
- Zetterberg, A., Mörtberg, U.M. and Balfors, B.** (2010). Making graph theory operational for landscape ecological assessments, planning, and design. *Landscape and urban planning* 95(4): 181-191.
- Ziótkowska, E., Ostapowicz, K., Kuemmerle, T., Perzanowski, K., Radeloff, V.C. and Kozak, J.** (2012). Potential habitat connectivity of European bison (*Bison bonasus*) in the Carpathians. *Biological conservation* 146(1): 188-196.

Table des matières

Résumé / <i>Abstract</i>	2
Sommaire	5
Avant-propos	7
Remerciements	9
Synthèse des objectifs	11
Liste des publications.....	12
Introduction.....	14
— <i>La biodiversité, une notion complexe allant du gène aux écosystèmes</i>	14
<i>La dynamique de la biodiversité à l'échelle du paysage</i>	14
<i>L'écologie du paysage et l'usage de la modélisation</i>	14
<i>Les principaux concepts en écologie du paysage</i>	15
— <i>Les effets de l'anthropisation sur la biodiversité et ses fonctionnalités multiscalaire</i> ..	17
<i>L'aménagement du territoire par les sociétés humaines</i>	18
<i>Les effets multiples des projets d'aménagement sur la biodiversité</i>	18
— <i>Comment concilier aménagement du territoire et préservation de la biodiversité ?</i>	21
<i>L'émergence d'un outil en faveur de la biodiversité : la séquence Éviter-Réduire-Compenser</i>	22
<i>La réglementation européenne et française relative à la séquence ERC</i>	23
<i>L'application de la séquence Éviter-Réduire-Compenser face à de multiples enjeux opérationnels</i>	25
— <i>Objectifs et organisation de cette thèse</i>	36
CHAPITRE 1 Quels outils pour modéliser le fonctionnement des continuités écologiques ?	38
— <i>Les méthodes pour évaluer la connectivité du paysage</i>	39
<i>Les modèles de connectivité</i>	39
<i>Le coût-déplacement</i>	39
<i>La théorie des circuits</i>	39
<i>Le modèle individus-centrés</i>	40
<i>La théorie des graphes</i>	40
— <i>Les principes de fonctionnement des modèles de connectivité basé sur la théorie des graphes</i>	41
<i>La cartographie de l'occupation du sol</i>	41
<i>La paramétrisation de la résistance des milieux</i>	41
<i>La définition de la résolution spatiale</i>	43

<i>L'identification des taches d'habitats</i>	44
<i>L'évaluation de la qualité et de la capacité des taches</i>	45
<i>La prise en compte des espèces ou des guildes d'espèces</i>	45
<i>La prise en compte des types de déplacement</i>	46
<i>Le calcul d'indices de connectivité</i>	47
CHAPITRE 2 Comment évaluer les impacts potentiels d'un projet d'aménagement sur les fonctionnalités écologiques ?	49
— <i>Préambule</i>	50
— <i>Résumé</i>	51
<i>Cadre méthodologique</i>	51
<i>Cas d'étude : l'aménagement du Grand Stade de Lyon</i>	52
— <i>Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling</i>	54
<i>Introduction</i>	55
<i>Methods</i>	56
<i>Results</i>	61
<i>Discussion</i>	66
<i>Conclusion</i>	68
<i>Supplementary material</i>	69
— <i>Bilan et perspectives</i>	71
CHAPITRE 3 Comment améliorer l'application de la séquence ERC en tenant compte des dimensions spatiales et temporelles de la biodiversité ?	72
— <i>Préambule</i>	73
— <i>Résumé</i>	73
<i>Cadre méthodologique</i>	73
<i>Cas d'étude : l'aménagement du Grand Stade de Lyon</i>	74
— <i>Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment</i>	76
<i>Introduction</i>	77
<i>Methods</i>	78
<i>Results</i>	88
<i>Discussion</i>	92
<i>Conclusion</i>	93
— <i>Bilan et perspectives</i>	94
CHAPITRE 4 Mutualiser et planifier la compensation écologique, quels intérêts ? ...	95
— <i>Préambule</i>	96
— <i>Résumé</i>	96
<i>Cadre méthodologique</i>	96

<i>Cas d'étude</i>	96
—Pooling biodiversity offsets to improve habitat connectivity and species conservation .	98
<i>Introduction</i>	99
<i>Methods</i>	100
<i>Results</i>	107
<i>Discussion</i>	109
<i>Conclusion</i>	110
—Bilan et perspectives	111
CHAPITRE 5 Comment intégrer la séquence ERC dans le cadre de réflexions stratégiques d'aménagement des territoires ?	112
—Préambule	113
—Résumé	114
<i>Cadre méthodologique</i>	114
<i>Cas d'étude : la Métropole de Toulouse</i>	114
—Integrating a landscape connectivity approach to the mitigation hierarchy planning by anticipating urban dynamics	116
<i>Introduction</i>	117
<i>Methods</i>	119
<i>Results</i>	129
<i>Discussion</i>	133
<i>Conclusion</i>	136
<i>Supplementary material</i>	137
—Bilan et perspectives	141
Discussion et perspectives	142
—Synthèse des apports des travaux de thèse au regard des enjeux identifiés	143
<i>Rappel des enjeux majeurs</i>	143
<i>Les solutions apportées par ce projet de recherche</i>	143
—Les limites et les perspectives d'amélioration de l'usage de la modélisation	146
<i>La vérification des résultats prédictifs</i>	146
<i>L'adéquation entre réalisme et opérationnalité</i>	147
—Perspectives scientifiques et opérationnelles au service des défis écologiques	150
<i>Intégrer les études prospectives à toutes les phases du projet et à toutes les échelles</i>	150
<i>Évaluer la finitude de l'espace et accompagner l'objectif de zéro artificialisation nette</i>	151
<i>Justifier l'additionnalité des mesures Éviter–Réduire–Compenser</i>	151
<i>Prendre en compte l'ensemble de la biodiversité</i>	152
<i>Définir l'état de référence et les trajectoires de la biodiversité</i>	152
<i>Anticiper les effets du changement climatique</i>	153
<i>Tenir compte des espèces envahissantes</i>	154

Conclusion	155
Bibliographie	157
Table des matières	180
Annexes	184

Annexes

Tarabon, S., Thieuriau, F., Bergès, L., Dutoit, T. and Isselin-Nondedeu, F. (2020). Améliorer la prise en compte des fonctionnalités écologiques dans la séquence Éviter-Réduire-Compenser. *Sciences, Eaux et Territoires*, article hors-série n°61. 10.14758/set-revue.2020.hs.01.

Tarabon, S., Bertrand, R., Lavoie, C., Vigouroux, T. and Isselin-Nondedeu, F. (2018). The effects of climate warming and urbanised areas on the future distribution of *Cortaderia selloana*, pampas grass, in France. *Weed research* 58(6): 413-423. <https://doi.org/10.1111/wre.12330>.

Sciences Eaux & Territoires

Article hors-série numéro 61

Améliorer la prise en compte des fonctionnalités écologiques dans la séquence Éviter-Réduire-Compenser

Simon TARABON, Fabienne THEURIAU, Laurent BERGÈS, Thierry DUTOIT et Francis ISSELIN-NONDEDEU



www.set-revue.fr



Sciences Eaux & Territoires

Article hors-série numéro 61 – 2020

Directeur de la publication : Philippe Mauguin

Comité éditorial : Nicolas de Menthiera, Véronique Gouy, Alain Hénaut, Ghislain Huyghe, Alette Maillard, Thierry Mougey, Christophe Roturier et Michel Vallance.

Rédactrice en chef : Sabine Arbeille

Secrétariat de rédaction, mise en page et mise en ligne : Valérie Pagneux

Infographie : Françoise Peyriguer

Conception de la maquette : CBat

Contact édition et administration : INRAE-Dipso

1 rue Pierre-Gilles de Gennes – CS 10030

92761 Antony Cedex

Tél. : 01 40 96 61 21 – Fax : 01 40 96 61 64

E-mail : set-revue@inrae.fr

Numéro paritaire : 0511 B 07860 – Dépôt légal : à parution – N°ISSN : 2109-3016

Photo de couverture : Aménagements écologiques le long des voies de bus en site propre à proximité du Grand Stade de la métropole de Lyon.

© Tarabon/IMBE-CITERES-Soberco Environnement.

INRAE

Améliorer la prise en compte des fonctionnalités écologiques dans la séquence Éviter-Réduire-Compenser

Sur le terrain, l'application de la séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC) accorde souvent peu d'importance aux effets des projets d'aménagement sur les connectivités écologiques. Les auteurs de l'article proposent un cadre méthodologique basé sur des logiciels en accès libre pour quantifier l'impact global d'un projet sur le fonctionnement d'un réseau écologique et pour hiérarchiser et optimiser la localisation des mesures ERC. Testée avec succès dans le cadre de l'aménagement du Grand Stade de la métropole lyonnaise, cette méthode fournit des informations précieuses aux décideurs et aux porteurs de projets pour une meilleure prise en compte de l'ensemble des enjeux environnementaux.



Devenue une préoccupation de plus en plus importante dans les projets d'aménagement des territoires, la préservation de la biodiversité a été retranscrite dans les politiques nationales françaises, en accord avec la réglementation européenne¹. Le cadre légis-

latif impose ainsi aux porteurs de projets d'évaluer leurs impacts sur l'environnement et d'appliquer la séquence « ERC » qui consiste à éviter, réduire puis compenser les impacts pour atteindre un objectif d'absence de perte nette, voire de gain net de biodiversité.

L'évaluation de l'équivalence écologique entre les pertes engendrées par les projets et les gains attendus par les mesures ERC représente un défi scientifique et technique (Weissgerber *et al.*, 2019). De nombreuses méthodes spécifiques et novatrices ont vu le jour ces dernières années (voir par exemple Quétier *et al.*, 2015), mais bien que la biodiversité soit de mieux en mieux prise en compte dans les dossiers réglementaires, force est de constater d'importantes lacunes (Bigard *et al.*, 2017). En particulier, les connectivités écologiques sont peu intégrées dans l'évaluation des incidences et le dimensionnement des mesures. En effet, la majorité des études considère

peu ou pas les différentes échelles paysagères², à savoir que tout habitat fait partie intégrante d'un réseau fonctionnel plus large. Au sein d'un paysage, les réseaux d'habitats permettent aux espèces de se déplacer, se nourrir, se reproduire et assurent les échanges de gènes entre les populations. Une prise en compte insuffisante des connectivités écologiques peut alors avoir des effets irréversibles sur la biodiversité.

