



HAL
open science

Réseaux écologiques et connectivité du paysage

Céline Clauzel

► **To cite this version:**

Céline Clauzel. Réseaux écologiques et connectivité du paysage. Géographie. Université Paris 1 - Panthéon Sorbonne, 2021. tel-03480647

HAL Id: tel-03480647

<https://hal.science/tel-03480647v1>

Submitted on 14 Dec 2021

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.

Habilitation à Diriger des Recherches (HDR)

Soutenue publiquement le 30 novembre 2021

par

Céline Clauzel

Réseaux écologiques et connectivité du paysage

De la modélisation spatiale à la gestion de la biodiversité

Volume 1 : Volume scientifique inédit

Membres du Jury

CARRÉ Catherine, professeure, Université Paris 1

COHEN Marianne, professeure, Sorbonne Université

FOLTÊTE Jean-Christophe, professeur, Université de Franche-Comté

FRASCARIA-LACOSTE Nathalie, professeure, AgroParisTech

GODET Laurent, directeur de recherche, CNRS

HOUET Thomas, directeur de recherche, CNRS

LUQUE Sandra, directrice de recherche, INRAE

Garante

Rapportrice

Examineur

Examinatrice

Examineur

Rapporteur

Examinatrice

« Nos vérités sont provisoires, battues en brèche par les vérités de demain, elles s'embroussaillent de tant de faits contradictoires que le dernier mot du savoir est le doute. »

Jean-Henri Fabre
Souvenirs entomologiques
Livre VII (1900)

REMERCIEMENTS

Une année s'est écoulée entre les premières notes rédigées sur des bouts de papier et le point final de ces deux volumes d'HDR. L'année 2020-2021 favorisa contre toute attente l'isolement nécessaire à cet exercice introspectif et solitaire. Mais les douze années d'enseignement et de recherche qui viennent de s'écouler n'auraient pas été aussi enrichissantes sans les multiples rencontres, discussions et collaborations avec des collègues issus de disciplines diverses. Le croisement – et parfois la confrontation – des points de vue autour des concepts théoriques, des méthodes ou des finalités de la recherche ont contribué à nourrir mes réflexions et mes pratiques et sont pour moi l'essence même de notre métier.

Je remercie chaleureusement Laurent Simon qui a accepté dès le départ de jouer le rôle de garant et Catherine Carré d'avoir accepté de le remplacer au pied levé dans la dernière ligne droite. À tous les deux, je vous suis très reconnaissante pour votre bienveillance, votre soutien, vos relectures et vos suggestions malgré la saturation de vos emplois du temps. Un grand merci à Jean-Christophe Foltête pour sa participation au jury mais aussi et surtout pour les six années passées à ses côtés à discuter de « graphe » et, heureusement, de bien d'autres choses. Je remercie également Marianne Cohen, Nathalie Frascaria-Lacoste, Laurent Godet, Thomas Houet et Sandra Luque, qui ont spontanément accepté d'évaluer ce travail et de participer au jury.

Il m'est difficile de remercier individuellement chaque personne qui a contribué, d'une façon ou d'une autre, à mon parcours professionnel. Je pourrais citer uniquement les personnes « les plus importantes », mais où arrêter le curseur ? Pour souci de synthèse, mais aussi pour éviter d'oublier des personnes clés, j'ai organisé ces remerciements par « communautés » définies avec une part probable de subjectivité (Figure 1).

En premier lieu, un très grand merci à mes collègues et amis bisontins de l'UMR ThéMA. À leurs côtés, j'ai découvert une autre façon de faire ce métier, entre discussions intenses de travail et moments conviviaux autour d'un ~~point~~ pastis ou d'une soirée raclette. Je pense évidemment au collectif Graphab – toujours vivant – mais aussi aux autres membres de l'équipe Paysage avec qui j'ai partagé ce fameux couloir vert, aux collègues de l'équipe Ville (même celles et ceux expatriés à Dijon) et de l'équipe IT. Un grand merci aussi aux ingénieurs informatiques (qui exaucent presque tous nos vœux d'équipement et de développement), à la documentaliste (elle se reconnaîtra) et à l'équipe administrative, sans qui la recherche ne pourrait se faire... Je remercie également les collègues écologues du GDRI EHEDE avec qui j'ai partagé des instants mémorables en Chine. J'en retiendrais, entre beaucoup d'autres choses, les soupes de nouilles en guise de petit-déjeuner, les heures à crapahuter dans la forêt à la recherche des fèces du rhinopithèque de Biet, la diversité des paysages du Yunnan mais aussi toutes les rencontres humaines que nous avons faites depuis les hautes montagnes tibétaines jusqu'aux forêts tropicales de Xishuangbanna.

Un grand merci également aux collègues de l'Université de Paris qui m'ont accueillie avec bienveillance et ont rendu le retour parisien moins douloureux. À mon arrivée, j'ai rencontré une équipe pédagogique dynamique et très investie auprès des étudiants. La diversité de nos laboratoires

(Cessma, Géographie-Cités, Ladyss, LIED, Prodig) reflète la diversité des thématiques et des méthodes mobilisées dans nos recherches respectives, une richesse qui profite autant aux étudiants qu'à nous-mêmes. Après de longs mois d'enseignement à distance, vivement que les couloirs d'OdG se remplissent et que l'on puisse à nouveau discuter autour d'un café ! Un merci tout particulier à mes collègues du Ladyss du 7^{ème}, pour tous les projets pédagogiques et scientifiques mis en place autour de la biodiversité, pour les repas (et les gâteaux au chocolat !) partagés à Géotéca ou assis dans l'herbe et nos discussions sur l'art (ou non) de concilier travail et sortie d'école... Je n'oublie pas bien sûr les collègues du 8^{ème} et celles et ceux, toujours du Ladyss, mais rattachés aux universités Paris 1, Paris 8 et Nanterre. Merci enfin à l'équipe du LabEx Dynamite de m'avoir proposé d'intégrer le comité de direction. J'y ai découvert une autre facette de notre métier mêlant évaluation scientifique et arbitrages financiers mais aussi, fort heureusement, des projets de recherche passionnants.

Enfin, un immense merci à mon entourage, ma famille et mes amies pour leur présence et leur soutien. Le télétravail et la rédaction de l'HDR ont semblé moins difficiles sous le soleil de Provence ou de Balagne, merci pour l'accueil durant ces longues semaines d'été ! Merci à mon homme d'avoir été, bien malgré lui, présent toute cette année. Et enfin, un grand merci à mon fils pour sa bonne humeur et son calme qui ont rendu la tâche bien plus facile, et qui n'a pas hésité (avait-il le choix ?) à m'accompagner au bureau et parfois même en cours. Que ce subtil équilibre entre joie de vivre et mélancolie, sagesse et rébellion, timidité et volubilité, l'accompagne encore longtemps...

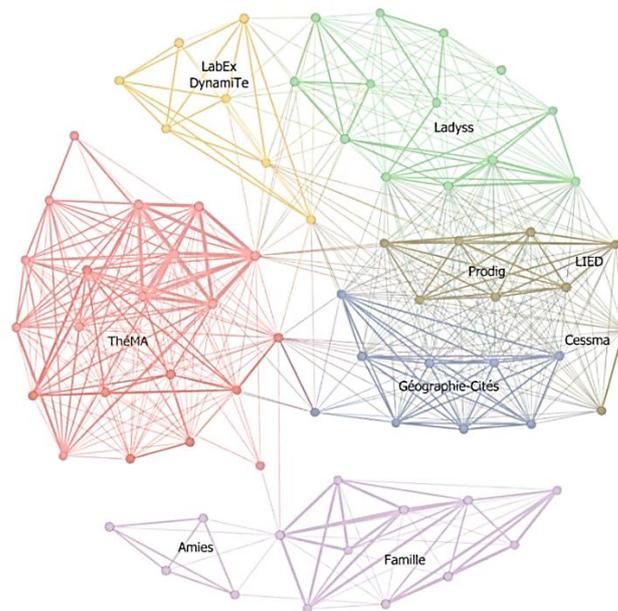


Figure 1 : Réseau des communautés de personnes à qui je dédie ces remerciements

Les nœuds du graphe représentent les individus. Les liens relient les individus rattachés, ou ayant été rattachés, à une même entité institutionnelle (université, laboratoire, équipe), hors sphère personnelle. L'épaisseur des liens traduit l'intensité de la relation : un lien reliant deux personnes d'une même université mais pas du même laboratoire a un poids de 1 ; un lien reliant deux personnes d'une même université et du même laboratoire a un poids de 2 ; etc. Les éléments du graphe sont positionnés selon l'algorithme de Fruchterman-Reingold qui cherche à minimiser et homogénéiser la longueur des liens, tout en favorisant une occupation optimale du cadre. Les couleurs renvoient aux classes obtenues par optimisation de la modularité, qui met en évidence des communautés se caractérisant par des relations plus denses que la moyenne.

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS	1
SOMMAIRE	3
INTRODUCTION GÉNÉRALE	5
PREMIÈRE PARTIE	13
CHAPITRE 1 – L'ÉCOLOGIE DU PAYSAGE, UNE APPROCHE INTERDISCIPLINAIRE	15
CHAPITRE 2 – DE LA MISE EN RÉSEAU À LA MODÉLISATION DES RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES	31
DEUXIÈME PARTIE	49
CHAPITRE 3 – ANALYSE MULTISCALEAIRE DE LA CONNECTIVITÉ	51
CHAPITRE 4 – ÉVALUER ET RÉDUIRE L'INCERTITUDE	77
CHAPITRE 5 – RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES ET PLANIFICATION TERRITORIALE	95
TROISIÈME PARTIE	127
CHAPITRE 6 – VERS UNE APPROCHE DYNAMIQUE ET INTÉGRÉE DES RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES	129
CHAPITRE 7 – VÉGÉTALISATION DES VILLES ET CONNECTIVITÉ INTRA-URBAINE	141
CONCLUSION GÉNÉRALE	163
BIBLIOGRAPHIE	165
TABLE DES FIGURES	179
TABLE DES MATIÈRES	183

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Ce dossier d'Habilitation à diriger des recherches (HDR) est constitué de deux volumes et suit les recommandations actuelles de la section 23 du Conseil National des Universités (CNU) et celles de l'école doctorale de Géographie de Paris. Le volume 1 « Volume scientifique inédit » décrit l'ancrage théorique et conceptuel de mes travaux de recherche, expose les principaux faits saillants et propose des perspectives de recherche pour les années à venir. Il correspond au « rapport de synthèse » demandé par l'école doctorale. Le volume 2 « Curriculum Vitae étendu » présente de manière factuelle mes activités d'enseignement, de recherche et de responsabilités collectives. Il contient également la liste exhaustive de mes publications ainsi qu'une sélection de douze articles qui ont constitué d'une manière ou d'une autre des étapes importantes dans mon parcours de recherche.

Itinéraire de recherche

Si mes activités de recherche ont toujours porté sur l'environnement et la protection de la biodiversité, elles ont fortement évolué au cours de ma carrière en fonction des rencontres et des collaborations. Durant mon DEA puis mes quatre années de doctorat (2004-2008) à l'université Paris Sorbonne (Paris IV), j'ai travaillé sur la gestion et la conservation de zones humides localisées au cœur des villes, à travers une approche comparative de deux terrains extrêmement différents : les hortillonnages d'Amiens et les *chinampas* de Xochimilco (Mexique). La thématique me fut proposée en début de DEA par Micheline Hotyat qui deviendra ensuite ma directrice de thèse. Le projet s'inscrivait dans un programme de recherche ECOS-Nord entre la France et le Mexique qui a financé mes missions de terrain sur chacun des deux sites, dont trois mois consécutifs à Mexico. J'y ai étudié les transformations de l'occupation du sol et des usages depuis le milieu du XX^e siècle à partir de photographies aériennes et d'images satellites, du dépouillement d'archives historiques et d'entretiens auprès des acteurs locaux. Ce travail a mis en évidence la multifonctionnalité de ces milieux et a souligné le rôle ambigu de la ville, à la fois génératrice de nuisances mais aussi lieu d'émergence d'une volonté de préserver ces milieux de nature.

En 2009, j'ai obtenu un poste de maître de conférences à l'université de Franche-Comté. J'y ai intégré le laboratoire THÉMA spécialisé dans la géographie quantitative et la modélisation spatiale et l'équipe « Paysage » démarrant un projet de recherche sur la modélisation spatiale des réseaux écologiques. Le projet financé par le programme ITTECOP¹ du ministère de l'écologie visait à développer et tester un protocole méthodologique pour évaluer et atténuer l'impact de la LGV Rhin-Rhône sur la connectivité des habitats. Il partait du constat que les études d'impact classiques étaient limitées à une zone proche du tracé des infrastructures de transport alors qu'un effet barrière pouvait

¹ Infrastructures de transports, territoires, écosystèmes et paysages

se produire à plus longue portée si les espèces étaient fortement dépendantes de leur réseau écologique.

Les travaux qui en ont découlé ont été réalisés dans un cadre collectif pluridisciplinaire, associant titulaires et doctorants en géographie, écologie et informatique. Ce collectif a été (et est toujours !) extrêmement enrichissant et fécond, en témoigne les nombreuses publications à partir de 2012 et le développement du logiciel Graphab¹. Nourris par des discussions quasi-quotidiennes sur le sujet, nous avons ensemble formalisé l'utilisation de la théorie des graphes pour modéliser de manière spatialement explicite les réseaux écologiques. À partir de cas d'étude diversifiés, nous nous sommes interrogés sur la manière d'améliorer la représentativité des modèles en intégrant à des niveaux variés la complexité du vivant. Parce que ce collectif même pluridisciplinaire est à dominante géographe, nous avons exploré la manière dont ces modélisations pouvaient contribuer à améliorer la prise en compte des réseaux écologiques dans l'aménagement du territoire.

Avec cette intégration dans le collectif Graphab, mes recherches se sont donc spécialisées à la fois thématiquement – dans la gestion et la conservation de la biodiversité par les réseaux écologiques – et méthodologiquement – avec un ancrage fort dans la modélisation spatiale. Le focus sur les réseaux écologiques m'a orientée vers l'écologie du paysage, une approche partagée par la géographie et l'écologie qui étudie les interactions entre les structures paysagères (composition et configuration du paysage) et les processus écologiques (ici les déplacements des organismes). Au sein du collectif, j'ai pris en charge le volet « rainette verte », une espèce inféodée aux mares, un habitat par nature fragmenté. Si ce cas d'application peut paraître anecdotique, les réflexions théoriques et méthodologiques qui en ont découlées ont finalement orienté l'ensemble de mes travaux : **Comment cartographier finement l'occupation du sol et concilier approche générique et spécificités locales ? Quelle place pour les acteurs de terrain dans la modélisation ? Comment intégrer la connectivité dans les actions de conservation ?** Ces travaux ont été l'occasion d'initier des collaborations avec une association naturaliste (Ligue pour la Protection des Oiseaux, LPO) en les intégrant dès la phase de conception du modèle. La démarche de co-construction a été une expérience mutuellement enrichissante permettant à la fois d'intégrer les spécificités locales du territoire qu'une approche générique aurait manqué et de produire des informations sur la structure régionale du réseau écologique difficile à appréhender uniquement par le terrain. L'implication des acteurs dans tout le cheminement de la recherche, depuis la construction du modèle jusqu'à l'utilisation opérationnelle des résultats, reste d'ailleurs un point central dans mes travaux.

À partir de 2013, j'ai intégré le Groupement de recherche international (GDRI) « Santé des écosystèmes et écologie des maladies environnementales » regroupant 21 laboratoires dans 8 pays, piloté par Patrick Giraudoux (UMR Chrono-Environnement). Dans ce cadre, nous avons monté un partenariat de recherche avec la *Yunnan University of Finance and Economics* et le *Department of Wildlife Management and Ecosystem Health* à Kunming en Chine sur l'apport de la modélisation spatiale pour la gestion de la faune sauvage. Deux axes thématiques ont émergé : i) la conservation du rhinopithèque de Biet (*Rhinopithecus bieti*), une espèce de primate endémique du Tibet et du Yunnan et ii) la réduction des conflits entre agriculteurs et éléphants sauvages dans le sud du Yunnan. Le premier axe a été l'occasion de tester la reproductibilité de la méthode des graphes paysagers dans un contexte géographique et politique très différent des terrains francs-comtois (cf. 3.2.3). Le second visait à modéliser le risque de survenue de conflits en croisant la localisation des différents types de cultures, les données d'observation des éléphants et les corridors potentiels de déplacement.

¹ Entre 2012 et 2021, le logiciel a été téléchargé plus de 7 000 fois, avec une croissance annuelle moyenne de +45 %. Les pays les plus représentés sont la France (45 %), la Chine (8 %) et les USA (5 %), puis viennent par ordre décroissant le Mexique, l'Italie, le Brésil, le Chili, l'Allemagne, le Royaume-Uni, la Colombie, le Canada (2 à 3 % chacun). 73 articles utilisant Graphab ont été publiés dans des revues internationales à comité de lecture depuis 2012 (source : G. Vuidel).

Les recherches effectuées en Chine ont été réalisées dans un cadre pluridisciplinaire et international associant géographes et écologues français et chinois, avec une forte implication des acteurs locaux (responsables politiques, chefs de village, forestiers, agriculteurs) aux intérêts parfois contradictoires. Faire de la recherche en Chine est éminemment sensible et l'intégration des acteurs dès le montage du projet a grandement facilité l'accès au terrain et aux données, tout en étant une précieuse source d'informations sur les spécificités locales des territoires étudiés. Enfin, ces recherches sont également étroitement imbriquées au volet formation puisque chaque mission de terrain s'accompagne de conférences universitaires et d'ateliers auprès des étudiants chinois.

En 2015, souhaitant me rapprocher de ma famille, j'ai candidaté sur un poste de MCF à l'université Paris Diderot dont le profil portait sur les questions de biodiversité. J'y ai intégré le Ladyss, laboratoire pluridisciplinaire spécialisé dans les dynamiques sociales et spatiales, ainsi que le département de géographie regroupant des collègues de différents laboratoires (Géographie-Cités, Prodig, Cessma, Lied). Au cours de la même période, le collectif Graphab, strictement bisontin à ses débuts, s'est éclaté géographiquement au fil des recrutements des anciens doctorants (M. Bourgeois à Lyon, Y. Sarhaoui à Bordeaux puis Paris, P. Tournant à Rennes). Les interactions sont donc forcément plus irrégulières, chacun ayant comme tout enseignant-chercheur, mille choses à faire dans son université et son laboratoire de rattachement. Malgré cet éloignement, nous avons souhaité maintenir ce collectif actif en organisant une fois par an un séminaire « en immersion », l'occasion de faire le point sur nos travaux respectifs, nos réflexions scientifiques et nos perspectives de recherche, mais aussi de construire des projets collectifs d'ampleur variée.

- Lors du séminaire de 2018 à Mazoires (Puy-de-Dôme), les discussions sur l'utilisation du logiciel Graphab dans la sphère opérationnelle et la confrontation de nos retours d'expérience respectifs ont fait émerger le besoin de rendre l'outil plus appropriable par les bureaux d'études et les collectivités. Nous avons rapidement écarté l'idée de construire un outil clé en main fonctionnant comme une boîte noire où l'utilisateur n'aurait plus qu'à cliquer sur un bouton pour obtenir « son » réseau écologique. En revanche, améliorer la passerelle entre les fonctionnalités de Graphab et les logiciels de systèmes d'information géographique (SIG) nous a semblé être un moyen de faciliter la prise en main du logiciel. De ces discussions puis d'un stage de Master en Informatique, est né un module d'extension¹ QGIS permettant d'utiliser les fonctionnalités de base du logiciel Graphab directement dans le logiciel de SIG.
- Au cours de ce même séminaire, nous avons identifié un manque de connaissances dans la littérature scientifique sur le couplage des modèles avec les données biologiques et avons souhaité réaliser une synthèse bibliographique (cf. 4.1). Durant quatre jours, nous avons travaillé à la formalisation des objectifs du projet, l'élaboration du protocole méthodologique et avons réparti les tâches à réaliser par chacun. Les mois suivants ont été consacrés à la sélection et la lecture des publications, la réalisation de la synthèse et la rédaction d'un article scientifique qui a été soumis à la revue *Landscape Ecology* en juillet 2019, soit tout juste un an après le séminaire (Foltête *et al.*, 2020).
- En 2019, lors du séminaire à Lagorce (Ardèche), les discussions collectives ont fait émerger un projet de plus grande ampleur sur la connectivité des zones protégées en France métropolitaine, baptisé ORIOLUS (*Ornithological Responses and Influence Of Land Use and Separation*). À partir des compétences de chacun, deux volets ont été élaborés : un volet « écologie » sur les relations potentielles entre connectivité du paysage et diversité spécifique des communautés d'oiseaux et un volet « acteurs/territoires » sur la cohérence entre le degré de protection des territoires et le degré de vulnérabilité des réseaux écologiques (cf. 6.2). Le projet étant non financé, chacun y participe ponctuellement en fonction des opportunités qui

¹ <https://plugins.qgis.org/plugins/graphab4qgis>

se présentent et nous faisons un bilan de nos avancées respectives lors de nos rencontres annuelles.

En parallèle du collectif Graphab, mon intégration au Ladyss en 2015 et les collaborations qui s'y sont tissées m'ont amené à me questionner sur les enjeux de transfert méthodologique des outils de modélisation vers le monde opérationnel. Le projet TRAMARE financé par la Région Ile-de-France (2019-2020) s'intéressait à la manière dont la connectivité du paysage pouvait être intégrée dans la planification territoriale (Chapitre 5). Les collaborations avec les acteurs privés et publics de la région Ile-de-France ont contribué à un recentrage géographique sur le milieu urbain dense qui implique la recherche d'innovations méthodologiques (très haute résolution spatiale ; connectivité verticale) et suscite des réflexions théoriques et conceptuelles sur la végétalisation en ville (Chapitre 7). Enfin, ma participation au comité de direction du *Master Espace et Milieux : territoires écologiques* et la collaboration avec des collègues spécialisés sur les questions de perception de la nature a contribué à faire émerger un projet de recherche sur la végétalisation des cours d'école associant un volet sur leurs contributions potentielles à la trame verte intra-urbaine et un volet sur la perception de la biodiversité par les enfants (cf. 7.2).

Positionnement scientifique en géographie de l'environnement

Mes recherches s'inscrivent dans une géographie de l'environnement tournée vers les interactions entre les sociétés humaines et les milieux biophysiques dans une approche multiscalaire (Arnould et Simon, 2007; Dufour et Lespez, 2020). Dans cette branche renouvelée de la géographie, les approches y sont diversifiées, tant dans les thématiques que dans les méthodologies (Arnould et Simon, 2018) : de l'esthétique environnementale (Blanc, 2008) à la géographie de la conservation (Mathevet et Godet, 2015a) en passant par l'écologie politique (Chartier et Rodary, 2016). Je reviendrai ici sur quelques points essentiels qui, je pense, caractérisent et structurent mes recherches, en les resituant dans un contexte théorique et conceptuel plus général.

Les interactions nature-société par le prisme de la biodiversité et de ses dynamiques

Il est aujourd'hui largement admis que les activités humaines participent à une transformation de plus en plus rapide et profonde de notre environnement. Les études scientifiques mesurant la hausse des températures, la fonte des glaciers ou encore le déclin massif de la biodiversité se succèdent inlassablement et font état d'une dégradation continue de notre planète. Si les effets délétères des activités humaines sur l'environnement ont assez tôt suscité des inquiétudes¹, la prise de conscience internationale sur la nécessité de protéger l'environnement a été un long processus jalonné d'une multitude de rencontres officielles, à la fois ambitieuses sur les objectifs affichés et décevantes sur leurs concrétisations (cf. 2.1.1).

La montée en puissance du concept de réseau écologique dans les politiques environnementales traduit un renouvellement des approches scientifiques de la conservation. L'approche historique reposait sur une vision statique, fondée sur la mise en réserve de zones naturelles isolées abritant des espèces et des milieux remarquables (Debray, 2011). Les espèces, souvent les plus menacées, étaient

¹ George Perkins Marsh (*Man and Nature*, 1864) remettait par exemple en cause le mythe des ressources naturelles inépuisables et affirmait que d'anciennes civilisations s'étaient effondrées à cause de la dégradation de leur environnement.

considérées comme des entités biologiques relativement fixes et indépendantes. Dans la lignée des travaux d'Eugène Odum (1971) qui ont marqué l'avènement de l'écologie comme discipline scientifique, la protection de l'environnement s'appuyait sur les principes d'autorégulation et d'équilibres naturels des écosystèmes qui tendait à exclure les activités humaines (Robert *et al.*, 2017). L'amélioration des connaissances scientifiques sur la dynamique des écosystèmes et l'écologie des perturbations, couplée au constat de l'incapacité des aires protégées à enrayer le déclin de la biodiversité, ont conduit à un changement majeur de paradigme dans les années 1990. La biodiversité ne s'appréhende plus comme une somme d'espèces menacées, mais comme un ensemble d'interactions entre ses différentes composantes qui évoluent dans le temps et dans l'espace.

Le changement de paradigme entre la conservation d'une biodiversité uniquement remarquable à celle d'une biodiversité ordinaire soulève de nombreuses questions. Alors que l'on peut étudier finement le comportement et les exigences écologiques de quelques espèces remarquables, il est impossible de le faire pour l'ensemble des espèces, ni pour toutes leurs interactions. Comment alors élaborer des politiques globales de conservation lorsque notre connaissance de la biodiversité et de ses dynamiques est non seulement partielle mais aussi potentiellement biaisée¹ ? Dans la mesure où les incertitudes autour du vivant sont majeures et durables en dépit du progrès des connaissances scientifiques, il apparaît important de promouvoir des stratégies de conservation plus flexibles qui reconnaissent ces inévitables zones d'ombre et puissent s'adapter à des évolutions non prévues. L'ouverture vers la biodiversité ordinaire invite également à intégrer les points de vue croisés d'un plus grand nombre d'acteurs (Mougenot, 2013) et à développer des liens plus étroits entre le développement économique, l'écologie et la société (Vimal *et al.*, 2012a). L'intégration des enjeux autour du changement global resitue la conservation des espèces et des habitats dans une perspective historique et dynamique. Le nouveau paradigme de conservation entend dépasser le périmètre « restreint » (au sens spatial mais aussi idéologique) des aires protégées et d'une biodiversité uniquement remarquable au profit d'une vision dynamique, intégrée et adaptative de la conservation à l'échelle des territoires. Les sciences de la conservation, d'abord focalisées sur les espèces et les gènes en raison de leur ancrage en écologie, intègrent désormais de nombreux champs disciplinaires pour explorer les enjeux écologiques, géographiques, sociaux, politiques, économiques ou encore philosophiques de la conservation de la biodiversité (Gauthier-Clerc *et al.*, 2014).

Mes recherches s'intègrent dans une géographie de l'environnement, et plus spécifiquement une géographie de la conservation (Mathevet et Godet, 2015) qui ambitionne de décloisonner la conservation de la biodiversité en dépassant les anciennes dichotomies (physique/humaine ; nature/culture ; sauvage/domestique ; remarquable/ordinaire ; préservation/conservation). En fonction des collaborations, j'ai pu travailler aussi bien dans des contextes peu anthropisés sur une biodiversité dite exceptionnelle en raison du statut emblématique des espèces (éléphant d'Asie, rhinopithèque de Biet) que dans des milieux au contraire très anthropisés comme les villes sur des espèces plus communes (rainette verte, chevreuil, etc.). D'un point de vue théorique, la géographie de la conservation pose le postulat d'une possible coexistence humain/non-humain, inspirée de l'écologie de la réconciliation initiée par Michael Rosenzweig au début des années 2000. Partant du principe qu'il est impossible de créer suffisamment d'aires protégées pour préserver la biodiversité à l'échelle de la planète, Rosenzweig (2003) milite pour imaginer de nouvelles manières de maintenir la biodiversité notamment ordinaire, en coexistence avec les populations humaines. La géographie de la conservation intègre, de manière peut être plus affirmée que la biologie de la conservation, une

¹ Les inventaires de la biodiversité se sont longtemps focalisés sur la biologie et l'écologie des espèces de grande taille au détriment des plus petites, plus difficiles à observer (insectes et surtout micro-organismes) et pourtant impliquées dans de nombreux processus indispensables à la vie (cycle du carbone, de l'azote, de l'oxygène, etc.). Les stratégies de conservation de la biodiversité sont donc fondées essentiellement sur les connaissances d'une partie limitée des espèces et certains s'interrogent sur leur efficacité pour les autres (Chevassus-Au-Louis, s. d.).

interdisciplinarité indispensable à la compréhension des enjeux de biodiversité à différentes échelles (Mathevet et Poulin, 2006). Les liens étroits avec les autres disciplines, en particulier l'écologie, mais également la sociologie, l'anthropologie ou encore l'économie, la prise en compte explicite de l'espace et des acteurs pour analyser la complexité des territoires, sont autant d'atouts de la géographie pour répondre aux enjeux de biodiversité.

Dans ce cadre (inter)disciplinaire, mes recherches s'appuient sur les méthodes et les outils de l'écologie du paysage, une approche partagée par la géographie et l'écologie, qui offre un cadre et une échelle appropriés pour mieux comprendre les interactions nature-société. L'angle privilégié, les réseaux écologiques et la connectivité, permet d'explorer de nombreuses questions qui se posent aujourd'hui plus globalement dans la mise en œuvre opérationnelle des politiques publiques en matière d'environnement : l'articulation des échelles dans les documents de planification, la gestion de l'incertitude et de la diversité des espèces, la coexistence de la faune sauvage et des activités humaines ou encore l'adaptation au changement climatique.

Les réseaux écologiques pour penser la conservation à l'échelle des territoires

Les nouveaux dispositifs pour penser la conservation à l'échelle des territoires et de manière intégrée s'appuient sur la reconnaissance des réseaux écologiques, constitués à la fois de zones protégées à des degrés divers et de corridors permettant aux espèces de se déplacer entre les habitats, notamment dans des paysages très fragmentés. Un réseau écologique renvoie ainsi à l'espace fonctionnel au sein duquel une espèce peut réaliser son cycle de vie. Il comprend à la fois les différents habitats qu'une espèce peut occuper au cours de sa vie et les milieux facilitant ses déplacements quotidiens, annuels ou intergénérationnels en fonction des processus écologiques sous-jacents. Les réseaux écologiques couvrent des échelles spatiales et temporelles variées en fonction des processus impliqués et ont un caractère fortement dynamique en lien avec l'adaptation des espèces aux perturbations locales et aux changements globaux.

De nombreux pays ont mis en œuvre des formes variées de législation en matière de réseaux écologiques afin de préserver et améliorer la connectivité. Si l'importance de celle-ci est reconnue comme essentielle pour la biodiversité – en témoigne la publication par l'UICN en 2020 de directives sur le sujet (Hilty *et al.*, 2020) – les approches visant à mesurer, maintenir et améliorer la connectivité y sont jugées « éparses et incohérentes ». Une meilleure formalisation des concepts de réseau écologique, de connectivité ou encore de corridor, qui recouvrent chacun des réalités variées selon les acteurs, est jugée indispensable pour mettre en œuvre une conservation efficace de la biodiversité. L'introduction dans les politiques publiques de concepts encore peu stabilisés en raison de leur conception récente et complexe, soulève de nombreuses difficultés pour leur mise en application opérationnelle et le suivi de leur efficacité (Mougenot et Melin, 2000; Vimal *et al.*, 2012a).

Aborder la conservation sous l'angle des réseaux écologiques implique une vision plus intégratrice des enjeux environnementaux en s'interrogeant par exemple sur l'articulation des échelles spatiales selon un principe d'emboîtement et de complémentarité. Les processus écologiques (alimentation, migration, dispersion, changement d'aire de répartition) et les déplacements qu'ils occasionnent débordent des limites administratives et impliquent une gestion coordonnée entre les territoires concernés, dans la perspective d'une « solidarité écologique » (Mathevet *et al.*, 2010; Vimal *et al.*, 2012). Il s'agit également de mettre en cohérence l'échelle spatiale des réseaux écologiques avec l'échelle de la planification territoriale. Identifiés à une certaine échelle (par exemple régionale en France), les réseaux écologiques ont vocation à être déclinés à des échelles infra- (documents d'urbanisme) et supra- (nationale, continentale) dans une logique d'emboîtement territorial des dispositifs. Or, ce changement d'échelle et l'articulation des différentes échelles entre elles ont rarement été anticipés et la variété des protocoles méthodologiques utilisés en limite fortement la

pertinence, comme c'est le cas pour la trame verte et bleue en France (Billon *et al.*, 2020; Cormier *et al.*, 2010).

Le focus sur les réseaux écologiques dans mes recherches est un choix assumé qui me paraît pertinent pour intégrer les territoires dans l'analyse des interactions nature-société. Mes recherches posent l'hypothèse que face à la complexité des concepts mobilisés (connectivité, fragmentation, hétérogénéité paysagère, etc.), l'objet « réseaux écologiques » peut faciliter l'intégration de la connectivité dans la planification. Je cherche ainsi à **comprendre comment les activités humaines, par les transformations paysagères qu'elles génèrent, modifient la fonctionnalité écologique des paysages en termes d'habitat et de support de déplacement pour les espèces**. Dans une perspective plus opérationnelle, je m'intéresse également à la **manière dont les acteurs du territoire s'approprient ou non les concepts de réseaux écologiques et de connectivité et comment ceux-ci se traduisent dans les documents de planification**. Enfin, dans la perspective d'une co-construction des savoirs scientifiques et locaux, je m'interroge sur les croisements entre les approches dites « strictement écologiques » et les approches participatives, et leur enrichissement mutuel. La compréhension des mécanismes qui ont guidé les choix de construction dans chacune des approches est instructive pour favoriser une co-construction qui puisse à la fois répondre aux enjeux de conservation de la biodiversité et de bien-être des citoyens, et s'inscrire durablement et efficacement dans la planification territoriale.

La modélisation spatiale comme méthode d'analyse privilégiée

Les interactions nature-société s'explorent par des méthodes et des outils variés en fonction de la sensibilité du chercheur et des objectifs de recherche. J'ai fait le choix, évidemment influencé par mon recrutement initial au laboratoire Thema, de placer la modélisation spatiale au cœur de mes recherches. Ce choix, toujours d'actualité, part du constat d'une difficulté à appréhender la complexité du vivant à la fois dans la compréhension des interactions et dans la retranscription spatiale de cette complexité : **comment représenter les habitats et les corridors des espèces lorsque celles-ci se déplacent sur des échelles temporelles et spatiales variées et emboîtées ? Comment prendre en compte la diversité du vivant et son inévitable incertitude dans les préconisations d'action pour la biodiversité ?** Mes recherches posent plusieurs hypothèses quant à la place de la modélisation.

- 1) Par ses capacités d'abstraction et de simulation, la modélisation spatiale peut aider à comprendre les interactions entre les structures paysagères et les déplacements des espèces et à améliorer la prise en compte de la connectivité du paysage dans la planification territoriale, le tout dans une perspective multiscalaire.
- 2) La complémentarité de la modélisation et de l'expertise terrain aboutit à une représentation plus fine des processus à l'œuvre, tout en permettant une reproductibilité des analyses indispensable à une démarche concertée de conservation de la biodiversité entre les territoires.

Représenter un réseau écologique sous forme d'un modèle schématisé permet d'analyser sa structure et son fonctionnement, d'évaluer son degré de résilience face aux perturbations, mais aussi de mieux comprendre les interactions entre les échelles spatiales et temporelles. La construction de scénarios permet de simuler et d'explorer les modifications dans la structure du réseau écologique, en lien avec les transformations paysagères. L'intérêt de l'approche prospective n'est pas tant de prédire et de déterminer ce que les acteurs doivent faire pour conserver la biodiversité, mais plutôt d'explorer des tendances, de donner des clés de compréhension et de fournir un appui à la prise de décision sur le terrain.

La modélisation spatiale est au centre de deux grands volets qui structurent mes recherches. Sur le volet théorique et conceptuel, je m'interroge sur **comment modéliser les réseaux écologiques en intégrant la complexité des structures paysagères et des processus écologiques**. En collaboration avec les membres du collectif Graphab ou avec des collègues extérieurs, j'ai contribué à des innovations méthodologiques pour intégrer l'emboîtement des échelles spatiales des déplacements (Chapitre 3.2.), dépasser la vision dichotomique du paysage (Chapitre 3.3) ou intégrer les données de terrain dans la modélisation (Chapitre 4.1).

Sur le volet opérationnel, je m'interroge sur **l'intérêt de la co-construction des modèles avec les acteurs pour faciliter l'appropriation des outils de modélisation ou, a minima, des résultats cartographiques**. Je pars en effet du postulat qu'une meilleure compréhension de ces méthodes et des outils dédiés inciteraient les décideurs à mieux intégrer les réseaux écologiques et la connectivité du paysage dans leurs projets d'aménagement. Dans le cadre du projet TRAMARE, j'ai pu explorer les difficultés – voire les blocages – pour mobiliser ces méthodes dans leurs pratiques de terrain. Des expériences de co-construction de modèles, notamment dans le cadre de la restauration d'habitat, ont d'ailleurs révélé le fort potentiel de cette démarche pour l'appropriation de la modélisation spatiale dans la sphère opérationnelle (Chapitre 5).

Plan du volume

Ce premier volume d'HDR est une synthèse non exhaustive des douze années de recherche menées comme maître de conférences dans deux laboratoires successifs. Plutôt que d'aborder ces travaux par ordre chronologique, aire d'étude ou programme de recherche, j'ai souhaité structurer ce texte autour de quelques points majeurs qui m'ont semblé être des questionnements récurrents dans ma carrière et qui réaffirment l'intérêt de la géographie pour la conservation de la biodiversité.

La première partie précise le cadre théorique et conceptuel sur lequel s'appuient mes travaux de recherche à la croisée de la géographie, de l'écologie et de l'aménagement. Si la géographie de l'environnement et plus particulièrement la géographie de la conservation, offre un cadre disciplinaire théorique, c'est vers l'écologie du paysage que je me suis tournée pour mobiliser les concepts, les théories et les méthodes pour analyser les interactions entre les structures paysagères et les déplacements des espèces. La seconde partie s'appuie sur les différentes recherches que j'ai menées structurées autour de trois grands points : 1) la prise en compte de la complexité du vivant et de l'articulation des échelles, 2) l'intérêt du couplage modélisation et expertise terrain pour évaluer et réduire l'incertitude, 3) l'apport de la modélisation spatiale pour la planification territoriale. Enfin, la troisième partie développe des perspectives de recherche qui s'appuient sur des projets émergents associant de manière plus affirmée la modélisation des réseaux écologiques à la gestion des territoires et croisant les enjeux écologiques avec les enjeux sociaux, politiques et économiques.

PREMIÈRE PARTIE

APPROCHES ET CONCEPTS

Introduction de la partie 1

Cette première partie a pour objectif de préciser le cadre théorique et conceptuel sur lequel s'appuient mes travaux de recherche. Ce cadre est celui de l'écologie du paysage, une approche interdisciplinaire croisant les théories, les concepts, les méthodes et les outils de la géographie et de l'écologie pour chercher à expliquer les interactions entre les structures paysagères et les processus écologiques à différentes échelles spatio-temporelles (Wiens *et al.*, 2006). Si historiquement cette approche était conduite dans les deux disciplines, force est de constater qu'aujourd'hui, elle est principalement mobilisée par les écologues. Il m'a semblé ainsi important de revenir sur les origines et les fondements de l'écologie du paysage pour réaffirmer la place des géographes dans ce champ de recherche (Chapitre 1.1).