Une meilleure compréhension de la répartition des espèces et des réseaux écologiques à une échelle passant du projet à celle du territoire est un réel défi, tant pour éviter les impacts irréversibles que pour s'assurer de la réussite de la séquence ERC, puisque les gains écologiques dépendent du contexte paysager et de la capacité des espèces à coloniser des habitats restaurés ou créés. Pour répondre à ce défi, cet article propose un cadre méthodologique couplant plusieurs types de modélisation à une approche espèce par espèce. Nous présentons les principaux résultats appliqués à un cas d'étude dans la région lyonnaise. Son analyse nous permettra d'élargir les réflexions sur l'intégration de cette démarche dans le processus de décision et d'élaboration de projets d'aménagement futurs.

1. En Europe, cette procédure est régie par le droit européen depuis la directive du Conseil 85/337/CEE du 27 juin 1985 concernant l'évaluation des incidences de certains projets publics et privés sur l'environnement. En France, la séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC) était encadrée à l'origine par la loi pour la protection de la nature du 10 juillet 1976 et a été remaniée récemment par la loi pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages du 8 août 2016 (dite loi Biodiversité).

2. Le paysage est une fraction de territoire hétérogène composée de milieux en interaction ; les échelles paysagères diffèrent donc en fonction du territoire considéré.

Évaluer les effets potentiels des projets d'aménagement

L'évaluation des incidences d'un projet d'aménagement sur les continuités écologiques nécessite tout d'abord de déterminer les espèces à enjeu de conservation (protégées, patrimoniales, etc.), et d'identifier leurs réseaux écologiques à une échelle plus large que celle du projet³. Pour cela, nous avons couplé deux approches de modélisation parmi les plus utilisées ces dernières années : un modèle de distribution des espèces (Maxent) et un autre basé sur la théorie des graphes, les indices de connectivité associées et les chemins de moindre coût (Graphab) (figure 1).

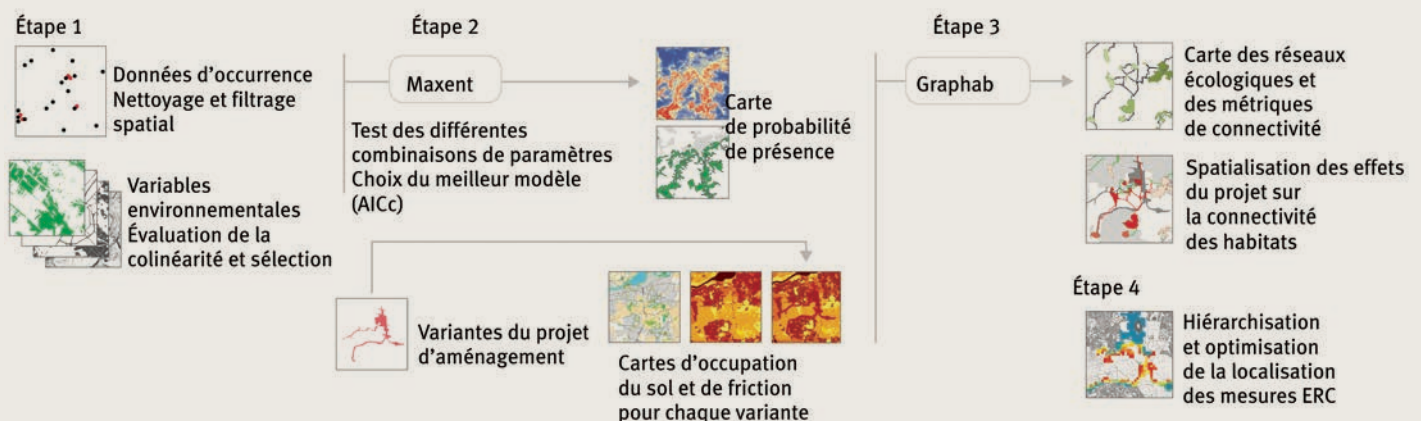
Évaluer l'état initial et les enjeux de conservation

Les habitats des espèces sont identifiés à partir d'un modèle statistique basé sur le maximum d'entropie (Maxent) qui évalue statistiquement les facteurs favorables et défavorables à la présence d'individus. Cette approche « espèce-centrée⁴ » nécessite d'obtenir des données de présence supplémentaires car le périmètre des inventaires naturalistes est généralement limité. Ces observations peuvent être issues de bases de données collaboratives (associations naturalistes, etc.) qui s'avèrent très intéressantes pour ce type d'approche de modélisation. La définition des habitats des espèces est effectuée à partir d'un ensemble de variables environnementales liées principalement à l'occupation du sol et la topographie qui sont censées être les plus pertinentes selon la littérature. Les données peuvent être extraites de différentes bases de données nationales : BD TOPO® de l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN), registre des parcelles agricoles (RPG), Atlas urbain européen disponible pour les métropoles, etc. Le modèle évalue statistiquement la contribution relative de chaque variable à la présence d'individus.

La connectivité des habitats peut ensuite être évaluée à partir d'un modèle basé sur la théorie des graphes et les chemins de moindre coût, intégrant des indices de connectivité (Graphab). Le paysage est ici traduit, pour chaque espèce étudiée, sous la forme d'un réseau écologique constitué de nœuds (tache d'habitat) et de liens (connexions entre les taches). Les liens fonctionnels sont identifiés à partir d'une approche basée sur la distance de moindre coût qui tient compte de la perméabilité de la matrice paysagère, c'est-à-dire de la facilité pour l'espèce à se déplacer et à survivre dans les différents types de milieux en dehors de son habitat. Cette méthode constitue actuellement l'approche la plus couramment utilisée pour produire des estimations de connectivité. À partir de la bibliographie, nous avons attribué une valeur de résistance aux différentes classes d'occupation du sol en fonction de la capacité des espèces à s'y déplacer et y survivre, quelle que soit la qualité des habitats. Le modèle intègre aussi la distance de dispersion maximale des espèces, que nous avons définie à partir de la littérature. Les réseaux écologiques peuvent être caractérisés à différentes échelles spatiales par différents types de métriques (topologiques : degré, nombre de composantes, etc. ; surfaciques : taille moyenne des taches ou des composantes, etc. ; pondérées : fondées sur des critères de distance et de capacité des taches) pouvant être déclinés localement (au niveau des taches ou des liens) ou globalement (au niveau du réseau complet). Nous proposons dans cette étude l'indice de Connectivité Équivalente (EC index) proposé par Saura *et al.* (2011), pour évaluer la connectivité globale, qui combine quantité d'habitats disponible et connectivité entre ces habitats⁵. À l'échelle locale, il est possible de prioriser des éléments du réseau à partir de la métrique dPC (delta de Probabilité de Connectivité ; Saura et Rubio, 2010), considéré comme une bonne estimateur de flux d'individus à travers les taches et les liens.

3. Dans les dossiers d'évaluations environnementales, l'analyse est généralement limitée aux emprises du projet ou aux zones d'influence immédiate.
4. L'approche « espèce-centrée » a l'avantage d'être plus précise car étroitement liée à l'écologie des espèces. Elle se différencie de l'approche « habitat-centré » qui englobe un grand nombre d'espèces aux exigences écologiques variables.
5. Cet indicateur, exprimé en hectare, traduit la « quantité d'habitat accessible à l'échelle du paysage » pour une espèce donnée.

1 Schéma illustratif du cadre méthodologique : (1) collecte et préparation des données, (2) identification des taches d'habitat, (3) analyse de la connectivité et évaluation des effets du projet, et (4) application de la séquence ERC (Tarabon/IMBE-CITERES-Soberco Environnement).



► La capacité de charge des taches d'habitat pour chaque espèce correspond à la superficie des taches pondérée par la probabilité de présence standardisée de l'espèce issue du modèle d'habitat Maxent. Cela permet de rendre les modèles les plus pertinents possibles.

Évaluer les impacts potentiels de variantes du projet d'aménagement

Pour évaluer les effets potentiels du projet d'aménagement sur les connectivités écologiques, nous proposons d'intégrer dans l'analyse plusieurs scénarios (ou variantes) d'aménagement sommaires. Les réseaux écologiques sont réévalués par modélisation en considérant les modifications du paysage induites par les scénarios (perte d'habitats, matrice paysagère moins favorables à la dispersion des individus, etc.).

Pour chaque scénario testé, les effets « bruts »⁶ sont définis comme la différence relative entre les différentes caractéristiques du réseau écologique (nombre et superficie des taches d'habitats et des liens fonctionnels, nombre de sous-réseaux, etc.) avant et après projet. L'analyse permet d'une part de comparer pour chaque espèce étudiée plusieurs scénarios d'aménagement, et d'autre part de montrer en particulier les secteurs où la connectivité pourrait être réduite ou perdue en identifiant les liens potentiellement supprimés par le projet et les taches qui seront moins ou plus du tout accessibles.

Appliquer la démarche Éviter-Réduire-Compenser

Pour garantir l'équivalence écologique entre les pertes et les gains de connectivité écologique, une approche en trois principales étapes respectant la progression de la séquence ERC (E, R puis C) est proposée (figure 1).

L'importance de l'évitement

Nous avons identifié les secteurs impactés par le projet brut où l'évitement est à privilégier à partir d'une recherche systématique permise par Graphab⁷. Cette procédure par étape (à savoir par suppression et ajout itératif des liens du réseau impactés) met en avant les liens maximisant le plus la connectivité globale du réseau. La préservation des habitats d'espèce (déterminés selon les enjeux de chaque site) doit être une priorité au sein du processus décisionnel en phase de conception de projets.

Hiérarchiser et localiser des mesures de réduction et de compensation in situ

Par la suite, l'objectif est d'identifier et de hiérarchiser les mesures écologiques dans les emprises du projet pour tendre vers l'équivalence écologique en termes de connectivité écologique. Pour cela, il est nécessaire tout d'abord d'identifier les secteurs pouvant accueillir diffé-

rents types de mesures écologiques tels que l'aménagement de passage à faune aériens ou souterrains selon les possibilités techniques offertes par le site, et la création ou la restauration d'habitats (selon les enjeux du site), générant ainsi un panel de mesures de réduction et de compensation du projet⁸. Les potentialités sont testées à partir de Graphab⁹ et leurs effets sur la connectivité des habitats sont évalués. Dans une logique de hiérarchisation, cela permet d'identifier les mesures nécessaires pour atteindre l'équivalence écologique mais également de confronter le coût des mesures aux gains qu'elles génèrent.

La prise en compte des réseaux écologiques ne suffit pas à limiter l'érosion de la biodiversité. Pour obtenir des prévisions fiables en matière d'effets et de gains écologiques, il est important de tenir compte du temps de développement des aménagements écologiques. Si les porteurs de projets, sur demande de l'autorité environnementale, ont recours aux coefficients multiplicateurs pour limiter le risque d'échec des mesures et minimiser les impacts intermédiaires¹⁰, il est courant de constater des pertes systématiques en début de phase d'exploitation. Nous avons donc différencié dans notre approche les gains générés par les mesures à moyen terme, lors que les aménagements sont pleinement favorables, et à court terme lorsqu'ils ne sont pas pleinement attractifs. Cela permet de donner du poids, dans les choix de conception, à certaines mesures qualitatives comme les passages à faune qui permettent de restaurer ou d'accroître très rapidement la connectivité écologique pour limiter les pertes intermédiaires.

La mise en œuvre de la compensation ex situ

Dans le cas où des impacts résiduels persistent après ces deux premières étapes, l'approche est étendue à la compensation en dehors des emprises directes du projet afin de compenser les impacts significatifs. Il s'agit d'identifier le foncier mobilisable à proximité (parcelles publiques et/ou situées à proximité de corridors écologiques¹¹) et de sélectionner les parcelles pertinentes pour optimiser davantage la configuration du paysage et les connectivités écologiques. Conformément au principe d'additionnalité défini dans la loi Biodiversité de 2016, la mise en lien de la compensation écologique avec la Trame verte et bleue (TVB) présente de nombreux avantages, à condition que les mesures soient prises en complément des engagements publics ou privés existants (ou envisagés) en faveur de la protection de l'environnement. Cette approche permet de contribuer à la valorisation ou la restauration des réseaux écologiques, sous la forme de compensation collective¹², et participe de surcroît aux objectifs de préservation de la biodiversité et des fonctionnalités des milieux naturels avec une meilleure acceptabilité socio-économique.

6. Les projets « bruts » sont définis comme des projets sommaires, sans intégration des aménagements écologiques.

7. La commande *-gtest* est disponible sous ligne de commande (CLI).

8. Cf. guide d'aide à la définition des mesures ERC proposé en France par le Commissariat général au développement durable (2018).

9. La commande *-landmod* est disponible sous ligne de commande (CLI) pour tester un ensemble de changements potentiels d'occupation du sol.

10. Les pertes intermédiaires s'expliquent généralement par le décalage temporel entre les impacts et les gains attendus.

11. Nous proposons de cibler en particulier les parcelles constitutives ou situées à proximité de corridors écologiques identifiés dans les documents d'urbanisme (schéma de cohérence territoriale, plan local d'urbanisme, etc.), en particulier celles constituées de milieux dégradés (ex. : zones humides exploitées) ou de faible intérêt écologique (ex. : parcelles dépourvues de haies, etc.).

12. Par compensation collective, nous entendons un projet global de compensation permettant de compenser de multiples projets individuels. Cette approche est de plus en plus demandée dans les documents de planification. À titre d'exemple, le schéma régional d'aménagement, de développement durable et d'égalité des territoires (SRADDET) Auvergne Rhône-Alpes demande que les schémas de cohérence territoriale (SCoT) anticipent les besoins de compensation à leur échelle.

2 Vue aérienne de l'aménagement du Grand Stade et de ses aménagements connexes et localisation des mesures ERC mises en œuvre en 2012 (Tarabon/IMBE-CITERES-Soberco, Environnement).



Application au projet du Grand Stade de Lyon

Nous présentons ici la démarche développée dans le cadre de l'aménagement d'un nouveau stade (Grand Stade de la métropole de Lyon), dont les réflexions ont été engagées en 2012, et inauguré en 2015 sur la commune de Décines, dans le département du Rhône. Le projet s'inscrit dans le cadre du développement de grands équipements sportifs et du réseau de transports collectifs métropolitain sur le territoire Est de la Métropole de Lyon. Le développement d'un grand projet urbain autour d'un nouveau stade représentait une opportunité pour accélérer la réalisation de la stratégie de rayonnement international de l'agglomération lyonnaise.

Nous avons réalisé une analyse rétrospective à partir des mesures ERC mises en œuvre dans ce projet. Le cas d'étude du Grand Stade est un site support intéressant puisqu'il permet de confronter les résultats prédictifs issus des modèles (sur la base des connaissances à l'état initial en 2011) aux réalités écologiques aujourd'hui. Ces mesures ont été dimensionnées et localisées, à l'époque, à dire d'expert et selon les possibilités techniques et foncières disponibles (figure 2). Les gains estimés sur la connectivité à partir des aménagements écologiques réalisés ont été ensuite comparés aux gains des mesures dont la localisation a été optimisée à partir de l'approche présentée en première partie.

Nous avons étudié trois mammifères terrestres, reconnus comme vulnérables aux pressions humaines et à la fragmentation constante des habitats : l'Écureuil roux (*Sciurus vulgaris*), le Hérisson européen (*Erinaceus europaeus*) et le Blaireau d'Eurasie (*Meles meles*). Ces trois espèces ont été observées lors des inventaires naturalistes préalables à l'aménagement du programme du Grand Stade. Ces espèces relèvent un certain enjeu dans le cadre du projet : Le Hérisson d'Europe et l'Écureuil roux bénéficient d'une protection nationale, tandis que le Blaireau

d'Europe présente un intérêt écologique assez marqué compte-tenu de sa forte régression dans l'Est Lyonnais (espèce patrimoniale). Elles sont largement reconnues comme particulièrement sensibles à la perte d'habitat et à la perturbation de la connectivité. L'urbanisation réduit leurs aires de répartition et les expose à un risque plus élevé de collisions routières.

Nous avons mis en œuvre pour ces trois espèces animales le cadre méthodologique présenté dans cet article, permettant de présenter les éléments qui suivent. Pour chaque espèce étudiée, la contribution des taches d'habitat à la connectivité globale était plus forte pour celles présentant une qualité ou une superficie plus importante (critères considérés comme un indicateur du potentiel démographique) et/ou occupant une position centrale leur permettant de relier plusieurs autres taches du réseau (figure 3a). Nous avons ensuite évalué les pertes de connectivité par fragmentation. Des liens initialement fonctionnels seraient supprimés par le projet, dont certains ont une forte contribution à la connectivité globale, alors que des taches d'habitats pourraient être amputées, supprimées ou déconnectées (figure 3b).

Dans le cas du Grand Stade, nous nous sommes principalement concentrés sur les étapes de réduction et de compensation pour que les différents scénarios soient comparables. L'évitement correspond à ce qui a été réalisé dans le cadre du projet (à savoir, la préservation de grandes haies et bosquets en dehors des emprises techniques ; figure 2). Dès lors, nous avons testé un ensemble de mesures de réduction et de compensation dans les emprises du projet. Pour rappel, le projet du Grand Stade

13. On entend par « haies fonctionnelles » des plantations arbustives avec de larges bandes enherbées de part et d'autre (minimum 10 m de large).

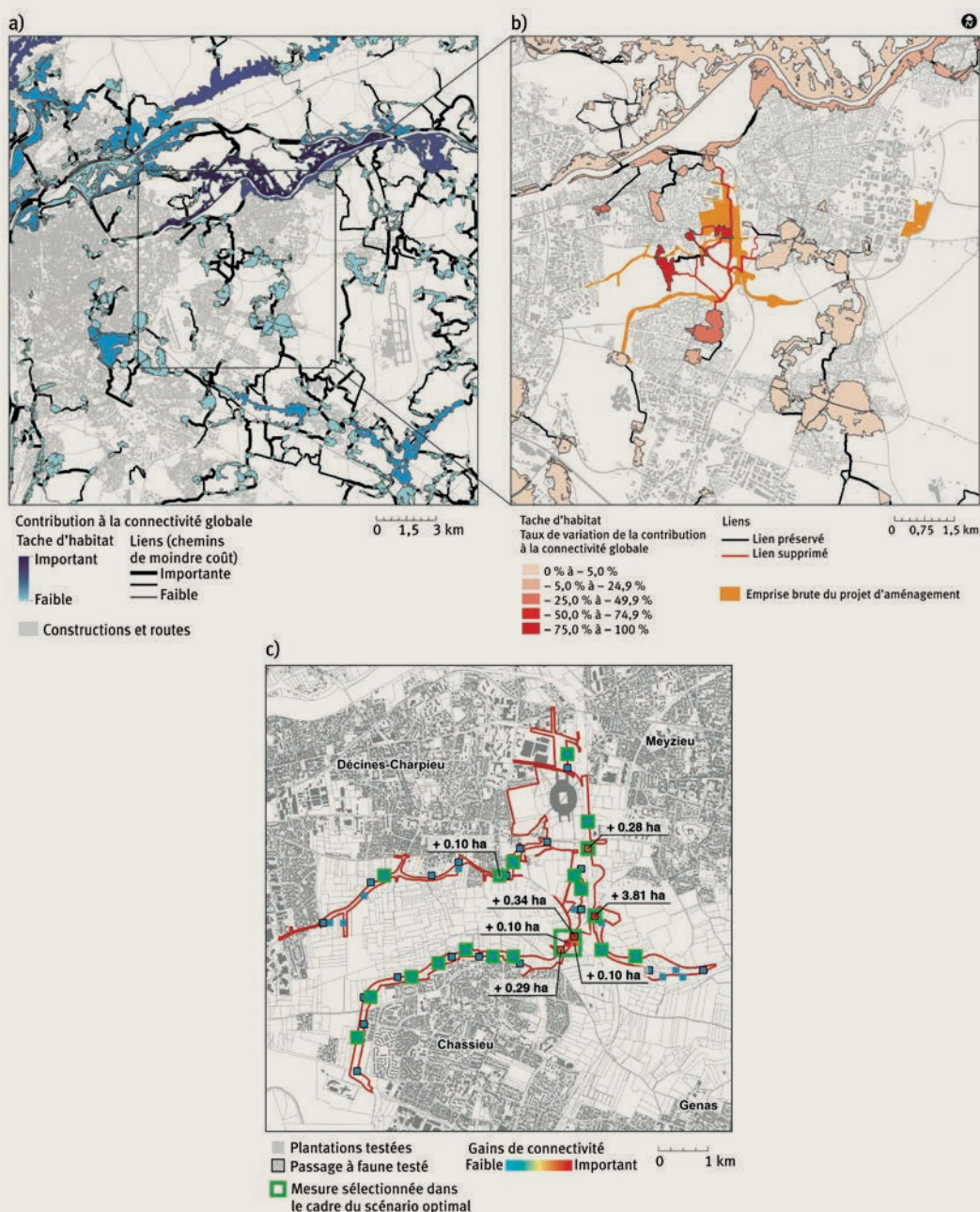
► affectait un système de prairies (pâtures), de bandes boisées et d'espaces en friche. Différentes mesures ont ainsi été ciblées : création de prairies, de bosquets, de haies fonctionnelles¹³ et aménagement de passages à faune. Nous avons hiérarchisé chacune des mesures par rapport au gain de connectivité qu'elle engendrait, aussi bien à court qu'à moyen terme. Pour analyser la plus-value de notre approche, nous avons sélectionné les mesures maximisant l'indice EC à quantité égale à ce qui a été inauguré en 2015¹⁴.