Comme dans tout domaine, l'écologie du paysage s'est construite de manière progressive en s'appuyant sur un certain nombre de modèles théoriques et conceptuels qui ont évolué au cours du temps (Chapitre 1.2). La diversité des acceptions de termes-clés comme fragmentation, hétérogénéité ou encore connectivité engendre une grande confusion dans les processus étudiés et les échelles d'analyse, comme en témoigne les débats récurrents sur la fragmentation des habitats¹. Cette confusion nuit à la comparabilité des résultats produits par les études scientifiques ainsi qu'à l'appropriation de ces termes par les acteurs opérationnels. Je tenterai de clarifier cette terminologie en faisant le point sur les différentes acceptions des termes mobilisés dans mes recherches et préciser le sens que je retiens (Chapitre 1.3).

Le Chapitre 2 se focalise plus spécifiquement sur le concept central de mes recherches, les réseaux écologiques. Je reviendrai sur la manière dont la mise en réseau des milieux naturels s'est progressivement ancrée dans les politiques environnementales (Chapitre 2.1). Après avoir défini ce qu'était l'objet « réseau écologique » (Chapitre 2.2), je présenterai les différentes méthodes de modélisation des réseaux écologiques et de mesure de la connectivité, avec une description plus approfondie de la théorie des graphes que je mobilise dans mes recherches (Chapitre 2.3).

¹ Citons par exemple les articles successifs *Is habitat fragmentation good for biodiversity ?* de Fletcher *et al.* (2018) et la réponse *Is habitat fragmentation bad for biodiversity ?* de Fahrig *et al.* (2019) ; ou l'éditorial de la revue *Biological conservation* : *How does habitat fragmentation affect biodiversity? A controversial question at the core of conservation biology* (Miller-Rushing *et al.*, 2019).

Chapitre 1 – L'ÉCOLOGIE DU PAYSAGE, UNE APPROCHE INTERDISCIPLINAIRE

L'écologie est à la mode, le paysage aussi et, en partie du moins, ces deux engouements ne sont pas sans lien l'un avec l'autre : l'idée de protection d'un patrimoine, la référence au naturel [...] se retrouvent dans les deux cas.

Jean-Claude Wieber, 1981

De nombreux ouvrages¹ ont été publiés sur l'écologie du paysage depuis l'ouvrage fondateur de Richard Forman et Michel Godron en 1986. L'objectif ici n'est donc pas de faire une énième synthèse mais de rappeler les concepts et les théories sur lesquels se sont appuyées les recherches en écologie du paysage et notamment celles analysant les interactions entre les déplacements des organismes et les structures paysagères. L'écologie du paysage se caractérise par la reconnaissance du paysage comme une échelle adaptée à la compréhension des processus écologiques. Elle se focalise également sur les interactions entre les structures paysagères et les processus écologiques – plutôt que sur l'analyse séparée de ces deux objets – et appréhende le tout dans une perspective spatialement explicite (Wiens *et al.*, 2006).

1.1 Une construction progressive entre écologie et géographie

1.1.1. Les origines de l'écologie du paysage

Les racines de l'écologie du paysage s'ancrent dans les travaux d'Alexander von Humboldt au début du XIX^e siècle sur la distribution altitudinale et longitudinale de la végétation. Géographe naturaliste allemand, Humboldt délaisse la systématique, préférant saisir toutes les composantes d'un paysage dans une approche holistique pour comprendre cette répartition (Rougerie et Beroutchachvili, 1991). Ses travaux ont initié le développement des recherches sur les facteurs paysagers explicatifs de la distribution géographique des plantes et des animaux, qui est encore aujourd'hui un champ important de l'écologie du paysage. Les travaux d'Ernst Haeckel en 1866 sur l'écologie, ceux de Karl Möbius sur la biocénose (1877) ou encore ceux d'Arthur Georges Tansley sur le concept d'écosystème (1935), ont ensuite contribué à développer l'étude des interactions organisme-milieu. La plupart des travaux menés en écologie sur cette thématique se focalise

¹ De manière non exhaustive : Burel et Baudry (2003) *Landscape Ecology: Concepts, Methods, and Applications* ; Naveh et Lieberman (2013) *Landscape Ecology: Theory and Application* ; With (2019) *Essentials of Landscape Ecology*.

néanmoins sur les relations entre les êtres vivants, sans tenir compte de la dimension spatiale et englobante du paysage, ni des interactions avec les activités anthropiques.

Du côté de la géographie, à l'inverse, l'étude des interactions organisme-milieu intègre très tôt le paysage de manière explicite et le rôle de l'humain sur celui-ci. Les travaux russes et allemands de la *Landschaft geography* conduisent même à proposer un nouveau courant, la science du paysage (*Landschaftskunde*) dans laquelle le paysage est considéré comme l'« expression spatiale des structures réalisées dans la nature par le jeu de lois scientifiquement analysables » (Rougerie et Beroutchachvili, 1991). Pour Lev Berg (1913), le *Landschaft* (paysage) est « une communauté d'ordre supérieur regroupant des communautés d'organismes de plantes, d'animaux et occasionnellement d'humains, en interrelation avec les phénomènes inorganiques comme les formes de relief, l'eau ou les facteurs climatiques ». À partir de cette science du paysage, plusieurs approches se développent et l'une d'elles, dans la lignée des travaux de Humboldt, conservera une sensibilité particulière pour la végétation et donnera naissance à l'écologie du paysage.

La création du terme « écologie du paysage » (*Landschaftsökologie*) est attribuée au biogéographe allemand Carl Troll dans ses travaux parus en 1939¹. Il y étudie les interactions entre végétation et environnement à l'échelle des paysages grâce à l'exploitation de photographies aériennes. En 1971, il publie un article de positionnement dans laquelle il définit l'écologie du paysage comme « l'étude des principales relations causales entre les communautés vivantes et leur environnement dans une partie donnée du paysage » (Troll, 1971). Ces relations s'expriment régionalement dans un schéma de distribution défini (mosaïque paysagère, *pattern* paysager) et dans une régionalisation naturelle à différents ordres de grandeur. Durant la même période, plusieurs équipes de recherche soviétiques travaillent sur une approche systémique du paysage à travers les concepts successifs de « complexe naturel territorial », « géocomplexe », puis « géosystème » (Rougerie et Beroutchachvili, 1991).

Amené en France par Nicolas Beroutchachvili, le concept de géosystème est repris par Georges Bertrand à la fin des années 1960. À la différence de l'écosystème de Tansley qui est aspatial, le géosystème est « un concept territorial, une unité spatiale bien délimitée et analysée à une échelle donnée » (Beroutchachvili et Bertrand, 1978). Il inclue l'écosystème à proprement dit, c'est-à-dire les interactions entre les composants abiotiques et biotiques, mais aussi de manière plus large les interactions entre le milieu physique et les activités anthropiques. Alors que l'analyse écologique des écosystèmes se focalise sur les populations vivantes influencées par les éléments du milieu, l'analyse systémique du géosystème étudie les objets sans hiérarchie *a priori* en s'inscrivant à la fois dans un espace et dans une temporalité (Wieber, 1981). L'approche systémique du paysage, issue des travaux de recherches russes, allemands et français, s'articule ainsi autour de deux objectifs complémentaires :

- l'identification d'unités homogènes (appelées géosystèmes par Beroutchachvili et Bertrand, ou écorégions par Troll) en examinant la distribution spatiale des éléments paysagers à partir des photographies aériennes, une approche verticale au cœur de la géographie ;
- l'étude fonctionnelle des interrelations entre les composantes d'un site donné étudié comme un système écologique, une approche horizontale spécifique à l'écologie et la biologie.

Plutôt que de les séparer et les cloisonner, Carl Troll milite pour que l'écologie du paysage englobe ces deux objectifs simultanément grâce au rapprochement entre la géographie et l'écologie pour, à la fois détecter les unités écologiques, mais aussi comprendre leur fonctionnement.

Pendant toute cette période qui concerne essentiellement des travaux de chercheurs européens, le terme « écologie du paysage » est relativement absent de la littérature nord-américaine (Turner, 2005a). La discipline s'y diffuse à partir de 1980 sous l'impulsion de plusieurs écologues américains

¹ Troll, C. 1939. Luftbildplan und ökologische Bodenforschung (Aerial photography and ecological studies of the earth). Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde, Berlin: 241-298.

ayant participé à des colloques européens d'écologie du paysage. Paul Risser, James Karr et Richard Forman sont parmi les premiers à s'inscrire dans ce courant et à publier plusieurs ouvrages fondateurs, dont *Landscape ecology* coécrit par un américain (R. Forman) et un français (M. Godron). La diffusion de l'écologie du paysage à une échelle mondiale s'accélère ensuite avec la création de l'*International association of landscape ecology* (IALE) en 1982, puis de la revue *Landscape Ecology* en 1987. En France, l'écologie du paysage se diffuse dans les années 1990 grâce à Jacques Baudry et Françoise Burel après un séjour aux États-Unis. En Amérique du Nord, l'écologie du paysage est, à ses débuts, fortement tournée sur les interactions entre hétérogénéité paysagère et perturbations naturelles (feux de forêts) ou anthropiques (exploitation forestière).

Plusieurs auteurs (Farina, 1993; Turner, 2005b; Wu, 2013) ont souligné, parfois de manière caricaturale, les différences entre les approches européenne et nord-américaine. Dans le monde européen, où l'anthropisation des paysages est plus ancienne, l'écologie du paysage intègrerait une composante humaine forte avec des liens vers l'aménagement du territoire et les sciences sociales. À l'inverse, dans le monde nord-américain, elle serait plus orientée sur l'écologie classique et la compréhension des processus écologiques dans des milieux peu influencés par l'Homme. Bien que distinctes, ces deux approches complémentaires, aujourd'hui largement confondues, ont permis à l'écologie du paysage de se constituer comme une science globale, dynamique et intégrative (Farina, 2006; Naveh et Lieberman, 2013; Wu, 2013) autour de la compréhension des interactions entre les structures paysagères (*pattern*) et les processus écologiques (*process*) à différentes échelles.

1.1.2. Les principes fondateurs de l'écologie du paysage

Lorsque l'écologie du paysage naît officiellement dans les années 1980, elle se structure autour de trois principes fondamentaux qui vont en faire une discipline à la croisée de l'écologie, de la géographie et de l'aménagement (Forman et Godron, 1986).

Le premier principe est la reconnaissance du rôle de l'hétérogénéité paysagère dans les processus écologiques. La distribution spatiale des éléments du paysage (leur nature, leur forme et leur agencement spatial) forme des motifs qui se répètent plus ou moins régulièrement et de manière plus ou moins nette (Deconchat *et al.*, 2020). Ces motifs paysagers (ou *pattern* paysagers) sont en étroite interaction avec les processus écologiques, notamment les flux d'organismes animaux et végétaux (Wiens *et al.*, 2006). De nombreux travaux vont ainsi chercher à comprendre et quantifier les effets de l'hétérogénéité spatiale sur les organismes ou sur les perturbations et inversement, les effets de ces derniers sur l'hétérogénéité spatiale (Turner, 2005b). La question de l'échelle est centrale dans cette compréhension, le degré d'hétérogénéité du paysage ainsi que ses causes et ses conséquences pouvant varier en fonction de l'échelle considérée.

Le second principe est la reconnaissance du paysage comme un niveau hiérarchique supérieur permettant d'analyser les changements d'occupation du sol et leurs conséquences sur les processus écologiques et l'organisation des écosystèmes. Ce niveau d'organisation du vivant où des écosystèmes différents (forestiers, agricoles, aquatiques, etc.) sont en interaction permanente correspond à des espaces plus étendus que ceux habituellement considérés en écologie. Néanmoins, il ne s'agit pas d'imposer une échelle idéale supposée convenir *a priori* à tous les problèmes, mais plutôt d'identifier au cas par cas l'échelle qui s'applique le mieux au problème étudié, sans oublier les relations de cette échelle avec les autres (With, 2019). L'échelle du paysage a également l'avantage de permettre à différents acteurs (scientifiques de diverses disciplines, aménageurs, architectes, gestionnaires, etc.) de dialoguer autour d'un objet commun, le paysage étant un terme générique autour duquel différents points de vue peuvent se croiser sur des enjeux multidisciplinaires.

Enfin, le troisième principe est la prise en compte explicite de l'anthropisation des territoires, les facteurs humains influençant fortement l'organisation du paysage et son hétérogénéité à diverses échelles. On estime que 75 % de la surface de la planète est aujourd'hui affectée par les activités

humaines, dont la moitié par les activités agricoles (Venter *et al.*, 2016). Cette empreinte environnementale considérable, qui s'est amplifiée rapidement à partir du milieu du XX^e siècle, a conduit certains scientifiques à qualifier notre époque d'anthropocène pour désigner cette nouvelle période géologique où les activités humaines transforment la planète entière et où leurs traces se retrouveront probablement dans les sédiments pendant des millions d'années (Zalasiewicz *et al.*, 2011). Les effets des activités humaines sur la composition et la configuration du paysage, sur la connectivité et sur la distribution des espèces sont au cœur des études en écologie du paysage. Il s'agit non seulement d'analyser les effets – *a priori* négatifs – de l'artificialisation des sols, mais aussi les effets des actions de conservation comme la restauration d'habitat ou de corridors.

Héritée de la « science du paysage » dont Georges Bertrand (1972) disait qu'elle était une « science diagonale » à la charnière de l'écologie et de la géographie, l'écologie du paysage a participé au renouvellement de l'étude des interactions organisme-milieu qui a pendant longtemps été l'apanage d'une écologie des écosystèmes focalisée sur les flux de matière et d'énergie (Odum, 1953). L'approche spatialement explicite, l'échelle paysagère englobante, le recours à la vue zénithale, la prise en compte des perturbations naturelles et anthropiques ont facilité l'appropriation de l'écologie du paysage par les géographes. Néanmoins, de nombreux auteurs considèrent encore aujourd'hui l'écologie du paysage comme une sous-discipline de l'écologie au risque de la réduire à une branche cloisonnée de la discipline. Je pense au contraire qu'elle doit être considérée comme un véritable champ de recherche interdisciplinaire croisant les théories, les concepts, les méthodes et les outils de l'écologie et de la géographie pour chercher à expliquer les relations entre les structures paysagères et les processus écologiques à différentes échelles spatio-temporelles. Certains auteurs (Naveh et Lieberman, 2013; Risser *et al.*, 1984) vont même au-delà en considérant que l'écologie du paysage s'appuie également sur la sociologie, l'anthropologie ou encore l'architecture, des disciplines se retrouvant autour d'un objet commun et partagé, le paysage.

1.2. Les modèles théoriques fondateurs

L'écologie du paysage s'est appuyée sur un certain nombre de théories qui ont permis de constituer un corpus solide de concepts pour analyser les relations entre les structures paysagères et les processus écologiques.

1.2.1. Le paysage vu comme un système

Il serait difficile de faire l'impasse sur la notion de « paysage », le terme étant au cœur de l'approche mobilisée dans mes recherches. Dans le même temps, il serait tout aussi difficile d'en faire un historique complet avec ses nombreuses acceptions, tant les recherches sur cet objet ont été multiples et variées en géographie, mais aussi dans d'autres disciplines comme l'agronomie, l'architecture ou encore l'archéologie. J'ai donc choisi de revenir uniquement sur quelques points qui ont ponctué les recherches sur le paysage en France et qui me semblent aussi caractéristiques des recherches en écologie du paysage.

Défini comme une « partie de pays que la vue présente à un observateur » (Le Robert), le paysage « est présent à la fois dans le champ de l'opérationnel, de la recherche, de l'enseignement, et à des échelles diverses, du local à l'international » (Luginbühl, 2007). En géographie, il a longtemps été étudié au travers de deux approches opposées et longtemps hermétiques l'une et l'autre, reflétant les clivages entre géographie humaine et géographie physique. La première approche, subjective et idéelle, considère le paysage comme une production de l'art, un lieu d'expériences sensibles, esthétiques et émotionnelles, qui relève du culturel (Francaschi-Zaharia, 2020). La seconde approche se veut objective et matérielle en assimilant le paysage à l'étendue physique de la surface terrestre. L'humain est intégré comme facteur de transformation de cette étendue physique mais les aspects

culturels y sont complètement évacués. Les composantes abiotiques, biotiques et anthropiques du paysage ont longtemps été étudiées de manière assez cloisonnées entre les différents courants de la géographie physique (climatologie, géomorphologie, botanique, etc.). Il faut attendre les travaux de Georges Bertrand et le concept de géosystème pour que le paysage soit abordé d'un point de vue systémique, mais toujours matériel.

C'est à partir des années 1990 que plusieurs chercheurs tentent de conceptualiser le paysage selon une logique de système permettant de réunifier les approches objectives et subjectives. Cette démarche intégratrice de l'étude des paysages émerge en réponse à plusieurs besoins conjoints : la nécessité de comprendre le fonctionnement des écosystèmes pour répondre aux préoccupations écologiques, la prise en compte de l'espace comme bien économique de plus en plus rare, et la reconnaissance du paysage comme un bien culturel et patrimonial (Brossard et Wieber, 1980). Le paysage devient ainsi un objet d'étude scientifique complexe, constitué de systèmes à la fois sociaux et écologiques (Deconchat *et al.*, 2020). Dans cette perspective, Georges Bertrand développe un concept plus intégrateur, le « système GTP : Géosystème, Territoire et Paysage », dans lequel le paysage représente la dimension socio-culturelle de l'espace géographique étudié (Bertrand et Bertrand, 2002). Thierry Brossard et Jean-Claude Wieber développent le concept de paysage visible pour tenter de réunifier les différentes approches du paysage. Leur schéma conceptuel est conçu comme un système global constitué de trois sous-systèmes reliés par de multiples interactions : un système « producteurs », correspondant au géosystème de Bertrand ; un système « utilisateurs » renvoyant aux différents acteurs observant et percevant le paysage ; et entre les deux un système intermédiaire « paysage visible » correspondant à la transformation des objets en une infinité d'images (Brossard et Wieber, 1980).

Le paysage abordé par l'écologie du paysage dans ses premiers développements pouvait s'apparenter au géosystème de Bertrand avec des études orientées sur la compréhension des interactions entre les structures paysagères et les processus écologiques. Aujourd'hui, tout en conservant ses principes fondateurs, l'écologie du paysage intègre de manière plus affirmée l'humain, à la fois par son rôle sur les transformations du paysage, mais aussi de plus en plus sur les aspects de politiques publiques et de représentation, en lien avec l'aménagement du territoire et la conservation de la biodiversité (Luginbühl, 2007; With, 2019).

1.2.2. L'organisation hiérarchique des systèmes

La théorie de la hiérarchie est un cadre conceptuel considéré comme pertinent pour traiter des différentes échelles spatiales et temporelles auxquelles se produisent les interactions entre les structures paysagères et les processus écologiques. Elle établit que les interactions à l'intérieur des composantes d'un système peuvent être ordonnées hiérarchiquement en fonction de leur fréquence, leur vitesse et de la force de leurs interactions, mettant ainsi en évidence des niveaux hiérarchisés d'organisation (Allen et Starr, 2017). Les niveaux inférieurs sont caractérisés par des dynamiques fréquentes et rapides, au sein desquelles les interactions entre les éléments sont fortes, alors que les niveaux supérieurs correspondent à des dynamiques moins fréquentes, plus lentes et des interactions faibles. Ces niveaux d'organisation sont emboîtés et peuvent interagir sans qu'il y ait obligatoirement des relations d'influence ou de contrôle entre eux.

Appliquée à l'écologie du paysage (O'Neill *et al.*, 1986), la théorie de la hiérarchie repose sur l'idée que le paysage est un système hiérarchisé qui peut être subdivisé en niveaux d'organisation inférieurs (écosystèmes, communautés, populations, organismes) et intégré dans une succession de niveaux supérieurs (régions, biomes, continents, biosphère). Par exemple, la végétation observée à l'échelle d'un biome se modifie lentement, contrairement à une communauté de plantes dans un jardin, susceptible de changer plusieurs fois en une année. Concernant les déplacements d'animaux, un changement d'aire de répartition d'une espèce sous l'effet du changement climatique se déroule sur un temps long, alors que les déplacements pour la recherche de nourriture s'effectuent sur un temps

court. Ces niveaux doivent être étudiés de manière intégrée pour comprendre les mécanismes sous-jacents d'un processus écologique. Par exemple, la dispersion d'une espèce ne peut être comprise simplement en étudiant l'individu, mais doit être mise en relation avec les dynamiques de population à une échelle plus large.

La mobilisation de la théorie de la hiérarchie en écologie du paysage permet non seulement d'analyser les relations entre structures paysagères et processus écologiques en tenant compte des différentes échelles d'influence, mais également d'extrapoler les données à une échelle différente de l'échelle d'observation. Traditionnellement la plupart des études en écologie sont réalisées à des échelles spatiales fines et un laps de temps court. Or, les prédictions sur les conséquences écologiques à long terme des activités humaines sont de plus en plus sollicitées (With, 2019). Inversement, analyser un système à une échelle macro pour en déduire les structures paysagères et les processus écologiques à une échelle locale est instructif. Ce passage d'une échelle macro à une échelle micro est par exemple utilisé dans les modèles de distribution d'espèces réalisés à l'aide de données collectées à une échelle large pour prédire l'occurrence à une échelle fine en les couplant avec des données environnementales locales (Keil *et al.*, 2013). Néanmoins, les interactions entre les structures paysagères et les processus écologiques ne se comportent pas toujours de façon linéaire en fonction de l'échelle. Un champ de recherche de l'écologie du paysage consiste ainsi à explorer ces effets d'échelle et à identifier les seuils au-delà desquels les réponses sont modifiées. Un exemple classique est l'étude de l'effet de la fragmentation paysagère sur la distribution et le mouvement des individus, et la détection des seuils de perturbation au-delà desquels une population décline en raison du manque d'habitat et/ou de difficultés à se déplacer.

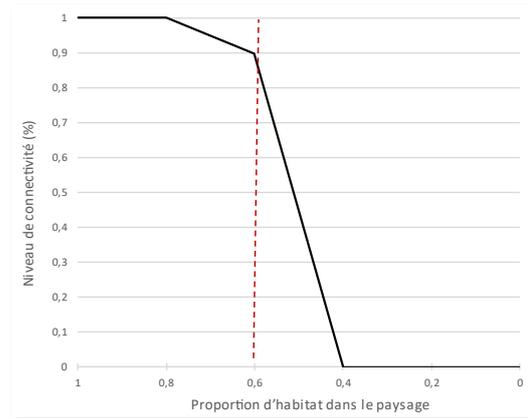
1.2.3. Hétérogénéité paysagère et connectivité : la théorie de la percolation

La théorie de la percolation a été initialement formalisée pour comprendre la propagation des fluides dans un milieu aléatoire. Elle permet d'explorer les interactions entre les structures spatiales et la connectivité et détecter les seuils critiques au-delà desquels les fluides (par exemple un pathogène ou un feu de forêt) ne sont plus cantonnés à quelques clusters isolés mais se diffusent à l'ensemble du milieu. En écologie du paysage, la théorie de la percolation permet d'étudier la manière dont les flux biologiques (organismes, populations, gènes) circulent entre les habitats à travers le paysage, celui-ci étant considéré comme un milieu plus ou moins poreux. L'un des enjeux est d'identifier les seuils critiques de connectivité (aussi appelé seuil de percolation), c'est-à-dire le seuil de quantité d'habitat où le paysage devient déconnecté et ne permet plus la diffusion des flux biologiques.

Il n'existe évidemment aucun seuil générique valable pour tous les paysages et toutes les espèces. Les seuils varient en fonction de l'arrangement spatial des taches d'habitat et de la configuration de la perte d'habitat (plusieurs petites surfaces dispersées ou une grande surface compacte). Les modèles qui s'appuient sur la théorie de la percolation permettent, à partir d'hypothèses sur la répartition de l'habitat et le déplacement des espèces, de prédire comment des modifications dans la structure du paysage peuvent affecter les flux biologiques. D'un point de vue théorique, ils ont notamment montré que de petites variations dans la proportion d'habitat pouvaient provoquer des changements brutaux de connectivité (Décamps et Décamps, 2007) (Figure 1.1).

Figure 1.1. Évolution du niveau de connectivité en fonction de la proportion d'habitat dans le paysage et détection de seuil critique (With, 2019)

En considérant une distribution aléatoire de l'habitat dans le paysage, la Figure 1.1 illustre l'effet contrasté qu'une faible perte d'habitat peut avoir sur la connectivité en fonction de la proportion initiale d'habitat. Lorsque l'ensemble du paysage est habitat (valeur 1), une petite perte n'a théoriquement pas d'effet sur la connectivité. Néanmoins, lorsque la quantité d'habitat s'approche du seuil de percolation (ligne rouge), la connectivité diminue brutalement et, à ce stade, une très faible perte d'habitat peut entraîner une déconnexion complète du paysage.



Explorer les relations et les seuils critiques entre quantité d'habitat et connectivité apporte des éléments sur les possibilités de mouvement des organismes à travers le paysage. Néanmoins, ces possibilités sont hautement dépendantes du comportement des espèces et de leur capacité de déplacement. En outre, s'intéresser uniquement aux mouvements peut sembler vain si la population ciblée n'est pas viable. Pour mieux comprendre la manière dont la persistance des populations animales et végétales est affectée par l'hétérogénéité paysagère et ses variations, plusieurs modèles théoriques de dynamiques de population ont été élaborés.

1.2.4. Paramètres spatiaux et dynamiques de population

Les modèles de dynamiques de population cherchent à explorer les relations entre les structures paysagères (notamment la configuration de l'habitat) et les dynamiques démographiques des populations. L'objectif est d'apporter des informations sur la capacité d'une population à être viable sur le long terme face aux modifications de son habitat. Les dynamiques de population correspondent aux changements dans la taille d'une population entre deux périodes, c'est-à-dire l'écart entre le taux de natalité et le taux de mortalité, ainsi qu'entre le taux d'immigration (l'arrivée de nouveaux individus dans un habitat par le biais de la dispersion) et le taux d'émigration (le départ des individus d'un habitat). Ces différents processus varient en fonction des caractéristiques démographiques de la population (structure par âge, ratio mâle/femelle, etc.) et de paramètres spatiaux décrivant le paysage et les taches d'habitat. L'un des premiers modèles de dynamiques de population à avoir été élaboré est la théorie biogéographique des îles qui a profondément marqué les recherches en biologie de la conservation et même orienté les politiques de conservation en proposant un modèle générique expliquant la richesse spécifique d'une île par sa taille et son isolement.

La théorie biogéographique des îles

Élaborée par Robert MacArthur et Edward Wilson dans les années 1960, cette théorie postule que le nombre d'espèces sur une île résulte d'un équilibre dynamique entre un processus d'immigration d'individus et un processus d'extinction des populations. Ces deux processus et donc leur résultat (la richesse spécifique) dépendent de paramètres spatiaux : la surface de l'île qui influe sur la quantité de ressources disponibles et la compétition entre les espèces ; sa distance au continent qui joue sur la probabilité d'atteindre l'île avec succès. Le taux d'extinction est plus faible lorsque la taille de l'île est importante en raison d'une pression moindre sur les ressources, la richesse spécifique de l'île A est donc plus grande que celle de l'île B (Figure 1.2, gauche). Le taux d'immigration est fort lorsque la distance entre l'île et le continent est faible, en raison de la proximité qui facilite le succès de la

dispersion. À surface équivalente, la richesse spécifique de l'île A est donc plus forte que celle de l'île C.

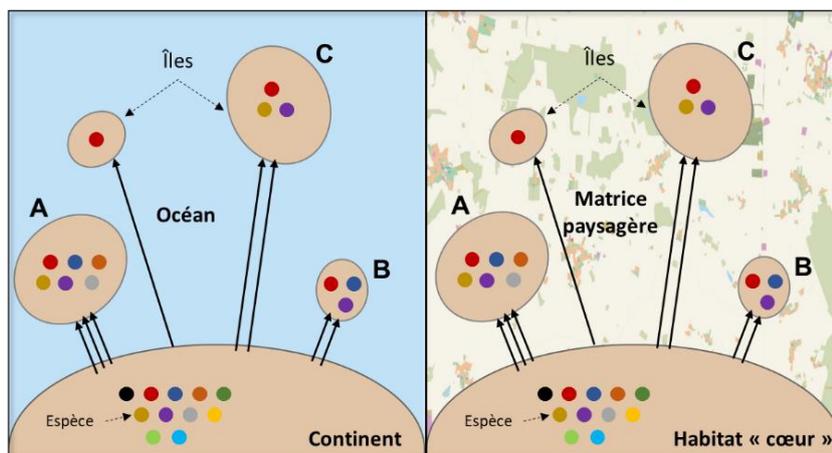


Figure 1.2. Modèle de la théorie biogéographique des îles et transposition aux milieux terrestres (repris de Paul Savary)

Cette théorie, construite à partir de données sur l'avifaune, rencontre un grand succès dans la communauté scientifique, avant d'être largement critiquée en raison de sa simplification extrême (Guyot-Téphany, 2020). En considérant toutes les îles de manière homogène et identique et toutes les espèces sur le même pied d'égalité, la théorie est souvent contredite par la réalité observée. Si la taille des îles et leur distance au continent influence la richesse spécifique, d'autres facteurs sont tout aussi importants comme la structure de l'habitat, l'hétérogénéité paysagère ou encore les interactions entre espèces. Malgré ces limites, la théorie biogéographique des îles a fourni un modèle général à partir duquel il est possible d'explorer les relations entre les structures paysagères et les dynamiques de population. Son intérêt va bien au-delà du milieu insulaire et s'applique à de nombreuses situations où la fragmentation du milieu crée des habitats isolés, répartis au sein d'une matrice non favorable jouant le même rôle d'isolant que la mer (Figure 1.2, droite) : des bosquets au milieu d'une plaine agricole, des clairières dans une forêt ou encore des jardins insérés dans un tissu urbain dense (Blondel, 1979).

La théorie des métapopulations

Pour analyser la dynamique des populations dans les milieux terrestres fragmentés, la théorie biogéographique des îles a été adaptée et a contribué à la formalisation de plusieurs autres modèles. Richard Levins (1969) élabore la théorie des métapopulations, dans laquelle une métapopulation est définie comme un ensemble de populations d'une même espèce, en équilibre dynamique, réparties dans l'espace et connectées les unes aux autres par des échanges plus ou moins réguliers et importants d'individus (Figure 1.3a). Si cette théorie repose sur le même principe d'équilibre entre immigration et extinction, une différence fondamentale se fait sur l'organisation des populations. Dans la théorie biogéographique des îles, le continent est la source principale d'immigration et l'extinction y est inexistante, seules les populations sur les îles sont concernées par les deux processus (modèle continent-île ou cœur-satellite). Dans le modèle de Levins, il n'y a pas de continent et donc de source principale, toutes les populations locales constituant la métapopulation sont soumises aux deux processus et peuvent donc se comporter alternativement comme « source » ou « puits » (Décamps et Décamps, 2007).

Même si des travaux précédents avaient déjà étudié les dynamiques d'immigration et d'extinction locales, Levins va plus loin en distinguant les dynamiques d'une seule population et celles de l'ensemble des populations locales. Il intègre également une nouvelle variable, la proportion

d'habitat occupée par l'espèce à un instant t . Si des populations locales peuvent s'éteindre, les taches d'habitat peuvent être recolonisées par des individus issus d'autres populations. La persistance d'une métapopulation est donc dépendante des dynamiques d'extinction et de colonisation à l'échelle de l'ensemble des populations locales (With, 2019). Levins a élaboré cette théorie, non pas dans le cadre de la conservation d'une espèce, mais au contraire d'une régulation des populations d'un insecte ravageur de cultures. Son hypothèse était que la disparition d'une population locale dans un habitat donné ne suffisait pas à enrayer la propagation de l'espèce, car une nouvelle population pouvait rapidement apparaître dans cet habitat grâce aux individus se dispersant depuis les populations voisines. Pour être efficace, la régulation devait donc cibler l'ensemble des populations en interaction par les mouvements de dispersion, niveau d'intégration qu'il a appelé métapopulation (Gauthier-Clerc *et al.*, 2014).

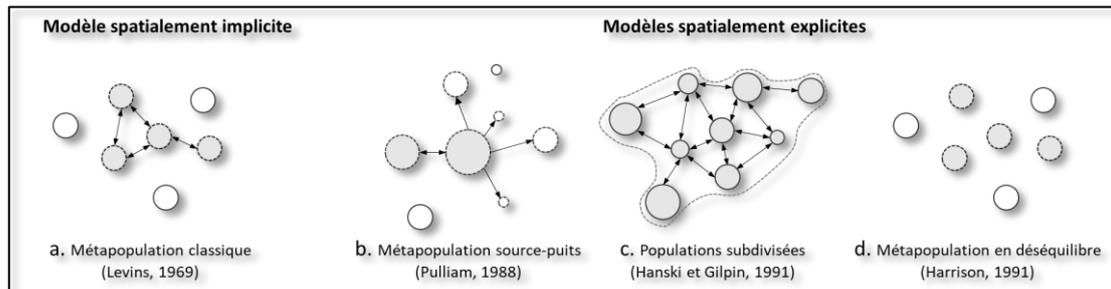


Figure 1.3. Différents modèles de métapopulation

Les cercles représentent les habitats (gris : occupés ; blancs : vacants (absence de flèches) ou puits (présence de flèches). Les lignes en pointillé représentent les limites d'une population.

Dans la théorie formulée par Levins, les populations locales sont considérées comme identiques et contribuent de manière équivalente au nombre total d'individus dispersants. Les effets de la structure du paysage sur les dynamiques d'immigration-extinction ne sont pas pris en compte. Son modèle est spatialement implicite, l'espace n'est pas considéré et chaque habitat a la même probabilité d'être colonisé quelle que soit sa localisation. Or, la majorité des études empiriques montre que le succès de la dispersion est influencé par la distance entre l'habitat de départ et l'habitat d'arrivée (Gauthier-Clerc *et al.*, 2014). Dans le modèle de Levins, la taille d'une métapopulation est également strictement équivalente au nombre d'habitat occupé par l'espèce. Cela pose un problème d'interprétation des dynamiques des populations au regard de la configuration du paysage. Une métapopulation peut être petite parce qu'il y a peu d'habitat dans le paysage, ou parce que seule une fraction limitée d'habitat est occupée par l'espèce malgré un nombre élevé de fragments. Cette théorie n'apparaît donc pas complètement adaptée lorsqu'une métapopulation est présente dans des habitats de taille variée (Hanski et Gilpin, 1991). Néanmoins, en dépit de cette simplification, l'organisation en métapopulation a pu être observée chez certaines espèces de papillons (Hanski *et al.*, 1995).

Parce que la taille et la localisation de l'habitat peuvent jouer sur les dynamiques d'immigration et d'extinctions locales, des modèles de métapopulation spatialement explicites ont été élaborés à partir du modèle de Levins. C'est par exemple le cas du modèle démographique « source-puits » (Figure 1.3b, Pulliam, 1988), dans lequel la métapopulation est constituée d'une population « source » où le nombre de naissances est supérieur à celui des décès et d'une ou plusieurs populations « puits » au sein de laquelle la natalité ne permet pas de compenser la mortalité. Alors que dans le modèle « continent-île » dont il s'inspire, les habitats « source » et « puits » se distinguent par leur taille, Ronald Pulliam les distingue ici par leur qualité, certains habitats devenant inadaptés à la reproduction et la viabilité de la population. Le modèle « source-puits » intègre ainsi les effets de la qualité et de la proximité des taches d'habitat sur les probabilités d'immigration et d'extinction en s'appuyant sur le modèle de fonction d'incidence élaboré par Hanski (1994) à partir de données terrain. Selon le même principe d'équilibre théorique que dans le modèle

biogéographique des îles, les extinctions affectent la distribution des populations locales mais pas la persistance de la métapopulation, puisque la population « source » n'est pas soumise au risque d'extinction. Hanski et Gilpin (1991) proposent également un modèle de populations subdivisées (*patchy population*) caractérisé par un taux élevé de dispersion qui permet une colonisation de tous les habitats et une interaction continue entre eux, ce qui limite la probabilité d'une extinction locale (Figure 1.3c). Ce type de fonctionnement a été retrouvé chez certaines espèces d'insectes inféodées à des habitats transitoires ou éphémères (bois mort, fruits en décomposition, flaques d'eau). Enfin, les extinctions locales de populations peuvent parfois s'inscrire dans un déclin régional de l'espèce lié à la perte et la fragmentation de son habitat. Une métapopulation peut donc être en déséquilibre lorsque la dispersion et la colonisation des habitats vacants ne suffisent plus à contrebalancer les extinctions locales (Figure 1.3d).

Implications pour la conservation de la biodiversité

Le concept de métapopulation est un de ceux qui a reçu le plus d'attention et suscité de nombreuses recherches théoriques et empiriques (Hanski et Gilpin, 1991). Néanmoins, parce que beaucoup d'espèces ont des populations dispersées spatialement en raison de la fragmentation du paysage, certaines études ont pu considérer que ce concept pouvait être le modèle général de dynamiques spatiales des populations et servir de référence pour la conservation des espèces menacées (With, 2019). Or, toutes les espèces ne fonctionnent pas en métapopulation. Cette confusion est probablement liée à l'échelle prise en compte, les populations étant souvent dispersées spatialement à une échelle locale, mais pas forcément aux échelles supérieures. Si les modèles de métapopulation ne s'appliquent pas à toutes les espèces, ils restent néanmoins très utiles pour explorer les liens entre les structures spatiales et les dynamiques démographiques et détecter les seuils de colonisation en-dessous desquels une métapopulation entame un processus d'extinction. Ce processus peut d'ailleurs être relativement long au point que la présence d'une espèce peut parfois être observée dans des milieux devenus inadaptés en raison de la réduction de son habitat (Hanski et Ovaskainen, 2000).

La théorie biogéographique des îles et les théories suivantes ont joué un rôle considérable dans la conservation de la biodiversité en orientant la conception des aires protégées. Elles ont apporté des connaissances fondamentales dans la problématique SLOSS (*Single Large Or Several Small*) en soulignant l'importance de la superficie d'habitat et de leur degré de proximité sur la distribution des espèces (Blondel, 1995). À surface d'habitat égale, une aire protégée compacte et d'un seul tenant est considérée comme plus efficace qu'une forme linéaire ou que plusieurs petites aires protégées proches (Figure 1.4, a et b), en raison de la quantité de ressources disponibles et d'une minoration des effets de lisières. Dans le cas de plusieurs aires protégées, la distance entre elles doit être la plus courte et la moins coûteuse possible afin de favoriser les échanges (Figure 1.4, c et d).

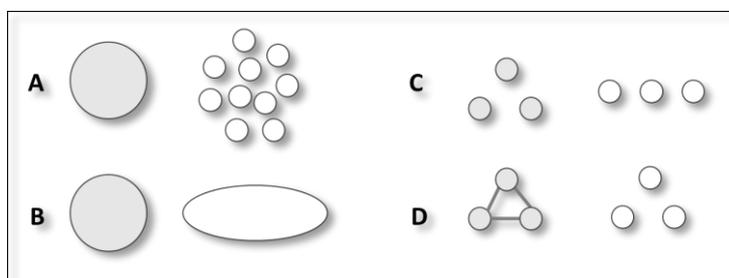


Figure 1.4. Stratégie de définition des aires protégées fondée sur les principes de la théorie biogéographique des îles.