L'analyse comparative a donné des résultats très concluants montrant l'intérêt de notre démarche. Premièrement, il ressort de notre analyse que les mesures

d'évitement et de réduction prises une à une ne suffisent pas, dans ce cas d'étude, à garantir une absence de perte de connectivité. Les gains sont plus importants dès lors qu'on combine plusieurs types de mesures ensemble (par exemple prairies + boisements + passage à faune). Ensuite, dans une démarche d'optimisation de la séquence ERC, nous avons montré dans le cadre du projet qu'une grande partie des nouvelles plantations et des passages à faune pourrait être relocalisée. Cela

14. En surface pour les aménagements surfaciques (prairies et bosquets), en mètre linéaire pour les haies et en nombre pour les passages à faune.

5 Illustration du réseau écologique identifié pour l'Écureuil roux (a), des impacts potentiels du projet de l'aménagement du Grand Stade et de ses aménagements connexes sur la connectivité de ses habitats (b) et sur le gain procuré sur la métrique EC par différentes haies et passages à faune testés (c).



ne veut pas spécialement dire que les mesures réellement mises en œuvre n'engendrent aucun gain sur la connectivité, mais l'optimisation de leur emplacement permet d'accroître les gains. Cela est particulièrement marqué à court terme, à un moment crucial où les nouvelles plantations ne sont pas encore réellement attractives et favorables aux espèces cibles : le gain sur l'indice EC a augmenté de 21 % (+ 1,19 ha), de 48 % (+ 0,21 ha) et de 8 % (+ 3,39 ha) pour l'Écureuil roux, le Blaireau d'Eurasie et le Hérisson européen, respectivement. Une telle optimisation permet de limiter les pertes intermédiaires les premières années d'exploitation et d'assurer une absence de perte nette en termes de connectivité écologique ; c'est ce que nos modèles montrent ici pour l'Écureuil roux et le Hérisson d'Europe notamment. À moyen terme lorsque le développement de la végétation offre des conditions favorables aux espèces, le gain de connectivité globale est largement positif dans le cas des aménagements écologiques inaugurés en 2015. Toutefois, optimiser leur emplacement permet d'accroître les gains de connectivités pour les trois espèces (+ 6 % minimum) et de limiter ainsi le risque de défaillance écologique des mesures.

Discussion et conclusion

Nous avons présenté ici une approche globale qui permet d'améliorer, à différentes échelles spatiales et temporelles, la prise en compte des fonctionnalités écologiques dans la séquence ERC. Accroître la connectivité des habitats et minimiser autant que possible les pertes intermédiaires de la biodiversité les premières années suivant le projet, sont autant de vecteurs pouvant réduire le risque d'extinction locale des espèces, ou la dégradation des fonctions écologiques du paysage. L'approche « espèce-centrée » a l'avantage de rendre les réseaux écologiques visibles et compréhensibles pour tous les acteurs locaux (élus, associations, habitants, etc.). Cela est particulièrement intéressant pour les espèces menacées ou remarquables à fort enjeu de conservation, mais également pour les espèces communes pour lesquelles les enjeux sont de plus en plus forts dans un contexte d'érosion globale de la biodiversité.

L'enjeu réside finalement dans l'intégration de la méthode dans les processus de conception et de décision des projets d'aménagement. Leur conception repose tout d'abord sur une analyse préalable de différentes solutions alternatives de localisation spatiale de l'aménagement avec l'objectif de donner plus de poids à l'étape d'évitement. L'application de cette démarche doit intervenir le plus en amont possible dans le processus décisionnel. De nombreux projets d'aménagement sont généralement décidés et leur implantation géographique arrêtée avant même d'évaluer les principaux enjeux des territoires. Les conséquences sont multiples : l'atteinte de l'objectif de non-perte nette de biodiversité est peu réalisable, mais cela peut surtout avoir des retentissements sur les compensations attendues par la suite où le maître d'ouvrage se voit imposer des compensations d'une ampleur démesurée avec des conséquences non négligeables sur l'utilisation du foncier, et sur le degré d'acceptabilité du projet à cause des coûts engendrés. Il est primordial d'anticiper les impacts des projets d'amé-

nagement en comparant différentes variantes d'implantation, en intégrant des critères écologiques et pas seulement des critères socio-économiques.

Bien que ces approches de modélisation présentent certaines limites (estimation des exigences des espèces à dire d'expert, approche espèce par espèce, sous-estimation des barrières à la continuité – murets ou clôtures, etc.), ce cadre méthodologique basé sur des logiciels gratuits à la disposition de tous les acteurs (bureaux d'études, associations naturalistes, etc.) constitue une première contribution intéressante à l'appui des décideurs et des concepteurs de projets qui s'assurent de l'absence d'effets significatifs ou irréversibles sur la biodiversité, et des autorités environnementales qui veillent à ce que l'ensemble des enjeux environnementaux soient bien pris en compte dans la conception des projets. ■

Les auteurs

Simon TARABON^{1,2}

1. Soberco Environnement, 3 Chemin du Taffignon, F-69630 Chaponost, France.
2. Institut Méditerranéen de Biodiversité et Écologie, UMR CNRS-IRD, Avignon Université, Aix-Marseille Université, IUT d'Avignon, 337 chemin des Meinajariés, Site Agroparc, BP 61207, F-84911 Avignon, Cedex 09, France.

✉ simon.tarabon@lilo.org

Fabienne THEURIAU

Soberco Environnement, 3 Chemin du Taffignon F-69630 Chaponost, France.

✉ f.theuriau@soberco-environnement.fr

Laurent BERGÈS

Université Grenoble Alpes, INRAE, LESSEM, F-38402 Saint-Martin-d'Hères, France.

✉ laurent.berges@inrae.fr

Thierry DUTOIT

Institut Méditerranéen de Biodiversité et Écologie, UMR CNRS-IRD, Avignon Université, Aix-Marseille Université, IUT d'Avignon, 337 chemin des Meinajariés, Site Agroparc, BP 61207, F-84911 Avignon, Cedex 09, France.

✉ thierry.dutoit@univ-avignon.fr

Francis ISSELIN-NONDEDEU^{1,2}

1. Institut Méditerranéen de Biodiversité et Écologie, UMR CNRS-IRD, Avignon Université, Aix-Marseille Université, IUT d'Avignon, 337 chemin des Meinajariés, Site Agroparc, BP 61207, F-84911 Avignon, Cedex 09, France.
2. Département Aménagement et Environnement École Polytechnique de l'Université de Tours, UMR CNRS 7324 CITERES, 33-35 Allée Ferdinand de Lesseps, F-37200 Tours, France.

✉ francis.isselin@univ-tours.fr

Note de l'auteur

Cet article est en partie tiré de deux publications parues dans *Journal of Environmental Management* en 2019 (voir « En savoir plus... » (page suivante) pour l'une d'entre elles). La rédaction de cet article nous permet en complément, d'éclaircir et d'adapter la mise en œuvre du cadre méthodologie au contexte réglementaire français. Ce format, plus appliqué, permet également de toucher un plus grand nombre d'acteurs de la séquence Éviter-Réduire-Compenser.

Aménagements écologiques le long des voies de bus en site propre à proximité du Grand Stade de la métropole de Lyon.

EN SAVOIR PLUS...

- **BIGARD, C., REGNERY, B., BLASCO, F., THOMPSON, J.-D.**, 2017, La prise en compte de la biodiversité dans les études d'impact : évolutions prometteuses mais lacunaires, *Sciences Eaux & Territoires*, article hors-série, 8 p., disponible en ligne sur : <http://www.set-revue.fr/la-prise-en-compte-de-la-biodiversite-dans-les-etudes-dimpact-evolutions-prometteuses-mais>
- **QUETIER, F., MOURA, C., MENUT, T., BOULNOIS, R., RUFRAY, X.**, 2015, La compensation écologique fonctionnelle : innover pour mieux traiter les impacts résiduels des projets d'aménagements sur la biodiversité, *Sciences Eaux Territoires*, numéro 17, L'innovation ouverte au service de l'environnement, p. 24-29, disponible en ligne sur : <http://www.set-revue.fr/la-compensation-ecologique-fonctionnelle-innover-pour-mieux-traiter-les-impacts-residuels-des>
- **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(3), p. 523-537.
- **SAURA, S., ESTREGUIL, C., MOUTON, C., RODRIGUEZ-FREIRE, M.**, 2011, Network analysis to assess landscape connectivity trends: application to European forests (1990-2000), *Ecological Indicators*, n° 11, p. 407-416.
- **TARABON, S., BERGÈS, L., DUTOIT, T., ISSELIN-NONDEDEU, F.**, 2019, Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment, *Journal of Environmental Management*, n° 243, p. 340-349.
- **WEISSGERBER, M., ROTURIER, S., JULLIARD, R., GUILLET, F.**, 2019, Biodiversity offsetting: Certainty of the net loss but uncertainty of the net gain, *Biological Conservation*, n° 237, p. 200-208.



The effects of climate warming and urbanised areas on the future distribution of *Cortaderia selloana*, pampas grass, in France

S TARABON*†‡ , R BERTRAND§ , C LAVOIE¶ , T VIGOUROUX* & F ISSELIN-NONDEDEU*‡ 

*Département Aménagement et Environnement Ecole Polytechnique de l'Université de Tours, UMR CNRS 7324 CITERES, Tours, France, †Soberco Environnement, Chaponost, France, ‡UMR CNRS/IRD 7263 IMBE, Aix-Marseille Université, Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, Avignon Cedex, France, §CNRS, Centre for Biodiversity and Theoretical Modelling, Theoretical and Experimental Ecology Station, UMR5321 CNRS-Université Paul Sabatier Toulouse III, Moulis, France, and ¶École supérieure d'aménagement du territoire et de développement régional, Université Laval, Québec, QC, Canada

Received 16 March 2018

Revised version accepted 3 August 2018

Subject Editor: Guillaume Fried, Anses, France

Summary

The spread of many invasive plants could be facilitated by their presence in urban areas that may act as dispersal centres and by climate warming. *Cortaderia selloana*, pampas grass, is native to South America and raises considerable concern worldwide as an introduction. We used Maxent niche modelling, based on occurrence records and on a set of simulated occurrence points with high probability of presence in urbanised areas in France, where the species was introduced and is still planted. We calibrated the model with current climate data coupled with several habitat variables and used it to predict range shifts of *C. selloana* under four climate change scenarios (RCP) for 2060. The results were consistent with the known ecology of the species and showed that the most important variables that explain the current distribution in the introduced area were mean annual mini-

mum temperatures, sandy habitats, disturbed habitats and urbanised areas. While the species already occupies large areas along the western and Mediterranean coasts, the models predicted an expansion northward and inland to the east under future climates. The area of suitable habitats could increase by up to 69% under the RCP 8.5 climate scenario in 2060 and by 116% with the extra occurrences in urban/suburban areas. This latter scenario suggests that areas like public and private gardens or urban parks, where the species is currently cultivated, could contribute to increase the invasion risk under climate warming. The results provide predictions of potential environments for the species, which can be helpful for anticipating its spread.

Keywords: species distribution model, Maxent, invasive species, biological invasion, climate envelope, habitat suitability, ecological niche model.

TARABON S, BERTRAND R, LAVOIE C, VIGOUROUX T, ISSELIN-NONDEDEU F (2018). The effects of climate warming and urbanised areas on the future distribution of *Cortaderia selloana*, pampas grass, in France. *Weed Research*. <https://doi.org/10.1111/wre.12330>

Introduction

Predicting the spread of invasive plant species in a world where temperature, atmospheric carbon dioxide, precipitation, urbanisation and land use are rapidly changing, is a major challenge (Bradley, 2016). Growth and spread of invasive plants may be facilitated or accelerated by climate change, particularly by the increase of temperatures. The ecological impacts of some invasive species and weeds, and their rapid spread, have highlighted the need for modelling their future distribution (Pyšek *et al.*, 2012). Species distribution models (SDM) and ecological niche models (ENM) are increasingly used to model ecological niches and predict suitable habitats and spread of plants beyond their native ranges (Wan *et al.*, 2017). Effective measures to control invasive weeds require climate models coupled with other environmental variables that are able to accurately predict the potential distribution of invasive species (Costa *et al.*, 2013). Running these models with climate change scenarios allows ecologists to anticipate future changes in the distribution of species. In this respect, one of the most utilised approaches is maximum entropy modelling or Maxent (Phillips *et al.*, 2006). This model is increasingly used because it can manage species presence-only data and successfully maps the distribution of native and invasive plants (Phillips & Dudik, 2008).

In the present study, we focused on the future distribution of *Cortaderia selloana* (Schult. & Schult. F.) Asch. & Graebn (Poaceae) (pampas grass) in a climate change context. This species is native to southern South America (Argentina, Brazil, Chile and Uruguay) and was introduced to Australia, Europe and North America as an ornamental plant in the middle of the 19th century (Lambrinos, 2001). The plant has since escaped from private and public gardens or urban parks, colonising a great variety of natural habitats across the world, and can now be found in Australia, Hawaii, New Zealand, South Africa and along the west coast of the United States. It has spread extensively in Europe, particularly in France, Great Britain, Italy, Portugal, Spain and Turkey. Like its congener *C. jubata* (Lem.) Stapf, which has been listed as highly invasive in Europe (Tanner *et al.*, 2017), *C. selloana* is one of the most aggressive invasive species worldwide, and in some areas such as Australia, one of the fastest spreading weed (Parsons & Cuthbertson, 2001). However, few studies exist on this species, and to our knowledge, there are none concerning its distribution and environment relationships. *Cortaderia selloana* is a gynodioecious grass, although it functions mostly as a dioecious species. One plant can produce between 100 000 and 1 million seeds per year that can be wind-

dispersed probably over 33 km (Domenech, 2005). *Cortaderia selloana* preferentially grows in wet habitats under Mediterranean climate (Herrera & Campos, 2006), but has a broad ecological tolerance facing prolonged water stress, cold winters and hot summers (Domenech & Vila, 2006). Under temperate climate (western France), *C. selloana* can also grow in dry places, because there is no summer drought. In its native range, *C. selloana* can regenerate and recolonise after fire (Siroli & Kalesnik, 2011). The plant easily colonises open habitats (heathlands, dunes, coastal zones), roadsides and urban ecosystems, particularly on disturbed soils (Pausas *et al.*, 2006). It can rapidly form dense monospecific populations of large tussocks, often reaching 3 m high, outcompeting many native species. In addition, dense populations of *C. selloana* increase the risk of fire and alter soil biogeochemical cycles (Domenech & Vila, 2006).

This grass was first introduced to France in the Montpellier Botanical Garden in 1857 and was commercialised after 1874 (Bossard *et al.*, 2000). It has been largely available and sold extensively in garden centres between 1960 and 1980. Its spread began in the early 1990s from a first set of locations in southern, south-eastern and western France, which probably coincided with the first locations of plantation and cultivation, then from a second set of locations in the south-western part of the country. In France, as in other countries, *C. selloana* and many of its cultivars are still available commercially and are frequently planted in private gardens, urban parks, public squares, on roundabouts and roadsides, all representing potential dispersal centres (Charpentier *et al.*, 2006). However, these urban or roadside occurrences are rarely taken into account in botanical distribution databases, because urban habitats are often under-investigated by plant ecologists who focus mainly on natural sites (Kadmon *et al.*, 2004).

Here, we aimed to model the potential distribution of *C. selloana* in France under different climate change scenarios with a data set of known *C. selloana* occurrence. We confront these predictions with others simulations, based on a scenario with extra occurrences in urban areas that are often under-sampled during naturalist surveys and that we estimated to be more representative of the current distribution. Running models with a simulated data set is useful to test model performance and to explore different scenarios (Warren & Seifert, 2011). The potential distribution map of invasive species is a crucial early warning tool for designing control plans (Hussner *et al.*, 2016). Therefore, we produced distribution maps for France using Maxent to model the current and future distribution of the species, testing four Representative Concentration

Pathway (or RCPs) climate scenarios coupled with several landscape and habitat variables. We focused on France as a study area because the species has rapidly spread during the last 25 years in this country and because accurate data sets of its occurrences were available.

Material and methods

Species occurrence data sets

We used a national plant database with the collaboration of the Service de co-ordination technique des conservatoires botaniques nationaux (SCTCBN), under the auspices of the AFB (Agence Française de la Biodiversité). This database contains 1998 records obtained from botanical surveys conducted by trained observers over 5×5 km cells distributed across the country. This set of occurrence data was named scenario A (Fig. 1), whereas the set with extra occurrences was named B (detailed below). Species distribution models gain in accuracy and power when the range of the studied species is close to equilibrium under the current climate (Vaclavik & Meentemeyer, 2012). A preliminary task was therefore to test whether the species had reached equilibrium in France (see details in Appendix S1)

Habitat and climate variables in France

We extracted habitat variables from the CORINE Land Cover (2012) and BD TOPO[®] databases (IGN). All data were categorised (Appendix S2) and converted to raster format with a resolution of 5×5 km using ArcGIS 10 (Environmental Systems Research Institute Inc., 380 New York Street, Redlands, California, USA). Each variable was attributed to each 5×5 km cell depending on the closest distance between the centroid of the cell where the species was recorded and the nearest entity of the habitat variable. For the current climate data, we selected fundamentals climate variables from the Bioclim database (Fick & Hijmans, 2017; World Climate: <http://www.worldclim.org/version2>), downscaled at 1 km^2 resolution and aggregated here at 5×5 km. We used the average monthly climate data for minimum, mean and maximum temperatures and for precipitation for the period 1970–2000. We identified collinearity and estimated the importance of the effect of multicollinearity among explanatory variables (see details in Appendix S3).

Projections of future climate were obtained from the latest scenarios of greenhouse gas concentrations

in the atmosphere produced by the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Future climate conditions were predicted from four RCPs scenarios: RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 and RCP 8.5. Each RCP is based on possible radiative forcing values until 2100, of +2.6, +4.5, +6.0 and +8.5 W m^{-2} , respectively, and corresponds with an increase in global mean surface air temperature of +1.0, +1.4, +1.3 and +2.0 °C for the period 2051–2060. Future climate anomalies assessing the changes in temperatures and precipitations between the 2051–2060 and 1970–2000 periods for each RCP scenario were both downloaded from the KNMI Climate Change Atlas (i.e. climate predictions averaged among all GCM as described in van Oldenborgh *et al.* (2013); https://climexp.knmi.nl/plot_atlas_form.py) and then downscaled at 1 km^2 resolution using bilinear spatial interpolation. Future climate anomalies were added to the current WorldClim climate layers (1 km^2 resolution) to infer future climate conditions during the 2051–2060 period. Finally, future climate conditions were aggregated at 5×5 km in order to match the grid of species observations.

Species distribution modelling

We used Maxent, version 3.3.3k (Phillips *et al.*, 2006), with distribution data from the native range and France to predict the probability of *C. selloana* occurrence, map its potential suitable habitats and study

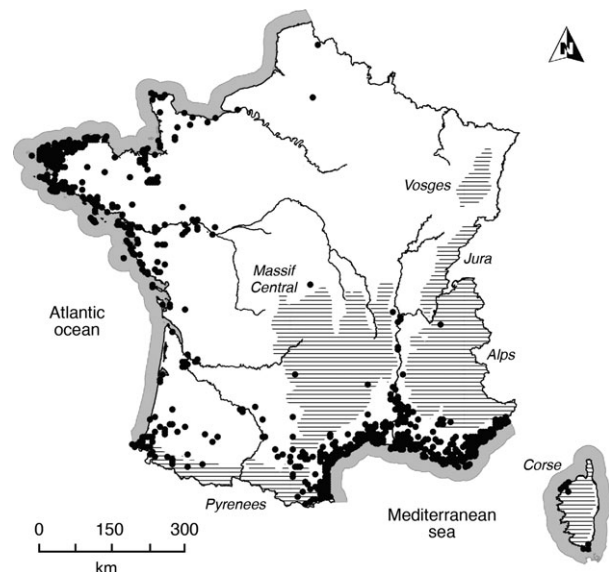


Fig. 1 Map of occurrence data of *Cortaderia selloana* (from Fédération des Conservatoires Botaniques Nationaux) in France. Main river corridors are represented as well as mountains (dashed lines).

relationships with the environmental variables. We first modelled the climate envelope of *C. selloana* in its native range, where the species distribution is presumably at equilibrium. For this, we used 113 occurrences from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF). To compare native and introduced ranges of climatic variables, the modelling procedure was the same as it was for France (except the use of scenario B; see below).

Because the current distribution of invasive species in an introduced area may not reflect its whole ecological niche, especially when the species is not at equilibrium, the models were fitted using both native and invasive range data together following the Minxent procedure (Merow *et al.*, 2016). With this procedure, first, the bioclimatic envelope was modelled from the occurrence data and bioclimatic variables of the native range. Then, models in France were made with occurrence data, bioclimatic and habitat variables from France, by considering the native bioclimatic envelope introduced as background (as specified by the Minxent procedure). The same procedure was used to predict potential future distributions in France under future climate (RCPs scenario) and habitat (considered unchanged from today) conditions.