Dans chacun des quatre cas et à surface égale, la configuration grise est théoriquement préférable à celle en blanc (repris de Blondel, 1995)

Si de nombreux parcs et réserves naturelles ont été construits sur ces principes, des études empiriques ont par la suite nuancé leur efficacité, notamment pour les espèces rares. Un consensus s'est ensuite dégagé sur des stratégies de définition des aires protégées plus pragmatiques qui

tiennent davantage compte des objectifs précis de conservation, plutôt que de principes théoriques trop génériques (Soulé et Simberloff, 1986).

1.3. Les concepts mobilisés

1.3.1. Hétérogénéité paysagère

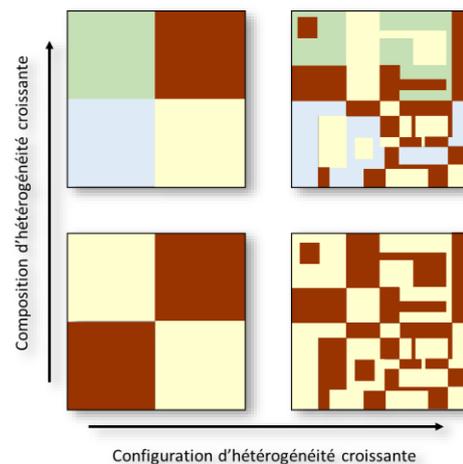
Le concept d'hétérogénéité est central en écologie du paysage et caractérise tout système écologique, et les systèmes complexes de manière générale (Wiens, 2002). Le paysage se définit explicitement comme une surface hétérogène, au moins à une échelle particulière (Turner *et al.*, 2001). Sa structure se caractérise par la géométrie de ses éléments (forme, taille) et/ou selon leur topologie (arrangement spatial des éléments qui la composent). Chacun de ces aspects produit un niveau d'hétérogénéité paysagère, considéré comme la répartition inégale et non aléatoire des objets dans le paysage. L'écologie du paysage vise à comprendre les causes et les conséquences de cette hétérogénéité spatiale : quels sont les facteurs qui conduisent à l'accroître et à quelle échelle ? comment la distribution spatiale des éléments du paysage influence-t-elle les processus écologiques et notamment les flux des individus à travers le paysage ?

L'hétérogénéité spatiale se rapporte à deux composantes du paysage (Figure 1.5) :

- la composition : un paysage hétérogène contient une grande diversité de types d'occupation du sol ;
- la configuration : un paysage hétérogène se caractérise par un arrangement plus complexe de ses types d'occupation du sol (plus nombreux et/ou plus éparpillés).

Figure 1.5. Les deux composantes de l'hétérogénéité spatiale du paysage

Les quatre carrés principaux représentent chacun un paysage avec un certain degré d'hétérogénéité dans leur composition et leur configuration. Chaque couleur renvoie à un type d'occupation du sol (repris de Fahrig *et al.*, 2011)



Ces deux composantes peuvent être analysées de manière structurale, en ne tenant compte que des attributs spatiaux du paysage, ou fonctionnelle en définissant les types d'occupation du sol en fonction des traits écologiques des espèces cibles (par exemple, intégrer les facteurs édaphiques et floristiques pour des insectes).

Plusieurs modèles ont été formalisés pour décrire l'hétérogénéité du paysage et étudier ses effets sur les flux fonctionnels, notamment les mouvements des organismes. Dans la lignée directe de la théorie biographique des îles et de sa transposition aux milieux terrestres, un des premiers modèles a considéré le paysage de manière binaire, constitué d'habitat et d'une matrice homogène de non-habitat (Figure 1.6a).

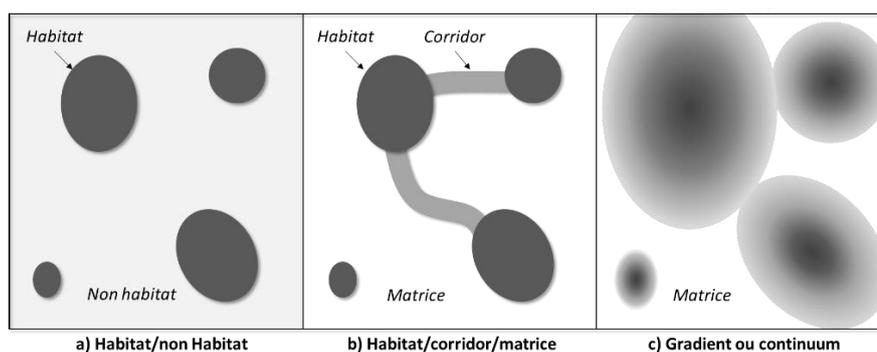


Figure 1.6. Trois modèles pour décrire l'hétérogénéité spatiale du paysage

R. Forman a été ensuite l'un des premiers à proposer un modèle de mosaïque paysagère constituée de trois éléments (Figure 1.6b) :

- la matrice est l'élément dominant du paysage (par exemple une matrice agricole, Figure 1.7) et se définit comme un non-habitat (au sens habitat de reproduction) pour les espèces considérées ;
- les taches d'habitat (*patch*) sont de nature différente de la matrice (par exemple des bosquets au sein d'une matrice agricole), de forme compacte, et réparties en plusieurs fragments séparés au sein de la matrice. Elles constituent les lieux d'habitat pour les espèces ;
- les corridors sont de nature similaire aux taches d'habitat mais de forme linéaire, trop étroit pour constituer un habitat. Ils connectent les taches d'habitats entre elles en constituant un support de déplacement pour les organismes.



Figure 1.7. Modèle de la mosaïque paysagère de Forman appliqué à un milieu bocager (Sahraoui, 2016)

Si cette représentation discrète du paysage a pu être critiquée car jugée caricaturale (Fischer et Lindenmayer, 2006), Forman (1995) précise bien que les taches, les corridors et même la matrice peuvent avoir des formes et des tailles différentes et intégrer un certain degré d'hétérogénéité. Leur qualité et donc leur fonctionnalité, varie fortement en fonction de leurs caractéristiques intrinsèques. Ainsi, si les taches les plus larges constituent des habitats optimaux pour les espèces, les plus petites peuvent être des habitats complémentaires. La présence de ces petits éléments au sein de la matrice participe à accroître l'hétérogénéité du paysage et à améliorer sa perméabilité. La matrice, même si elle se définit globalement comme un non-habitat, peut constituer tout à la fois un milieu favorable ou défavorable aux déplacements en fonction du type de milieu rencontré. Ce modèle de représentation du paysage apparaît pertinent dans les paysages où les discontinuités entre les habitats et la matrice forment des contrastes visibles (Wiens, 1995). En revanche, dans des paysages moins contrastés avec des transitions graduelles entre les éléments, il apparaît trop simplificateur (Fischer et Lindenmayer, 2006).

Plusieurs auteurs ont proposé d'aller au-delà du modèle classique tache-corridor-matrice de Forman en proposant des approches par continuum ou gradient écologique (Figure 1.6c) pour mieux intégrer l'hétérogénéité, notamment dans les milieux fortement modifiés par l'homme. Initialement construits pour expliquer la distribution des espèces végétales selon des gradients environnementaux (température, latitude, altitude, etc.), les modèles par continuum ont été adaptés aux espèces

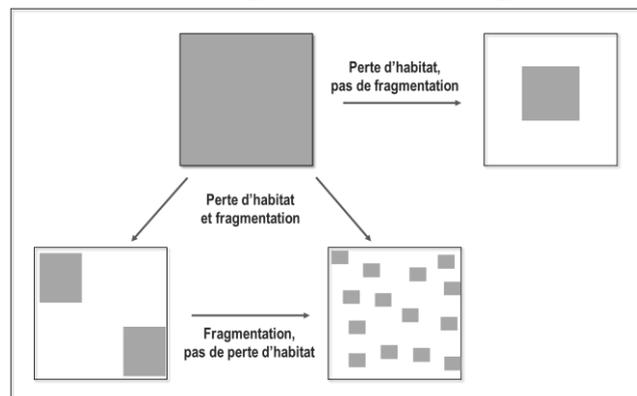
animales en se focalisant sur les facteurs ayant une influence sur la distribution et l'abondance des espèces (disponibilité de ressources alimentaires, présence de milieux refuge, conditions climatiques, etc.). Une des forces de ces modèles est de reconnaître que ces gradients varient en fonction de la région et de l'espèce considérée. En termes de stratégie de conservation, cela signifie qu'un seul type de mesures ne peut bénéficier à l'ensemble des espèces. Contrairement au modèle tache-corridor-matrice qui est construit pour une seule espèce ou un groupe d'espèces aux caractéristiques écologiques semblables, le modèle par continuum peut s'appliquer à plusieurs espèces aux exigences écologiques variés (Fischer et Lindenmayer, 2006). Il est à la base des modèles de distribution combinant données d'occurrence et variables environnementales qui permettent de s'affranchir d'une délimitation formelle des taches d'habitat (cf. 4.1.2).

1.3.2. Fragmentation des habitats

Étroitement liée à l'hétérogénéité spatiale, la fragmentation est également une notion centrale en écologie du paysage. Elle regroupe l'ensemble des processus spatiaux qui transforme une surface continue d'habitat en un nombre plus ou moins important de fragments de taille variable (Wiens, 1997). Les conséquences de la fragmentation des habitats sur les espèces ont fait l'objet de nombreux travaux mais aussi de nombreux débats (Miller-Rushing *et al.*, 2019). Les interactions entre fragmentation et biodiversité sont complexes et des effets contrastés peuvent se produire à des échelles différentes (Fahrig *et al.*, 2019). S'il est communément admis qu'elle a un effet négatif sur la biodiversité, ce constat global découle souvent d'une confusion entre les échelles d'analyse (échelle de la tache *versus* échelle du paysage) et dans la définition même de la fragmentation. En effet, la fragmentation se produisant souvent dans une dynamique de perte d'habitat, les deux processus sont parfois confondus. Pour certains auteurs (Laurance, 2008), la fragmentation regroupe deux processus distincts mais interreliés : la réduction de la quantité totale d'habitat dans le paysage et le morcellement de l'habitat en petits fragments. Pour d'autres (Ewers et Didham, 2006), la fragmentation renvoie uniquement au morcellement de l'habitat. L'absence de définition commune conduit ainsi à des contradictions dans l'évaluation des effets de la fragmentation sur la biodiversité.

Si la théorie biogéographique des îles a contribué à faire émerger de nombreuses réflexions sur les effets de la fragmentation et de la perte d'habitat, la fragmentation a été initialement étudiée dans les années 1950 et 1960 par Curtis, puis Moore (Fahrig, 2019). Dans leurs travaux, ils définissent la fragmentation comme le morcellement de l'habitat en plusieurs fragments. Un paysage fragmenté contient ainsi davantage de fragments d'habitat de taille réduite et une longueur de lisière plus importante. Revenir sur cette définition stricte, antérieure aux travaux de biogéographie insulaire, est intéressante car elle questionne la pertinence du discours actuel sur l'isolement des taches d'habitat qui serait une des conséquences directes de la fragmentation. Or, à quantité d'habitat équivalente (Figure 1.8, en bas), la fragmentation de deux grandes taches d'habitat en une multitude de petites disséminées dans le paysage réduit au contraire la distance entre les taches. Curtis et Moore montrent également que la perte de surface d'habitat n'entraîne pas forcément de fragmentation à partir du moment où le fragment reste d'un seul tenant (Figure 1.8, en haut).

Figure 1.8. Définition de la fragmentation paysagère
(Fahrig, 2017)



Parmi tous les effets généralement associés à la fragmentation (réduction de la quantité totale d'habitat ; augmentation du nombre de taches ; diminution de la taille des taches ; augmentation de l'isolement des taches), seule l'augmentation du nombre de taches peut être attribuée sans ambiguïté à la fragmentation stricte (With, 2019). La réduction de la quantité d'habitat et de la taille des taches d'habitat peut résulter d'une perte et/ou d'une fragmentation de l'habitat. Si les effets de la perte de quantité globale d'habitat sont généralement négatifs, la diminution de la taille des taches peut générer des effets contrastés. Ce processus s'accompagne en effet d'une réduction de la quantité de ressources à l'intérieur de chaque tache et une augmentation du linéaire de lisières. Dans le premier cas, le manque de ressources contribue à faire diminuer la taille de la population, augmentant ainsi son risque d'extinction. Dans le second cas, l'hétérogénéité paysagère créée par l'accroissement des lisières peut contribuer à une diversité d'habitats et de ressources complémentaires, attractive pour certaines espèces (complémentation paysagère). Elle contribue également à augmenter les interactions dont la plupart sont néanmoins négatives (prédation, compétition, parasitisme) pour les espèces appréciant les cœurs d'habitat et sensibles aux perturbations extérieures ou les espèces spécialistes. Enfin, l'augmentation de l'isolement d'une tache d'habitat, c'est-à-dire son inaccessibilité pour un individu qui se déplace d'une tache à une autre, serait, d'après Fahrig (2003), surtout une conséquence d'un manque de quantité d'habitat dans le paysage environnant plutôt que d'un processus de fragmentation.

Perte d'habitat et fragmentation ne sont donc pas synonymes et peuvent avoir des implications différentes pour la conservation des populations (With, 2019). Si la fragmentation est considérée comme néfaste, la création de corridors entre des taches isolées peut contribuer à réduire ses effets. En revanche, si le déclin d'une espèce est lié à la perte globale d'habitat dans le paysage, la création de corridor n'aura aucun effet sur sa viabilité. À la place, la restauration d'habitats de taille et de qualité suffisantes serait plus appropriée, ce qui renvoie à la question de la quantité d'habitat nécessaire au maintien des populations.

1.3.3. Connectivité du paysage

La notion de connectivité en géographie traduit l'intensité des connexions qu'offre un lieu pour relier les autres lieux de son environnement au sein d'un réseau¹. Appliquée au paysage, elle renvoie au degré de connexion entre des habitats répartis dans un paysage donné. Si les écologues reconnaissent que les mouvements entre les taches d'habitats sont indispensables au maintien des processus écologiques et à la viabilité des populations, ils ne sont pas tous d'accord sur la façon de définir et de mesurer la connectivité.

Le concept de connectivité s'appréhende à des échelles différentes. En écologie des populations, la connectivité est un attribut des taches d'habitat² alors qu'en écologie du paysage, la connectivité est une propriété du paysage³. Dans les deux cas, la connectivité fait référence à la capacité de mouvement des organismes entre les taches d'habitat en réponse à la structure du paysage, mais elle est mesurée à des échelles différentes. La connectivité des habitats décrit la propriété d'une tache à être plus ou moins connectée aux taches voisines. Elle se mesure par des métriques basiques de distance à la tache la plus proche ou des métriques plus complexes tenant compte de la distance entre les taches et de leur qualité, suivant le modèle de fonction d'incidence de Hanski. La connectivité du paysage décrit la propriété du paysage à permettre le mouvement des organismes entre les taches d'habitat à une échelle plus large. Elle se mesure par différentes méthodes de modélisation et simulation, dont la théorie des graphes que nous présenterons en 2.3.3. Sans entrer dans les détails, retenons que la connectivité d'un paysage ne se mesure pas à une simple agrégation des valeurs de

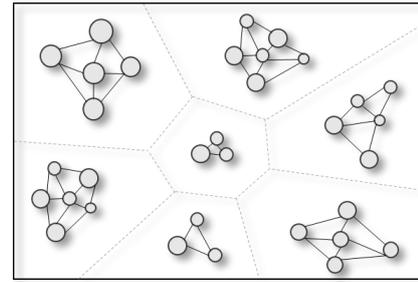
¹ Notice « Connectivité », Hypergeo. <https://www.hypergeo.eu/spip.php?article400>

² Moilanen et Hanski (2001) parlent de *patch connectivity* (connectivité des habitats) ou son contraire (*patch isolation*)

³ Tischendorf et Fahrig (2000) parlent de *landscape connectivity* (connectivité du paysage)

connectivité des taches qui le composent. Un paysage peut être peu connecté alors même que ses taches ont un niveau de connectivité locale élevé (Figure 1.9).

Figure 1.9. Changement d'échelle et niveau de connectivité



Le concept de connectivité du paysage a été initié par l'écologue canadien Gray Merriam qui a montré l'importance des interactions entre le comportement des espèces et la structure du paysage pour comprendre les mouvements des organismes entre les taches d'habitat (Merriam, 1984). Philip Taylor a ensuite proposé une définition, aujourd'hui communément admise, où la connectivité du paysage renvoie au « degré avec lequel un paysage facilite ou limite les déplacements d'un organisme entre les différentes taches de ressources qu'il contient » (Taylor *et al.*, 1993). Cette définition peut s'appréhender de deux manières en fonction du degré de complexité que l'on souhaite approcher : la connectivité structurelle, parfois appelée connectivité spatiale (*connectedness* ou *structural connectivity*) et la connectivité fonctionnelle (*connectivity* ou *functional connectivity*).

La connectivité structurelle renvoie à l'arrangement spatial des éléments du paysage et tient compte uniquement de la contiguïté des éléments de même nature ou de l'existence de lien avéré entre les taches sous la forme de corridors continus (Baudry et Merriam, 1988). Elle s'appuie sur le postulat que si deux taches sont reliées par un élément de même nature, les organismes – quels qu'ils soient – peuvent rejoindre une tache depuis une autre. Si ce principe paraît être une évidence, la seule prise en compte des éléments paysagers ne suffit généralement pas à expliquer la manière dont les organismes se déplacent.

La connectivité fonctionnelle intègre, quant à elle, le comportement des organismes en réponse à la composition et la configuration du paysage (préférences paysagères, capacité de déplacement, etc.). Elle renvoie à des flux d'organismes et non uniquement à des connexions structurelles inscrites dans le paysage. Elle est donc plus réaliste mais aussi plus complexe à mesurer : pour un même paysage, la connectivité fonctionnelle sera différente selon les espèces. Un paysage avec une forte densité d'éléments boisés aura par exemple un degré de connectivité élevé pour une espèce forestière mais faible pour une espèce de milieux ouverts. Ces différentes manières d'appréhender la connectivité rendent complexe l'élaboration d'une méthode unique d'évaluation. Un paysage n'est pas intrinsèquement connecté ou non, son degré de connectivité dépend de l'espèce étudiée et du processus écologique à l'origine du mouvement. L'absence de définition commune dans la sphère scientifique explique probablement la situation similaire qui existe dans le monde opérationnel. Les termes employés sont nombreux¹ et souvent utilisés à tort de manière interchangeable. La connectivité est ainsi parfois confondue avec la notion de corridor, continuité ou encore continuum écologique (Encadré 1). L'absence de définition commune et partagée, que ce soit à l'échelle internationale ou nationale, a des effets contrastés sur la mise en application de politiques environnementales dédiées à la connectivité. La non-inscription du terme dans le domaine juridique empêche par exemple la mise en œuvre de véritables obligations légales en faveur du maintien et de la restauration de la connectivité (Bonnin, 2008). Néanmoins, ce « flou » permet aussi de laisser une certaine marge de manœuvre aux acteurs pour s'adapter aux spécificités de leurs territoires dans l'identification de « leurs » continuités écologiques.

¹ Citons de façon non exhaustive : connectivité des habitats ; connectivité paysagère ; connectivité écologique ; connectivité structurelle ; connectivité fonctionnelle ; connectivité spatiale ; connectivité biologique.

Encadré 1. Continuité, continuum, corridor

En France, la notion de continuité écologique a d'abord été utilisée dans les directives cadre sur l'eau pour la préservation et la restauration des milieux aquatiques. Elle a été ensuite transposée aux milieux terrestres pour désigner à la fois les réservoirs de biodiversité et les corridors constituant la Trame verte et bleue. Elle renvoie à l'ensemble des milieux suffisamment bien connectés pour être utilisés par les espèces pour réaliser leur cycle de vie. On retrouve dans certains documents l'expression « continuum écologique » qui fait référence à la même idée. Le terme « corridor » désigne quant à lui un des éléments constituant ces continuités ou continuum écologiques : les milieux trop petits et/ou trop étroit pour être des habitats, de forme linéaire, qui sont utilisés par les espèces pour se déplacer entre les habitats.

L'expression « continuité écologique » semble être une particularité française ; la traduction littérale, *ecological continuity*, faisant plutôt référence dans le monde anglophone à l'intégrité des vieux peuplements forestiers. L'équivalent de continuité écologique dans le domaine scientifique pourrait être « réseau écologique » (*ecological network*) mais le terme a l'inconvénient d'être très large, pouvant faire référence aussi bien aux continuités écologiques qu'aux réseaux trophiques. Le terme « continuité écologique » appartient ainsi plutôt au domaine politique et opérationnel français et symbolise la configuration spatiale souhaitable pour le maintien des flux biologiques. À l'inverse, le terme « connectivité » relève plutôt du domaine scientifique, dans lequel le concept a fait l'objet de nombreux questionnements théoriques et méthodologiques.

Chapitre 2 – DE LA MISE EN RÉSEAU À LA MODÉLISATION DES RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES

All models are approximations. Assumptions, whether implied or clearly stated, are never exactly true. [...] So the question you need to ask is not "Is the model true?" (it never is) but "Is the model good enough for this particular application?"

Georges Box *et al.*, 2009

Les recherches en écologie et notamment en biologie de la conservation ont mis en avant l'importance de préserver des connexions fonctionnelles entre les habitats pour permettre aux organismes de se déplacer. Le paradigme de la conservation de site fondé sur un équilibre de la nature et la priorité accordée à la biodiversité exceptionnelle a progressivement été remis en cause face au déclin inexorable de la biodiversité. Le caractère dynamique de la biodiversité et l'importance des déplacements dans le cycle de vie des espèces invitent à repenser la conservation avec des dispositifs plus souples, adaptatifs et sur des territoires plus vastes pour tenir compte des variations dans la distribution des espèces, notamment en lien avec le changement climatique (Chartier et Rodary, 2016). De manière complémentaire aux aires protégées, de nouvelles stratégies de conservation de la nature se développent, caractérisées par une mise en réseau des aires protégées, avec un degré de protection plus faible et en cohabitation avec les activités humaines (Therville, 2013). Pensés à l'échelle des territoires, ces nouveaux dispositifs plus intégrés mettent l'accent sur la biodiversité ordinaire et s'appuient parfois sur une participation active des citoyens (Mathevet et Godet, 2015).

2.1. De la conservation de site à la mise en réseau

2.1.1. Une lente prise en compte de la connectivité dans les politiques environnementales

Une certaine prise de conscience des dommages générés par les activités humaines sur les milieux émerge au XIX^e siècle, d'abord chez quelques individus comme Jean-Baptiste de Lamarck qui déplore de manière anecdotique que « l'homme soit destiné à s'exterminer lui-même après avoir rendu le globe inhabitable » ou George Perkins Marsh qui documente les effets de l'action humaine sur l'environnement. L'ouvrage de ce dernier, *Man and Nature* (1864), est d'ailleurs considéré comme précurseur dans le domaine de la conservation, offrant une vision étonnamment intégrative

pour l'époque des relations homme-nature, où l'action de l'homme est conçue comme une co-construction avec la nature (Marsh, 2008).

Les premiers mouvements qui s'organisent au milieu du XIX^e se focalisent sur la protection d'une nature sauvage et/ou esthétique. En France, des paysages emblématiques comme la forêt de Fontainebleau, source d'inspiration pour les peintres de l'école de Barbizon, sont classés « réserve artistique » dès 1853. L'objectif affiché n'est pas la conservation de la nature en tant que telle, mais celle d'un paysage ayant une valeur artistique, comme l'atteste d'ailleurs la promulgation de la Loi de protection des sites et monuments naturels de caractère artistique en 1906, qui sera à l'origine d'une grande partie du droit de la protection de l'environnement en France. Les premiers dispositifs avec un objectif avéré de conservation de la nature proviennent d'associations, comme la création de la réserve des Sept-Îles en 1912 par la ligue de protection des Oiseaux (LPO) ou la réserve de Camargue en 1927 par la société nationale pour la protection de la nature (SNPN). En Angleterre et en Amérique du Nord, des initiatives se développent pour préserver le caractère originel et sauvage de la nature, où « l'homme n'est qu'un invité et un visiteur temporaire » (Gauthier-Clerc *et al.*, 2014). De grandes sociétés de protection de la nature (*National Trust*, *Royal Society for Birds Preservation*) sont créées en réaction à la révolution industrielle, aux atteintes portées sur les milieux peu anthropisés des USA (tueries de bisons, déforestation) ou des empires coloniaux, mais aussi dans le courant post-romantique de célébration de la nature « sauvage » (*wilderness*). Les premiers parcs naturels sont créés aux USA avec le parc de Yellowstone (1872) et du Yosemite (1890), puis dans l'empire britannique et dans l'ensemble de l'Afrique coloniale. La protection animalière, notamment dans les régions de savane, accompagne une domination et une appropriation du territoire par les colons (Rodary, 2019). Les parcs naturels arrivent lentement en Europe début XX^e, d'abord en Suède ou en Espagne, puis au Royaume-Uni (années 1950) et en France (années 1960). Les décennies suivantes marquent à la fois une augmentation du nombre d'espaces protégés et une multiplication des statuts et des degrés de protection. Les dispositifs reposent sur le même principe, la conservation d'un site circonscrit dans l'espace et abritant des espèces rares et/ou des milieux riches (Mathevet et Godet, 2015).

À l'échelle internationale, de grandes organisations non gouvernementales sont créées comme l'Union Internationale pour la Protection de la Nature (UIPN) fondée en 1948 à Fontainebleau et rebaptisée Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) en 1956. Ce glissement sémantique traduit une vision moins restrictive du rôle des êtres humains, qui peuvent être à la fois sources de dégradation des milieux mais aussi acteurs de la conservation (Larrère et Larrère, 2009). Suivront la création d'autres organisations comme le *World Wildlife Fund* (WWF) en 1961, spécifiquement créé pour la préservation de la diversité biologique, ou encore Greenpeace en 1971 dont les actions contribueront à donner à la protection de l'environnement un écho médiatique mondial. En parallèle, des milliers d'associations dédiées à l'environnement sont créées à des échelles nationales, régionales et locales.

À partir des années 1970, des conférences internationales se succèdent pour inciter les états à s'engager collectivement et de manière coordonnée dans la protection de l'environnement. La recherche de consensus aboutit le plus souvent à des engagements en demi-teinte et des objectifs régulièrement hors d'atteintes (Gauthier-Clerc *et al.*, 2014). Malgré ce constat décevant, ces conférences ont le mérite de mettre sur le devant de la scène internationale les préoccupations environnementales majeures comme le changement climatique, la désertification ou la surexploitation des ressources. Le troisième Sommet de la Terre à Rio en 1992 (après Stockholm en 1972 et Nairobi en 1982) marque une reconnaissance internationale de l'importance de la protection de l'environnement en rassemblant une centaine de chefs d'état et près de 1500 ONG. Il conduit à l'adoption d'un programme d'action pour le XXI^e siècle (Agenda 21) comportant plus de 2500 recommandations et qui constitue jusqu'à aujourd'hui l'une des références en matière d'action publique (Gauthier-Clerc *et al.*, 2014). À l'occasion du sommet, plusieurs conventions ont été élaborées dont le futur Protocole de Kyoto ainsi que la Convention sur la diversité biologique qui reconnaît la conservation de la biodiversité comme étant une « préoccupation commune à

l'humanité ». Cette convention a pour objectif de développer des stratégies nationales pour la conservation et l'utilisation durable et équitable de la diversité biologique. De multiples initiatives à l'échelle nationale ou supranationale se sont développées à la suite, comme la Stratégie paneuropéenne pour la protection de la diversité biologique et paysagère, afin d'élaborer une approche concertée de la conservation.

Alors que les efforts antérieurs de conservation visaient surtout la protection d'espèces et d'habitats particuliers, la convention reconnaît progressivement l'importance d'une approche intégrative et dynamique de la conservation, notamment par le biais des réseaux écologiques. À la suite de la conférence des parties sur la biodiversité de Nagoya en 2010, un nouveau Plan stratégique est adopté pour tenter une nouvelle fois de ralentir le déclin des espèces animales et végétales. Pour la première fois, l'objectif n'est pas seulement d'inciter à la création d'aires protégées mais de penser la conservation au moyen « de réseaux écologiquement représentatifs et bien reliés d'aires protégées [...] intégrées dans l'ensemble du paysage » (Objectif d'Aichi n°11¹). Dans le cadre de la nouvelle Conférence de l'ONU sur la biodiversité (COP15 reportée en 2022 en raison de la pandémie), une attention plus forte sur la connectivité des zones protégées devrait être formulée. La nouvelle stratégie de l'Union européenne en matière de biodiversité pour 2030 fixe par exemple un objectif de 30 % de terres et 30 % de mers à protéger, mais souligne aussi la nécessité d'un réseau naturel transeuropéen cohérent et résilient dans lequel les corridors écologiques sont essentiels².

2.1.2. Des mises en réseaux à des échelles variées

La mise en œuvre de corridors pour relier les aires protégées est pensée à différentes échelles spatiales. Les dispositifs transnationaux visent généralement à préserver les capacités de déplacement des espèces à forte mobilité, le plus souvent considérées comme des espèces emblématiques connues dans le monde entier (« espèce porte-drapeau »). Le *Terai Arc Landscape* entre le Népal et l'Inde a par exemple pour objectif de relier sur 810 km 14 aires protégées forestières, abritant entre autres le tigre du Bengale, le rhinocéros indien et l'éléphant d'Asie. Entre les États-Unis et le Canada, le *Yellowstone to Yukon Conservation Initiative* vise à maintenir et restaurer des habitats naturels variés et des corridors pour le grizzli, le caribou ou le lynx sur 3200 km. En Afrique australe, les *Transfrontier Parks* doivent permettre une libre circulation des animaux indépendamment des frontières grâce à une gestion coordonnée entre les pays concernés.

À la suite du Sommet de Rio de 1992, l'Union européenne pose les jalons d'un réseau écologique paneuropéen (rebaptisé « Infrastructure verte » en 2013), visant la conservation d'éléments représentatifs de chaque écosystème d'importance européenne. Ce réseau, où chaque milieu est classé en fonction de sa superficie et de son rôle dans la continuité des milieux naturels, a pour vocation à être ensuite décliné à l'échelle nationale et régionale. L'Union européenne propose en parallèle la création d'un réseau d'espaces protégés, Natura 2000, qui doit permettre la survie à long terme des espèces et le maintien de leurs habitats au-delà des frontières nationales. Le dispositif est focalisé sur les milieux naturels et semi-naturels ayant une grande valeur patrimoniale par la faune et la flore exceptionnelles qu'ils contiennent³. Les états membres du réseau « s'efforcent d'encourager la gestion d'éléments particuliers du paysage » afin d'en « améliorer la cohérence écologique » (article 10). Les éléments du paysage jugés importants sont ceux « essentiels à la migration, à la distribution géographique et à l'échange génétique des espèces ». Néanmoins, cet article 10 qui aborde les enjeux de connectivité n'est qu'une recommandation et Natura 2000 ne concerne pas

¹ « D'ici à 2020, au moins 17 % des zones terrestres soient conservées au moyen de réseaux écologiquement représentatifs et bien reliés d'aires protégées gérées efficacement et équitablement ».

² European Commission. Biodiversity Strategy for 2030: Bringing nature back into our lives. COM (2020) 380 final.

³ Fin 2019, près de 27 000 sites Natura 2000 sont inscrits représentant 18 % des zones terrestres de l'UE avec de fortes variations en fonction des pays (de 8,6 % au Danemark à 38 % pour la Slovaquie) (Natura 2000 Barometer, <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/dashboards/natura-2000-barometer>)

spécifiquement les corridors qui pourraient justement connecter les sites. Par conséquent, le degré de connectivité entre les sites Natura 2000 reste faible (Mazaris *et al.*, 2013), l'objectif de mise en réseau concernant plutôt les flux d'information pour leur gestion.

À l'échelle nationale, de nombreux pays déclinent sur leur territoire les recommandations internationales en faveur d'une mise en réseau fonctionnelle des aires protégées. L'Australie a par exemple initié le projet d'un corridor latitudinal de 3600 km (*Great Eastern Ranges Initiative*) pour faciliter l'adaptation des espèces au changement climatique. Aux Pays-Bas, dès 1990, un réseau écologique national a été établi pour préserver et restaurer des écosystèmes d'importance nationale et internationale. Les provinces, entités régionales, ont été responsables de la constitution de ce réseau écologique. La Suisse a suivi le même principe avec son réseau écologique national réalisé en collaboration avec les services cantonaux de la protection de la nature et du paysage.

En France, l'importance des réseaux écologiques et la nécessité de leur préservation ou de leur restauration ont été reconnues lors du Grenelle de l'environnement en 2007 et se sont concrétisées par la création de la Trame verte et bleue (TVB). Comme dans les autres pays, ce réseau écologique national constitue un outil complémentaire de conservation de la biodiversité qui doit s'articuler avec l'ensemble des autres dispositifs déjà existants sur les territoires (parcs nationaux, réserves naturelles, arrêtés de protection de biotope, Natura 2000, parcs naturels régionaux, etc.). La réalisation est laissée aux autorités régionales qui doivent néanmoins tenir compte de plusieurs orientations nationales pour garantir une certaine cohérence. Il s'agit par exemple de reprendre les zonages de protection existants, tenir compte des enjeux interrégionaux et transfrontaliers ou encore s'appuyer sur une liste d'espèces déterminées à l'échelle nationale. La TVB régionale est ensuite déclinée à l'échelle départementale par le biais des espaces naturels sensibles, de l'aménagement foncier agricole ou des politiques de gestion de l'eau, et à l'échelle locale dans les documents d'urbanisme (Schéma de Cohérence Territoriale, Plan Local d'Urbanisme). La planification et les projets relevant du niveau national, comme les grandes infrastructures de transport, sont censées être compatibles avec ces orientations.

Mise en œuvre à l'échelle régionale, la TVB est déclinée en sous-trame en fonction de la nature des milieux et chaque sous-trame comporte des réservoirs de biodiversité (souvent les zones de protection réglementaire) et les corridors qui les connectent. Alors que les dispositifs classiques sont fondés sur la connaissance et la protection d'espèces et de milieux remarquables, la TVB concerne également la biodiversité ordinaire et intègre en partie le fonctionnement écologique des espèces à travers le concept de réseau écologique. L'autre originalité du dispositif est la participation active des différents acteurs du territoire dans sa construction (Vimal et Mathevet, 2011). En regroupant à la fois les collectivités locales, les services de l'État, les gestionnaires d'infrastructures de transport, les agriculteurs, les associations de protection de la nature, ou encore les usagers de la nature (chasseurs notamment), cette démarche de concertation vise à faciliter l'appropriation du dispositif par les citoyens (Cormier *et al.*, 2010). Elle a néanmoins des limites en termes de reproductibilité puisque les acteurs ont pu mobiliser des méthodes et des indicateurs différents en fonction des spécificités locales du territoire, mais aussi des rapports de force entre des acteurs aux enjeux contradictoires et n'ayant pas les mêmes attentes vis-à-vis de la TVB (Vimal, 2010). Ce manque d'homogénéité dans la définition de la TVB rend plus complexe l'harmonisation des politiques environnementales entre les régions fusionnées et à l'échelle du territoire national. Le chapitre 5.1 reviendra d'ailleurs sur ces enjeux en montrant comment la modélisation peut constituer un outil complémentaire pour la gestion de la TVB, indépendamment des méthodes mobilisées.

Aujourd'hui, tout dispositif confondu, les aires protégées dans le monde couvrent environ 15 % des surfaces terrestres et 7 % des mers et océans¹, mais leur mise en connexion reste largement en-dessous de l'objectif d'Aichi. Santini *et al.* (2016) ont montré que seulement 7,5 % des surfaces terrestres seraient effectivement protégés et connectés – car proches spatialement – à l'échelle de la

¹UNEP-WCMC, IUCN & NGS. Protected Planet Live Report 2020 (August update) <https://livereport.protectedplanet.net>

planète. Dans une étude plus poussée, Ward *et al.* (2020) estiment que seulement 9,7 % des zones protégées sont structurellement connectées par des milieux de haute naturalité. Ce chiffre n'est d'ailleurs lié qu'à un petit nombre de territoires, souvent insulaires, où plus de 50 % de leurs zones protégées sont considérées comme connectées (Figure 2.1). La grande majorité des pays n'ont qu'un faible pourcentage d'aires protégées structurellement connectées en raison de la prédominance de milieux fortement anthropisés ou de zone de protection peu répandues et/ou disséminées sur le territoire et séparées par des infrastructures de transport ou de l'agriculture intensive.

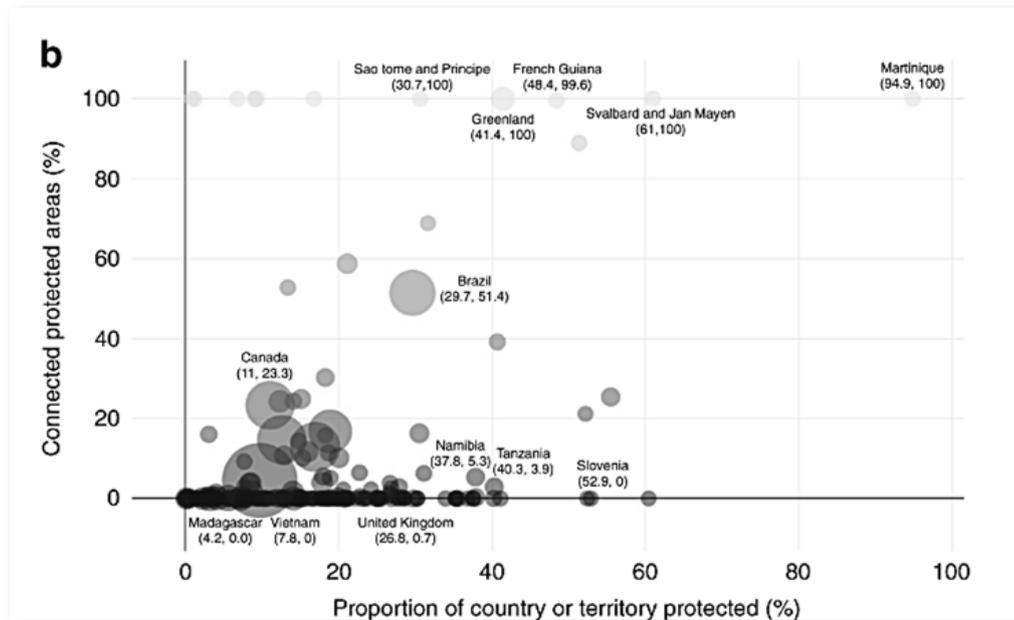


Figure 2.1. Relation entre la proportion de surface terrestre protégée et la proportion d'aires protégées structurellement connectées par pays et territoire. La taille du cercle renvoie à la superficie du pays ou du territoire (Ward *et al.*, 2020)

2.2. Les réseaux écologiques, nouveau paradigme de conservation

2.2.1. Un concept spatial inspiré du modèle de mosaïque paysagère

Une multitude d'expressions ont été développées pour désigner l'ensemble des habitats et des corridors utilisés par les espèces et qui constitue une sorte d'infrastructure spatiale, support de leur cycle de vie (Jongman *et al.*, 2004). Parmi elles, l'expression « réseau écologique » (*ecological network*) est la plus couramment employée même si elle peut prêter à confusion avec d'autres types de réseaux écologiques, comme les réseaux trophiques ou les réseaux proie-prédateur. Les réseaux écologiques se distinguent des « infrastructures vertes » (*greenways*) par leur configuration spatiale. Ces dernières sont caractérisées par une forme linéaire qui facilite le transport de nutriments, d'organismes ou de matériaux, alors que les réseaux écologiques englobent à la fois les corridors et les habitats. La notion de *greenways* a également une dimension multifonctionnelle où les enjeux écologiques côtoient – et sont parfois dépassés par – les enjeux sociaux et culturels tels la récréation de la nature ou l'esthétique paysagère (Ahern, 1995). À l'inverse, la définition des réseaux écologiques se focalise plus sur l'importance des processus écologiques dans l'identification d'un réseau fonctionnel.