Models were trained using a random selection of 75% of occurrences and then tested on the remaining 25% to test the predictive performance of the model. When sampling effort is not equal across space, it increases spatial autocorrelation (SAC) of sampling sites which biases model performance and outputs. Therefore, we applied a *spatial filtering* on the occurrence data set, that is the procedure by which spatially autocorrelated points are removed using the SDMtoolbox (Brown, 2014), to reduce SAC and to increase the model performance (Boria *et al.*, 2014). The multiple rarefying distance from 2 to 10 km was selected; 10 km was the default value based on high spatial heterogeneity measured for moderately mountainous to mountainous regions (see Boria *et al.*, 2014; and references therein). We modified the regularisation coefficient values by testing values of 1, 2, 5, 8, 10 and 15 in an attempt to produce less complex and transferable models (Merow *et al.*, 2013). Models based on fine-tuned Maxent settings generally involve better discrimination ability than those based on default settings (Fan *et al.*, 2018). All the generated models were compared and selected based on the corrected Akaike information criterion (AICc) using ENMtools (Warren *et al.*, 2008).

For each training partition, 10 replicates were run (*k*-fold cross-validation) and the results averaged. Other features were set by default, with a maximum of 2000 iterations. We applied a hierarchical approach by

running the models with climate variables only, then with both climate and habitat variables combined, which allows the testing of the contribution of climate and habitat features in the definition of the *C. selloana* distribution. All model performances were evaluated using AUC (area under the curve; Phillips *et al.*, 2006), TSS (True Skill Statistics) and Cohen's Kappa statistics calculated from the 10 replicates. Even though AUC is largely used, it can overestimate model performance. TSS and Cohen's Kappa provided additional perspectives on the models. A prediction no better than random gives an AUC value of 0.5, while an AUC value close to 1 indicates the highest possible model performance. The TSS ranges from -1 to 1 , where $0-0.4$ = poor, $0.4-0.5$ = fair, $0.5-0.7$ = good, $0.7-0.85$ = very good, $0.85-0.9$ = excellent, $0.9-1$ = almost perfect to perfect. The Cohen's Kappa max statistic corrects the overall accuracy of model predictions by the accuracy expected to occur by chance and ranges from -1 to $+1$, where $+1$ indicates perfect agreement and negative values or values close to zero indicate a performance no better than random. For France, after calibration following the latter procedure, we ran models which have highest performance for each scenario A or B with either RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 or RCP 8.5. The outputs of each model were mapped using logistic outputs with continuous probabilities ranging from 0 to 1 (Merow *et al.*, 2013). We assessed the relative contribution of each environmental and climate variable to the model using a jack-knife procedure.

Building scenario B with extra occurrences

Because we suspected that the species was under-sampled in urban and suburban areas and with clear evidence of its presence, we built an additional simulated data set, named scenario B, by adding *C. selloana* occurrences to urban and suburban areas where the climate is suitable. Urban areas were based on the CORINE Land Cover 2012. We excluded all urban areas which were out of the climatic range of the species, using the same Minxent procedure described previously. Then, we identified suitable habitats (vs. unsuitable) with the maximum training sensitivity plus specificity threshold criterion (MaxTSS), which has been shown to produce highly accurate predictions (Jimenez-Valverde & Lobo, 2007), and added a *C. selloana* occurrence to each cell containing medium to low density urban areas (>75% of the cell area) or green urban areas. These added occurrences represented 361 observations. Thereafter, the same modelling approach previously described was performed.

Results

Equilibrium state in France and species climate envelopes

Invasion curves based on occurrence data did not reach a plateau at any spatial scale (Appendix S1). This indicates that the *C. selloana* invasion is probably still progressing in France. Models based only on the climate data were of good performance with AUC = 0.886 (± 0.002), TSS = 0.598 (± 0.020), Cohen's Kappa = 0.587 (± 0.021) in South America, and 0.889 (± 0.001), 0.705 (± 0.011), 0.635 (± 0.016) in France (Table 1). Considering climate variables, we observed discrepancies between the response curves (Fig. 2). The maximum annual temperature related to a probability of presence >0.5 ranged between 15.3 and 25.0 °C in South America and between 17.0 and 21.9 °C in France (Fig. 2A). Minimum temperatures ranged between 5.0 and 14.3 °C in the native area and between 8.7 and 14.5 °C in France (Fig. 2B). Regarding mean annual precipitations, the species mainly occurred in France where the values were 400 mm, whereas the range was larger in the native area, from 250 to 1750 mm with an optimum around 900 mm (Fig. 2C).

Contributions of climate and habitat variables

Seven environmental variables best explained the current distribution of the species in France ($>1\%$ of the total contribution; Table 2). For scenario A, minimum annual temperatures had the greatest contribution when modelled with climate data only (86.5%). When the model was run with climate and habitat variables, minimum annual temperatures and sandy areas had the greatest contribution (32.0% and 21.3% respectively). Jack-knife tests on the variables (Appendix S4) yielded the same results. With scenario B, addition of extra occurrences in urban areas logically increased the contribution of this variable at the expense of open areas, but not of climate variables that stayed stable.

Current and potential future distributions in France

Most predicted distributions (Fig. 3A,B) are concentrated around the Mediterranean basin and along the Atlantic coast, as well as inland to the east along the Loire River and to the south along the Rhône River. The map of predicted distributions for scenario B (Fig. 3C,D) indicated additional suitable sites, especially in or near large cities.

Both scenarios A and B produced good performing models for climate only and climate + habitat models (Table 1) with AUCs > 0.82 , TSS > 0.58 and Cohen's Kappa max > 0.50 . Modelling potential distributions with the two sets of occurrence data (A and B), and the four RCP climate change scenarios (Fig. 4), showed an overall increase in potential geographic distributions in the north and east of France for the periods 2051–2060. This increase was observed from the west coast eastwards, and along the major river corridors, Rhône valley where there are suitable climatic conditions and large urbanised areas. Most of the predicted distribution areas along the Mediterranean coast expanded northwards. Less suitable habitats persisted in all the mountainous regions like the Alps, Pyrenées, Jura, Vosges and Massif Central; nevertheless, at this scale, valleys are not visible and could contain suitable habitats.

If we consider only the suitable habitats (versus unsuitable ones), a significant increase of suitable areas (in km²) is forecasted, compared with the current distribution, from RCP 2.6 to 8.5 (+61% and +85% on average with scenarios A and B respectively). The largest area of predicted distributions was under RCP 8.5 with a mean of 322 175 km² and 481 400 km² under scenarios A and B, respectively (i.e. +69% and +116%, respectively; Table 3).

Discussion

The models with the RCP forecast a marked increase of new suitable areas for *C. selloana* for 2060. Our predictions are based on the assumption of niche

Table 1 Summary results statistics for the current distribution of *Cortaderia selloana* in France. The table shows the mean values (\pm SD) of the 10 replicates for both sets of occurrence data, respectively, with and without addition of occurrences in urban and suburban areas (scenarios A and B respectively)

	AUC training	AUC test	TSS	Kappa max
South America (Climate only)	0.886 \pm 0.002	0.884 \pm 0.023	0.598 \pm 0.020	0.587 \pm 0.021
France (Climate only)				
Scenario A	0.889 \pm 0.001	0.884 \pm 0.010	0.705 \pm 0.011	0.635 \pm 0.016
Scenario B	0.816 \pm 0.001	0.820 \pm 0.012	0.582 \pm 0.014	0.495 \pm 0.017
France (Climate + Habitat)				
Scenario A	0.911 \pm 0.001	0.908 \pm 0.009	0.717 \pm 0.019	0.689 \pm 0.017
Scenario B	0.866 \pm 0.001	0.858 \pm 0.010	0.616 \pm 0.014	0.584 \pm 0.014

conservatism, which remains controversial (Fernandez & Hamilton, 2015). However, *C. selloana* is still spreading in France, probably filling unoccupied suitable habitats (the climatic niche in France appears to be within in the native one).

Early and Sax (2014) pointed out that the effects of climate on species distributions, both in their native and invaded range, have been overestimated, and other non-climatic variables may be involved in range limitation, such as land use, competition or mutualistic interactions, and dispersal processes. The comparison between climate only and climate + habitat models for *C. selloana* supports this view and shows that distribution maps with habitats are more reliable and realistic. In addition, the performance of the models was improved by adding landscape and habitat variables.

Our results indicated that in France, temperature best explains the current distribution, whereas its predicted distribution will be constrained by the availability of sandy habitats, open areas with little or no vegetation and urban areas (even without the extra occurrences scenario). This is in agreement with what is known about its preferred habitats in the introduced areas, that is to say coastal habitats, riverbanks, man-made and disturbed habitats (Bossard *et al.*, 2000). The maps of suitable habitats show that major valleys may act as dispersal corridors in the future. Many sandy and disturbed habitats exist along the rivers which could be colonised by *C. selloana* (Domenech & Vila, 2006). These habitats are probably not yet all colonised because minimal temperatures may be too low. Recent studies found invasive Poaceae species like

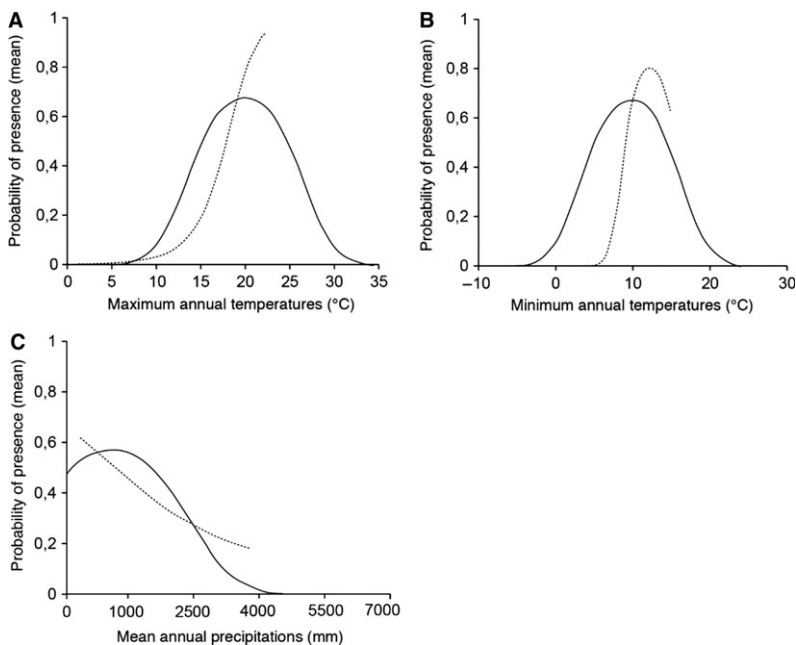


Fig. 2 Response curves (probability of presence) of the pampas grass along (A) maximal annual temperatures, (B) minimum annual temperatures and (C) annual precipitation gradients in the native area (full line) and in France (dotted line) calculated from the average monthly climate data for 1970–2000 (WorldClim v2.0). The curves show the mean response of the 10 replicated Maxent runs.

Table 2 Estimates of relative contributions of environmental variables to the explanation of the current distribution of *Cortaderia selloana* in France. The mean values are of the 10 replicated Maxent runs for both sets of occurrence data, respectively, with and without addition of occurrences in urban and suburban areas (scenarios A and B), and modelled with climate variables only and climate and habitat variables. Variables accounting for less than 1% of the total contribution are not presented

Environmental variables	Scenario A (%)		Scenario B (%)	
	Climate only	Climate + Habitat	Climate only	Climate + Habitat
Minimum annual temperatures	86.5	32.0	94.3	30.1
Sandy areas		21.3		19.3
Open spaces with little or no vegetation		21.2		9.3
Urban areas		6.2		21.9
Mean annual precipitations	4.7	6.0	3.3	7.1
Maximum annual temperatures	8.8	4.6	2.4	2.3
Forest lands		4.4		3.6
Road and railway networks		1.7		4.2
Terrestrial wetlands		1.6		1.6

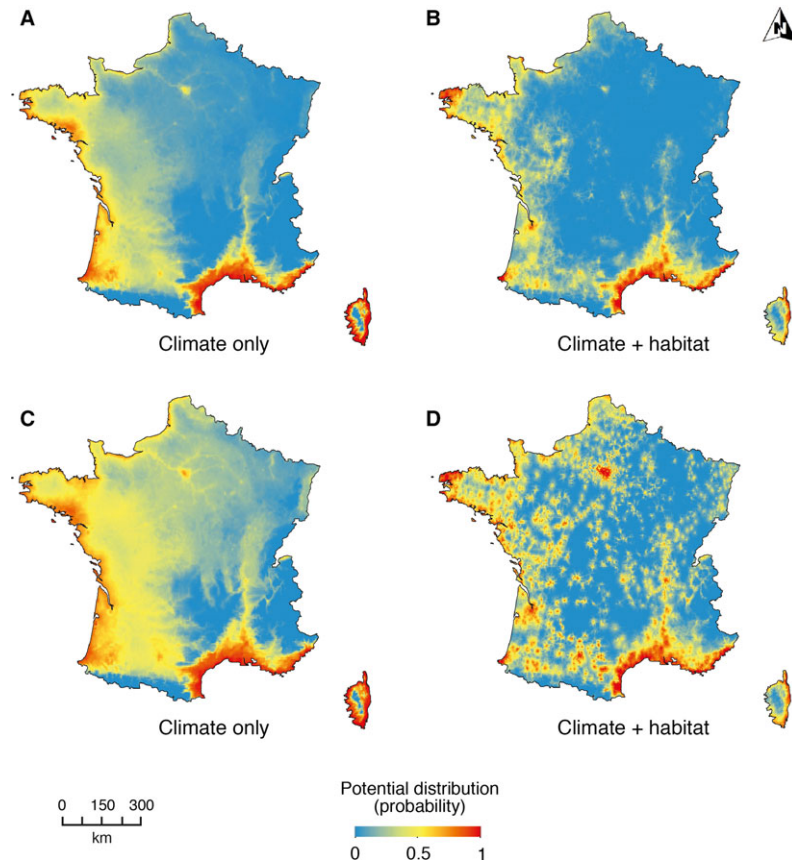


Fig. 3 Potential distribution of *Cortaderia selloana* in France under current conditions of climate only (A, C) and climate + habitat (B, D), modelled with scenario A (A and B; initial set of occurrences) and scenario B (C and D; simulated data with supplementary occurrences in urban and suburban habitats).

Botriochloa ischaemum (L.) Keng, *Anisantha tectorum* (L.) Nevski or bamboo species to be favoured by warmer and wetter environments (Shi *et al.*, 2015; Blumenthal *et al.*, 2016; Takano *et al.*, 2017). This trend has also been forecast with modelling approaches (Bradley, 2016). Nevertheless, *C. selloana* appears to be cold resistant, since it can be found in semicontinental climates inland and in the north of France based on the occurrences data and the models. Some isolated locations are also reported in the north of Scotland and the Netherlands.

Some climate models also predict an increase in the number, frequency and intensity of heat waves and droughts in central and southern Europe. Orsenigo *et al.* (2014) reported that these extreme climatic events may promote invasion by weeds by weakening local native species. The modelled climatic niche of *C. selloana* in its native area, and its known habitat preferences, indicates that *C. selloana* has a greater tolerance for warm temperatures and can tolerate dry conditions. The species has already weathered important drought periods in the studied introduced area, notably in southern France in 1976, 2003 and 2004.

Therefore, we hypothesise that this plant will not be greatly affected by drought events. Moreover, the species is for instance present in southern parts of South Africa, Spain and California. Since we focused on France (precise and reliable occurrence data set, good spatial resolution of habitat variables, etc.), we may have missed a part of the climatic niche which may be not covered by the native range and France. Nevertheless, France has a diversity of climate conditions on a relatively small area, which were all considered in the models and allow modelling the response of the species in the future.

When *C. selloana* occurrences were added to urban and suburban habitats (scenario B), the models predicted greater range expansion inland under the RCP scenarios. This scenario B seems more plausible than scenario A, given that invasive species are frequently used as ornamental plants in private and public gardens in suburban and urban areas. Urban and suburban areas probably act as dispersal centres under warming climate. In fact, some introduced species can have stable populations restricted to urban areas where the winter microclimate is buffered but may also

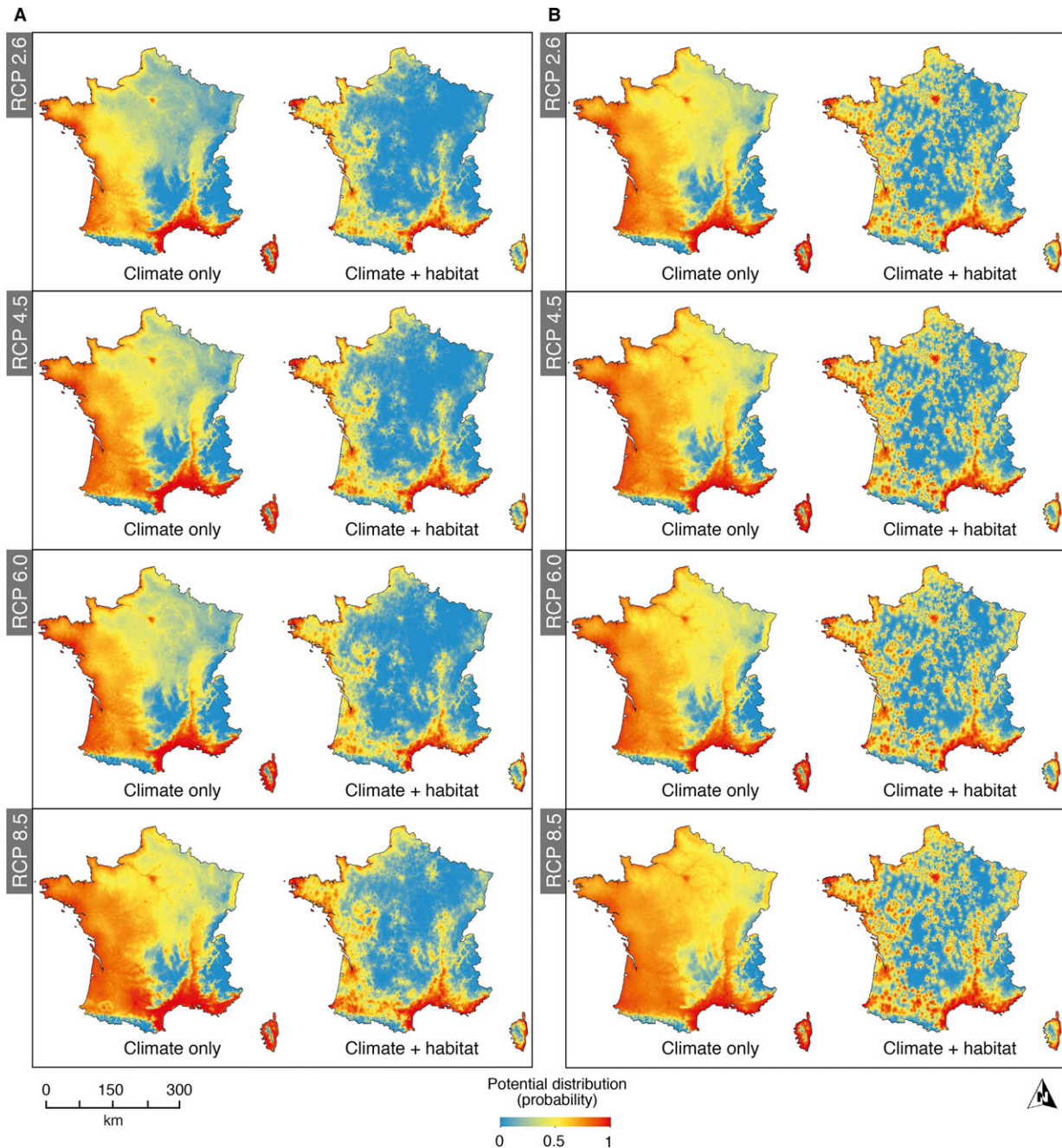


Fig. 4 Predicted distributions of *Cortaderia selloana* in France under future climate conditions (2060) with the two scenarios (A) Scenario A = presence-only data of the species and (B) Scenario B = the previous data plus additional occurrence data in urban and peri-urban areas (see *Material and methods* for details). The results were obtained based on the median of the 10 replicates of Maxent runs, selecting models with the best AUC values.

expand their range when temperatures increase (Donaldson *et al.*, 2014). Scenario B and its associated results are in agreement with a study of an ornamental *Lonicera* species, now invasive in the United States, which showed that its current and simulated spread can be explained by the presence of suitable habitats within urban areas, coupled with high introduction rates in gardens and parks (Beans *et al.*, 2012).