Un réseau écologique se définit comme « un ensemble d'écosystèmes de même nature, connectés par des flux d'organismes au sein d'un système spatialement cohérent, et interagissant avec la matrice paysagère dans laquelle il s'insère » (Opdam *et al.*, 2006). Il est constitué d'un ensemble de taches d'habitat circonscrites dans le paysage, reliées par des corridors permettant le mouvement des organismes (Figure 2.2). Il repose sur le modèle de la mosaïque paysagère défini par Forman (Figure 1.6b, p.26).

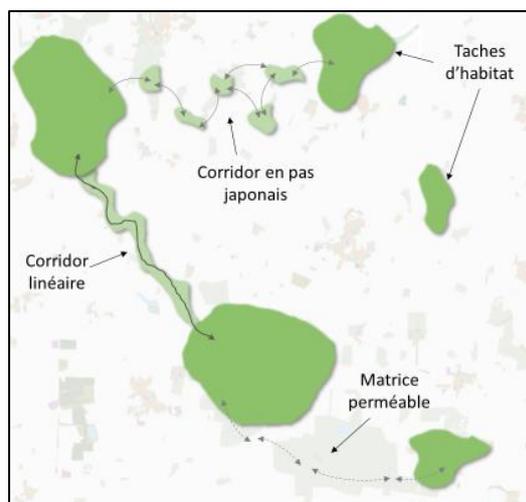


Figure 2.2. Schéma d'organisation d'un réseau écologique avec différentes formes de corridors

Le concept de réseaux écologiques soulève un certain nombre de réflexions et de critiques quant à leur fonctionnalité, mais aussi à la pertinence d'une mise en réseau systématique. Les critiques les plus courantes portent sur une vision soi-disant dichotomique du paysage où la matrice serait uniformément considérée comme « hostile » et donc négligée et où les corridors linéaires recevraient le plus d'attention (Boitani *et al.*, 2007). Ces critiques reposent sur une vision caricaturale du modèle de Forman et une approche structurale de la connectivité qui a longtemps été privilégiée, bien qu'elle simplifie à l'extrême la complexité des concepts écologiques (Vimal *et al.*, 2012). Par exemple, la présence de corridors entre deux taches d'habitat participe à la connectivité structurale, mais pas forcément à la connectivité fonctionnelle ; celle-ci dépendant à la fois de la nature du milieu constituant le corridor, de la nature de la matrice et de la réponse de l'organisme à ces deux éléments (Tischendorf et Fahrig, 2000).

Si la forme classique d'un corridor est une bande linéaire et étroite, dont la nature est différente de la matrice paysagère et qui est caractérisée par une longueur de lisière importante, d'autres formes existent. Les corridors discontinus, constitués d'une succession de petites taches d'habitat agissant comme des taches-relais (*stepping-stone*) dans le parcours entre deux zones d'habitat principal peuvent tout autant être fonctionnels, notamment pour les espèces ayant de larges capacités de déplacement. Même en l'absence de corridor explicite entre deux taches, l'hétérogénéité de la matrice peut également permettre le déplacement des organismes à travers la disposition d'éléments paysagers plus perméables que d'autres. La prise en compte des capacités de déplacements des espèces en fonction du processus écologique à l'origine du mouvement permet d'aller au-delà de la vision structurale et d'intégrer une certaine partie de la complexité des interactions à travers le paysage (Vimal *et al.*, 2012).

Une autre critique porte sur l'attention presque exclusive donnée aux corridors, alors qu'ils ne sont qu'un des éléments participant à la connectivité et, qu'en plus, leur fonctionnalité peut être interrogée. La légitimité de la mise en réseau d'habitats isolés s'appuie en effet sur le postulat que ces connexions permettent d'augmenter le mouvement et la taille des populations en compensant la fragmentation paysagère. Or, la restauration d'un corridor entre deux habitats n'est pas toujours la meilleure stratégie pour maintenir la viabilité d'une population (Vimal *et al.*, 2012). Dans certaines situations où les populations sont trop petites pour parvenir à se disperser, il peut être plus intéressant d'augmenter dans un premier temps la taille des habitats (Figure 2.3, solution 1), puis une fois la population suffisamment importante, de restaurer les corridors entre les habitats pour faciliter les échanges (Figure 2.3, solution 2).

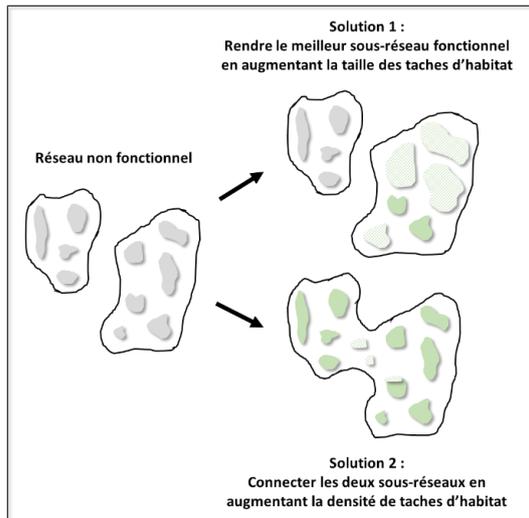


Figure 2.3. Deux stratégies différentes et complémentaires pour rendre un réseau écologique fonctionnel (repris de Opdam *et al.*, 2006)

Plusieurs auteurs nuancent également le rôle positif des corridors au sens où ils peuvent également constituer des voies de dispersion pour des espèces invasives (Hansen et Clevenger, 2005), des maladies (Bienen, 2002) ou des perturbations comme le feu (Vimal, 2010). Ces éléments renvoient à la question de l'évaluation de la fonctionnalité d'un réseau écologique qui reste encore très peu développée en raison d'un manque d'outils et d'indicateurs appropriés (Boitani *et al.*, 2007).

2.2.2. Un concept spatial adapté à la planification territoriale

Considéré comme une infrastructure écologique à proprement parler par les écologues, un réseau écologique correspond également à un dispositif opérationnel en planification environnementale (Mougenot et Melin, 2000). Dans ce cadre, il est constitué d'un ensemble d'espaces cœurs protégés par des zones tampons et connectés par des corridors, le tout agencé pour favoriser la conservation de la biodiversité (Jongman *et al.*, 2004). Cette représentation des réseaux écologiques a suscité l'adhésion et l'appropriation d'une grande diversité d'acteurs en raison notamment d'une définition suffisamment vague pour pouvoir être adaptée aux spécificités des territoires (Windt et Swart, 2008).

Pour Opdam *et al.* (2006), le concept spatial de réseau écologique permet une meilleure intégration des enjeux de biodiversité dans la planification territoriale, en particulier dans les espaces fortement anthropisés. Dans ces paysages où la quantité d'habitat naturel est limitée, la viabilité des espèces ne peut s'envisager qu'à une échelle globale incluant plusieurs habitats disjoints mais connectés entre eux. Le concept de réseau écologique apparaît ainsi pertinent pour concilier les démarches de conservation (souvent jugées contraignantes et fixes dans le temps et l'espace) et l'aménagement du territoire.

Un réseau écologique revêt un côté flexible et adaptatif, où d'éventuelles modifications en termes de surface, de forme ou de localisation, n'entraînent pas forcément une perte irrémédiable de fonctionnalités. La cohérence spatiale d'un réseau et son efficacité à soutenir les processus écologiques sont en effet liées à plusieurs paramètres (surface totale d'habitat, qualité de l'habitat, densité du réseau, perméabilité de la matrice) et la diminution de l'un peut dans certains cas être compensée par l'augmentation d'un autre. L'amélioration de la fonctionnalité d'un réseau écologique peut ainsi s'appuyer sur un ou plusieurs de ces paramètres en fonction des besoins écologiques des espèces, de l'objectif poursuivi et de la configuration paysagère, ce qui apporte une plus grande flexibilité en termes de gestion des territoires. Le concept est donc particulièrement attractif pour les aménageurs puisque des transformations paysagères peuvent être envisageables sans forcément perdre en fonctionnalités pour les réseaux écologiques.

Aborder la conservation de la biodiversité par les réseaux écologiques invite également à tenir compte des emboîtements d'échelles. Le fait de raisonner à la fois localement, à l'échelle de la tache d'habitat et globalement à l'échelle intégrée du réseau amène parfois à reconsidérer l'importance de certains processus. Par exemple, l'extinction locale d'une espèce peut être acceptable si la viabilité de celle-ci est maintenue à l'échelle régionale, d'autant plus si cette espèce est structurée en métapopulations où les extinctions locales sont compensées par des recolonisations. Enfin, la dimension spatialement explicite du modèle et sa représentation cartographique relativement simple en font des supports lisibles, aisément compréhensibles pour des non-spécialistes. Le concept de réseaux écologiques est ainsi présenté comme un outil qui facilite la communication et la concertation entre les acteurs en reliant les enjeux de conservation de la biodiversité et de planification territoriale (Bergsten et Zetterberg, 2013 ; Jongman *et al.*, 2004).

2.3. Modéliser les réseaux écologiques et mesurer la connectivité fonctionnelle

La mise en œuvre de réseaux écologiques fonctionnels vise à maintenir les habitats et les capacités de mouvement de l'ensemble des espèces sur un territoire, que ces espèces soient considérées comme ordinaires ou remarquables. Une connaissance exhaustive et précise des facteurs qui influent sur le lieu de vie et sur le déplacement des espèces est impossible à acquérir. Or, les gestionnaires et maîtres d'ouvrage doivent intégrer ces paramètres dans leurs stratégies d'aménagement en lien avec les réseaux écologiques. Comment alors mettre en place des actions de conservation de la biodiversité lorsque l'on n'a qu'une connaissance partielle des processus à l'œuvre ?

2.3.1. Pourquoi modéliser les réseaux écologiques ?

Face à l'impossibilité d'appréhender toute la complexité du vivant, la modélisation spatiale a montré son intérêt dans de nombreux domaines pour décrire, comprendre, expliquer et « prédire », les phénomènes et processus spatiaux (Varenne, 2020). En représentant avec un certain degré d'abstraction la réalité, les modèles permettent d'observer des systèmes complexes, d'affiner notre compréhension de leur structure et de tester l'influence de certains facteurs sur leurs fonctionnalités. Leur analyse permet aussi de révéler les carences de nos connaissances et définir ainsi de nouvelles pistes de recherche (Gauthier-Clerc *et al.*, 2014). Dans un modèle spatial, l'espace est considéré comme un facteur d'influence, la compréhension des phénomènes spatialisés découlant en partie de l'analyse de la position relative des objets et des relations qu'ils entretiennent avec d'autres objets plus ou moins éloignés (Voiron-Canicio, 2006).

L'une des critiques souvent formulées à l'encontre de la modélisation (et à laquelle j'ai parfois été confrontée) est son caractère simplificateur d'une réalité par nature complexe et la prise en compte partielle des facteurs d'influence. Le modèle n'a en effet pas vocation à représenter de manière exacte et exhaustive la réalité, une tâche impossible à réaliser et qui n'aurait que peu d'intérêt. Il est construit à partir d'une question à explorer et d'hypothèses à tester, en ne gardant que l'essentiel de l'information utile à l'exploration de cette question, et en cohérence avec l'échelle d'observation. Le choix d'intégrer certains éléments et d'en écarter d'autres considérés comme « non-essentiels » peut, il est vrai, conduire à oublier certaines variables d'influence. L'expérimentation, la co-construction avec les experts et la confrontation des résultats avec les données collectées sur le terrain contribuent à limiter ces oublis, à rectifier et à valider les modèles. Un modèle étant une construction intellectuelle (Molines et Cuadrado, 1997), un même processus peut être modélisé de différentes manières en fonction des hypothèses sous-jacentes et des objectifs définis. Comme tout outil, c'est la manière dont on construit et utilise le modèle qui détermine sa pertinence. Construit de manière

cohérente en fonction d'une question à explorer, il offre un support d'aide à la réflexion et à la décision.

Appliquée aux réseaux écologiques, la modélisation spatiale permet une représentation schématique des processus en lien avec le déplacement des espèces afin de mieux comprendre la structure et le fonctionnement des réseaux écologiques, mais aussi l'impact de différents facteurs sur la connectivité. Plusieurs arguments justifient un recours à la modélisation spatiale en complément de l'expertise terrain pour analyser les réseaux écologiques et la connectivité fonctionnelle. D'un point de vue géographique, la prise en compte de la connectivité fonctionnelle implique d'appréhender les processus écologiques à une échelle spatiale large pour prendre en compte les mouvements de dispersion, voire les déplacements intergénérationnels dans le cas de l'adaptation des espèces au changement global. Or, la connaissance des flux biologiques, par exemple le déplacement des espèces, est difficile à acquérir à cette échelle et reste souvent limitée à une portion restreinte du territoire, sur quelques individus observés. Outre l'approche globale, la connectivité fonctionnelle implique de s'intéresser aux différents compartiments de la biodiversité car les espèces n'ont pas toutes les mêmes exigences écologiques en termes d'habitat ou de capacités de déplacement. Or, acquérir des données d'observation sur l'ensemble des espèces vivant sur un territoire est impossible. La plupart des études opérationnelles se focalisent ainsi sur les espèces les plus emblématiques qui sont les mieux documentées, alors que la biodiversité ordinaire est rarement prise en compte. Enfin, l'expertise terrain, si elle fournit de précieuses informations sur les processus à l'œuvre à l'échelle locale, reste peu reproductible et généralisable. Sa capacité à étudier les effets de différents scénarios d'évolution est donc limitée.

2.3.2. Comment modéliser les réseaux écologiques ?

Plusieurs méthodes ont été développées depuis une vingtaine d'années et se distinguent par leur capacité à évaluer les aspects fonctionnels de la connectivité, leur complexité de mise en œuvre et la précision et la quantité des données nécessaires. Le choix d'une méthode plutôt qu'une autre repose sur la recherche d'un optimum entre le coût technique ou financier de l'analyse et le degré de précision souhaité dans la représentation des processus écologiques (Figure 2.4).

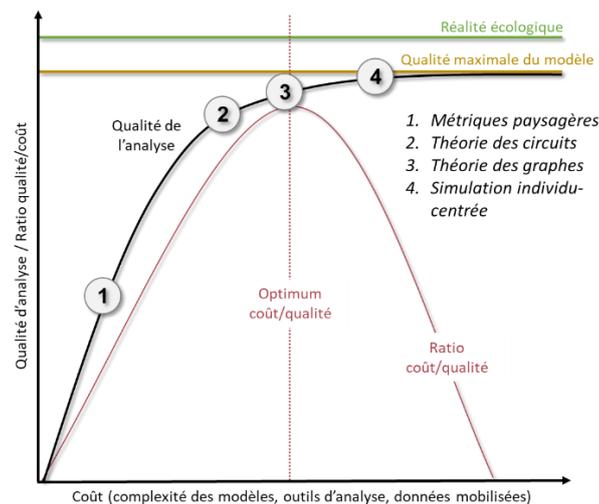


Figure 2.4. Classement des méthodes d'analyse de la connectivité en fonction du coût et de la qualité de l'analyse (adapté de Moulherat, 2017)

Une première catégorie concerne les méthodes dédiées à la connectivité structurelle. Elles reposent sur le calcul de métriques de composition et de configuration paysagère (taille, forme ou

nombre de taches, distance entre les taches, etc.) et de traitements morphologiques (dilatation-érosion) via les outils SIG. La simplicité de calcul de ces métriques ainsi que le développement d'outils logiciels dédiés a contribué à leur très large diffusion, parfois jusqu'à l'excès avec le calcul automatisé de dizaines de métriques sans réflexion sur ce qu'elles révèlent de la connectivité ou sur leur adéquation avec l'objectif de recherche (With, 2019).

Ces méthodes peuvent avoir un intérêt comme première évaluation de la connectivité structurelle, comme cela a été fait pour évaluer la degré de connexion entre les zones protégées (Santini *et al.*, 2016). Des études ont par ailleurs montré que des métriques paysagères simples comme la distance euclidienne à l'habitat le plus proche sont parfois suffisantes pour prédire la répartition spatiale de certaines espèces, notamment dans les paysages simples où la matrice est homogène (Prugh, 2009). En revanche, pour des études plus fines sur les dynamiques de métapopulation d'une espèce sur un territoire donné ou sur la contribution spécifique d'un habitat à la viabilité d'une population, des métriques plus complexes sont nécessaires (Schumaker, 1996).

La deuxième catégorie englobe les méthodes tenant compte à la fois des structures paysagères et du comportement des espèces étudiées. En fonction du type de données écologiques, la connectivité fonctionnelle analysée est « réelle » ou « potentielle ». La connaissance précise de la connectivité réelle implique le recours à des méthodes de suivi des individus. Les données collectées fournissent des informations sur les connexions entre les habitats sans connaître précisément le chemin emprunté (capture-marquage-recapture, données génétiques) ou sur la fréquentation des espaces (radio-télémetrie) permettant de déduire les zones d'habitat (déplacements lents dans un voisinage proche) et les corridors (déplacements rapides sur de plus longues distances). Les données doivent être suffisamment nombreuses pour une même espèce pour rendre compte de la variété des comportements. Leur analyse apporte des informations sur les relations entre les mouvements des individus et les structures paysagères, comme la réponse d'un organisme face aux lisières ou son taux de mouvement dans les différents types d'habitat. Néanmoins, comme nous le verrons dans le Chapitre 4, l'utilisation de ces données génère des coûts importants d'acquisition et d'analyse qui limitent leur généralisation, en particulier pour les approches multi-espèces. En outre, les déplacements observés ne renseignent pas sur le processus écologique à la base du mouvement (recherche de nourriture, dispersion, migration, etc.) et ne reflètent pas l'ensemble des potentialités de mouvement (par exemple les chemins alternatifs qui pourraient être empruntés en cas de transformation paysagère).

Ces limites expliquent la prépondérance des études sur la connectivité fonctionnelle potentielle qui mobilisent des informations sur les capacités de déplacement (distance, milieux traversés ou évités) issus de dires d'expert et/ou de la littérature, elles-mêmes tirées d'observations locales sur le terrain ou d'expérimentation menés dans des régions et milieux variés. Des données démographiques (taux de mortalité, taille des populations, etc.) peuvent également être intégrées pour affiner les prédictions mais au prix d'une complexité plus grande. La mesure de la connectivité fonctionnelle nécessite des méthodes de modélisation-simulation (théorie des graphes, systèmes multi-agents) qui offrent une représentation plus précise des aspects fonctionnels mais nécessitent un paramétrage nettement plus exigeant.

Les méthodes analysant la connectivité fonctionnelle potentielle sont considérées comme un compromis intéressant en raison de leur bonne capacité à représenter les flux biologiques tout en ayant une exigence modeste en données d'entrée (Calabrese et Fagan, 2004). Parmi ces méthodes, la théorie des graphes, qui consiste à modéliser le réseau écologique sous la forme d'un graphe, a montré un fort potentiel pour l'analyse de la connectivité mais aussi pour la visualisation et l'appropriation des résultats. Elle se caractérise en outre par une grande flexibilité dans le niveau d'intégration des connaissances écologiques, ce qui explique la variété des protocoles utilisés. La théorie des graphes appliquée aux réseaux écologiques est développée depuis 15 ans dans la sphère scientifique et commence à se diffuser dans le monde opérationnel comme un appui pour l'aide à la décision (Foltête *et al.*, 2014; Zetterberg *et al.*, 2010). En France, elle a par exemple été utilisée pour

identifier la Trame verte et bleue à l'échelle locale (SCOT ou PLU) ou estimer l'impact potentiel d'aménagements sur la connectivité (Girardet et Clauzel, 2018).

2.3.3. La théorie des graphes

La théorie des graphes est une branche des mathématiques qui cherche à résoudre des problèmes en s'appuyant sur leur représentation simplifiée sous forme d'un réseau, constitué d'une série de sommets (nœuds) et d'arêtes (liens) reliant ces sommets. Depuis les premiers travaux de Leonhard Euler au XVIII^e siècle et la résolution du problème « des sept ponts de Königsberg », la théorie des graphes s'est progressivement diffusée dans de nombreuses disciplines pour étudier les flux de transport routier, les flux d'information dans les réseaux sociaux ou les réseaux de neurones ou encore les flux de courant dans les réseaux électriques.

En écologie, la théorie des graphes a été mobilisée pour étudier les interactions entre espèces à différents niveaux (réseaux trophiques, de compétition, mutualisme, génétique). C'est donc logiquement qu'elle a été ensuite utilisée pour décrire les flux d'organismes à travers le paysage. Dès 1984, Risser *et al.* (1984) dans leur article faisant état des perspectives de l'écologie du paysage mentionnaient l'intérêt de la théorie des graphes pour mesurer la connectivité. Dans une approche différente, Cantwell et Forman (1993) ont mobilisé les graphes pour représenter, non pas des réseaux écologiques, mais la mosaïque paysagère dans son ensemble. Les nœuds du graphe y représentaient les éléments paysagers sans distinguer ce qui relevait des taches d'habitat, des corridors ou de la matrice et les liens représentaient les relations d'adjacence entre ces éléments. L'objectif était de comparer différentes configurations spatiales de taches d'habitat, corridors et matrice, et vérifier si ces configurations avaient une influence sur le degré de connectivité du paysage.

Principes des graphes paysagers

Dean Urban et Timothy Keitt (2001) sont les premiers à formaliser l'utilisation des graphes pour modéliser les réseaux écologiques et à l'appliquer à la conservation d'une espèce menacée. Leur papier paru dans la revue *Ecology* en 2001 est important à plus d'un titre. Ils y définissent la manière de construire un graphe paysager, dans lequel les nœuds représentent les taches d'habitat pour une espèce et les liens représentent les connexions potentielles entre ces nœuds, c'est-à-dire des flux biologiques comme la dispersion de juvéniles. Le graphe créé est dit « spatial », chaque nœud étant associée à sa localisation géographique (Figure 2.5).

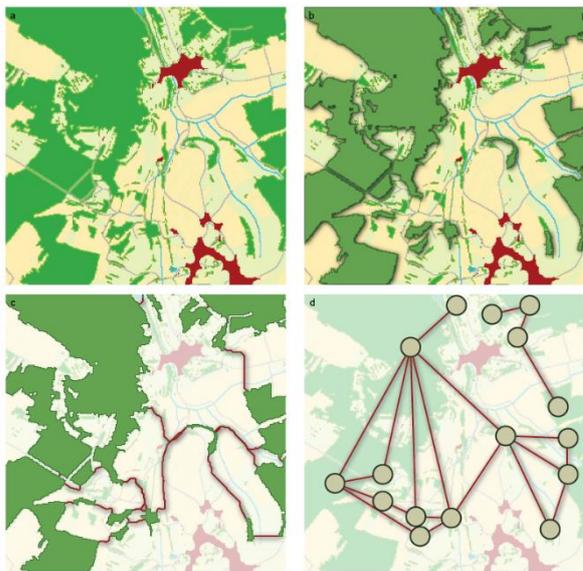


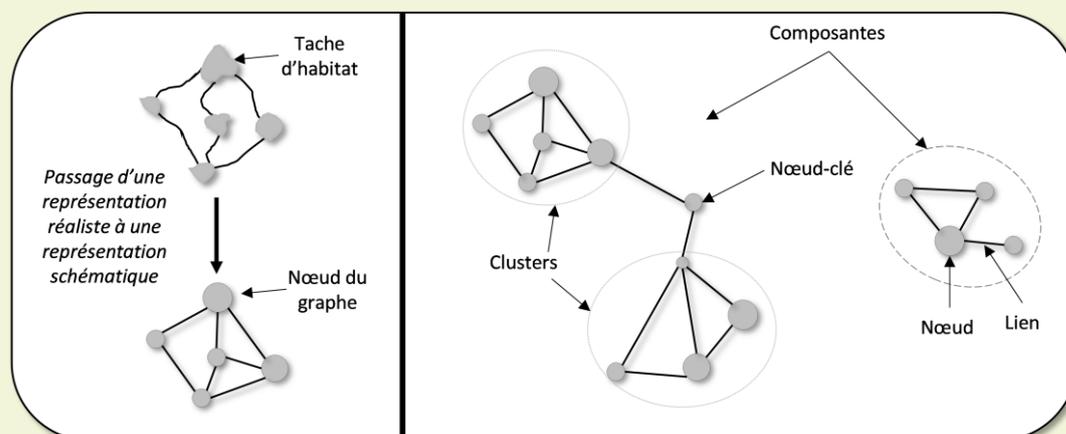
Figure 2.5. Modélisation d'un réseau écologique par la théorie des graphes.

À partir d'une carte de paysage (a), les taches d'habitat (b) puis les chemins de moindre coût sont identifiés (c). Ils deviennent respectivement les nœuds et les liens d'un graphe (d) représentant de manière schématique le réseau écologique d'une espèce (Girardet et Clauzel, 2018).

La représentation d'un réseau écologique sous la forme d'un graphe permet de visualiser la structure d'ensemble du réseau et l'intensité des connexions entre les nœuds. Chaque élément du graphe peut être pondéré en fonction de facteurs en lien avec l'écologie de l'espèce étudiée. Les nœuds peuvent être associés à des propriétés de l'habitat influençant les processus d'immigration comme la surface ou la qualité de la tache d'habitat. Les liens sont pondérés par la distance entre les nœuds, exprimée en distance euclidienne ou en distance coût pour tenir compte de la perméabilité de la matrice paysagère. Urban et Keitt revisitent également le vocabulaire de la théorie des graphes pour l'adapter à l'écologie du paysage et aux flux d'organismes (Encadré 2).

Encadré 2. Vocabulaire relatif aux graphes paysagers

Un graphe paysager est constitué d'un ensemble de **nœud** (*node*) représentant les taches d'habitat d'une espèce cible et de **liens** (*link*) représentant les connexions potentielles entre ces nœuds. Un nœud est associé à une valeur de **qualité**, représentant la capacité de la tache d'habitat à accueillir une population (aussi appelé potentiel démographique). La qualité d'un habitat peut être définie comme la surface de la tache (cas le plus courant) ou par d'autres critères en fonction des besoins écologiques de l'espèce étudiée. Un **chemin** (*path*) dans le graphe se définit comme un parcours constitué d'une séquence de nœuds, chaque nœud et chaque lien n'étant emprunté qu'une fois au cours de ce parcours. La **longueur** d'un chemin équivaut à la somme des longueurs des liens empruntés. Un graphe est considéré comme **connexe** s'il existe un chemin entre chaque paire de nœuds. Dans un graphe connexe, les groupes de nœuds fortement interconnectés définissent des **clusters**. Si un graphe peut être déconnecté par la suppression d'un seul nœud, celui-ci est appelé **nœud-clé** (*cut-node*). Un graphe **non connexe** est constitué de plusieurs sous-graphes indépendants les uns des autres et au sein desquels, chaque nœud est relié à au moins un autre. Ces sous-graphes délimitent des **composantes** (*component*) qui peuvent être assimilées à l'espace dans lequel un individu peut se déplacer et rejoindre un nœud de cette composante sans rencontrer de barrière infranchissable. Le **diamètre** (*diameter*) d'un graphe correspond au plus long parcours possible entre deux nœuds tout en considérant le **plus court chemin** (*least-cost path*).



Urban et Keitt proposent en parallèle d'adapter les métriques classiques de connectivité à la mesure des flux de dispersion, en les pondérant par la surface de la tache d'habitat et par la distance entre deux taches. Le postulat, inspiré de la théorie des métapopulations et du modèle de fonction d'incidence, est que le flux de dispersion depuis/à destination d'une tache i est dépendant de la taille de celle-ci et de sa distance aux autres taches. Ils élaborent plusieurs protocoles d'analyse pour évaluer l'importance des nœuds et des liens pour la connectivité d'un réseau et réalisent des analyses de sensibilité pour évaluer jusqu'à quel point le réseau est résistant au fur et à mesure de la suppression des nœuds ou des liens.

Ils posent enfin des questions centrales pour la conservation des espèces vivant dans des habitats fragmentés et auxquelles la théorie des graphes peut apporter des réponses : Combien de liens doivent être préservés pour maintenir la connectivité globale ? À partir de quelle distance entre les nœuds, le graphe devient-il déconnecté ? Quels sont les nœuds les plus importants pour préserver la structure du graphe ? Quelle quantité d'habitat peut être supprimée avant qu'une espèce ne disparaisse ? L'article d'Urban et Keitt peut ainsi être considéré comme un papier fondateur pour la modélisation des réseaux écologiques par les graphes paysagers. De nombreuses études se sont appuyées dessus – en témoigne les 1401 citations d'après Google Scholar¹ – pour explorer plus largement ces questions fondamentales, proposer de nouvelles métriques de connectivité et de nouveaux protocoles d'analyse.

La représentation des réseaux écologiques par les graphes paysagers repose sur le modèle de la mosaïque paysagère définie par Forman (*cf.* 1.3.1). Elle suppose que le paysage de l'espèce considérée est constitué de taches d'habitat plus ou moins bien délimitées au sein d'une matrice paysagère considérée comme un « non-habitat », même si elle peut être utilisée pour les déplacements ou comme habitat secondaire. Les graphes paysagers ne sont donc pas appropriés à tous les types de mosaïque paysagère et n'ont d'intérêt que pour les espèces vivant dans des habitats fragmentés et contraintes dans leurs déplacements par la nature des éléments constituant la matrice paysagère. Pour ces espèces-là, analyser les réseaux écologiques par la théorie des graphes met l'accent sur l'approche multiscalaire pour explorer la manière dont les taches d'habitat s'intègrent au sein d'un réseau et comment la structure de ce réseau est influencée par les connexions locales entre les taches (Kotliar et Wiens, 1990).

Mesure de la connectivité fonctionnelle

La mesure de la connectivité est au cœur des publications scientifiques en écologie du paysage (Kindlmann et Burel, 2008). Plus d'une soixantaine de métriques, adaptées d'autres champs d'analyse de réseaux (transport, sociaux, etc.) ou développées spécifiquement pour la connectivité du paysage, ont été publiées entre 2000 et 2010 (Rayfield *et al.*, 2011). Elles se différencient en fonction de leur niveau de calcul sur le graphe (local, composante, global) et des aspects de connectivité qu'elles quantifient (redondance des chemins, vulnérabilité des chemins, surface d'habitat connecté, etc.). L'absence de synthèse bibliographique et de recommandations pour guider la sélection de métriques adaptées aux objectifs des études ont sans doute contribué à cette profusion, de nombreux auteurs ayant créé leur propre métrique, parfois même en reprenant une formule déjà établie (Saura, 2018). Le nombre important de métriques semble contre-productif car il complexifie la reproductibilité des analyses, ainsi que l'interprétation et la comparaison des résultats. Les métriques les plus pertinentes s'avèrent être souvent différentes en fonction de la configuration du paysage et de la structure des réseaux étudiés (Magle *et al.*, 2009; Pascual-Hortal et Saura, 2006). Par conséquent, il est difficile de faire des préconisations sur le choix d'une métrique unique pour quantifier la connectivité dans toutes les situations. Dans le cadre du projet TRAMARE (2019-2020) associant scientifiques et gestionnaires, nous avons d'ailleurs souhaité élaborer un guide de recommandation sur l'importance de choisir plusieurs métriques pour rendre compte des différentes facettes de la connectivité et des besoins écologiques variés des espèces (Chapitre 5.3).

Par souci de synthèse et pour faciliter la compréhension des résultats présentés dans la partie 2, seules quelques métriques sont détaillées ici. Elles figurent parmi les plus utilisées dans la littérature et rendent compte de différentes manières de mesurer la connectivité. J'ai choisi d'orienter la description sur leur signification en termes de fonctionnalités écologiques et renvoie le lecteur aux références bibliographiques pour la formule mathématique correspondante. La majorité des métriques présentées sont pondérées, à la fois par la distance entre les taches d'habitat et par leur qualité respective. Cette double pondération s'inspire de la théorie biogéographique des îles et plus

¹ Requête faite en juin 2021

généralement, des modèles gravitaires dans l'analyse des réseaux dans lesquels l'intensité des relations entre deux taches d'habitat est proportionnelle à la qualité des taches connectées et à leur probabilité d'interaction.

La connectivité se mesure à différents niveaux du graphe en fonction de la finalité recherchée. Les métriques locales caractérisent la connectivité à l'échelle de chaque élément du graphe (nœud et/ou lien). Leur intérêt est de pouvoir comparer le niveau de connectivité de ces éléments afin d'identifier les taches d'habitat et/ou les corridors les plus « importants » à préserver, c'est-à-dire ici ceux ayant les plus fortes valeurs de connectivité. Dans le cadre d'une analyse diachronique, les métriques locales permettent d'évaluer et de spatialiser l'impact d'un changement dans le paysage. Bunn *et al.* (2000) et Urban et Keitt (2001) ont mis en avant trois types de contribution des taches d'habitat à la connectivité, en lien avec les dynamiques de population (Encadré 3).

- Le **potentiel démographique** (équivalent à la qualité des taches) est intrinsèque à la tache d'habitat et indépendant du réseau écologique. Il peut correspondre à la surface de l'habitat, éventuellement pondérée par sa qualité. Pour les amphibiens, dont la surface du plan d'eau n'influence généralement pas l'abondance, le potentiel démographique d'une tache d'habitat est souvent défini comme la surface d'habitat terrestre favorable autour du plan d'eau.
- Le **potentiel d'interaction** représente la capacité d'une tache à fonctionner comme une source dans une métapopulation, c'est-à-dire à émettre et/ou recevoir un flux important d'individus. Plusieurs métriques peuvent être utilisées pour mesurer ce potentiel d'interaction en s'appuyant sur le nombre de connexions. Le **degré**, issu de la théorie générale des graphes, est la métrique la plus simple et se définit comme le nombre de voisins que possède un nœud. Le **flux d'interaction** en est une version pondérée qui intègre la distance entre les taches connectées et la qualité de chacune. La valeur de flux d'interaction s'obtient par la somme des produits de la qualité (par exemple la surface) de la tache i avec les autres taches auxquelles elle est connectée, pondérée par leur probabilité d'interaction. La tache i aura une valeur forte de flux d'interaction si elle a une qualité élevée, si elle a beaucoup de taches proches et si ces taches proches ont, elles-mêmes, une qualité élevée (Figure 2.6). Cette métrique fait donc ressortir le « cœur du réseau », c'est-à-dire les taches fortement connectées, pouvant accueillir une large population d'individus.

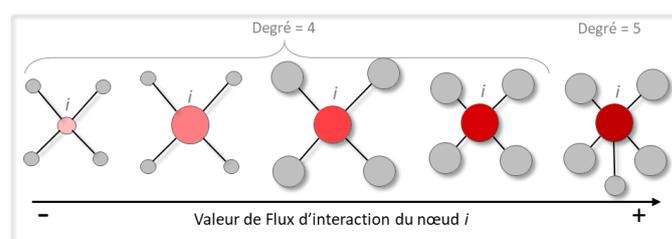
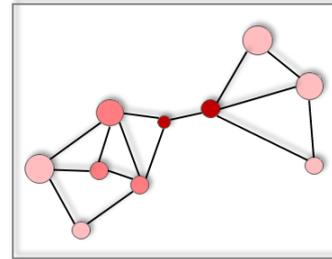


Figure 2.6. Principe du Flux d'interaction et comparaison avec une métrique topologique (Degré). La valeur croissante de connectivité est représentée par le gradient du rose pâle au rouge foncé

- La **traversabilité** représente le potentiel d'une tache d'habitat ou d'un lien à être traversé par les chemins reliant des taches d'habitat plus éloignées. Elle s'évalue souvent par l'**indice de centralité intermédiaire** (*betweenness centrality*, BC), un indicateur du flux potentiel traversant les liens et les taches au sein du réseau. Le BC se calcule par la somme des plus courts chemins passant par la tache ou le lien i , chaque chemin étant pondéré par le produit des qualités des taches reliées et leur probabilité d'interaction. La valeur de BC pour une tache ou un lien sera forte s'ils sont parcourus par un grand nombre de chemins à l'intérieur du graphe (Figure 2.7). Cette métrique n'est pas influencée par le nombre de connexion qu'une

tache peut avoir. Le BC traduit une fréquence d'utilisation et caractérise les « passages obligés » lorsqu'un individu parcourt le graphe.

Figure 2.7. Principe du l'indice de centralité intermédiaire. La valeur croissante de connectivité est représentée par le gradient du rose pâle au rouge foncé



Les métriques globales mesurent la connectivité au niveau du graphe entier. Leur intérêt réside surtout dans la comparaison de la connectivité d'un même réseau avant/après une modification dans le paysage (Figure 2.8). Elles sont donc appropriées pour évaluer l'impact global d'un aménagement sur la connectivité et peuvent servir d'indicateurs pour hiérarchiser des scénarios (par exemple différents tracés d'infrastructures). Deux métriques sont couramment employées : **la connectivité équivalente (EC)** et **la probabilité de connectivité (PC)**. Elles renvoient toutes deux à une notion d'accessibilité à l'habitat, tenant compte à la fois de la qualité des taches et de leur probabilité d'interaction. Leur mode de calcul s'appuie sur une somme des valeurs locales du flux d'interaction avec quelques nuances.

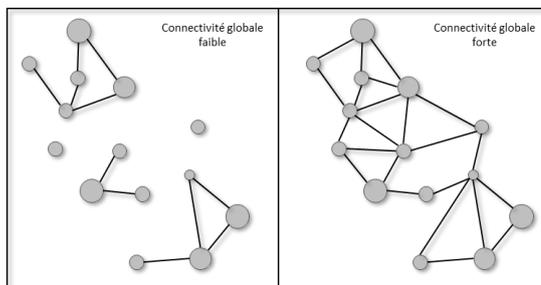


Figure 2.8. Illustration de deux niveaux de connectivité globale

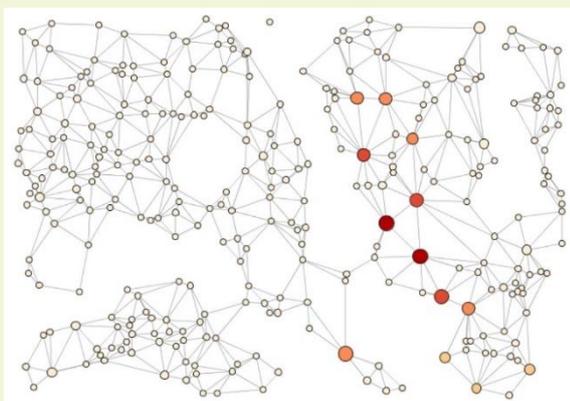
La connectivité équivalente (EC, Saura *et al.*, 2011) applique une racine carrée à cette somme afin d'obtenir une valeur exprimant une surface d'habitat atteignable. La probabilité de connectivité (PC, Saura et Pascual-Hortal, 2007) applique une division de la somme par la surface d'habitat au carré afin d'obtenir une probabilité. Le PC évalue ainsi la probabilité que deux individus tirés au hasard dans la zone d'étude parviennent à entrer en contact, soit parce qu'ils sont situés dans la même tache d'habitat, soit parce qu'ils sont dans deux taches connectées entre elles (directement ou par plusieurs liens indirects). Sa valeur est comprise entre zéro (aucune chance que deux individus entrent en contact, c'est le cas lorsque la zone d'étude ne contient aucun habitat) et 1 (100 % de chance que deux individus soient connectés, ce qui est possible uniquement si la zone d'étude est intégralement constituée d'habitat).

Encadré 3. Quelle stratégie de conservation dans le choix des taches d'habitat à préserver ?