Dispersal limitations were not considered in our model. Data about dispersal ability are lacking for many plant species, and integrating dispersal processes is a complex task for improving model accuracy (Miller & Holloway, 2015). Nevertheless, we believe that our distribution models are quite accurate without considering explicitly the dispersal ability of *C. selloana*, since this species produces each year a large

Table 3 Estimates of the area of suitable habitats of *Cortaderia selloana* for 2060. Results are the mean values of the 10 replicated Max-ent runs for both sets of occurrence data applying the MaxTSS threshold, with and without addition of occurrences in urban and suburban areas (scenarios A and B) and modelled with climate and habitat variables. The percentage shows the difference between current and future area of suitable habitats

	Area (km ²)				
	Current	RCP 2.6	RCP 4.5	RCP 6.0	RCP 8.5
Scenario A	190 225	291 300 (+53%)	304 800 (+60%)	307 800 (+62%)	322 175 (+69%)
Scenario B	222 875	355 550 (+60%)	398 775 (+79%)	471 275 (+87%)	481 400 (+116%)

quantity of light seeds easily transported by wind for 10–30 km. Consequently, its spread may be rapid and the species may easily reach suitable habitats available in the landscape. Also, Domenech (2005) concluded that, since *C. selloana* is a gynodioecious species and because functionally hermaphrodite plants act only as pollen donors, its invasive potential depends on the sex ratio of each population. Thus, the increasing populations of hermaphrodite plants in the last 25 years could have been one of the important factors in the rapid spread of the species. It has also been reported that temperature increase can interfere with seed production and release. For instance, a study by Teller *et al.* (2016) showed that seed release of wind-dispersed *Carduus nutans* was increased by temperature warming. This has not been studied for *C. selloana*, although a study found that its germination was stimulated by warmer temperatures (Bacchetta *et al.*, 2010). However, the sensitivity of the seedlings to cold may limit its invasion ability in regions where winter minimum temperatures are too low (Knowles & Ecroyd, 1985). This could explain why the most invaded zones in the world have an oceanic climate (Herrera & Campos, 2006), which is also consistent with our model results.

Implications for management

Based on the model predictions, the high ecological tolerance of *C. selloana* and the important production of wind-dispersed seeds, it is likely that the species will continue to spread across France and other European countries. *Cortaderia selloana* can be seen as a ‘climate warming winner’ that should also take advantage of the many urban and suburban areas where it is currently planted. Therefore, as in some European countries (Spain, for instance), its cultivation and sale must be forbidden and the species could be added to the list of invasive alien species of European Union concern pursuant to Regulation No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council, see for instance Tanner *et al.* (2017). As for other weeds currently planted and sold in many countries, we encourage (also highlighted by Neve *et al.*, 2018) the increase in knowledge of their

occurrence/abundance, particularly for *C. selloana*, in urban and suburban areas in order to refine model predictions. As our results showed, increasing the accuracy of occurrence can lead to an increase in the modelled expansion of a species by a factor of 1.4 (according to the Table 3) depending on future climate conditions.

Acknowledgements

The authors acknowledge support from Région Centre. RB’s work was supported by the TULIP Laboratory of Excellence (ANR-10-LABX-41). We extend our thanks to B. Dutrève and J. Milley (SCTCBN), G. Palka and L. Etienne (DAE, Université de Tours) for their improvements with GIS, and to E. Groeneveld for reviewing the English. We also thank C. Merow for his advice on the Minxent procedure. We are grateful to the three reviewers and the subject editor for their constructive remarks and comments.

References

- BACCHETTA G, DETTORI CA, MASCIA F *et al.* (2010) Assessing the potential invasiveness of *Cortaderia selloana* in Sardinian wetlands through seed germination study. *Plant Biosystems* **144**, 518–527.
- BEANS CM, KILKENNY FF & GALLOWAY LF (2012) Climate suitability and human influences combined explain the range expansion of an invasive horticultural plant. *Biological Invasions* **14**, 2067–2078.
- BLUMENTHAL DM, KRAY JA, ORTMANS W *et al.* (2016) Cheatgrass is favored by warming but not CO₂ enrichment in a semi-arid grassland. *Global Change Biology* **22**, 3026–3038.
- BORIA RA, OLSON LE, GOODMAN SM & ANDERSON RP (2014) Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* **275**, 73–77.
- BOSSARD CC, RANDALL JM & HOSHOVSKY MC (2000) *Invasive Plants of California’s Wildlands*. University of California Press, Berkeley, CA, USA.
- BRADLEY BA (2016) Predicting abundance with presence-only models. *Landscape Ecology* **31**, 19–30.
- BROWN JL (2014) SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species

- distribution model analyses. *Methods in Ecology and Evolution* **5**, 694–700.
- CHARPENTIER A, THOMPSON J, CLAEYS-MEKDADE C *et al.* (2006) *Invasion de plantes ornementales: modalités d'introduction et mécanismes biologiques déclenchant l'invasion de Baccharis halimifolia et Cortaderia selloana*. Rapport de recherche du programme Invabio
- COSTA H, MEDEIROS V, AZEVEDO EB & SILVA L (2013) Evaluating ecological-niche factor analysis as a modelling tool for environmental weed management in island systems. *Weed Research* **53**, 221–230.
- DOMENECH R (2005). *Cortaderia selloana* Invasion in the Mediterranean Region: Invasiveness and Ecosystem Invasibility. Dissertation/Thesis. Universitat Autònoma de Barcelona.
- DOMENECH R & VILA M (2006) The role of successional stage, vegetation type and soil disturbance in the invasion of the alien grass *Cortaderia selloana*. *Journal of Vegetation Science* **17**, 591–598.
- DONALDSON JE, HUI C, RICHARDSON DM *et al.* (2014) Invasion trajectory of alien trees: the role of introduction pathway and planting history. *Global Change Biology* **20**, 1527–1537.
- EARLY R & SAX F (2014) Climatic niche shifts between species' native and naturalized ranges raise concern for ecological forecasts during invasions and climate change. *Global Ecology and Biogeography* **23**, 1356–1365.
- FAN JY, ZHAO NX, LI M *et al.* (2018) What are the best predictors for invasive potential of weeds? Transferability evaluations of model predictions based on diverse environmental data sets for *Flaveria bidentis* *Weed Research* **58**, 141–149.
- FERNANDEZ M & HAMILTON H (2015) Ecological niche transferability using invasive species as a case study. *PLoS ONE* **10**, e0119891.
- FICK SE & HIJMANS RJ (2017) Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **37**, 4302–4315.
- HERRERA M & CAMPOS J (2006). El carrizo de la Pampa (*Cortaderia selloana*) en Bizkaia. Guía práctica para su control. Instituto de Estudios territoriales de Bizkaia. Disputación Foral de Bizkaia. Bilbao, Spain. 43 pp.
- HUSSNER A, WINDHAUS M & STARFINGER U (2016) From weed biology to successful control: an example of successful management of *Ludwigia grandiflora* in Germany. *Weed Research* **56**, 434–441.
- JIMENEZ-VALVERDE A & LOBO JM (2007) Threshold criteria for conservation of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica* **31**, 361–369.
- KADMON R, FARBER O & DANON A (2004) Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecological Applications* **14**, 401–413.
- KNOWLES B & ECROYD C (1985) Species of *Cortaderia* (pampas grasses and toetoe) in New Zealand. *FRI Bulletin, New Zealand*, **10**, 5.
- LAMBRINOS JG (2001) The expansion history of a sexual and asexual species of *Cortaderia* in California, USA. *Journal of Ecology* **89**, 88–98.
- MEROW C, SMITH MJ & SILANDER JA (2013) A practical guide to Maxent for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* **36**, 1058–1069.
- MEROW C, ALLEN JM, AIELLO-LAMMENS M & SILANDER JA (2016) Improving niche and range estimates with Maxent and point process models by integrating spatially explicit information. *Global Ecology and Biogeography* **25**, 1022–1036.
- MILLER JA & HOLLOWAY P (2015) Incorporating movement in species distribution models. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* **39**, 837–849.
- NEVE P, BARNEY JN, BUCKLEY Y *et al.* (2018) Reviewing research priorities in weed ecology, evolution and management: a horizon scan. *Weed Research* **58**, 250–258.
- VAN OLDENBORGH GJ, REYES FD, DRUHFHOUT SS *et al.* (2013) Reliability of regional climate model trends. *Environmental Research Letters* **8**, 014055.
- ORSENGO S, MONDONI A, ROSSI G & ABELI T (2014) Some like it hot and some like it cold, but not too much: plant responses to climate extremes. *Plant Ecology* **215**, 677–688.
- PARSONS WT & CUTHBERTSON EG (2001) *Noxious Weeds of Australia*. CSIRO publishing, Melbourne, VIC.
- PAUSAS JG, LLORET F & VILA M (2006) Simulating the effects of different disturbance regimes on *Cortaderia selloana* invasion. *Biological Conservation* **128**, 128–135.
- PHILLIPS S & DUDIK M (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* **31**, 161–175.
- PHILLIPS S, DUDIK M & SCHAPIRE RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* **190**, 231–259.
- PYŠEK P, JAROŠÍK V, HULME PE *et al.* (2012) A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*, **18**, 1725–1737.
- SHI Z, SHERRY R, XU X *et al.* (2015) Evidence for long-term shift in plant community composition under decadal experimental warming. *Journal of Ecology* **103**, 1131–1140.
- SIROLLI H & KALESNIK FA (2011) Effects of fire on a forest-grassland ecotone in De La Plata River, Argentina. *Plant Ecology* **212**, 689–700.
- TAKANO KT, HIBINO K, NUMATA A *et al.* (2017) Detecting latitudinal and altitudinal expansion of invasive bamboo *Phyllostachys edulis* and *Phyllostachys bambusoides* (Poaceae) in Japan to project potential habitats under 1.5°C–4.0°C global warming. *Ecology and Evolution* **7**, 9848–9859.
- TANNER R, BRANQUART E, BRUNDU G *et al.* (2017) The prioritisation of a short list of alien plants for risk analysis within the framework of the Regulation (EU) No. 1143/2014. *NeoBiota*, **35**, 87–118.
- TELLER BJ, ZHANG R & SHEA K (2016) Seed release in a changing climate: initiation of movement increases spread of an invasive species under simulated climate warming. *Diversity and Distributions* **22**, 708–716.
- VACLAVIK T & MEENTEMEYER RK (2012) Equilibrium or not? Modelling potential distribution of invasive species in different stages of invasion *Diversity and Distributions* **18**, 73–83.
- WAN JZ, WANG CJ, TAN JF *et al.* (2017) Climatic niche divergence and habitat suitability of eight alien invasive

weeds in China under climate change. *Ecology and Evolution* **7**, 1541–1552.

WARREN DL & SEIFERT SN (2011) Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* **21**, 335–342.

WARREN DL, GLOR RE & TURELLI M (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* **62**, 2868–2883.

Appendix S1 Equilibrium estimation in France

Appendix S2 List of habitat variables used with Maxent

Appendix S3 Collinearity among explanatory variables

Appendix S4 Jackknife tests on the variables

Supporting Information

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