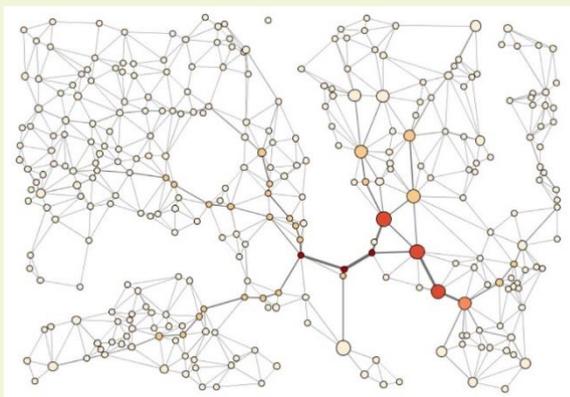
Dans mes recherches, comme dans mes enseignements, j'interroge souvent les passerelles entre les concepts théoriques et les applications concrètes. Dans mes cours d'écologie du paysage, je questionne par exemple les étudiants sur la traduction opérationnelle du concept de connectivité et les facteurs qui guident les choix d'habitats à préserver. Cet exemple est intéressant car il souligne la diversité des approches possibles alors même que le facteur retenu, la connectivité, est identique. L'exemple repose sur un réseau de taches d'habitat forestier, structuré en deux clusters principaux, dans lesquels les taches sont fortement connectées entre elles, mais où la connexion entre les deux clusters repose sur un seul lien et deux nœuds. Une tache d'habitat peut ainsi être importante à conserver pour différentes raisons.

1. Parce qu'elle abrite une population importante en raison de sa qualité (par exemple sa surface) qui conditionne en partie la quantité de ressources disponibles. La stratégie s'oriente donc vers les habitats principaux de l'espèce. Sur les deux figures ci-dessous, ce sont les taches représentées par les plus grands cercles.

2. Parce qu'elle émet ou reçoit un flux potentiel important d'individus grâce à ses nombreuses connexions avec des taches proches et de bonne qualité. La stratégie s'oriente ici vers la conservation des interactions entre taches proches. Sur la figure ci-contre, les taches rouge foncé ont les plus fortes valeurs de Flux d'interaction. Elles coïncident en partie avec les taches les plus grandes, soulignant l'importance de la qualité d'habitat dans le calcul de cette métrique.



3. Parce qu'elle est localisée sur des passages obligés pour traverser l'ensemble du graphe. Les nœuds ayant les plus fortes valeurs de Centralité intermédiaire (rouge foncé) n'ont pas forcément beaucoup de connexions, ni une qualité élevée (petit cercle) mais sont, en revanche, localisés à des endroits stratégiques pour maintenir la structure du réseau. Leur suppression entraînerait une déconnexion entre les deux clusters du réseau. Privilégier la protection de ces nœuds relève d'une stratégie de préserver la capacité du réseau à assurer les déplacements à une échelle large, par exemple en réponse au changement climatique.



Conclusion de la partie 1

Cette première partie avait pour objectif de faire le point sur les théories et les concepts mobilisés dans l'analyse des réseaux écologiques et de la connectivité. Les recherches dans ce domaine se sont multipliées depuis une quinzaine d'années, améliorant significativement les connaissances sur les interactions entre les structures paysagères et les flux d'organismes, tout en générant de nombreux débats sur les effets de la fragmentation du paysage sur la biodiversité. Ces débats – voire ces contradictions – se répercutent dans le monde opérationnel à propos des différentes stratégies à mettre en œuvre pour conserver la biodiversité. Ce manque de consensus sur une question pourtant cruciale s'explique, entre autres, par :

- une définition différente de certains concepts comme celui de connectivité ou de fragmentation, qui peuvent faire référence à des processus écologiques différents (Fischer et Lindenmayer, 2007) ;
- des échelles différenciées qui ne permettent pas d'appréhender correctement l'effet de la perte d'habitat et l'effet lié à l'isolement (Fahrig *et al.*, 2019) ;
- des choix variés de modèles, d'indicateurs et d'espèces qui limitent les comparaisons et la généralisation des résultats (Kool *et al.*, 2013) ;
- un manque de confrontation des modèles avec les données de terrain qui questionne la validité des résultats (Sawyer *et al.*, 2011).

Ces limites freinent le transfert des modèles vers le monde opérationnel (Luque *et al.*, 2012) et par conséquent l'intégration de la connectivité dans les actions de conservation (Kool *et al.*, 2013). Mes recherches depuis une dizaine d'années cherchent à répondre à certaines de ces limites, aussi bien sur le plan scientifique qu'opérationnel. La deuxième partie de ce volume d'HDR est l'occasion de revenir sur quelques grands enjeux, notamment l'analyse multi-échelles de la connectivité, la prise en compte de l'incertitude dans la modélisation, ou encore l'intégration de la connectivité dans la planification territoriale.

DEUXIÈME PARTIE

CONTRIBUTIONS

Introduction de la partie 2

Mes travaux se structurent autour d'une question centrale : **le concept de réseaux écologiques est-il pertinent à mobiliser pour améliorer la compréhension des interactions entre les structures paysagères et les flux biologiques, mais aussi pour faciliter la prise en compte de la connectivité dans la planification territoriale ?** Pour répondre à ces questions, j'ai exploré la manière dont la modélisation spatiale pouvait, par ses capacités d'abstraction et de simulation, participer à mieux intégrer la complexité du vivant.

Si les premières théories de dynamiques des populations et les premiers modèles de représentation du paysage ont été critiqués pour leur relative simplicité, plusieurs innovations méthodologiques autour des graphes paysagers ont permis d'analyser la connectivité dans une approche multiscalaire et intégratrice. Dans le Chapitre 3, j'aborde par exemple la prise en compte de l'organisation hiérarchique des déplacements dans la modélisation des réseaux écologiques, ainsi que les différentes pistes pour intégrer l'hétérogénéité paysagère dans les modèles. Je présente également les démarches méthodologiques que nous avons élaborées pour analyser la connectivité multi-espèces. Le Chapitre 4 se focalise sur un enjeu important de la modélisation, la gestion de l'incertitude et ses implications pour la mise en œuvre de préconisations pour la conservation de la biodiversité. Pour tenter de la réduire, la confrontation des modèles avec une « vérité terrain » est indispensable. Je reviens notamment sur les différentes données biologiques qui peuvent être mobilisées et la manière de les intégrer en fonction des objectifs poursuivis. Pour évaluer le degré d'incertitude des résultats issus de la modélisation, plusieurs protocoles méthodologiques sont comparés et la variabilité des résultats est analysée.

Face à la complexité des concepts mobilisés, je pose l'hypothèse que l'objet « réseau écologique » est un moyen de rendre compréhensible ces concepts par les gestionnaires et ainsi faciliter l'intégration de la connectivité fonctionnelle dans la planification territoriale. Le Chapitre 5 revient sur les dispositifs de la Trame verte et bleue et de la séquence Éviter-Réduire-Compenser en montrant ce que la modélisation des réseaux écologiques peut apporter pour l'aide à la décision. En parallèle, plusieurs expérimentations ont été mises en place pour étudier la manière dont ces concepts étaient plus ou moins compris par les acteurs en charge de la biodiversité et les solutions développées pour en faciliter leur appropriation.

Chapitre 3 – ANALYSE MULTISCALEAIRE DE LA CONNECTIVITÉ

Looking for the right thing is easier than looking for the right size.

Timothy Allen et Thomas Hoekstra, 1992

3.1. Représenter l'hétérogénéité des structures paysagères, une question d'échelle

La représentation de l'hétérogénéité des structures paysagères varie en fonction de l'échelle considérée. Cette notion d'échelle renvoie à deux paramètres, l'étendue et le grain, qui s'appliquent à la fois à la réalité écologique et aux données spatiales qui décrivent les structures paysagères (Turner *et al.*, 1989). L'étendue spatiale correspond à la taille de l'espace vital d'une espèce du point de vue écologique et à la taille de la zone étudiée du point de vue des données. En fonction des capacités de déplacement de l'espèce et des données disponibles, l'étendue peut varier de quelques mètres à plusieurs centaines de kilomètres pour les espèces les plus mobiles. Le grain (ou résolution) est un critère de précision. Sur le plan écologique, il correspond à l'échelle la plus fine à laquelle un individu peut percevoir et différencier l'espace. Pour les données spatiales, il s'agit du degré de finesse avec lequel les éléments sont représentés (taille de la plus petite unité cartographiée). L'étendue et le grain peuvent également s'appréhender d'un point de vue temporel. L'étendue temporelle renvoie à l'intervalle de temps dans lequel les données écologiques ou spatiales ont été collectées et le grain à la fréquence de la collecte à l'intérieur de cette période (journalière, annuelle, etc.). L'échelle temporelle joue sur l'appréciation des dynamiques écologiques et paysagères pouvant être identifiées comme stables à un niveau donné, mais instables à un autre (Turner *et al.*, 1989).

Il existe une certaine relation linéaire entre l'étendue et le grain : une étude conduite sur une portion restreinte d'un territoire nécessite de travailler à partir de données à haute résolution pour capter les éléments les plus fins du paysage. Inversement, une étude conduite à une échelle nationale, voire continentale, mobilisera des données au grain plus grossier. Si les progrès de l'informatique (temps de calcul et de stockage) et de l'acquisition de larges jeux de données conduisent parfois à mobiliser des données très fines (spatialement et/ou temporellement) sur des étendues très vastes, le gain en représentativité des phénomènes et des processus n'est pas toujours intéressant (With, 2019). Les processus écologiques s'effectuant à des échelles spatio-temporelles qui leur sont propres, le choix de l'échelle d'étude la plus pertinente est fondamental en écologie du paysage. Des réponses divergentes dans les interactions entre les structures paysagères et les processus écologiques peuvent être obtenues en raison notamment du changement d'échelle qui révèle – ou au contraire masque – des informations différentes (Encadré 4).

Le choix de l'échelle dans l'analyse des réseaux écologiques doit donc être pensé en cohérence avec les objectifs de l'étude et adapté à l'écologie de l'espèce-cible, c'est-à-dire à l'échelle à laquelle elle interagit avec son environnement. Les données d'occupation du sol doivent permettre de cartographier les éléments paysagers jouant un rôle (positif ou négatif) sur les déplacements et la sélection d'habitat. L'étude des grands prédateurs pouvant parcourir plusieurs centaines de kilomètres à travers les milieux forestiers ne nécessitera pas la même résolution spatiale de données que l'étude des coléoptères se déplaçant sur quelques centaines de mètres grâce à des amas de bois mort. En revanche, l'étendue spatiale des données devra être plus large dans le premier cas pour tenir compte des plus grandes capacités de déplacement de l'espèce. Comme dans toute analyse spatiale, la question des effets de bord est problématique, masquant potentiellement de larges taches d'habitat ou des connexions essentielles. Les biais peuvent néanmoins être limités en augmentant l'étendue de la zone étudiée.

Des analyses de sensibilité sont également préconisées pour étudier la variabilité des résultats en fonction du changement de résolution ou d'étendue. Dans le cadre du projet GRAPHAB 2, nous avons modélisé les réseaux écologiques de la rainette verte à partir d'une carte d'occupation du sol dont nous avons fait varier la résolution spatiale de 5 m à 500 m (Figure 3.1). Les valeurs de connectivité obtenues sur le graphe ont ensuite été comparées à une donnée « référence » issue du terrain. L'objectif était, d'une part de vérifier l'hypothèse selon laquelle la présence de la rainette était corrélée positivement aux valeurs de connectivité locale (c'est-à-dire que l'espèce était plus présente dans les mares très connectées) et, d'autre part de voir si cette relation se vérifiait quelle que soit la précision des données cartographiques en entrée.

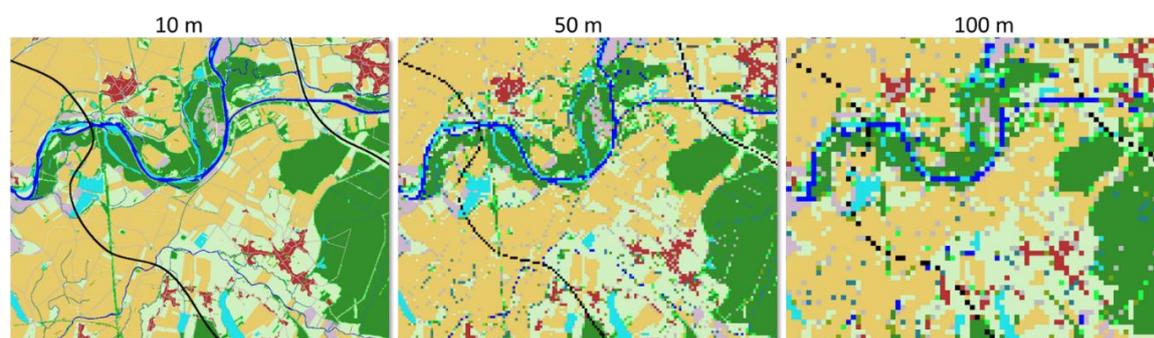


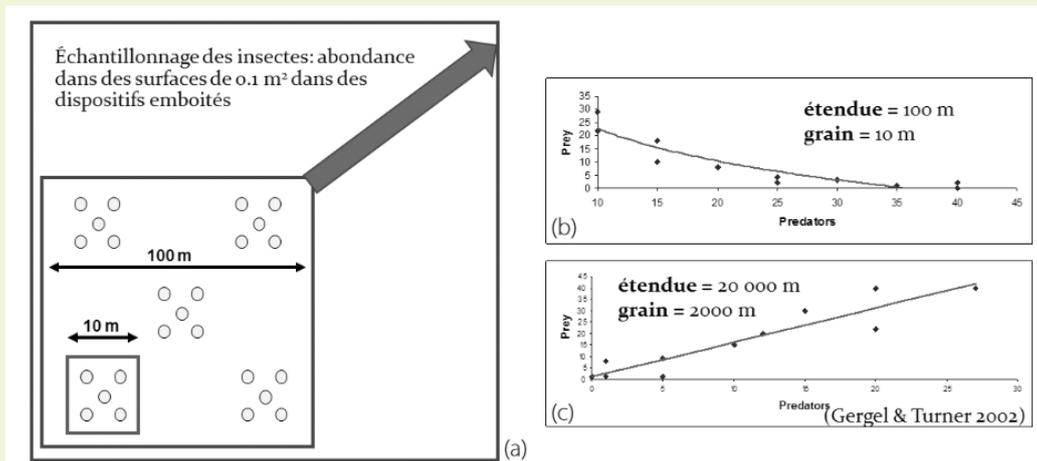
Figure 3.1. Changement de résolution spatiale (grain) de la carte d'occupation du sol

Les résultats ont confirmé le lien entre connectivité et présence de l'espèce. En revanche, la dégradation de la résolution spatiale fait rapidement diminuer les liens statistiques entre modèle et données empiriques. Au-delà d'une résolution de 20 m, la qualité de la modélisation se dégrade car la carte d'occupation du sol ne parvient plus à représenter correctement les éléments paysagers influençant les déplacements de la rainette verte, notamment les éléments linéaires comme les haies (favorables) ou les autoroutes (défavorables). Inversement, les résolutions de 5 m et de 10 m ont produit des résultats similaires, ce qui a permis d'opter pour une résolution de 10 m dans la suite des analyses, afin d'avoir un compromis entre résolution spatiale et optimisation des temps de calcul.

Encadré 4. Influence du changement d'échelle sur les relations proies-prédateurs

Dans le cadre de mes cours sur les systèmes d'information géographique ou en écologie du paysage, j'aborde souvent avec les étudiants les questions d'échelles : comment combiner des sources de données spatialisées dont le grain et l'étendue diffèrent ? Comment gérer le changement d'échelle par les méthodes d'agrégation/désagrégation spatiales ? Que révèle une échelle donnée par rapport à une autre, en termes de description et de compréhension de la réalité observée ? Pour leur faire prendre conscience des enjeux autour du choix de l'échelle et des contradictions possibles dans les résultats obtenus, j'utilise régulièrement un exemple tiré de Gergel et Turner (2017) et repris par Deconchat *et al.* (2020) sur l'influence du changement d'échelle sur les relations proies-prédateurs.

L'étude analyse les relations entre la présence de prédateurs et celle de leurs proies. L'abondance des deux espèces d'insectes est relevée sur des quadrats de 0,1 m², puis les données sont agrégées de manière emboîtée (a) pour faire varier à la fois le grain (tous les 10 m ou tous les 2000 m) et l'étendue du transect (100 m et 20 km). À une échelle fine (par exemple un verger), la présence des deux espèces est corrélée négativement (b) : les proies évitent les prédateurs. En revanche, à une échelle plus large (un ensemble de vergers dans une région), la relation s'inverse (c) : la présence des proies est corrélée positivement à celle des prédateurs. À cette échelle, les facteurs qui expliquent la répartition de ces deux espèces sont la disponibilité des ressources, et non les stratégies d'évitement.



3.2. Intégrer l'organisation hiérarchique des déplacements

3.2.1. L'emboîtement spatio-temporel des déplacements

La sélection d'habitat (Mayor *et al.*, 2009) et les modalités de déplacements des espèces (Ims, 1995) en réponse aux structures paysagères s'insèrent dans un système hiérarchique et emboîté dans le temps et dans l'espace (Figure 3.2). Il est possible de distinguer de grandes catégories de déplacements qui se produisent à des échelles spatio-temporelles emboîtées, notamment :

- les déplacements réguliers (principalement pour l'alimentation) entre les différentes taches de ressources sont nécessaires au cycle de vie quotidien de l'individu et se produisent le plus souvent à l'intérieur du domaine vital de l'espèce, c'est-à-dire l'espace au sein duquel elle peut accomplir ses besoins primaires ;

- les déplacements périodiques (migratoires) entre des habitats saisonniers concernent l'ensemble des individus d'une population ;
- les déplacements liés au processus de dispersion concernent une partie des individus d'une population qui quittent leur lieu de naissance pour se rendre dans un nouveau lieu où ils se reproduiront.

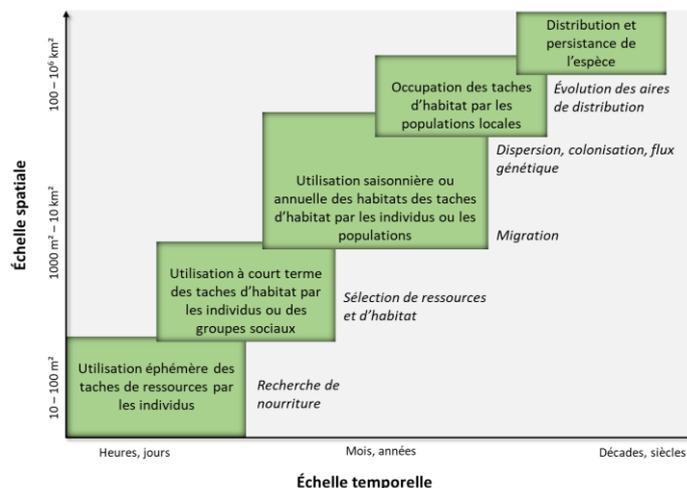


Figure 3.2. Diagramme spatio-temporel des déplacements (With 2019, adapté de Mayor *et al.*, 2009)

Les facteurs qui déterminent la décision pour un individu de rester ou de quitter un habitat et donc de réaliser ou non un déplacement à travers une matrice hétérogène, sont à la fois intrinsèques à l'individu (comportement) et extérieurs (environnement, paysage) (Baguette et Van Dyck, 2007). Cette décision dépend d'un rapport coût/bénéfice entre le fait de rester ou de partir, faisant intervenir entre autres la quantité de ressources disponibles, le risque de prédation, les relations de compétition ou encore la perméabilité de la lisière de l'habitat. Le mouvement entre les habitats est influencé à la fois par la structure du paysage (composition et configuration) qui jouent sur la perméabilité de la matrice et sur la distance entre les habitats, mais aussi par la perception de ces attributs paysagers par l'espèce qui lui permet d'évaluer le risque de prédation. Enfin, la décision de s'installer dans un nouvel habitat (immigration) relève de la sélection d'habitat, elle-même influencée par les ressources disponibles et l'attraction conspécifique.

3.2.2. Modéliser cet emboîtement par une approche multiscale

La dispersion est un processus clé permettant la colonisation de nouveaux habitats, le maintien de flux de gènes entre individus et à plus long terme la survie des populations. Si la conservation d'habitats et de corridors supportant ce processus est primordiale, elle ne doit pas occulter la nécessaire réalisation des autres types de déplacement tout aussi indispensables au cycle de vie des espèces. Un enjeu important est donc d'intégrer l'emboîtement spatio-temporel des différents processus écologiques. Concrètement, il s'agit de définir les habitats et les corridors en cohérence avec les facteurs déterminants de chaque processus écologique. Selon l'échelle considérée, la définition fonctionnelle des taches d'habitat et des corridors est en effet différente (Theobald, 2006). À l'échelle de l'individu et de son domaine vital, le réseau écologique est constitué de taches de ressources alimentaires ou d'habitats reliées par des déplacements quotidiens ou saisonniers (Figure 3.3). À l'échelle des populations, le réseau est constitué de domaines vitaux, appelés métataches par Zetterberg *et al.* (2010) et reliés par des déplacements intragénérationnels représentant les interactions entre les individus (reproduction, liens sociaux). Enfin, à l'échelle des métapopulations,

le réseau est constitué de populations (l'ensemble des domaines vitaux connectés par les déplacements annuels) reliés par des déplacements intergénérationnels représentant les échanges entre les populations (dispersion).

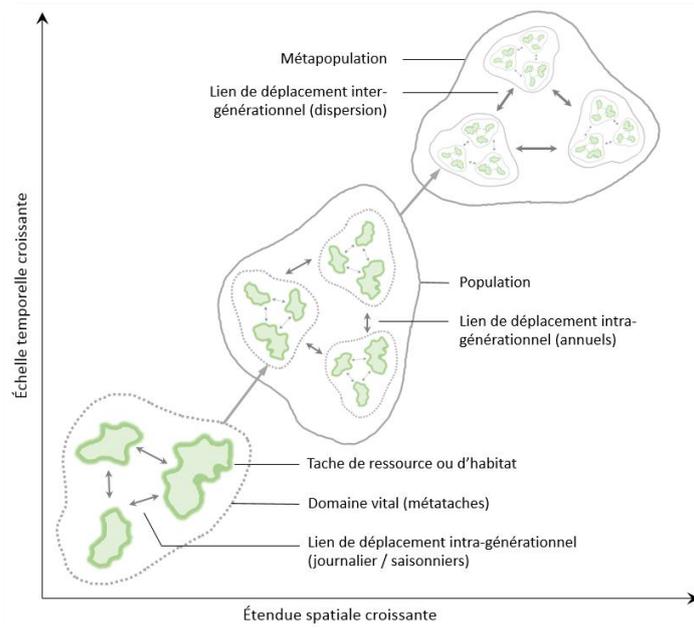


Figure 3.3. Emboîtement des processus écologiques relatifs au cycle de vie des espèces fonctionnant en métapopulation (Sahraoui *et al.*, en prép.), adapté de Zetterberg *et al.*, 2010)

Dans le cadre du collectif Graphab, nous avons formalisé une méthode pour intégrer cette organisation hiérarchique des processus écologiques dans la construction d'un graphe paysager en reprenant le concept de métatache. Le principe consiste à modéliser successivement le réseau écologique à l'échelle des déplacements quotidiens, puis à partir de cette base, à modéliser le réseau écologique à l'échelle de la dispersion. À chaque étape, la définition des nœuds et des liens du graphe est pensée en cohérence avec l'échelle spatio-temporelle du processus étudié. Dans le graphe modélisant le réseau écologique à l'échelle quotidienne, les nœuds sont définis comme les taches de ressources et les liens comme les déplacements journaliers (Figure 3.4a). Les taches de ressources connectées sont ensuite agrégées pour former des métataches et identifier celles dont la surface totale d'habitat est suffisante pour accueillir une population (Figure 3.4b). Les métataches retenues deviennent les nœuds d'un second graphe, reliés par des liens représentant les flux de dispersion (Figure 3.4c). Ce second graphe modélise ainsi le réseau écologique à l'échelle de la dispersion en intégrant la quantité de ressources nécessaire à la constitution d'un domaine vital fonctionnel.

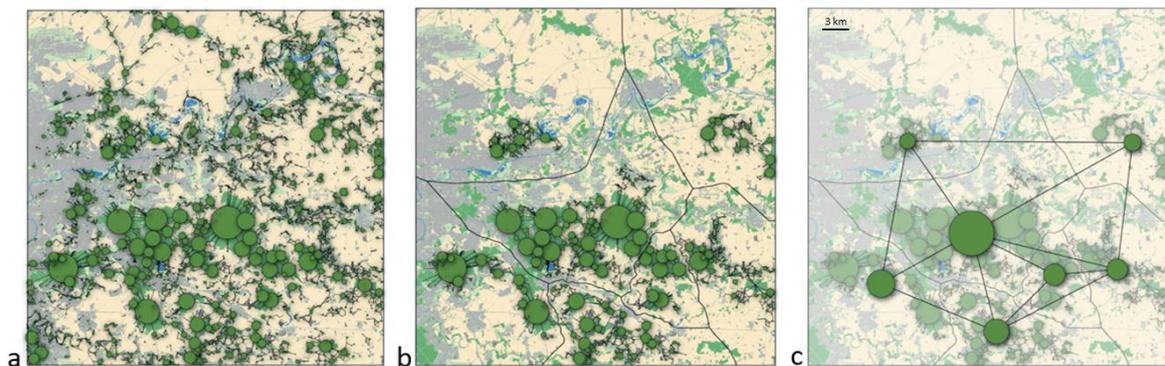


Figure 3.4. Modélisation multiscale d'un réseau écologique à partir du concept de métatache (Sahraoui *et al.*, en prép.)

3.2.3. Application à la conservation d'une espèce menacée

L'approche multiscalaire des processus écologiques a été mise en œuvre dans le cadre de la conservation du rhinopithèque de Biet (*Rhinopithecus bieti*), un primate endémique de la province du Yunnan (Clauzel *et al.*, 2015). Cette recherche a été menée au sein du GDRI « Santé des écosystèmes et écologie des maladies environnementales » piloté par Patrick Giraudoux et se concrétisa par trois missions entre 2013 et 2016 mêlant collectes de données sur le terrain, rencontres avec les acteurs locaux et formations d'étudiants.

Contexte et problématique

Victimes de la déforestation, de la fragmentation de leur habitat et du braconnage (viande, trafic pour les zoos privés, etc.), 75 % des espèces de primates mondiaux sont actuellement menacées d'extinction (Estrada *et al.*, 2017). Dans la province du Yunnan, plusieurs espèces de rhinopithèque dans la région des trois fleuves parallèles connaissent un déclin de leurs populations, y compris celles du rhinopithèque de Biet qui subsistent entre la partie haute du Yang-Tsé et le Haut-Mékong (Figure 3.5).

Depuis sa découverte par des missionnaires français au XIX^e siècle, la biologie et l'écologie du rhinopithèque de Biet sont restées peu connues du monde scientifique, en raison de l'inaccessibilité de son habitat. L'espèce vit dans les forêts sempervirentes entre 1800 et 4600 mètres au-dessus du niveau de la mer (Long *et al.*, 1994), ce qui en fait, parmi les primates non-humains, la seule vivant dans de telles conditions extrêmes d'altitude (Figure 3.6).

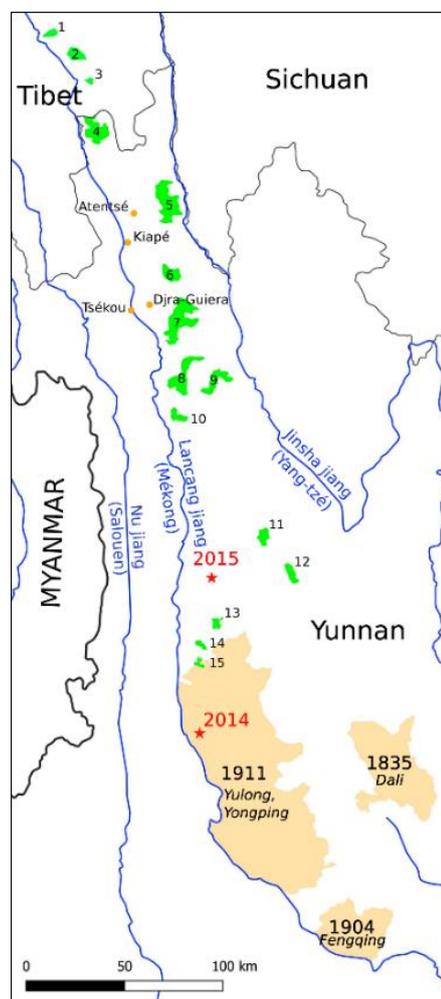


Figure 3.5. Répartition historique (en beige) et actuelle (en vert) du rhinopithèque de Biet. Les étoiles rouges sont des groupes redécouverts récemment (Figure réalisée par P. Giraudoux)

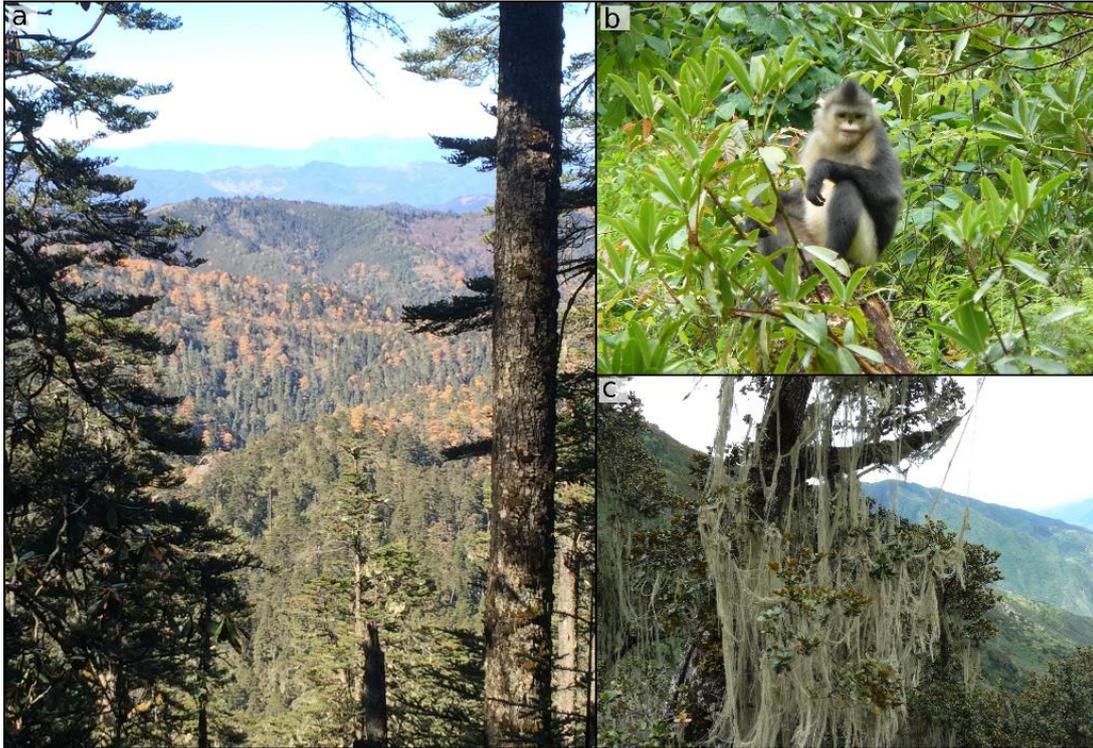


Figure 3.6. Paysages forestiers dans les *LaoJun Shan*, province du Yunnan (Chine) (photos C.Clauzel)

Biotope typique du rhinopithèque de Biet à 3700 m d'altitude constitué de forêts anciennes de conifères (a). Individu mâle de rhinopithèque de Biet (b). Lichens, principale source d'alimentation pour cette espèce folivore (c).

Les recherches ne se sont accentuées qu'à la fin des années 1970, de manière concomitante avec la mise sous protection nationale de l'espèce. Les prospections menées par des scientifiques accompagnés de paysans locaux et d'anciens braconniers ont confirmé la présence d'une quinzaine de groupes, totalisant entre 2000 et 3000 individus. Au-delà de ces 15 groupes, il existe probablement d'autres groupes non recensés, qu'il s'agisse de reliques ou de reconquêtes, comme le montre les découvertes récentes dans le sud de son aire de distribution historique (étoiles rouges sur la Figure 3.5) (Wang *et al.*, 2019). L'espèce est menacée par l'altération de son habitat, notamment l'extension des zones agricoles et d'élevage, l'exploitation forestière et minière et la collecte de bois de chauffage. Néanmoins, le gardiennage actuel limite le braconnage dont elle était victime jusque dans les années récentes.

La fragmentation en 15 sous-populations, ou groupes, spatialement déconnectées pose la question de la viabilité de chacune d'entre elles et des conséquences de la limitation des échanges génétiques qu'elle pourrait entraîner. Celle-ci semble déjà engagée : la structuration génétique des populations actuelles est largement déterminée par la fragmentation de leur habitat (Liu *et al.*, 2009). La reconnexion d'habitats actuellement disjoints apparaît donc une priorité pour la conservation de l'espèce. L'objectif de notre travail, mêlant expertises écologiques, analyses spatiales et modélisation, vise à analyser la connectivité des habitats du rhinopithèque de Biet pour identifier les secteurs où les habitats seraient potentiellement reconnectables.

Analyse de la connectivité du paysage du rhinopithèque de Biet

Une première étape a consisté à collecter des données écologiques sur l'espèce et des données spatiales sur son aire de distribution. Le domaine vital des groupes varie entre 10 km² et 100 km² en fonction de la latitude et de la saison (Ren *et al.*, 2009). Bien que les groupes préfèrent les larges taches d'habitat, ils sont capables de s'installer dans de plus petites taches d'habitat à condition que la quantité de ressources alimentaires soit suffisante à proximité. D'après les traces GPS collectées (Ren *et al.*, 2008), la distance quotidienne de déplacement pour la recherche de nourriture varie entre 350 m et 2000 m avec une moyenne à 1500 m. Les événements de dispersion sont peu connus mais considérés comme hautement probables puisque les jeunes mâles sont souvent chassés de leur groupe et doivent en rejoindre ou en créer un autre. Une carte de paysage à une résolution de 50 m a été construite à partir d'une classification supervisée de 13 images SPOT5 de novembre 2004. Cinq catégories ont été identifiées en fonction des préférences écologiques du rhinopithèque de Biet : forêts anciennes de conifères (habitat optimal) ; forêts mixtes (habitat suboptimal) ; forêts de feuillus ou strate arbustive (éléments favorables aux déplacements) ; forêts de pins du Yunnan (éléments défavorables aux déplacements) ; zones urbaines ou agricoles (éléments obstacles).

Un premier graphe a été construit pour modéliser le réseau écologique du rhinopithèque à l'échelle des déplacements quotidiens. Les nœuds du graphe ont été définis comme les cœurs de forêts anciennes de conifères en éliminant les lisières évitées par l'espèce en raison des perturbations anthropiques. Ces cœurs de forêts sont considérés comme les taches de ressources utilisées pour une journée ou une saison. Les liens ont été calculés en distance-coût en s'appuyant sur la distance moyenne des déplacements quotidiens. Le graphe ainsi créé (Figure 3.7a) délimite des composantes, correspondant aux domaines vitaux potentiels regroupant les taches de ressources accessibles pour un individu à l'échelle d'une journée. Chaque composante devient ensuite un nœud dans un second graphe modélisant le réseau écologique à l'échelle de la dispersion. Ces nœuds, correspondant aux domaines vitaux, sont reliés par des liens représentant les flux de dispersion entre les populations (Figure 3.7b). La distance de dispersion n'étant pas connue pour cette espèce, nous avons testé plusieurs distances et retenu celle qui générerait un niveau de fragmentation cohérent avec les distances génétiques entre les groupes (4,5 km). Cette modélisation sous la forme de graphes emboîtés permet de mettre en cohérence la définition fonctionnelle des taches d'habitat, les distances de déplacement et les processus écologiques.

Quelle que soit l'échelle considérée, le réseau écologique du rhinopithèque apparaît très fragmenté en raison d'une faible quantité d'habitat optimal. Dans la partie nord, les hautes altitudes (> 4000 m) limitent le développement des arbres. La partie sud est plus basse (2500 m) mais les activités humaines beaucoup plus développées. L'extension de l'agriculture et de l'urbanisation ont entraîné un recul des surfaces forestières et ont rendu le paysage moins favorable aux déplacements de l'espèce. Les seuls secteurs contenant suffisamment d'habitat connecté pour constituer des domaines vitaux correspondent à deux réserves naturelles, les *Baima Xueshan* (les « montagnes enneigées du cheval blanc ») abritant cinq sous-populations très connectées et les *Laojun Shan* (les « montagnes de jade ») avec deux sous-populations qui interagissent entre elles uniquement à l'échelle de la dispersion d'après le modèle (Figure 3.7b).

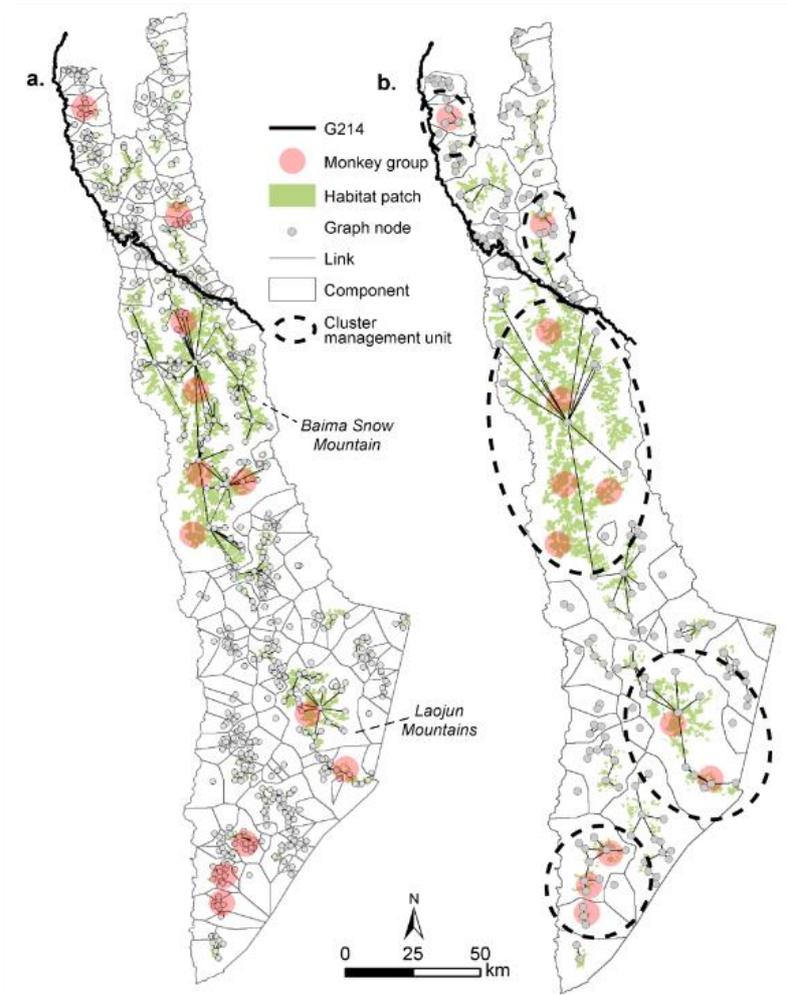


Figure 3.7. Réseaux écologiques du rhinopithèque de Biet à l'échelle des déplacements quotidiens (a) et des événements de dispersion (b).

Enseignements pour la mise en place d'actions de conservation

Ce travail a révélé plusieurs observations potentiellement utiles pour la mise en place d'actions de conservation ciblée sur le rhinopithèque de Biet.

- 1) Le **rôle positif des réserves naturelles** pour le maintien des forêts anciennes de conifères constituant l'habitat optimal de l'espèce. La réserve naturelle des *Baima Xueshan* a été créée en 1983 par le gouvernement du Yunnan, puis approuvée comme réserve nationale en 2000. Le parc national des *Laojun Shan* est plus récent (2009). Les deux sites font partie des « Aires protégées des trois fleuves parallèle au Yunnan » inscrit en 2003 sur la liste du patrimoine mondial de l'UNESCO. Si les forêts anciennes de conifères voient leur surface régresser dans la partie sud, elles restent relativement stables au sein des deux aires protégées, notamment dans les *Baima Xueshan* (Zhang *et al.*, 2014).
- 2) Une **reconnexion potentiellement envisageable des deux aires protégées**. Les graphes ont mis en évidence une déconnexion fonctionnelle des deux réserves en raison d'un habitat optimal moins présent et d'un paysage plus contraignant pour les déplacements. Cette déconnexion est relativement ancienne puisque les analyses génétiques ont déjà confirmé

l'existence de deux sous-populations distinctes¹. Néanmoins, la modélisation révèle que les distances entre les taches d'habitats aux extrémités des deux composantes sont relativement faibles. Le secteur apparaît ainsi stratégique pour envisager une reconnexion des deux réserves par la création de micro-habitats et de corridors.

- 3) **L'isolement géographique des trois sous-populations** de rhinopithèques subsistant au sud. Le réseau écologique est extrêmement fragmenté dans la partie sud en raison d'une très faible surface d'habitat. Le paysage, très anthropisé, contraint fortement les possibilités de déplacement et une reconnexion avec les *Laojun Shan* apparaît difficile à envisager. Ces trois groupes semblent ainsi condamnées à disparaître en raison de cet isolement et du faible nombre d'individus.

Au-delà de ces enseignements, les graphes paysagers, comme tout modèle spatial, ont une fonction didactique. La représentation schématique du réseau écologique est suffisamment synthétique pour être compréhensible et appropriable par des non-spécialistes. Les résultats cartographiques constituent ainsi un support intéressant de discussion et de concertation entre les acteurs, mais qui impliquent certaines précautions qui seront développées dans le Chapitre 5.3.

3.3. Dépasser le modèle habitat-corridor-matrice

Les premiers travaux mobilisant la théorie des graphes ont développé des modèles simples pour représenter le réseau écologique d'une espèce unique souvent spécialiste d'un milieu particulier (forêt, prairie, plan d'eau, etc.). Dans ces premiers développements, les taches d'habitat étaient considérées comme un milieu homogène, bien circonscrites dans le paysage. La matrice correspondait par exclusion à tout ce qui n'était pas habitat. Cette définition assez caricaturale ne reflète évidemment pas la complexité paysagère et tend à sous-estimer l'influence du paysage environnant. De nombreux travaux ont donc cherché à aller au-delà en considérant le paysage comme une mosaïque hétérogène de différents types d'habitat dont la qualité pour les espèces varie en fonction de leur nature, de leur forme ou de leur arrangement spatial.

3.3.1. Différentes manières d'intégrer l'hétérogénéité paysagère

Il existe de multiples façons d'intégrer l'hétérogénéité paysagère dans la modélisation des réseaux écologiques. Une première manière, relativement simple, est de **considérer la matrice comme une surface non uniforme**. Définie comme ce qui est « non-habitat », elle peut néanmoins avoir une influence très variable sur les capacités de déplacement des espèces en fonction de la composition et de la configuration des éléments paysagers la constituant. De nombreuses espèces, quelle que soit l'amplitude de leurs déplacements, ne se déplacent pas de manière rectiligne mais suivent préférentiellement certains éléments paysagers.

Dans l'ensemble de mes travaux, comme dans la plupart de ceux de mes collègues, la perméabilité différenciée de la matrice est intégrée à la modélisation en attribuant une valeur de résistance à chaque type d'occupation du sol pour calculer les liens en distance-coût et non en distance euclidienne. Le choix des valeurs de résistance est toujours un point sensible de la modélisation car il influe fortement sur les résultats, que ce soit sur la localisation des corridors ou sur la hiérarchisation des éléments du réseau écologique. Or, les déplacements et notamment ceux liés à la dispersion, sont difficiles à observer et les connaissances sur leurs modalités restent la plupart du

¹ Représentées par les *clusters management units* sur la Figure 3.7

temps lacunaires. Je reviendrai sur ce point dans le Chapitre 4.1 pour montrer que les données biologiques, mais aussi l'expertise terrain, peuvent aider à paramétrer ces valeurs.

L'hétérogénéité de la matrice paysagère peut également être prise en compte dans la **qualité des taches d'habitat**. Celle-ci ne dépend en effet pas seulement des caractéristiques intrinsèques de la tache (surface, forme, etc.), mais aussi de la composition et la configuration du paysage environnant (Bennett *et al.*, 2006; Laurance, 2008). Cela est particulièrement vrai pour les espèces ayant un cycle de vie biphasique comme les amphibiens qui utilisent un habitat aquatique (plan d'eau) pour la reproduction et un habitat terrestre le reste du temps. Dans les différentes modélisations de réseaux écologiques que j'ai réalisées sur les amphibiens (Clauzel *et al.*, 2013, 2015; Godet et Clauzel, 2021), la qualité des habitats aquatiques a ainsi été définie comme la quantité de milieux favorables accessibles à l'échelle des déplacements quotidiens.

Outre l'hétérogénéité de la matrice, il est également possible de prendre en compte **l'hétérogénéité de la tache d'habitat** elle-même et notamment la proximité aux sources de perturbation. Dans Mimet *et al.* (2016), les taches d'habitat ont été restreintes aux cœurs des taches en supprimant les zones de lisières potentiellement perturbées par les activités anthropiques, c'est-à-dire proche des routes ou des zones urbanisées de plus de 1000 m² (Figure 3.8). L'altitude a également été un facteur discriminant, puisque seules les taches d'habitats à moins de 2000 mètres ont été conservées, excepté pour les espèces montagnardes.

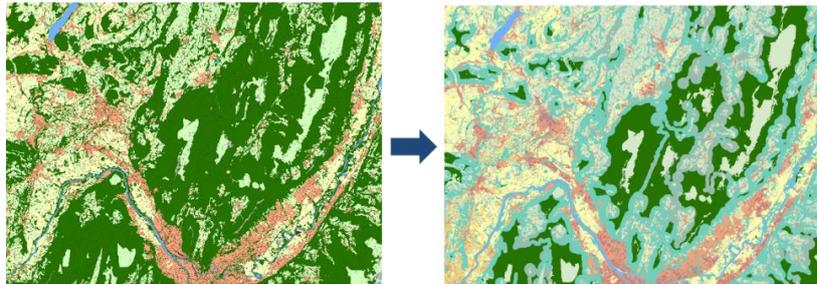


Figure 3.8. Exemple de rognage des taches d'habitat (vert foncé) en fonction de la distance aux perturbations pour le groupe « grands herbivores forêts et milieux ouverts » (Mimet *et al.*, 2016)

Enfin, une démarche plus complexe consiste à prendre en compte **l'hétérogénéité de la matrice paysagère à la fois sur la qualité de l'habitat et les capacités de déplacement** via une approche par type paysager (Mimet *et al.*, 2013). Dans les approches classiques, la carte de paysage à la base du modèle est constituée de différentes catégories d'occupation du sol dont on suppose qu'elles ont des qualités variables pour l'espèce considérée. Cette approche « habitat-centrée » repose sur des hypothèses fortes entre ce qui est habitat/non habitat et, à l'intérieur du non-habitat (la matrice), ce qui influence positivement ou négativement les déplacements. Outre le risque d'erreur, cette catégorisation repose sur une vision dichotomique du paysage parfois éloignée d'une réalité dans laquelle les réponses biologiques aux conditions environnementales se font de manière continue (*cf.* 1.3.1). La seconde limite de l'approche habitat-centrée est la non prise en compte des adaptations locales des espèces en fonction des conditions du milieu et des relations interspécifiques, notamment de prédation et de concurrence. Une espèce forestière peut par exemple être présente dans un paysage mixte associant plusieurs bosquets et des milieux ouverts, à condition que la quantité totale d'habitat forestier soit suffisante pour satisfaire l'ensemble de ces besoins. Une approche centrée sur les taches forestières prises individuellement a tendance à ne pas considérer ces éléments comme habitat alors que la présence de plusieurs fragments proches les uns des autres peut constituer une alternative dans certains cas. La modélisation par les graphes emboîtés avec la définition de domaines vitaux viables décrite dans le paragraphe précédent peut répondre à cette seconde limite, mais pas à la première.

3.3.2. Application d'une approche paysage-centrée à la conservation des oiseaux

L'approche paysage-centrée développée par Anne Mimet dans sa thèse (Mimet, 2012) propose de pallier ces deux limites en définissant, non pas des catégories d'occupation du sol, mais des types paysagers caractérisés par une certaine composition et configuration du paysage. Une modélisation statistique croisant données d'abondance des espèces et types paysagers permet de classer ces derniers en fonction du degré de préférence des espèces. En 2018, lors d'une collaboration avec Anne Mimet et Alienor Jeliakzkhov, toutes deux rattachées au *German Centre for Integrative Biodiversity Research* à Leipzig, nous avons intégré cette approche paysage-centrée dans l'analyse de la connectivité pour plusieurs groupes d'espèces d'oiseaux (Clauzel *et al.*, 2018). Le principe consiste à modéliser les réseaux écologiques à partir de ces types paysagers, classés préalablement en habitat/favorable/défavorable en fonction des données d'abondance observées. L'objectif est d'identifier les types paysagers les plus importants à conserver d'un point de vue de la connectivité, ainsi que ceux dont la perméabilité pourrait être améliorée pour faciliter le déplacement des espèces.

Définition des types paysagers

L'étude a été menée sur le département de la Seine et Marne, complété par une zone tampon de 15 km à l'ouest en direction de Paris pour prendre en compte des paysages très artificialisés et limiter les effets de bordure. Le paysage est dominé par les terres agricoles (54 %) et les forêts (22 %). En raison de sa proximité avec Paris, la zone d'étude est très urbanisée (13 %) avec une forte densité de zones résidentielles et industrielles ainsi que d'infrastructures de transport. Les types paysagers sont décrits à l'intérieur d'une maille hexagonale considérée comme plus pertinente¹ qu'une maille carrée pour analyser la connectivité et les mouvements (Birch *et al.*, 2007). La taille des mailles a été fixée à 500 m de rayon, correspondant à la moyenne des déplacements journaliers des espèces étudiées.

Le type paysager de chaque maille hexagonale est défini par une combinaison associant la composition et la configuration du paysage. La donnée cartographique initiale est le Mode d'Occupation du Sol de l'IAU Ile-de-France datant de 2012. Cette base vectorielle est la plus détaillée et la plus précise spatialement (1/5000^e) pour la région, en particulier pour les zones urbaines et périurbaines. Les 47 classes initiales ont été regroupées en six classes : forêts (tous les types de forêts naturelles), milieux ouverts (friches ; clairières), zones agricoles (cultures céréalières, prairies), eau (rivières, plans d'eau, zones humides), espaces verts urbains (parcs urbains, jardins) et zones bâties (industrielles et résidentielles, routes et chemins de fer).

La composition du paysage est calculée comme la surface occupée à l'intérieur de chaque maille par chacune des six classes d'occupation du sol. La configuration du paysage est décrite par six métriques sélectionnées en suivant la littérature (Riitters *et al.*, 1995) : deux métriques à l'échelle du paysage (équitabilité de Shannon et le nombre de polygones) et quatre métriques à l'échelle du type d'occupation du sol calculé séparément sur les types majoritaires et les types minoritaires (nombre et périmètre moyen des polygones ; distance euclidienne moyenne entre les tâches d'une même classe d'occupation du sol ; ratio moyen périmètre/surface des polygones). Cette distinction entre occupation du sol majoritaire et minoritaire permet de neutraliser le poids des types d'occupation du sol dominant dans chaque maille et donc de décrire la configuration indépendamment de la composition paysagère.

Une analyse par composantes principales suivie d'une classification par nuées dynamiques a ensuite été appliquée séparément aux variables de composition et de configuration. Neuf classes de

¹ Cette forme de maillage refléterait mieux les flux potentiels grâce aux six directions possibles (au lieu de quatre dans une maille carrée) et à l'absence d'ambiguïté sur la détermination des mailles adjacentes, chacune touchant un côté de la maille centrale (Mimet, 2012).

composition et huit classes de configuration ont été retenues et combinées pour définir 72 types paysagers (Figure 3.9).

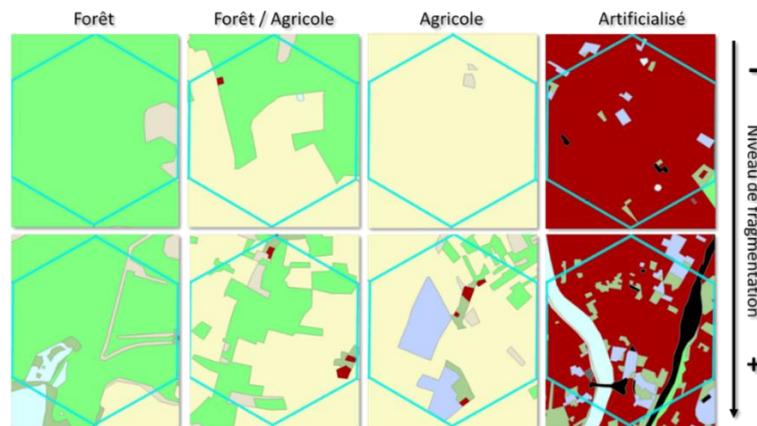


Figure 3.9. Exemple de huit types paysagers associant 4 classes de composition et 2 classes de configuration

Classement des types paysagers en fonction de leur qualité d'habitat

Le classement des types paysagers en fonction des préférences écologiques des espèces s'appuie sur le croisement des données d'abondance et des types paysagers dans lesquels elles ont été collectées. Nous sommes partis du postulat que plus une espèce est abondante dans un type paysager (et en même temps peu présente dans les autres), plus ce type paysager est considéré comme optimal pour cette espèce. Les données biologiques sont constituées de 470 points de suivi oiseaux issus de la base nationale STOC (Suivi Temporel des Oiseaux Communs) entre 2012 et 2014 pour correspondre aux données d'occupation du sol. Les modélisations statistiques ont permis de prédire l'abondance de 62 espèces d'oiseaux communs dans chaque type paysager, puis de classer ces derniers en différents degrés de qualité par profil d'espèces¹.

L'analyse révèle que parmi les 72 types paysagers, dix sont des habitats pour trois profils simultanément. Ce sont principalement des paysages forestiers, soit relativement homogènes, soit plus fragmentés et associés aux milieux ouverts, aux zones bâties et agricoles ou encore aux zones humides. Inversement, 24 types paysagers ne sont pas classés comme habitat pour aucun des six profils d'espèces. Il s'agit de paysages bâtis ou à dominante agricole ou encore des paysages mixtes associant agricole et forêt. Néanmoins, même s'ils ne ressortent pas comme habitat, certains sont favorables pour au moins un profil d'espèces et peuvent ainsi avoir une importance stratégique pour les déplacements à travers le paysage. Ces cartes de qualité d'habitat obtenues par le croisement des types paysagers et des données d'abondance sont ensuite utilisées comme données initiales dans la modélisation des réseaux écologiques. Les nœuds du graphe sont définis comme les mailles hexagonales classées en « habitat ». Les trois autres catégories (favorable, défavorable, très défavorable) définissent un degré varié de perméabilité pour le calcul des liens entre les nœuds.

Apports et limites de l'approche paysage-centrée pour l'analyse des réseaux écologiques

Les profils d'espèces mis en évidence sont conformes à la spécialisation d'habitat des groupes couramment utilisés pour étudier les réponses des oiseaux aux modifications de l'occupation du sol. Par exemple, les profils d'oiseaux « agricoles » et « forestiers » regroupent des espèces d'oiseaux classées spécialistes agricoles et spécialistes forestiers d'après leur affinité pour le type d'habitat local

¹ Le détail de la méthode utilisée est consultable dans l'article publié dans *Landscape and Urban Planning* (Clauzel et al., 2018). Les 6 profils d'espèces sont détaillés page 72 (Figure 3.12)

(Gregory *et al.*, 2005). Toutefois, nos profils d'espèces fournissent des informations supplémentaires sur leur affinité à la structure du paysage. Certaines espèces connues comme spécialistes des forêts par une approche locale (Figure 3.10), comme le Troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*) ou la Grive musicienne (*Turdus philomelos*), semblent apprécier en Seine-et-Marne les paysages forestiers hétérogènes où la forêt n'occupe qu'une part minoritaire. Aucun type paysager ne leur est très défavorable, laissant penser que ces deux passereaux se comportent comme des espèces presque généralistes. Au contraire, d'autres espèces également classées spécialistes forestières à l'échelle locale, comme les pouillots (*Phylloscopus*) et les mésanges (*Parus*), se retrouvent uniquement dans les types paysagers occupés très majoritairement par de la forêt et se comportent donc comme des spécialistes également à l'échelle paysagère.

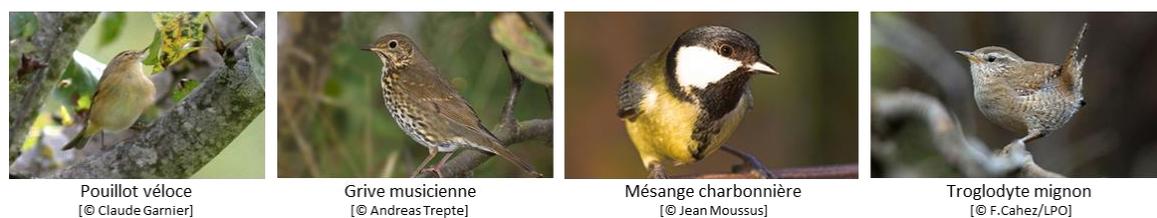


Figure 3.10. Quatre espèces d'oiseaux communs parmi les 62 étudiées en Seine-et-Marne

Les indicateurs classiques sur le degré de spécialisation des oiseaux communs (Devictor *et al.*, 2008) sont construits en reliant l'abondance des espèces et les types d'occupation du sol. L'approche développée par A. Mimet en diffère par son échelle paysagère, plus cohérente avec l'échelle de structuration des communautés (Noss, 1991). Cette échelle plus intégratrice reconnaît que les communautés d'oiseaux sont affectées par des processus écologiques se produisant à des échelles plus larges que celle des taches d'habitat. Les interactions entre espèces, le recrutement, la mortalité ou la colonisation ne sont pas seulement influencés par l'habitat mais dépendent également des caractéristiques du paysage environnant (Fahrig, 2003; Fischer et Lindenmayer, 2007). Le couplage d'une approche paysage-centrée et des graphes paysagers permet ainsi d'analyser la connectivité pour des communautés d'espèces, communautés définies de manière plus fine que les classements nationaux car fondées sur les interactions entre données biologiques et configuration paysagère.

Si ce couplage paraît intéressant pour aller au-delà de la représentation discrète du paysage et tenir compte d'une échelle plus large que celle de la tache d'habitat, il soulève néanmoins un certain nombre de limites. La plus fondamentale repose sur la grille hexagonale utilisée pour décrire les types paysagers. Si la forme et la taille de la maille est choisie en cohérence avec les besoins écologiques des espèces, la position de la grille sur la zone d'étude est déterminée arbitrairement. Or, il est probable qu'un décalage de la grille dans une ou plusieurs directions modifierait la composition et la configuration du paysage à l'intérieur de chaque maille, influençant probablement la relation statistique entre données d'observation et types paysagers, en particulier pour les points localisés en bordure de maille. Cela renvoie à la question classique en analyse spatiale des effets de bord et de l'étendue de la zone d'étude et mériterait d'être explorée par une analyse de sensibilité. La seconde limite est la quantité de données biologiques nécessaires car la prédiction de l'abondance de chaque espèce dans le paysage suppose d'avoir des données suffisantes et collectées de manière rigoureuse. Dans ce domaine, les données des sciences participatives comme l'inventaire STOC sont une opportunité pour mener des analyses à large échelle et couvrir différents compartiments de la biodiversité.

Enfin, une autre limite, d'ordre plus conceptuel et qui concerne la majorité des études, est une vision finalement toujours anthropocentrée du paysage. La carte d'occupation du sol, donnée d'entrée du modèle, correspond à un découpage du paysage en fonction de la manière dont l'humain le perçoit. Or, on peut raisonnablement penser que le paysage vu par l'humain est différent de celui qui est vu par l'espèce et que le découpage par type d'occupation du sol masque une certaine hétérogénéité pourtant fondamentale dans la compréhension des processus écologiques. Si

l'approche par type paysager et surtout son croisement avec les données d'abondance, permet de se rapprocher de la réalité observée, la donnée initiale est toujours un découpage *a priori* de l'espace. Pour tenter de réduire ce biais potentiel, de nouvelles pistes de recherche ont récemment émergé autour des données de télédétection (Deconchat *et al.*, 2020). Plutôt que de calculer des métriques paysagères à partir d'une carte d'occupation du sol, les données spectrales ou texturales (indice de végétation, hauteur des éléments, etc.) contenues dans les images satellites pourraient directement être utilisées. Ces données seraient ensuite mises en relation avec les observations d'espèces afin de prédire leur occurrence, sans passer par l'étape intermédiaire de classification de l'occupation du sol. Si cette approche se révèle intéressante pour prédire les distributions d'espèces sur de vastes territoires, l'approche par carte d'occupation du sol reste probablement la plus adaptée dans une optique opérationnelle où les résultats sont remobilisés pour la préconisation de pratiques de gestion favorables à la biodiversité (Sheeren *et al.*, 2014).

Perspectives pour la multifonctionnalité du paysage

Ce travail soulève des pistes de réflexion sur la multifonctionnalité des paysages. L'objectif vise en effet à identifier les degrés de configuration paysagère qui permettraient d'améliorer la qualité d'habitat et la connectivité pour plusieurs profils d'oiseaux aux exigences écologiques variées, tout en maintenant la quantité de surfaces dédiées aux activités humaines. L'étude repose sur le postulat que dans les zones fortement anthropisées, la pression foncière et économique est telle qu'un changement radical d'utilisation du sol (exclusion de certaines activités par exemple) est souvent socialement peu acceptable, ni même techniquement faisable. Nous avons ainsi identifié les types paysagers classés en « défavorables » qui seraient les plus faciles à modifier pour devenir « favorables », c'est-à-dire ceux qui nécessiteraient le moins de changements de configuration tout en gardant une composition du paysage similaire pour maintenir les activités en place. Ces types paysagers ont ensuite été hiérarchisés en fonction du gain de connectivité qu'ils procureraient si leur configuration était rendue plus favorable.

Les résultats révèlent que les types paysagers modérément fragmentés associant forêt et milieux ouverts ou ceux associant forêt, milieu artificialisé, milieu agricole, ainsi que les paysages artificialisés très fragmentés, auraient les plus forts potentiels d'amélioration de la connectivité pour trois – voire quatre – profils d'oiseaux simultanément. Dans ces paysages, des modifications mineures dans leur configuration, par exemple privilégier des taches compactes aux formes simples dans les paysages mixtes forêt/milieux ouverts, augmenteraient la qualité pour les trois profils forestiers, mais sans affecter les profils non forestiers. Les résultats confirment ainsi que la qualité d'un paysage pour la biodiversité dépend, entre autres, de sa configuration (Lovell et Johnston, 2009). Pour une composition donnée, c'est-à-dire pouvant être reliée à un contexte social et économique donné, il serait possible d'améliorer sa qualité d'habitat et donc sa multifonctionnalité, en modifiant uniquement la configuration du paysage. Notre approche apporte ainsi un éclairage intéressant pour la mise en place d'actions de conservation dans les zones fortement anthropisées.

3.4. Approche multi-espèces de la connectivité

L'évaluation de la connectivité fonctionnelle du paysage implique d'identifier et de caractériser les habitats et les corridors d'une espèce cible. Or, les espèces ayant des exigences écologiques variées, le niveau de connectivité d'un paysage n'est pas forcément le même pour toutes les espèces. Se focaliser sur une seule espèce peut ainsi générer des effets opposés pour les espèces non prises en compte. L'un des enjeux en matière de conservation de la biodiversité est donc d'analyser la connectivité pour une multitude d'espèces afin d'identifier des actions qui puissent bénéficier à l'ensemble – ou en tout cas à la majorité – et ainsi éviter, autant que faire se peut, des mesures qui

pénaliseraient certaines espèces. Cet enjeu est d'ailleurs ressorti dans les ateliers participatifs menés en 2019-2020 (cf. 5.3.1) comme une préoccupation des gestionnaires qui manquent d'outils et de méthodes pour combiner les réseaux écologiques de plusieurs espèces. S'il est possible d'analyser la connectivité pour une espèce, il est en effet difficilement envisageable de démultiplier ces analyses pour chacune des espèces vivant sur un territoire. Ainsi, dans les approches multi-espèces, la connectivité est souvent mesurée *via* une analyse par groupe, chaque groupe étant considéré comme représentatif d'un compartiment spécifique de la biodiversité. Le postulat est que les mesures préconisées pour préserver ou restaurer la connectivité pour l'un des groupes devraient théoriquement bénéficier à toutes les espèces du même compartiment. L'analyse de la connectivité dans une perspective multi-espèces soulève deux grands enjeux : comment constituer ces groupes afin qu'ils soient représentatifs d'un compartiment spécifique de la biodiversité et comment combiner les résultats entre les groupes pour parvenir à un diagnostic synthétique et intégré.

3.4.1. Approche par habitat

L'approche par habitat est une manière indirecte et générique d'analyser la connectivité du paysage. Elle s'appuie sur l'identification de proxy (facteurs environnementaux, occupation du sol, degré de naturalité, etc.) qui servent de substitut aux espèces (Meurant *et al.*, 2018). Dans la modélisation des réseaux écologiques, elle consiste à définir les éléments du graphe en prenant comme référence un type de milieu, sur le même principe que les sous-trames de la TVB.

L'approche par habitat a l'avantage de ne nécessiter que des données paysagères et de raisonner par grands types de milieux, en conformité avec les attentes des pouvoirs publics au sujet des réseaux écologiques. Elle se focalise d'ailleurs parfois sur les espaces protégés d'un point de vue réglementaire pour définir les taches d'habitat. Cette approche « générique » est donc proche de la gestion opérationnelle du paysage. Elle pose toutefois des problèmes pour certains paramétrages du modèle, quand ceux-ci doivent refléter des comportements de déplacement. En effet, un même milieu paysager peut abriter plusieurs espèces aux capacités très différentes, si bien que l'on ne peut réduire les réseaux écologiques de toutes ces espèces à un graphe unique réalisé à partir de leur habitat commun.

Une alternative est de faire varier les paramètres de distance pour tenir compte de cette diversité et décomposer l'analyse par sous-groupe au sein d'un même milieu paysager. Dans le cadre de la trame forestière (Clauzel et Bonnevalle, 2019), nous avons par exemple subdivisé l'analyse en trois sous-groupes pour tenir compte des capacités variées de déplacement, mais sans se focaliser sur une espèce précise. Pour chacun des sous-groupes, la taille minimale des taches d'habitat et la distance de dispersion ont été choisies de manière arbitraire mais coordonnée (1 ha-1 km ; 100 ha-10 km ; 1000 ha-100 km) afin de respecter la théorie de la hiérarchie dans les processus écologiques (Minor et Lookingbill, 2010).

L'approche par habitat produit une analyse générique mais qui peut être relativement éloignée de la réalité du terrain, d'autant plus que ses résultats ne peuvent être confrontés avec des données d'observation empirique. Meurant *et al.* (2018) ont ainsi constaté que cette approche est moins efficace pour établir des priorités de conservation qu'une analyse ciblée sur au moins trois espèces distinctes. En revanche, elle fournit des résultats plus cohérents qu'une analyse menée sur une ou deux espèces seulement. En l'absence de données d'observation, l'approche habitat constitue donc une alternative intéressante.

3.4.2. Approche par espèce

L'approche par espèce consiste à analyser la connectivité du paysage de manière fonctionnelle en tenant compte des besoins écologiques de l'espèce étudiée. Toute la construction du graphe est ainsi réalisée en fonction d'une espèce cible, en tenant compte de son mode de vie et de ses préférences paysagères. L'approche espèce est plus exigeante que l'approche habitat, puisqu'elle nécessite de traduire certains traits éthologiques en paramètres pour que le graphe reflète le mieux possible l'espace de déplacement de l'espèce. Les résultats sont strictement limités au diagnostic sur l'espèce elle-même et ne peuvent donc pas prendre une valeur plus générique. Cette approche est pertinente dans le cadre de la conservation d'une espèce cible mais beaucoup moins pour des études globales. Il paraît en outre irréaliste de démultiplier les analyses espèce par espèce pour couvrir l'ensemble du spectre vivant.

Pour tenter d'approcher la diversité du vivant, de nombreuses études choisissent de se focaliser sur une espèce de substitution sur le principe de l'espèce parapluie (*umbrella species*). La protection de celle-ci sur une large zone entraînerait la protection d'autres espèces, son domaine vital étant plus vaste et ses exigences en termes de surface d'habitat plus contraignantes que les autres (Breckheimer *et al.*, 2014). Néanmoins, là aussi, étant donné la diversité des besoins écologiques des espèces au sein d'un même écosystème, il est peu probable qu'une seule espèce puisse être considérée comme « parapluie » pour toutes les autres (Lambeck, 1997).

Comment constituer des groupes homogènes d'espèces ?

Une alternative s'appuie sur la définition de groupes d'espèces représentatifs de leur milieu. Plusieurs méthodes ont été proposées pour constituer ces groupes (Sahraoui, 2016). Dans le prolongement de la notion d'espèce parapluie, les approches par espèce focale (*focal species*) (Lambeck, 1997) consistent à déterminer un groupe d'espèces parapluies représentant au mieux et de manière complémentaire leur écosystème et sélectionnées pour refléter une vulnérabilité à une diversité de menaces. L'approche par profil écologique (*ecoprofiles*) sélectionne un ensemble d'espèces en fonction de leur vulnérabilité potentielle à la fragmentation, c'est-à-dire sur la base de leurs préférences d'habitat, de leurs besoins en superficie d'habitat et de leur distance de dispersion (Opdam *et al.*, 2008). Le principe consiste à regrouper dans un profil les espèces partageant les mêmes surfaces d'un même type d'habitat, ainsi que les mêmes capacités de dispersion, les deux paramètres, surface d'une tache et distance entre les taches, étant considérés comme de bons prédicteurs de l'occupation d'une tache d'habitat par une espèce (Vos *et al.*, 2001). L'approche par profil écologique se rapproche de celle par guildes de dispersion (*dispersal guilds*) construite en regroupant les espèces qui exploitent les ressources de la même manière et qui partagent les mêmes comportements de déplacement (Lechner *et al.*, 2017). En complément des approches basées sur des espèces uniques ou des groupes d'espèces, la notion d'espèces virtuelles (Hirzel *et al.*, 2001) constitue une alternative intéressante, qui a l'avantage de tenir compte de la diversité des espèces composant chaque groupe identifié et d'éviter le choix arbitraire d'une espèce particulière au sein de ce groupe (Encadré 5).

Encadré 5. Exemple de définition de groupes d'espèces virtuelles

Dans le cadre d'une étude sur la perméabilité des autoroutes dans le Grésivaudan (Mimet *et al.*, 2016), nous avons opté pour une modélisation fondée sur la biologie des espèces. À partir de la liste des 87 espèces de mammifères vivant dans la région, des groupes d'espèces virtuelles ont été définis selon une série de critères :

- **taille** : seules les espèces terrestres de plus d'un kilo (pour un individu adulte femelle) car de nombreux enjeux de préservation sont tournés sur les moyens et gros mammifères ;
- **habitat** : seules les espèces spécialistes d'un ou deux types d'habitat, ce qui exclut les espèces généralistes ;
- **perturbations anthropiques** : les espèces vivant dans des milieux hautement anthropisés (parcs, jardins) ont été exclues ;
- **précision des données cartographiques** : les espèces vivant dans les zones humides, pour lesquelles notre cartographie n'est pas assez précise, ont été écartées.

Cette procédure a permis de retenir 13 espèces tributaires de 5 grands types d'habitat. Ces 13 espèces ont ensuite été regroupées en fonction de leurs caractéristiques biologiques (régime alimentaire, masse corporelle) et de leurs capacités de dispersion. Chaque groupe constitue une espèce virtuelle définie par les caractéristiques moyennes des espèces réelles constituant le groupe.

Habitat	Espèces virtuelles						Espèces réelles
	Désignation	Code	P (kg)	DQ km	DD km	MinA (ha)	Exemple
Forêt	Petit carnivore	A	1,2	1,1	4	3 435	<i>Martes martes</i>
	Grand carnivore	B	17,8	5,3	45	26000	<i>Lynx lynx</i>
Forêt feuillus	Carnivore moyen	C	4,1	2,3	12	8 628	<i>Felis silvestris</i>
Forêt et milieux ouverts	Grand herbivore	D	85	3	14,6	1 460	<i>Capreolus capreolus</i>
							<i>Cervus nippon</i>
							<i>Sus scrofa</i>
							<i>Cervus elafus</i>
	Grand carnivore	E	10,5	3,9	28	17500	<i>Meles meles</i>
Milieux ouverts et prairies	Petit herbivore	F	1,5	1,1	1,8	85	<i>Oryctolagus cuniculus</i>
							<i>Lepus capensis</i>
Milieux ouverts de montagne	Petit herbivore	G	4,2	1,5	3,2	154	<i>Marmotta marmotta</i>
	Grand herbivore	H	45	2,5	9,2	890	<i>Capra ibex</i>
							<i>Ovis ammon musamon</i>

DQ : distance quotidienne moyenne ; DD : distance de dispersion moyenne ; MinA : taille minimale d'habitat.

L'ensemble de ces approches par groupe repose sur le même principe : la définition de groupes, ou guildes, regroupant des espèces appartenant à un même groupe fonctionnel (mais pas forcément taxonomique) et partageant la même niche écologique. Ces regroupements d'espèces se font en fonction des types d'habitats préférentiels, des distances quotidiennes et de dispersion et de la taille minimale du domaine vital. Ces informations sont issues de la littérature lorsqu'elles existent ou sont obtenues à partir des relations allométriques qui permettent de dériver ces informations à partir de la masse moyenne des individus et de leur régime alimentaire (Mimet *et al.*, 2016). En fonction des terrains et des objectifs des études, le nombre d'espèces étudiées varie entre 5 et 15, de manière à couvrir une large diversité d'habitats et de capacités de déplacement.

Quelques exemples d'applications

Le regroupement des espèces en fonction de leurs traits fonctionnels peut se faire de manière empirique ou par les outils statistiques. Dans Clauzel et Godet (2020), l'analyse de la connectivité portait sur les espèces inféodées aux mares en Ile-de-France. À partir de la description de 26 espèces présentes sur le territoire (12 amphibiens, 4 reptiles et 10 odonates), huit groupes ont été définis en fonction des types d'habitat aquatique et terrestre (des espèces les plus généralistes occupant tout type de plan d'eau, aux espèces les plus spécialistes n'occupant que les mares forestières ou au contraire que les mares en milieux ouverts) et des capacités de déplacement quotidien et annuel (Tableau 1 et Figure 3.11).

Profil d'espèces	Type d'habitat	Exemple d'espèces	Distance quotidienne	Distance dispersion maximale
Dépendante d'un réseau de mares	Mares	Rainette verte	500 m	4000 m
Inféodées aux milieux forestiers ou arbustifs	Mares forestières	Couleuvre à collier	200 m	3000 m
		Grenouille rousse	200 m	9000 m
Inféodées aux milieux forestiers	Mares forestières	Salamandre tachetée	50 m	100 m
Pouvant utiliser de grands plans d'eau comme habitat	Surfaces en eau	Crapaud commun	200 m	2500 m
Inféodées aux milieux ouverts, plans d'eau temporaires. Tolérantes aux milieux artificiels (carrière, sablière)	Mares, excepté celles en cœur de forêt	Crapaud calamite	200 m	2500 m
Inféodées aux milieux ouverts, tolérantes des milieux urbains		Alyte accoucheur	100 m	150 m
Inféodées aux milieux ouverts et arbustifs		Triton crêté	100 m	1000 m

Tableau 1. Constitution de huit profils d'espèces inféodées aux mares dans le projet TRAMARE



Figure 3.11. Quelques espèces étudiées dans le cadre du projet TRAMARE (source : Wikipédia)

Dans l'étude sur la connectivité en Seine-et-Marne à partir de l'approche paysage-centrée (cf. 3.3.2), une analyse multivariée (ACP) croisant l'abondance de 62 espèces d'oiseaux et 72 types paysagers a permis de former six profils, regroupant chacun entre 6 et 10 espèces présentant des similarités dans le degré de préférence de chaque type paysager (Figure 3.12).

- Trois profils « forestier » dont l'habitat est constitué de milieux forestiers à des degrés divers : peu fragmentés dominés par la forêt ; mixtes plus ou moins fragmentés associant forêt et milieux semi-naturels ; très fragmentés composés d'occupation du sol variée mais contenant une partie plus ou moins importante de forêt.
- Le profil « agricole » est caractérisé par un habitat composé de tous les types paysagers dominés par de l'agriculture avec des degrés variés de fragmentation. Les types paysagers forestiers ou artificialisés sont défavorables, excepté lorsqu'ils sont associés à de l'agriculture dans les degrés les plus élevés de fragmentation.

- Le profil « zone humide » où l'habitat est composé de paysage aquatique fortement fragmenté, les types forestiers les plus fragmentés sont défavorables et tous les autres types paysagers sont classés en très défavorables.
- Le profil « artificialisé » est caractérisé par un habitat constitué par les types de paysages artificialisés très fragmentés, soit strict en milieu urbain, soit associé à de l'agriculture ou de la forêt en milieu rural.

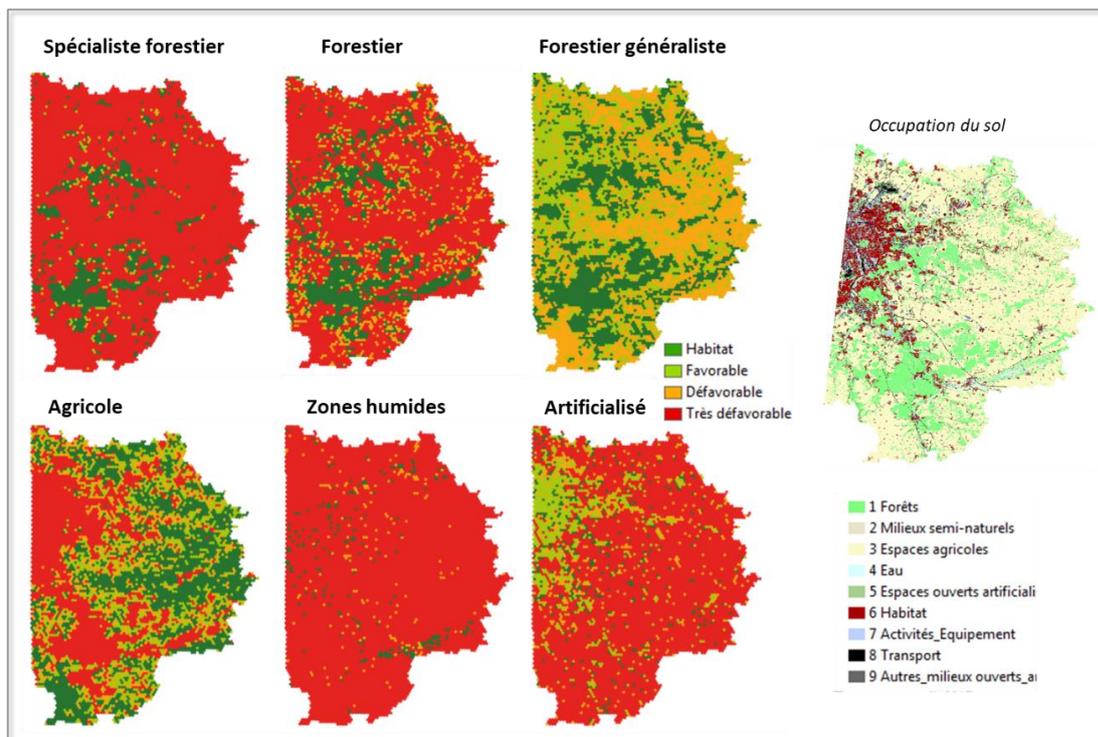


Figure 3.12. Constitution de six profils d'espèces d'oiseaux présentant des similarités dans le degré de préférence de chaque type paysager

Une fois les groupes définis, se posent la question de la sélection des traits écologiques lorsqu'un groupe est composé de plusieurs espèces. Dans l'étude sur les oiseaux en Seine-et-Marne, nous avons privilégié les espèces avec un haut degré d'exigence en termes de qualité d'habitat (les plus spécialistes) et avec de faibles capacités de dispersion par rapport aux espèces généralistes et de grande mobilité. Le principe qui nous a guidé était qu'un réseau écologique qui permet la connectivité fonctionnelle pour les espèces les moins mobiles devrait être également fonctionnel pour les espèces les plus mobiles. Il existe d'autres manières d'agréger les traits écologiques au sein des groupes, en faisant par exemple la moyenne des distances (Mimet *et al.*, 2016; Sahraoui *et al.*, 2017). L'approche par groupe permet de prendre en compte une large gamme d'espèces représentatives des différents écosystèmes dans un territoire. Le réseau écologique de chacun des groupes est ensuite modélisé de manière indépendante. Si la connectivité peut être analysée séparément pour chaque groupe, un des enjeux est de pouvoir combiner les différents résultats pour produire un diagnostic multi-espèces et identifier des zones de « pluri-connectivité », c'est-à-dire des zones favorables à plusieurs groupes d'espèces aux exigences écologiques variées.

3.4.3. Combiner les résultats pour un diagnostic multi-espèces

La combinaison des graphes paysagers soulève des questions d'ordre méthodologiques et écologiques : comment superposer des réseaux dont la localisation des taches d'habitat est différente d'un groupe à l'autre ? Doit-on mettre tous les groupes d'espèces à égalité ou au contraire attribuer plus d'importance à certains et sur quels critères ?

Spatialisation de la connectivité pour un diagnostic initial

Plusieurs de nos travaux ont visé à décrire la situation initiale de la connectivité du paysage avant la mise en place d'aménagements sur un territoire. L'objectif est d'identifier les secteurs cumulant une forte connectivité en raison de leur fonction d'habitat et/ou de corridor, pour la majorité des espèces afin de prioriser les actions de conservation (cf. Chapitre 5). Or en fonction des espèces, la localisation des habitats et des corridors ne coïncide pas. Il faut donc trouver un moyen de combiner les valeurs de connectivité des habitats de chaque groupe d'espèces, indépendamment de leur localisation.

Dans cette perspective, nous avons souvent opté pour une interpolation des valeurs de connectivité locale, mesurées au niveau des taches d'habitat, à l'ensemble de l'espace de manière à créer un champ de valeur continu (Godet et Clauzel, 2021; Sahraoui *et al.*, 2017). Cette généralisation se base sur l'hypothèse que des organismes peuvent être présents en dehors des taches d'habitat, mais avec une probabilité inférieure qu'à l'intérieur des taches. Selon cette hypothèse, un point localisé en dehors d'une tache est considéré comme potentiellement connecté au réseau d'habitat et se voit attribuer un niveau de connectivité dépendant des taches environnantes. L'influence d'une tache vers un point diminue donc à mesure que la distance augmente, de telle manière que plus le point est éloigné du réseau écologique, moins sa connectivité potentielle est élevée.

L'étape de généralisation permet d'obtenir, pour une espèce donnée, une carte dans laquelle une valeur est attribuée à chaque pixel, traduisant la connectivité potentielle de l'ensemble du réseau. La Figure 3.13, issue de la thèse de Yohan Sahraoui, cartographie la distribution spatiale des valeurs de connectivité paysagère pour des espèces vivant dans des milieux variés. Ces valeurs sont dans chaque cas très élevées au sein des taches d'habitat et diminuent à mesure que l'on s'en éloigne. L'effet fragmentant des infrastructures de transport sur la connectivité est nettement visible, en particulier pour les espèces les plus mobiles (mammifères forestiers). Les valeurs de connectivité sont plus concentrées spatialement pour les espèces les moins mobiles ayant des habitats de petite superficie (cas des reptiles aquatiques) que pour les espèces aux capacités de dispersion élevées et dont la superficie de l'habitat est plus élevée.

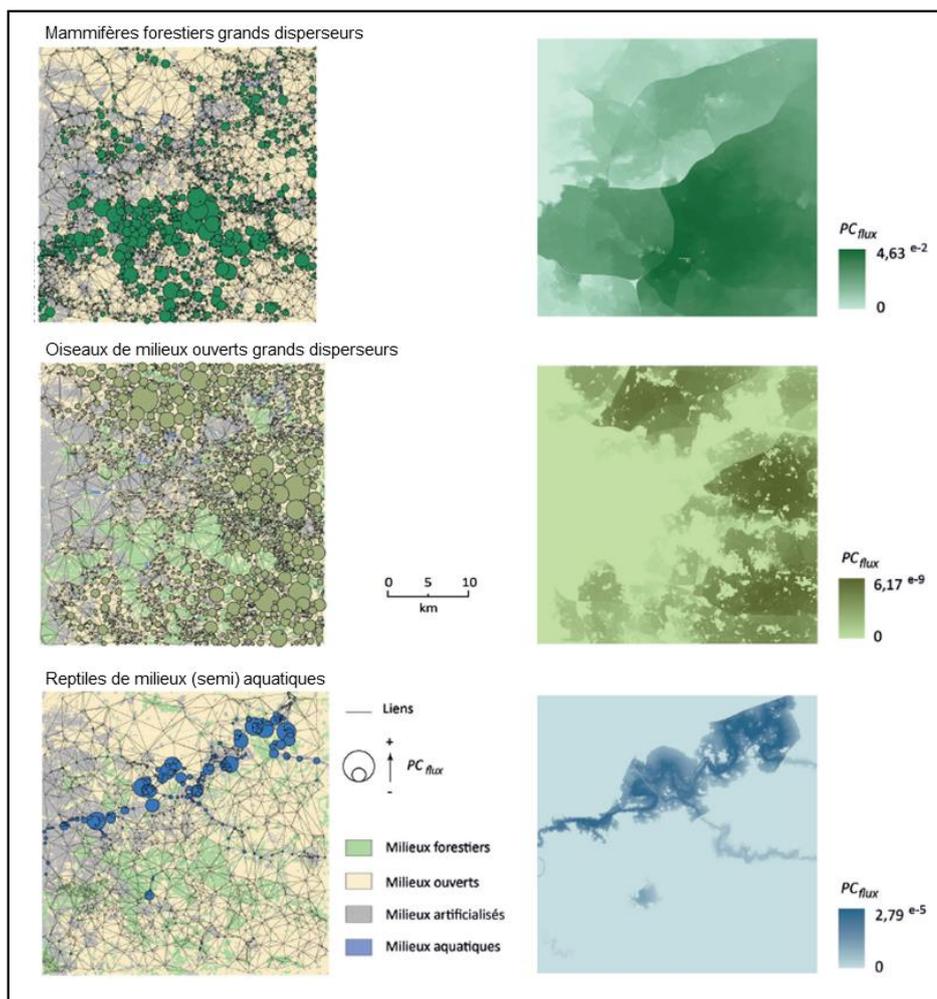


Figure 3.13. Passage du graphe paysager (gauche) à une représentation continue des valeurs de connectivité (droite) pour trois groupes d'espèces en Seine-et-Marne (Sahraoui, 2016)

La généralisation des valeurs de connectivité présente l'intérêt de pouvoir comparer spatialement ces valeurs en combinant les différentes cartes. Dans la thèse de Y. Sahraoui, la combinaison a été réalisée en calculant la moyenne des valeurs de connectivité des cartes correspondant aux 16 espèces virtuelles. Selon que ces valeurs soient conservées brutes, ou qu'elles soient au préalable standardisées, les résultats sont nettement différents (Figure 3.14). Les valeurs maximales de connectivité varient fortement entre les groupes d'espèces en raison de leur quantité respective d'habitat dans la zone d'étude. Une combinaison à partir des valeurs brutes accorde plus d'importance aux espèces pour lesquelles les valeurs de connectivité sont les plus élevées et dont on peut penser qu'elles sont justement les moins fragilisées. À l'inverse, une standardisation des valeurs de connectivité contribue à donner plus d'importance aux espèces dont l'habitat est plus restreint.

Cette seconde approche nous a semblé plus pertinente car elle permet de mieux révéler les potentiels de connectivité locaux pour l'ensemble des écosystèmes, même ceux occupant une surface minoritaire (milieux aquatiques ou milieux d'interface comme les lisières par exemple). D'autre part, elle contribue à répondre à un objectif de conservation en donnant une plus grande importance aux espèces dont l'habitat est le plus réduit, et donc potentiellement le plus sensible aux perturbations naturelles ou anthropiques.

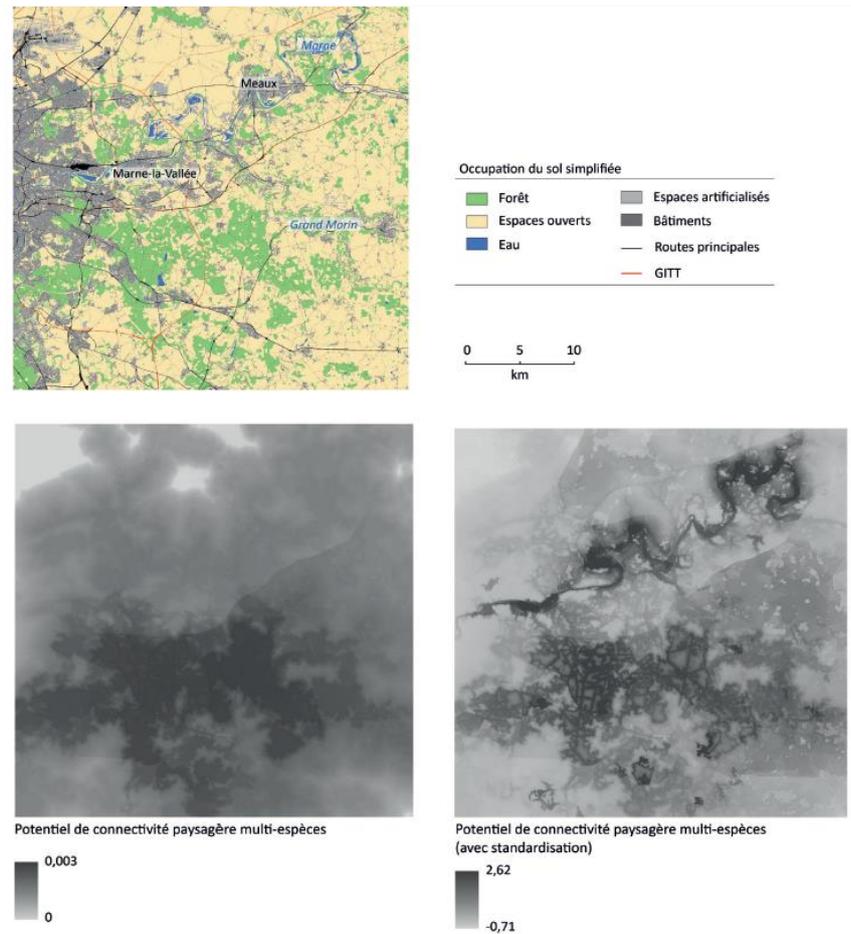


Figure 3.14. Potentiel de connectivité paysagère multi-espèces sans standardisation (gauche) et avec standardisation (droite) pour la Seine-et-Marne (Sahraoui, 2016)

Les deux cartes du bas permettent de visualiser la distribution spatiale des valeurs de connectivité en tenant compte de l'ensemble des espèces virtuelles. Les valeurs élevées (gris foncé) correspondent aux grands massifs forestiers de la Brie. On observe également un potentiel de connectivité élevé le long de la Marne et dans les milieux d'interface entre forêt et espaces ouverts avec un effet lisière très visible dans la moitié sud. Les valeurs les plus faibles sont nettement identifiables dans la partie la plus urbanisée à l'ouest de la zone, ainsi qu'en son centre au niveau de la ville nouvelle de Marne-la-Vallée.

Analyse multivariée pour l'amélioration de la connectivité multi-espèces

Dans le cadre de l'amélioration de la connectivité, nous avons mené plusieurs travaux visant à identifier des actions de restauration potentiellement bénéfiques pour plusieurs espèces. C'est par exemple le travail sur l'amélioration du franchissement des autoroutes A41 et A48 dans la vallée de l'Isère afin de recréer des connexions entre les habitats situés de part et d'autre (Mimet *et al.*, 2016). 643 points régulièrement espacés de 200 mètres le long de l'autoroute ont été testés et hiérarchisés en fonction de l'amélioration que chaque point pourrait procurer à la connectivité s'il était aménagé spécifiquement pour le passage de la faune. L'enjeu était de combiner les résultats obtenus pour chacune des 8 espèces virtuelles (*cf.* Encadré 5) afin d'identifier les passages qui pourraient bénéficier à la majorité d'entre elles.

Un même point de franchissement est donc caractérisé par 8 valeurs, exprimées en pourcentage de gain en connectivité, une valeur pour chaque espèce. Pour obtenir un diagnostic multi-espèces, ces valeurs ont été soumises à une analyse statistique multivariée, qui révèle une structure très simple (Figure 3.15 gauche). Le facteur 1 qui exprime la plus grande partie de l'information (75 %) fédère tous les groupes d'espèces, hormis le groupe F (« petit herbivore de milieu ouvert », *cf.* Encadré 5)

qui se place de façon orthogonale. Cette structure suggère que la construction de passages à faune peut avoir un intérêt pour quasiment tous les groupes concernés à la fois. À partir des valeurs sur le facteur 1, il est possible de hiérarchiser les tronçons en fonction de leur gain potentiel en connectivité. La Figure 3.15 (droite) montre cette hiérarchie pour tous les tronçons dont la coordonnée factorielle est supérieure à 4. Un nombre restreint de tronçons (coordonnée factorielle supérieure à 6,9) s'avère particulièrement pertinent pour la mise en place d'un passage à faune multi-espèces. Un seuil est également visible vers la coordonnée 6, permettant de définir une classe intermédiaire de tronçons très favorables.

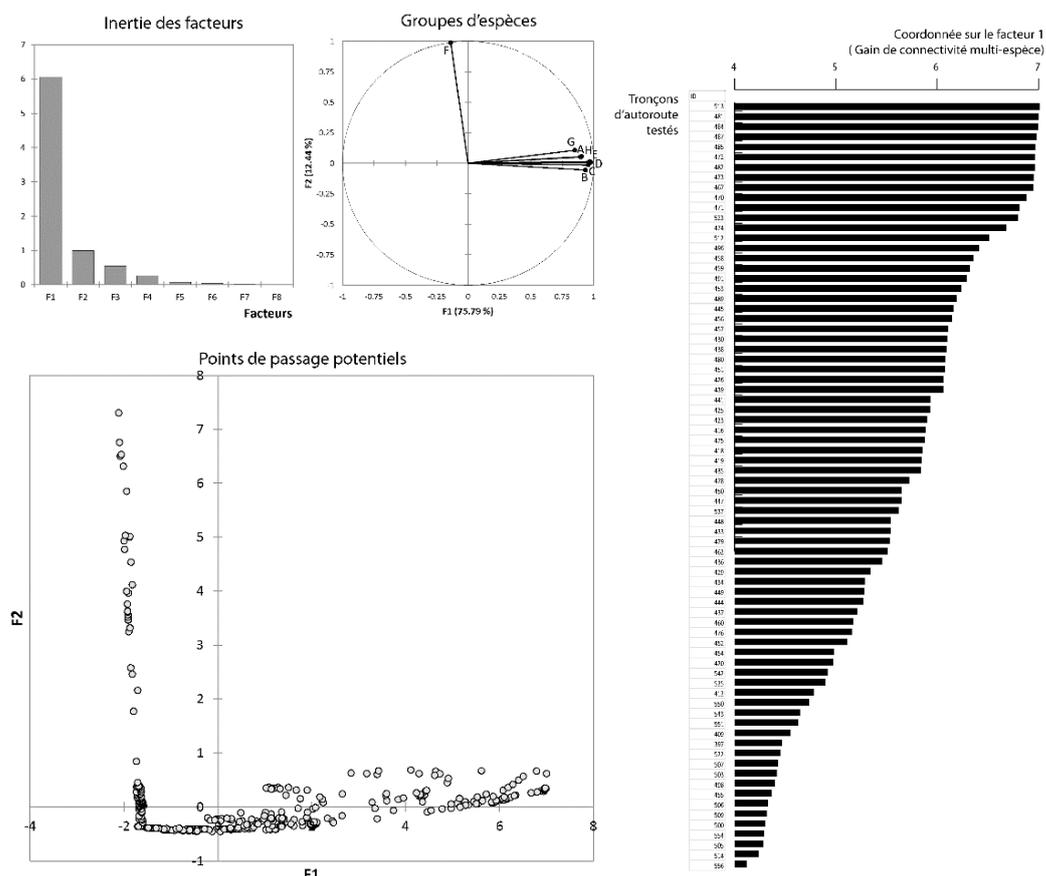


Figure 3.15. Analyse en Composantes Principales des gains de connectivité pour le scénario d'autoroute infranchissable (gauche) et hiérarchie des tronçons d'autoroute en fonction de leur coordonnée sur le premier facteur (droite) (Mimet *et al.*, 2016)

Une analyse de la localisation des tronçons optimaux et très favorables révèle qu'ils sont tous concentrés dans une seule zone : la section comprise entre la Terrasse et Tencin, autour du tronçon 481 et sur une longueur d'environ 1500 m (Figure 3.16). La densité de la ripisylve autour de l'Isère explique probablement l'intérêt de cette zone pour la reconnexion des massifs de Chartreuse et de Belledonne malgré la proximité avec les zones bâties de la commune de la Terrasse. Un peu plus au sud, le tronçon 513 obtient la coordonnée factorielle maximale mais dans un contexte un peu différent : le passage est plus étroitement encadré par des parcelles de culture et en même temps plus à l'écart des zones bâties.

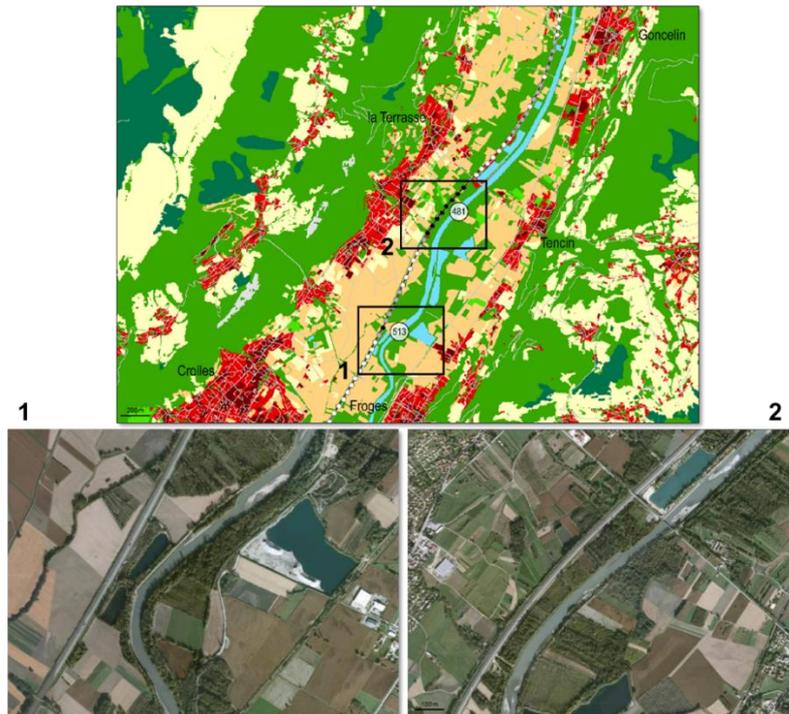


Figure 3.16. Zones optimales pour l'implantation de passages à faune dans une perspective multi-espèces. Tronçons en noir : localisation optimale ; tronçons en gris : localisations très favorables ; tronçons en blanc : localisations moins favorables.

La variété des approches, tant pour la constitution des groupes, que pour la combinaison des résultats, est à la fois riche d'enseignements sur les manières d'approcher la biodiversité et dans le même temps, produit des résultats qui ne sont pas forcément généralisables. C'est par exemple le cas de la combinaison multi-espèces lorsque des pondérations sont appliqués sur la base de connaissances d'experts à propos de l'importance de chacune des espèces (Martin *et al.*, 2012). Meurant *et al.* (2018) ont comparé différentes manières de constituer des groupes et tenté d'identifier les approches les plus pertinentes pour l'analyse de la connectivité.

Leurs résultats révèlent plusieurs éléments intéressants. Premièrement, la démultiplication des analyses par espèce n'apporte pas forcément de gains significatifs. La prise en compte de 5 à 7 espèces parvient à révéler les habitats prioritaires à forte connectivité des 14 espèces de référence. L'augmentation du nombre (au-delà de 7) n'apporte que très peu d'information supplémentaire. Deuxièmement, plus que le nombre d'espèces, c'est surtout la manière de choisir ces espèces qui influence les résultats. En s'appuyant sur la notion de profil écologique, la sélection de plusieurs espèces couvrant une large gamme de traits écologiques, en particulier les capacités de déplacement, apparaît comme la plus pertinente par rapport à une approche fondée sur les espèces dite « parapluies ». Cette dernière, focalisée sur les espèces ayant besoin d'un vaste domaine vital, ne parvient pas à capturer les besoins des espèces plus spécialistes et moins mobiles (Breckheimer *et al.*, 2014). Troisièmement, lorsque l'on dispose de peu d'informations sur la biodiversité locale, l'approche habitat est une alternative intéressante, certes moins représentative que l'approche par profil écologique, mais finalement plus pertinente que par l'espèce parapluie.

Enfin, si ces résultats concordent en partie avec des travaux antérieurs d'autres équipes, la performance des différentes méthodes de sélection doit être évaluée de manière plus approfondie qu'une simple visualisation de la correspondance spatiale des mesures de conservation. Dans cette perspective, le couplage des modèles avec les données issues du terrain apparaît comme un enjeu stratégique encore sous-utilisé.

Chapitre 4 – ÉVALUER ET RÉDUIRE L'INCERTITUDE

*Far better an approximate answer to the right question, which is often vague,
than an exact answer to the wrong question, which can always be made precise.*

John Tukey, 1962

En dépit de l'accroissement considérable des connaissances scientifiques, les incertitudes autour du vivant, en particulier sur les interactions entre ses différentes composantes et leurs dynamiques spatio-temporelles restent majeures. Comment alors élaborer des stratégies claires et consensuelles de conservation lorsque notre connaissance de la biodiversité et de ses dynamiques n'est que partielle ? Les avancées récentes en écologie du paysage sur l'analyse multiscalaire de la connectivité participent à améliorer la compréhension des interactions entre structures paysagères et processus écologiques et à élaborer des préconisations d'actions reposant sur des bases écologiques plus solides. Néanmoins, la multiplication des approches dans l'élaboration des modèles contribue à rajouter de l'incertitude, les résultats variant parfois fortement en fonction des méthodes et des paramètres choisis. Il paraît donc essentiel de reconnaître cette incertitude inhérente au vivant et à sa modélisation, d'identifier ses principales sources et de s'interroger sur la manière de l'intégrer dans l'aide à la décision (Burgman *et al.*, 2005).

L'essor et le perfectionnement des techniques de suivi des individus (génétique, télémétrie, etc.) ainsi que le déploiement des sciences participatives, ont permis de constituer des bases de données d'observation de plus en plus étoffées qui peuvent être mobilisées pour construire des modèles plus représentatifs des processus écologiques (4.1). En parallèle, les progrès de l'informatique et de l'analyse des données ont démultiplié les possibilités de traitement permettant d'évaluer la sensibilité des modèles à la variation des paramètres (4.2). Ces analyses de sensibilité permettent d'éclairer les gestionnaires sur les facteurs d'influence et les effets possibles des différents types d'actions envisagées. Dans la mesure où l'incertitude ne peut être totalement supprimée, il est plus que nécessaire de la prendre en compte dans la mise en œuvre et le dimensionnement des actions de conservation de la biodiversité.

4.1. Intégrer le terrain dans les modèles pour réduire l'incertitude

Depuis les années 2000, le nombre d'études portant sur la connectivité paysagère a fortement augmenté (Correa Ayram *et al.*, 2016; Fletcher *et al.*, 2016). Si les méthodes mobilisées sont variées, les approches fondées sur la théorie des graphes sont devenues majoritaires depuis 2012. Plusieurs facteurs expliquent ce succès : la publication de synthèses bibliographiques sur la construction des graphes paysagers (Galpern *et al.*, 2011), sur les métriques de connectivité (Rayfield *et al.*, 2011) ou sur les applications opérationnelles (Foltête *et al.*, 2014), la création de métriques de connectivité tenant compte à la fois de la quantité d'habitat et des connexions entre les habitats (Saura et Rubio, 2010), le développement d'outils logiciels libres dédiés à la construction du graphe et à l'analyse de la connectivité (Conefor, Graphab, R graph) et l'intérêt croissant des acteurs de la conservation pour la connectivité (Bergsten et Zetterberg, 2013). Néanmoins, parmi la multitude d'études mobilisant les graphes paysagers, peu d'entre elles intègrent des données biologiques et, lorsqu'elles le font, l'intégration se fait de manière très variée empêchant d'avoir une vision claire sur d'éventuelles recommandations à faire.

4.1.1. Revue de littérature sur les données biologiques mobilisées

En 2018, le collectif Graphab a souhaité faire le point sur la façon dont les données biologiques pouvaient être combinées aux graphes paysagers afin d'améliorer leur capacité à représenter les processus écologiques.

Construction de la requête de recherche

Nous avons réalisé une synthèse bibliographique à partir d'une recherche systématique dans la base de données Scopus pour identifier les articles combinant graphes paysagers et données biologiques (Foltête *et al.*, 2020). L'une des difficultés a été la grande variété de termes utilisés par les auteurs pour désigner un même objet, entraînant un risque d'omission important des articles. Après plusieurs tests et vérifications, la requête finale comporte quatre ensembles de critères devant être présents ou absents dans le titre, les mots-clés ou le résumé et qui chacun englobe de multiples termes.

- La présence de l'expression « réseaux écologiques » ou d'un équivalent [*landscape, habitat, ecological, patch*, associé aux termes *graph* ou *network*].
- La présence des données biologiques quelle que soit leur nature. Devant la diversité des données mobilisées, nous avons choisi de faire figurer des mots exprimant le type de données ou les techniques d'acquisition [*field data, population, demographic, occurrence, abundance, presence, richness, suitability, radiotracking, telemetry, GPS, CMR, genetic, roadkill*].
- L'exclusion des milieux maritimes ou fluviaux en raison de la spécificité méthodologique des réseaux hydrographiques. Les articles contenant au choix les termes *maritime, marine, dendritic, riverscape, river network, stream*, ont été exclus.
- La présence dans les références bibliographiques d'au moins un papier « référence » parmi les six les plus cités en matière de graphes paysagers. Cette condition permet d'écarter les articles recourant à d'autres méthodes (géomatique, théorie des circuits, etc.).

Résultats de la requête de recherche

La requête lancée le 12 décembre 2018 a identifié 338 articles. Une lecture attentive des résumés a montré qu'une grande partie des articles relevait en fait d'approches en génétique du paysage qui partage les mêmes mots-clés. Un tri manuel sur les résumés a donc été nécessaire pour recentrer le corpus sur notre thématique. Il a abouti à la sélection de 71 articles publiés entre 2005 et 2018 dont une large majorité (82 %) après 2012.

Ce faible nombre d'articles montre que malgré l'intérêt croissant pour la connectivité et le nombre important d'articles constituant les revues de littérature (370 dans Fletcher *et al.*, 2016 et 162 dans Correa Ayram *et al.*, 2016), le recours aux données biologiques est minoritaire. De nombreuses études sur la connectivité paysagère restent théoriques, sans référence terrain, ce qui peut questionner la validité des résultats (Luque *et al.*, 2012; Sawyer *et al.*, 2011). En effet, la capacité d'un modèle à représenter correctement les réseaux écologiques repose sur l'hypothèse que les catégories paysagères considérées comme habitats et corridors pour une espèce sont effectivement adaptées à ses besoins écologiques, et que la connectivité a une influence positive sur la biodiversité. Sans validation terrain, ces hypothèses ne peuvent être vérifiées, ce qui conduit à préconiser des actions de conservation ou de restauration qui peuvent dans certains cas ne pas être pertinentes (Clevenger *et al.*, 2002; Shirk *et al.*, 2010; Wasserman *et al.*, 2010).

Si la taille de notre corpus limite la représentativité des analyses statistiques, quelques grandes tendances peuvent néanmoins être observées. Les deux taxons majoritairement étudiés sont les mammifères (35 %) et les oiseaux (24 %), suivis des plantes (17 %), des insectes (11 %) et des amphibiens (8 %). Les milieux étudiés sont principalement les forêts (58 %) puis les prairies et zones agricoles (14 %) et les zones humides ou aquatiques (11 %). Environ un quart des articles traitent de milieux plus complexes comme les haies ou les zones urbaines. Concernant les processus écologiques, les études traitent majoritairement de la dispersion (87 %), les autres se focalisant sur les déplacements quotidiens. Environ un quart du corpus est focalisé sur la hiérarchisation des éléments des réseaux écologiques par le biais du calcul de métriques de connectivité, 17 % concerne une évaluation d'impact des infrastructures de transport ou de scénarios d'urbanisation et environ 12 % est consacré à la restauration d'habitats et/ou de corridors. La grande majorité des articles (80 %) se limite à un diagnostic de la situation actuelle (approche statique), seulement 13 % suivent une approche prospective et 7 % une approche rétrospective.

Quels types de données pour quelles analyses ?

Parmi les types de données biologiques, les données de présence sont mobilisées dans 61 % des articles, suivies par l'abondance (18 %), la diversité génétique (11 %), les traces GPS (11 %) et la diversité spécifique (8 %). Les autres données sont variées et incluent des taux de reproduction, des densités ou des collisions.

Une analyse multivariée (analyse des correspondances multiples) combinant le type de données biologiques et les caractéristiques géographiques et écologiques des études révèlent quelques tendances ténues (Figure 4.1). Il faut donc interpréter ces résultats avec prudence, d'autant plus que chaque tendance ne concerne que quelques articles. La position dans l'espace factoriel des taxons « plantes », « insectes » et « prairies » proche de la « diversité spécifique », « diversité génétique » et « abondance » suggère un lien entre eux, les études portant sur ces taxons mobilisant plus souvent ces trois types de données biologiques. En revanche, la position à l'écart des zones humides et des amphibiens indique une absence de corrélation avec un type particulier de données biologiques. Les études portant sur les zones humides mobilisent différents types de données sans préférence pour l'un d'eux en particulier. Les données génétiques sont plus souvent mobilisées dans les études sur les plantes et les insectes. La moitié des études mobilisant l'abondance concerne les populations d'insectes. Presque toutes les études mobilisant la diversité spécifique concernent les plantes,

notamment en milieu prairial. La position des données de présence et des traces GPS dans l'espace factoriel suggère qu'elles concernent plus fréquemment les forêts et les mammifères et oiseaux.

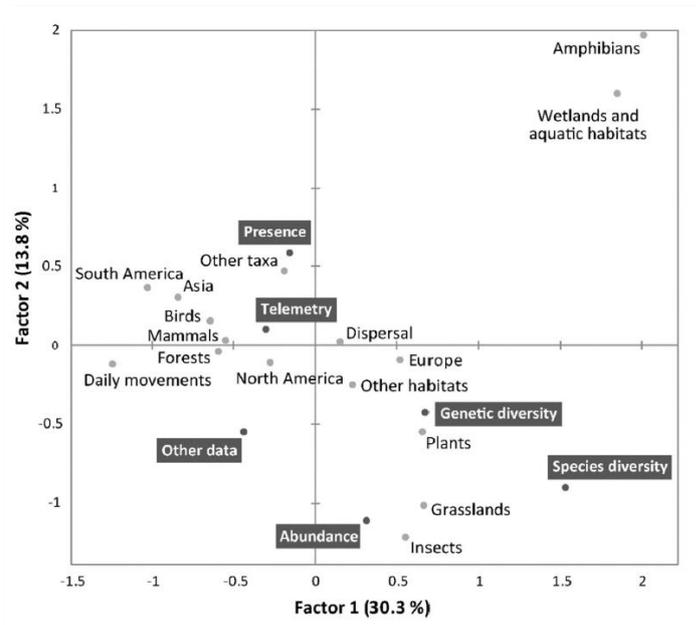


Figure 4.1. Espace factoriel combinant le type de données biologiques (rectangle gris) et les caractéristiques géographiques et écologiques des études (Foltête *et al.*, 2020)

Les données biologiques sont intégrées dans la modélisation de deux manières différentes et parfois combinées (Figure 4.2). La première approche est inductive et consiste à construire le modèle en s'appuyant sur les données biologiques pour définir les habitats et/ou les corridors. Elle modélise un réseau proche de celui effectivement utilisé par l'espèce cible. La quantification de la connectivité sert ensuite à hiérarchiser l'importance des habitats et des corridors pour leur préservation ou leur restauration. Dans ce cas, le modèle part du postulat que la connectivité a une influence positive sur l'espèce cible et ne cherche pas à questionner cette relation. La seconde approche, hypothético-déductive, consiste à construire le modèle sur la base d'hypothèses sur l'habitat et les corridors utilisés. Une fois le graphe réalisé, les données biologiques sont confrontées aux valeurs de connectivité pour tester la relation statistique entre les deux, la réponse biologique étant considérée comme la variable à expliquer et la connectivité, la variable explicative. Cette approche produit des connaissances sur l'influence de la connectivité du paysage sur la biodiversité, sur l'intensité de cette relation et sur l'échelle spatiale à laquelle elle se produit.

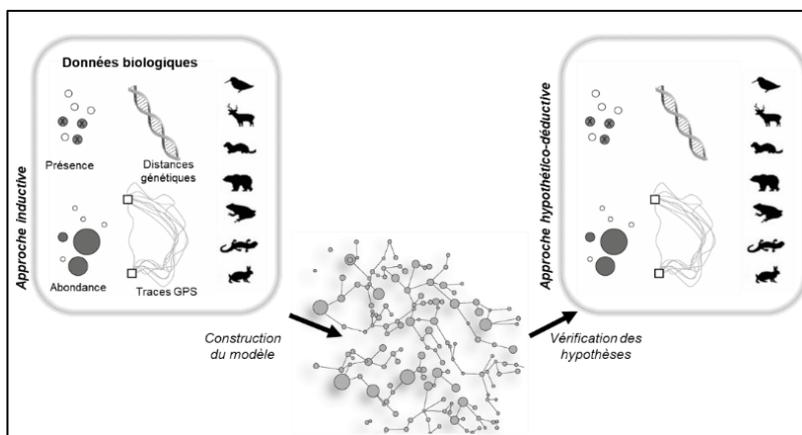


Figure 4.2. Deux approches complémentaires pour intégrer les données biologiques dans la modélisation des réseaux écologiques

4.1.2. Construire le modèle avec des données biologiques

L'approche inductive consiste à intégrer les données biologiques dès la construction du modèle, sans faire d'hypothèse préalable sur l'influence de la connectivité que l'on chercherait à vérifier. Cette intégration améliore le réalisme des modèles (Kadoya, 2008) mais implique que ces données existent, soient accessibles et qu'elles aient été collectées selon des protocoles adaptés à l'objectif de la modélisation. La synthèse bibliographique montre que cette approche concerne la majorité des articles (63 %) mobilisant la théorie des graphes et les données biologiques. Ces articles ont un objectif affiché de gestion opérationnelle, qu'il s'agisse de hiérarchiser les habitats et/ou les corridors en fonction de leur importance, ou d'évaluer l'impact d'un aménagement sur la connectivité. L'intégration des données peut se faire à différents niveaux, pour délimiter les taches d'habitat et caractériser leur qualité, et/ou pour définir et pondérer les liens entre ces taches.

Délimitation et qualification des taches d'habitat

Classiquement, les taches d'habitat sont définies à partir d'une carte d'occupation du sol en s'appuyant sur les connaissances écologiques issues de la littérature et/ou de dires d'expert pour identifier le milieu le plus approprié et évaluer sa qualité. Il s'agit d'identifier les taches d'habitat potentiel, dont on ne sait pas si elles sont effectivement utilisées par l'espèce. Utiliser des données biologiques à cette étape permet de s'appuyer en partie sur la distribution de l'espèce et améliorer la prise en compte des spécificités locales dans la caractérisation des taches d'habitat.

Directement à partir des données d'occurrence

Une approche simple consiste à utiliser les données de présence ou d'abondance pour identifier les habitats réellement occupés, et non l'ensemble des habitats potentiels. Dans Clauzel *et al.* (2015), cette approche a été menée en Franche-Comté afin d'analyser le réseau écologique « avéré » de la rainette verte en retenant comme habitat seulement les mares où sa présence a été observée dans les 5 dernières années. La comparaison avec son réseau potentiel (c'est-à-dire, où toutes les mares sont prises en compte) montre un très fort différentiel dans la densité d'habitat (Figure 4.3), révélateur d'après les experts naturalistes, d'une régression de son aire de répartition. Cette approche a l'avantage de révéler le réseau réellement occupé par l'espèce et ne surestime pas la connectivité. Elle a néanmoins deux défauts majeurs. En se focalisant sur les habitats effectivement occupés, elle ne tient pas compte des potentialités de colonisation des nouveaux habitats, alors même que ce processus est essentiel pour des espèces fonctionnant en métapopulation. En outre, elle requiert un protocole de collecte systématique et exhaustif de données sur l'ensemble du territoire étudié, ce qui n'est pas toujours compatible avec les moyens à disposition et l'emprise spatiale de la zone d'étude.

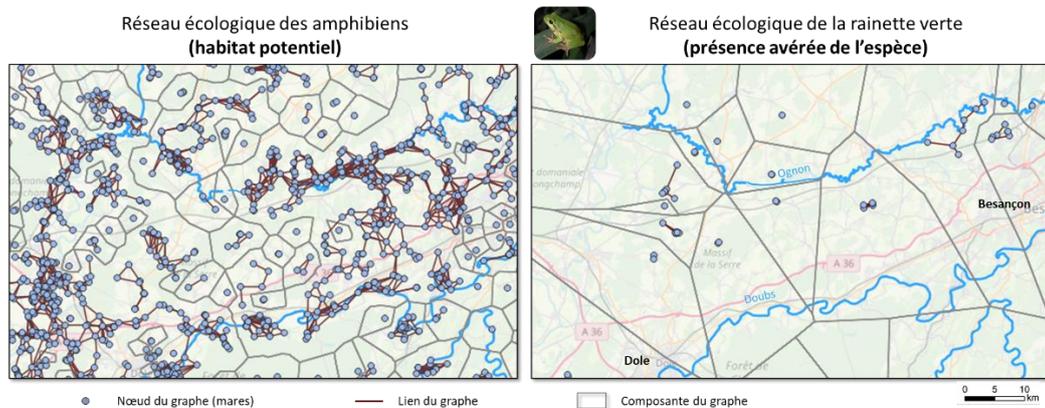


Figure 4.3. Comparaison entre un réseau écologique potentiel (toutes les mares) et un réseau écologique avéré (uniquement les mares occupées par l'espèce) (Clauzel *et al.*, 2015)

Indirectement à partir d'un modèle prédictif d'habitat

Une autre manière d'intégrer les données biologiques dans la construction du graphe consiste à délimiter les taches d'habitat à partir d'un modèle prédictif de qualité d'habitat (*habitat suitability modelling*) et non d'une carte d'occupation du sol. Fondée sur le concept de « niche écologique », ce modèle cherche à expliquer la présence d'une espèce à partir des caractéristiques de son environnement en confrontant les données d'observation avec un ensemble de variables environnementales (paysagères, climatiques, topographiques, etc.). Les résultats renseignent sur la force et la contribution de chacune des variables dans l'explication de la variation de la réponse biologique. Une fois que le modèle prédictif a identifié les variables environnementales les plus influentes, il généralise cette relation à l'ensemble de la zone d'étude pour produire une carte continue de qualité d'habitat en fonction de la distribution des valeurs des variables environnementales retenues. Cette carte est considérée comme un indicateur de la distribution potentielle de l'espèce¹, considérant que la probabilité de présence est maximale dans les zones où la qualité d'habitat est la plus forte. La carte est ensuite catégorisée en habitat/non habitat en ne retenant que les plus fortes valeurs de probabilité de présence pour délimiter l'habitat optimal.

Ce type d'approche a été menée dans le projet TRAMARE (2019-2020) sur huit espèces² inféodées aux mares en Ile-de-France. Parmi les objectifs du projet, il s'agissait de comparer plusieurs méthodes de construction des graphes paysagers (cf. 4.2, Godet et Clauzel, 2021) et d'identifier les secteurs prioritaires pour la création de mares dans une perspective multi-espèces (Clauzel et Godet, 2020). En s'appuyant sur la littérature, 23 variables environnementales susceptibles de jouer un rôle sur la distribution de chaque espèce ont été sélectionnées :

- Variables bioclimatiques : Indice de végétation (NDVI), températures moyennes, précipitations annuelles moyennes ;
- Variables topographiques : pente, rugosité ;
- Composition paysagère dans trois voisinages croissants : part occupée par la forêt, les prairies, les carrières, l'eau, les zones urbanisées ;
- Variables de proximité : distance à la route la plus proche, à la mare la plus proche, au cours d'eau le plus proche.

À partir de la sélection des variables environnementales les plus significatives³ pour chacune des espèces, le modèle génère une carte de qualité d'habitat (Figure 4.4). Les valeurs continues sont catégorisées en habitat/non habitat, en ne retenant comme habitat que les valeurs les plus fortes de probabilité de présence. La valeur seuil utilisée (à partir de quelle probabilité le pixel est considéré comme habitat pour l'espèce ?) peut être définie par différentes méthodes mais est toujours spécifique à l'espèce. Nous avons choisi une méthode maximisant la sensibilité et la spécificité, en nous appuyant sur une analyse comparative qui avait montré que cette méthode produisait des résultats cohérents quelque que soit les données utilisées (Liu *et al.*, 2013).

¹ Dans la littérature, il existe une grande variété de termes associés aux sorties de ces modèles prédictifs, traduisant un manque de clarté sur l'objet effectivement modélisé (Vignal, 2020) : probabilité de présence, zone potentiellement occupée, aire de répartition, zone viable, etc. Nous considérons ici que ces modèles permettent de cartographier les zones réunissant les conditions environnementales favorables à l'espèce étudiée, compte tenu des variables environnementales et des données d'observation intégrées dans le modèle.

² Sept amphibiens (*Alytes obstetricans*, *Bufo bufo*, *Epidalea calamita*, *Hyla arborea*, *Rana temporaria*, *Triturus cristatus*, et *Salamandra salamandra*) et un reptile (*Natrix natrix*).

³ Voir le rapport final de TRAMARE (<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03113687>) pour plus de détails.

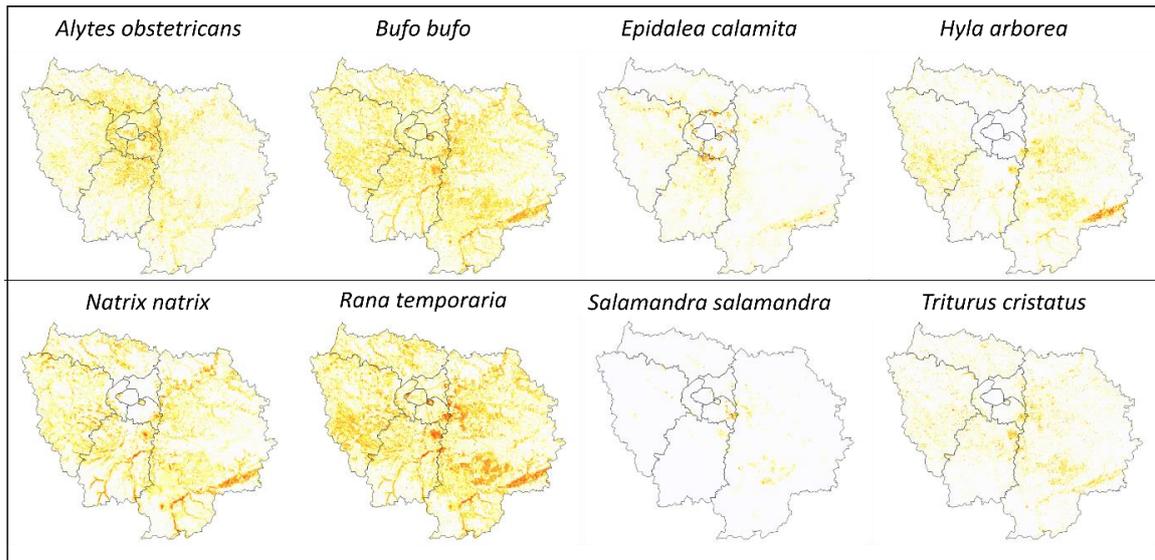


Figure 4.4. Modèles prédictifs de qualité d'habitat (gradient croissant du blanc au rouge) pour chacune des huit espèces étudiées dans le projet TRAMARE (Godet et Clauzel, 2021)

Indépendamment de la modélisation des réseaux écologiques, ce résultat intermédiaire fournit un diagnostic intéressant pour les gestionnaires sur les potentialités d'habitat de chacune des espèces étudiées, ainsi que sur les habitats communs à plusieurs espèces (Figure 4.5).

Les habitats identifiés à partir de la carte de qualité d'habitat sont ensuite intégrés à la carte d'occupation du sol pour constituer les taches d'habitat dans le graphe paysager. À la différence d'une approche classique à partir d'une carte d'occupation du sol, les taches d'habitat ne correspondent pas ici forcément à l'emprise stricte d'une mare mais peuvent intégrer d'autres milieux réunissant les conditions environnementales qui influencent le plus la présence de l'espèce. L'utilisation d'un modèle prédictif d'habitat en amont de la représentation d'un réseau écologique s'inscrit ainsi dans les modèles de représentation du paysage par gradient ou continuum (cf. 1.3.1), considérant que les habitats d'une espèce ne sont pas forcément clairement délimités. Cette approche a en outre l'avantage de limiter les biais liés à la résolution spatiale des données d'occupation du sol, un point particulièrement sensible pour les mares, dont la petite taille et le caractère temporaire compliquent leur cartographie.

Les modèles prédictifs de qualité d'habitat ne sont toutefois pas exempts de limites. Le postulat sur lequel ils reposent – l'abondance d'une espèce serait d'autant plus forte que les conditions environnementales lui sont favorables – peut être questionné. Les interactions interspécifiques, les dynamiques de population ou encore les changements environnementaux conduisent bien souvent à un décalage entre la niche fondamentale et la niche réalisée (Vignal, 2020). La qualité des prédictions suppose également que les variables susceptibles d'expliquer la présence de l'espèce soient toutes connues et intégrées dans le modèle à la bonne résolution spatiale, et que les données d'occurrence soient localisées dans des milieux représentatifs de l'ensemble des conditions environnementales viables pour l'espèce (Guisan *et al.*, 2017). Or, ces données sont souvent issues d'inventaires naturalistes regroupant des sources variées de données récoltées selon des méthodes d'échantillonnage et des objectifs différents. Il serait ainsi plus juste de préciser que ces modèles prédisent une qualité d'habitat pour une espèce donnée, sur la base des variables environnementales retenues caractérisant les milieux dans lesquels la présence de l'espèce a été détectée.

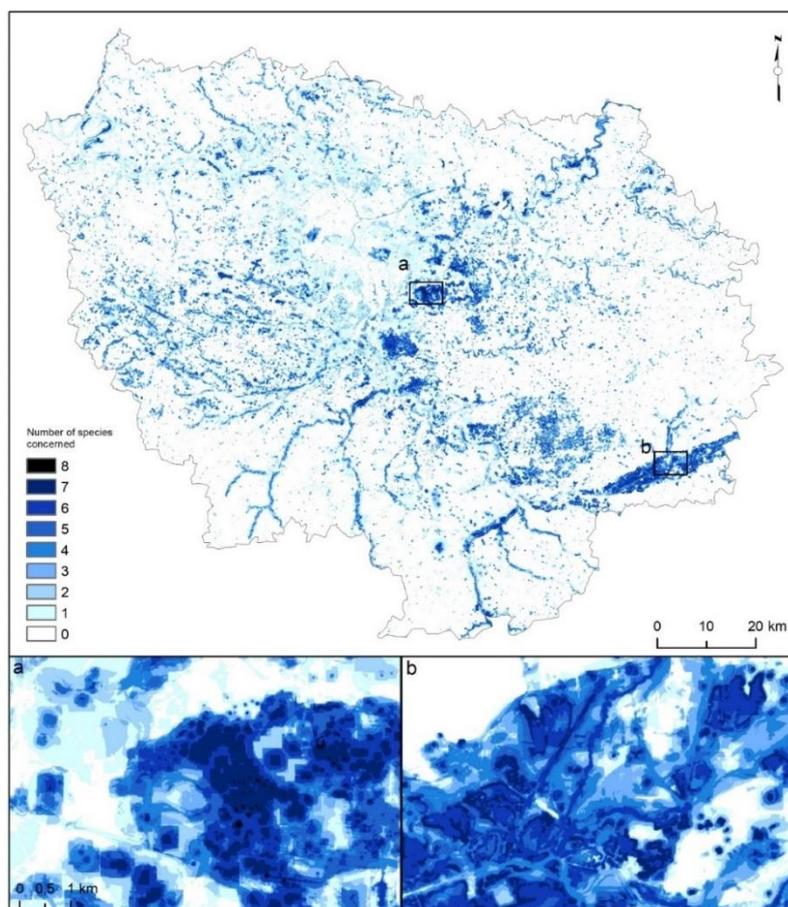


Figure 4.5. Combinaison des huit cartes d'habitat issues des modèles prédictifs. L'intensité de la couleur indique un nombre croissant d'espèces partageant un habitat commun.

La comparaison des huit cartes révèle que la proportion d'habitat potentiel au sein de la région Ile-de-France varie selon les espèces, entre 0,6 % pour la salamandre tachetée qui est la plus spécialiste et 15 % pour la grenouille rousse (une des espèces les plus généralistes). Seulement 7 % de la surface régionale (846 km²) correspond à des habitats communs à plus de quatre espèces, ce qui est logique compte tenu des exigences écologiques variées des espèces retenues. Ces zones sont caractérisées par une forte densité de plans d'eau (étangs, rivières et zones humides) localisés en milieux forestiers comme la forêt Notre-Dame (a) ou fluviaux comme la vallée de la Seine (b).

Caractériser la qualité des taches d'habitat

La qualité des taches d'habitat, traduisant leur capacité à accueillir une population, est défini classiquement par la surface de la tache ou celle des milieux favorables dans son voisinage. Elle peut être affinée en fonction des informations collectées sur le terrain, comme la présence de poisson dans les mares, le pH ou encore la température de l'eau qui sont par exemple des facteurs importants pour les amphibiens. L'abondance de l'espèce dans la tache d'habitat peut également être utilisée comme un critère renseignant directement sur son potentiel d'accueil. Cela implique néanmoins que la collecte des données se fasse de manière systématique et exhaustive sur l'ensemble des habitats de la zone d'étude, ce qui est difficilement envisageable sur une grande superficie. Une alternative est de dériver la qualité des taches d'habitat du modèle prédictif construit à l'étape précédente. Plusieurs auteurs (Clauzel et Godet, 2020 ; Dufлот *et al.*, 2018) ont ainsi pondéré la surface de la tache par la valeur moyenne de qualité des pixels la composant afin d'obtenir un indicateur composite des facteurs favorables à l'espèce.

Définition et pondération des liens

Les données biologiques peuvent également être utilisées pour définir et pondérer les liens entre les nœuds du graphe. La question du paramétrage des surfaces de résistance est très discutée dans la littérature et régulièrement sujet à critique compte tenu du manque de justification (Zeller *et al.*, 2012). Établir une relation entre les types d'occupation du sol et la résistance aux déplacements n'est pas évidente et la connaissance des véritables coûts de mouvement pour les individus (dépense énergétique, mortalité, etc.) en fonction des milieux traversés et des distances parcourues reste très lacunaire. Si des informations existent grâce au suivi télémétrique, elles ne concernent que quelques espèces (Zeller *et al.*, 2018). Les valeurs de résistance attribuées aux différentes catégories paysagères sont donc souvent issues de dires d'experts et/ou de la littérature.

Une alternative consiste à dériver les valeurs de résistance du modèle prédictif d'habitat en inversant l'échelle des valeurs (Dufлот *et al.*, 2018; Poor *et al.*, 2012; Stevenson-Holt *et al.*, 2014). Les pixels ayant les plus faibles valeurs de qualité d'habitat sont considérés comme les plus défavorables aux déplacements, et inversement. Le principal défaut de cette méthode est que le modèle prédictif d'habitat repose sur des données d'occurrence d'une espèce, ce qui conduit à mélanger deux processus écologiques, la sélection d'habitat et le mouvement. Elle suppose que le choix de déplacement à travers le paysage suit des facteurs similaires à la sélection de l'habitat, ce qui n'est pas toujours vrai (Zeller *et al.*, 2012; Ziółkowska *et al.*, 2012). En effet, un paysage peut ne pas être un habitat optimal pour une espèce, tout en étant utilisé pour ses déplacements.

Cela pose aussi la question de la collecte des données d'observation et de leur signification. Les inventaires sont généralement réalisés dans des milieux considérés comme favorables à l'espèce cible. Même si des présences peuvent être observées dans d'autres milieux, rien ne permet de savoir si l'individu a été observé au sein de son habitat ou pendant un déplacement. La question du type de déplacement est également complexe : lorsqu'un individu est observé dans un milieu différent de son habitat, comment savoir si son déplacement est lié à la recherche de nourriture, la migration saisonnière ou la dispersion ? Or, selon le processus sous-jacent, les facteurs influençant le mouvement peuvent être différents.

Plusieurs auteurs (Zeller *et al.*, 2012; 2018) préconisent d'utiliser des données de déplacement, et non d'occurrence, pour construire les modèles prédictifs. Obtenues à partir de protocoles de capture-marquage-recapture (CMR) et de radio-traçage (GPS), ces données révèlent de manière plus explicite les mouvements des individus. La méthode CMR consiste à réaliser au moins deux sessions de captures d'individus, les marquer pour les identifier, puis les relâcher. La recapture d'individus déjà marqués dans un autre habitat atteste d'une connexion avérée entre les habitats. Si elle peut également renseigner sur la vitesse du déplacement, elle n'apporte pas d'information sur le trajet emprunté. Cette méthode, utilisée surtout pour estimer le nombre d'individus dans une population, est relativement lente pour fournir des résultats robustes car elle implique de capturer de nombreux individus avant de retrouver ceux déjà marqués. Elle est donc plus appropriée aux espèces territoriales montrant une forte fidélité et se déplaçant sur des distances limitées, comme les amphibiens. Les données de radio-traçage consistent, après avoir équipé l'individu d'une balise GPS, à enregistrer sa position de manière systématique et répétée dans le temps. Elles renseignent sur la vitesse des déplacements et le trajet réellement emprunté. Les difficultés techniques pour équiper les individus, les risques de mortalité au moment du marquage¹, ou encore la longévité des batteries limitée à quelques jours ou plusieurs mois en fonction de la fréquence de transmission, limitent le nombre d'individus équipés. Les données collectées concernent donc un nombre restreint d'individus au sein d'une population, ce qui limite leur généralisation. Dans la même perspective, les données génétiques présentent également un fort intérêt puisqu'une faible différenciation génétique entre des populations est la preuve que des déplacements liés à la reproduction ont eu lieu avec succès. Néanmoins, elles témoignent de connexions dans le passé qui peuvent ne plus être effectives

¹ Par exemple, l'endormissement des bouquetins sur les falaises génère parfois des chutes mortelles.

dans le paysage actuel. En outre, comme pour les données CMR, elles ne renseignent pas sur le tracé du parcours emprunté entre deux habitats.

Les données CMR, GPS ou génétiques sont ainsi plus précises que les données d'occurrence mais sont plus complexes à collecter et à analyser et leurs résultats difficilement généralisables. Par conséquent, elles paraissent plus appropriées à l'analyse d'une seule espèce, par exemple une espèce menacée pour laquelle on souhaiterait mettre en place des mesures de conservation spécifique. En comparant le pouvoir explicatif de modèles construits à partir de données opportunistes de présence, de traces GPS et de données génétiques, Zeller *et al.* (2018) ont constaté que si les données GPS et génétiques sont les plus robustes pour estimer avec précision la résistance du paysage, les données de présence fournissent une bonne approximation et peuvent s'avérer suffisantes en cas d'absence d'autres données. Enfin, dans de nombreuses situations, les données biologiques sont inexistantes ou, en tout cas, pas suffisamment nombreuses et systématiques pour être mobilisées dans l'analyse des déplacements. Les dires d'experts, mêmes s'ils reposent majoritairement sur les observations de présence (et non de déplacement) sont parfois la seule donnée disponible. Ils restent donc souvent incontournables, notamment pour proposer des mesures de conservation d'urgence le temps que des données biologiques soient collectées (With, 2019).

4.1.3. Confronter les résultats aux données biologiques, une manière d'interroger la relation connectivité-biodiversité

L'approche précédente reposait sur le postulat que la connectivité a une influence positive sur la présence de l'espèce étudiée. Or, l'influence de la connectivité sur la réponse biologique dépend fortement de l'espèce, des processus écologiques et de l'échelle considérés. De nombreuses études cherchent à évaluer cette influence pour mieux comprendre les effets de la connectivité (et inversement de la fragmentation) sur la présence ou l'abondance d'une espèce, ou encore sur la richesse spécifique d'une communauté.

L'approche hypothético-déductive consiste à construire un modèle à partir d'une hypothèse générale, puis de confronter les résultats à la réalité du terrain pour vérifier la validité de cette hypothèse. Les nœuds et les liens du graphe sont dans ce cas définis à partir de données spatiales (occupation du sol) et de dires d'experts. Une fois le graphe construit, les métriques de connectivité sont calculées puis confrontées aux données biologiques qui sont la variable à expliquer. Le principe de ce modèle prédictif est identique à celui utilisé dans l'approche inductive (*cf.* 4.1.3) mais sa finalité est différente. Alors que dans l'approche précédente, il était utilisé en amont pour déterminer les habitats optimaux de l'espèce, ici il arrive en fin d'analyse pour étudier l'influence de la connectivité sur la réponse biologique.

Application à la conservation de la rainette verte

L'une des premières études que nous avons menée dans le projet GRAPHAB portait sur la rainette verte, une espèce fonctionnant en métapopulation et dont les experts faisaient l'hypothèse que sa présence était dépendante de la connectivité des mares. Nous avons donc cherché à vérifier si l'espèce était plus présente dans les mares les mieux connectées et quel type de connectivité avait le plus d'influence (Foltête *et al.*, 2012).

Le réseau écologique potentiel de la rainette verte a été modélisé à partir d'une carte d'occupation du sol de la région Franche-Comté (16 200 km²) et des traits écologiques de l'espèce. Sur ce graphe, des métriques reflétant les trois types de contribution d'une tache d'habitat à la connectivité (*cf.* 2.3.3) ont été calculées puis testées comme variables explicatives de la présence de l'espèce. Pour évaluer l'intérêt d'une approche par les graphes paysagers, des métriques topologiques basiques ont également été calculées. La connectivité n'étant pas le seul facteur potentiel influençant la présence d'une espèce, nous avons également inclus des variables topographiques (altitude, pente) et

climatiques (précipitations annuelles moyennes, température moyenne du mois le plus froid/chaud). Enfin, les liens du graphe ont été calculés à la fois en distance euclidienne et en distance coût pour évaluer l'influence de la perméabilité du paysage sur la présence de l'espèce. L'ensemble des variables prédictives a été confronté à un jeu de données contenant 119 points de présence de la rainette verte, collectées par la LPO lors de prospections régulières pendant la saison de reproduction.

Les résultats ont permis de tirer plusieurs enseignements à la fois sur le plan méthodologique et écologique. Les modèles construits à partir des distances-coûts sont systématiquement plus explicatifs que les distances euclidiennes, confirmant le rôle de la perméabilité du paysage sur la présence de la rainette verte. Ensuite, les métriques pondérées calculées sur le graphe sont, là aussi, systématiquement plus explicatives que les métriques topologiques, confirmant ici l'intérêt des graphes paysagers pour mesurer la connectivité. Parmi la trentaine de combinaisons testées, le meilleur modèle contient seulement trois variables : deux variables de connectivité (potentiel démographique et flux de dispersion) corrélées positivement à la présence de la rainette et l'altitude corrélée négativement.

Ces résultats sont cohérents avec l'écologie de l'espèce et confirme l'influence de la connectivité sur sa présence. Le potentiel démographique d'une mare, correspondant à la quantité de milieux favorables dans son voisinage, et son flux de dispersion potentiel, c'est-à-dire le nombre de connexions avec les autres mares, apparaissent comme les facteurs les plus importants. Le fait que le potentiel démographique soit significatif est attendu puisque la qualité des taches d'habitat a été paramétré dans le modèle selon les préférences de l'espèce. La corrélation positive de cette variable avec les données de présence confirme que le paramétrage du modèle était cohérent. La corrélation positive du flux de dispersion est plus intéressante puisqu'elle confirme l'importance d'un réseau bien connecté, l'espèce étant significativement plus présente dans les mares les plus connectées. Les résultats légitiment ainsi la mise en place d'actions de conservation visant à augmenter la densité des connexions au sein du réseau par la création de mares et de corridors.

Application à la création de passages à faune

En 2020, dans le cadre d'un projet visant à identifier les meilleurs emplacements pour des passages à faune sur le réseau autoroutier SANEF (cf. 5.2.4 pour plus de détails), nous avons confronté les résultats de la modélisation avec des données empiriques. L'hypothèse que nous cherchions à vérifier était que la connectivité fonctionnelle autour de chaque tronçon autoroutier était un bon indicateur des flux potentiels d'individus franchissant l'infrastructure. Nous avons mobilisé des données de collisions collectées par la SANEF depuis 2014, en posant le postulat qu'elles représentaient au moins partiellement ces flux. La base de données contient près de 15 000 points géolocalisés sur les 2000 km du réseau, représentant chacun une observation d'animal vivant ou mort sur la voie.

L'objectif était d'une part, de vérifier s'il y avait une relation statistique entre les zones de forte connectivité et les zones de forte densité de collision et d'autre part, si la présence d'ouvrages de franchissement non prévus pour la faune (viaduc, tunnel, pont) avait une influence sur le nombre de collisions. Les résultats du modèle linéaire généralisé révèlent que le nombre de collisions est positivement corrélé avec l'indice de fonctionnalité écologique¹ – et de manière moins nette avec les gains potentiels de connectivité – et négativement corrélé avec le nombre d'ouvrages de franchissement. S'il existe un lien entre connectivité fonctionnelle et nombre de collisions, la relation n'est toutefois pas systématique et des collisions peuvent se produire en dehors des secteurs de forte connectivité (Figure 4.6). La corrélation négative entre le nombre de collisions et le nombre

¹ Cet indice combine les valeurs de Flux d'interaction, de Centralité intermédiaire et la présence de corridors de moindre-coût (Godet *et al.*, 2021).

d'ouvrages de franchissement suggère que les animaux utilisent ces structures pour franchir l'autoroute, réduisant ainsi le risque de collision.

Ces résultats amènent à reconsidérer l'amélioration de la perméabilité des infrastructures de transport en combinant à la fois la création de passages à faune dans les secteurs de forte connectivité et le réaménagement des ouvrages de franchissement existants.

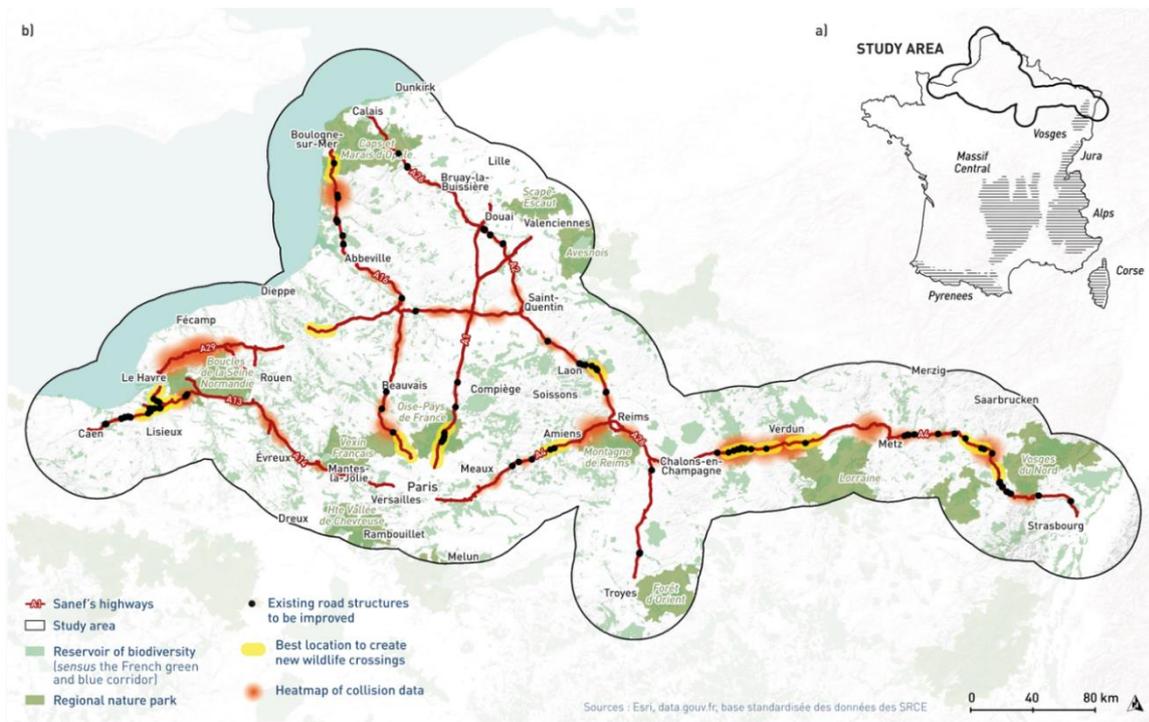


Figure 4.6. Localisation des hotspots de collisions (halo rouge) et des zones à fort enjeux de restauration de la connectivité (jaune et point noir) sur le réseau autoroutier SANEF (Godet *et al.*, en prep.)

4.2. Confronter les modèles pour évaluer et réduire l'incertitude

La synthèse bibliographique sur l'usage des données biologiques dans les graphes paysagers a montré que ces derniers pouvaient être construits de différentes manières selon les données disponibles et les choix de paramétrage (Foltête *et al.*, 2020). À chaque étape, des choix doivent être faits et certains peuvent fortement influencer les résultats. Cette variabilité complexifie la préconisation d'actions précises, ainsi que leur compréhension et leur acceptation de la part des acteurs : comment proposer aux gestionnaires de focaliser leur attention sur un secteur précis si le moindre changement dans le modèle modifie la hiérarchisation des secteurs ?

Dans le cadre du projet TRAMARE, nous avons souhaité explorer la variabilité des résultats dans l'identification des secteurs à forte connectivité, en fonction de trois méthodes de construction des graphes paysagers couramment employées :

- 1) À partir d'une carte d'occupation du sol et de dires d'expert pour délimiter les taches d'habitat et calculer les chemins de moindre-coût (LM dans la Figure 4.7) :
- 2) À partir d'un modèle prédictif de qualité d'habitat croisant données d'occurrence et variables environnementales pour délimiter les taches d'habitat et calculer les chemins de moindre-coût (HSM, cf. 4.1.2) ;

- 3) À partir de la combinaison des deux méthodes précédentes : le modèle prédictif pour délimiter les taches d'habitat et la carte d'occupation du sol associée aux dires d'expert pour calculer les chemins de moindre-coût (HSM_LM).

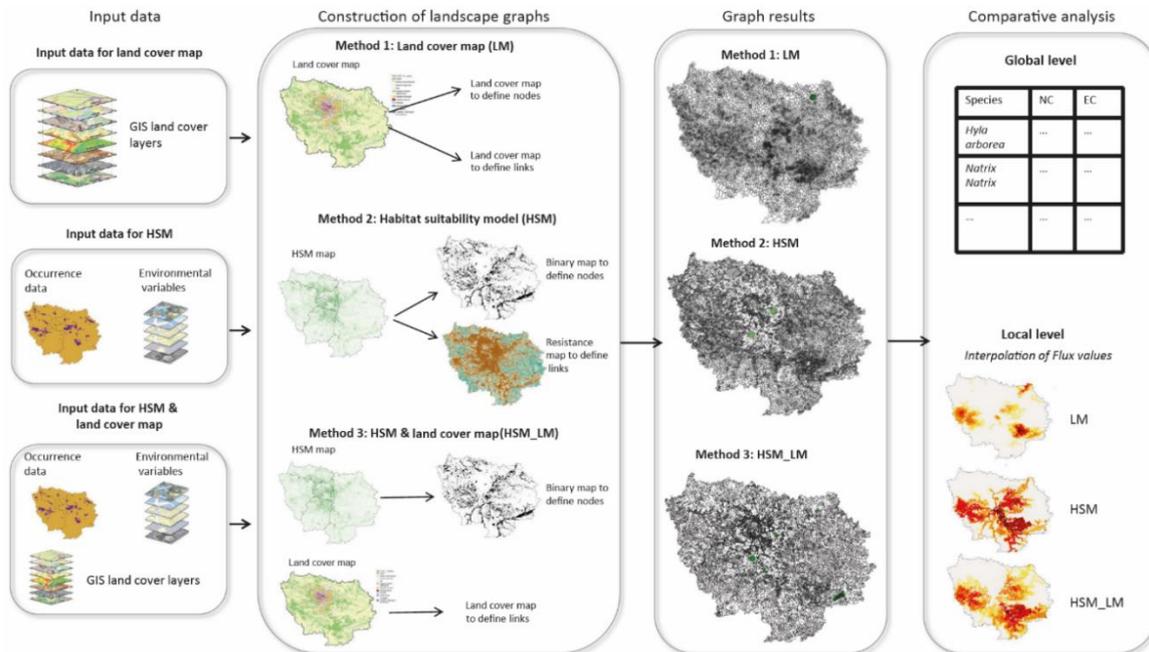


Figure 4.7. Protocole méthodologique de comparaison de trois méthodes de construction des graphes paysagers (Godet et Clauzel, 2021)

À partir de chacune des trois méthodes et pour huit espèces inféodées aux mares, un graphe paysager est construit et des métriques de connectivité sont calculées puis comparées. Je ne détaille pas ici les différentes étapes de l'analyse¹ et me focalise directement sur les points saillants et les enseignements que nous avons pu tirer de cette expérience. Avant cela, je reviens sur l'exploration des données cartographiques utilisées en entrée dans les trois méthodes afin d'évaluer le niveau d'incertitude.

4.2.1. Explorer les données cartographiques en entrée du modèle

Modéliser les réseaux écologiques des amphibiens implique d'être capable de cartographier leurs habitats de reproduction. Si les grands plans d'eau (lacs, étangs) sont représentés dans les bases d'occupation du sol, cela est rarement le cas pour les mares en raison de leur faible superficie et leur caractère parfois temporaire. Dans le cadre du projet TRAMARE, la collaboration avec la SNPN a permis d'accéder à l'inventaire participatif des mares d'Ile-de-France², une donnée essentielle pour l'étude mais néanmoins non dépourvue de biais. Deux étudiants de Master, Carole Gaber (M2 Bioterre) et Arnaud Perrin (M1 Écosystèmes & Biodiversité), ont contribué en 2019 à l'exploration de cette base de données par un stage en alternance et un projet tuteuré. L'inventaire, mis en œuvre en 2010, regroupe 23 300 mares³ géolocalisées et classées dans une de ces quatre catégories.

¹ Le lecteur pourra les retrouver dans l'article publié dans *Landscape Ecology* (Godet et Clauzel, 2021)

² <https://www.snpn.mares-idf.fr>

³ La définition d'une mare utilisée par la SNPN est celle la plus généralement adoptée : « une étendue d'eau de moins de 5000 m² qui peut être permanente ou temporaire, d'origine naturelle ou anthropique et ayant une faible profondeur » (Sajaloli et Dutilleul, 2001).

- Mare potentielle (56 %) : mare identifiée à partir d'orthophotographies et/ou de cartes topographiques, mais sans vérification terrain.
- Mare vue (17 %) : mare dont la présence a été confirmée par une observation sur le terrain. L'observateur doit *a minima* renseigner son nom, la date de l'observation, les coordonnées géographiques de la mare et son contexte paysager (forêt, prairie, culture, milieu urbain, etc.).
- Mare caractérisée (23 %) : mare ayant été vue et ayant fait l'objet d'une description précise à l'aide d'une fiche de caractérisation fournie par la SNPN qui permet de juger de son état de conservation, son stade d'évolution et des menaces effectives.
- Mare disparue (3 %) : mare identifiée à partir d'orthophotographies et/ou de cartes topographiques, mais qui n'a pas été retrouvée lors de la vérification terrain.

L'exploration de la base révèle donc que la moitié des mares de l'inventaire n'a pas fait l'objet de vérification terrain. Or, la majeure partie du travail d'identification indirecte des mares a été réalisée entre 2010 et 2013. La probabilité qu'un certain nombre de mares classées comme « potentielles » ait disparu est donc relativement forte. En observant la répartition spatiale des mares et notamment des mares potentielles n'ayant pas fait l'objet de vérification (Figure 4.8a, bleu clair), on observe un fort déséquilibre dans la pression d'observation avec des zones visiblement sous-prospectées, comme les zones très urbanisées du nord de l'Île-de-France (Val d'Oise) mais aussi la Brie champenoise, la Vallée de la Seine ou le bocage gâtinais. Cette répartition inégale des inventaires s'explique par la surreprésentation des organismes gestionnaires (ONF, PNR, etc.) qui réalisent des inventaires systématiques, mais circonscrits à des secteurs bien particuliers (Figure 4.8b).

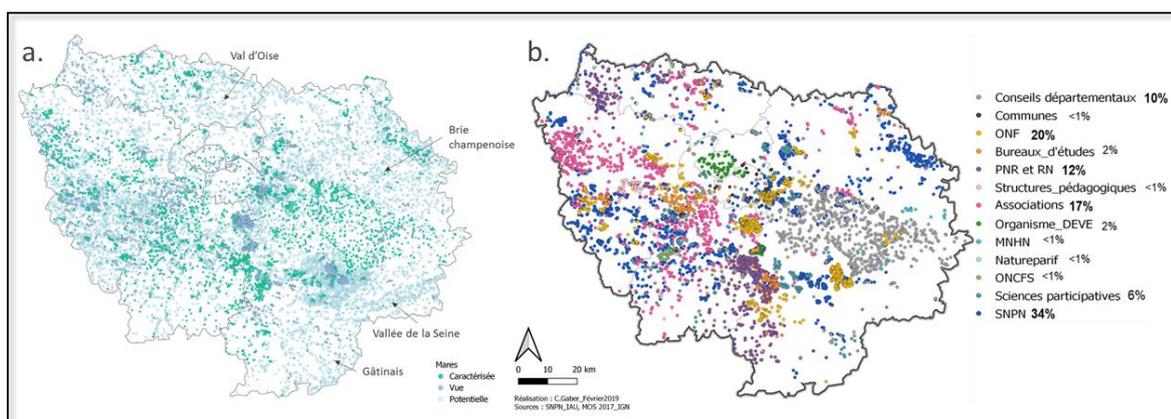


Figure 4.8. Répartition des mares en Ile-de-France d'après l'inventaire participatif de la SNPN en fonction de leur catégorie (a) et de leurs observateurs (b)

Ce premier diagnostic a permis à la SNPN de mettre en place des opérations de communication pour inciter les habitants des secteurs sous-prospectés à contribuer à l'inventaire. Il a également mis en évidence un problème de remontée d'informations de la part des organismes gestionnaires. En effet, la vallée de la Seine coïncide avec la réserve naturelle de la Bassée et il est peu probable que des inventaires n'aient pas été réalisés sur ce secteur. La répartition inégale des observations, ainsi que la forte proportion de mares potentielles n'ayant pas fait l'objet de vérification terrain, nous a conduit à nous questionner sur l'intégration de ces données dans la modélisation. Plutôt que de les écarter, nous avons réfléchi à la construction d'un protocole permettant de vérifier l'existence des mares potentielles, en s'appuyant sur la présence d'espèces végétales caractéristiques des milieux humides et aquatiques.

À partir des bases de données du Conservatoire botanique national du Bassin parisien (base Flora) et de CETTIA (Base de données naturalistes d'Île-de-France), nous avons comparé la répartition des

espèces caractéristiques des milieux humides et des espèces non caractéristiques autour des mares confirmées (caractérisées ou vues) et des mares potentielles. L'hypothèse qui nous a guidée était qu'autour des mares confirmées, la végétation présente serait constituée, au moins en partie, d'espèces caractéristiques des milieux humides et aquatiques. Si cette hypothèse est vérifiée, on peut en déduire que les mares potentielles ayant le même type de végétation dans leur voisinage ont une forte probabilité d'exister.

En moyenne, les mares confirmées ont 65 observations d'espèces végétales, dont 10 % caractéristiques des milieux humides. Nous avons catégorisé les mares potentielles en 4 classes de probabilité d'existence en fonction du nombre total d'observation d'espèces végétales (faible/élevé) et de la part des espèces caractéristiques des milieux humides (inférieur ou supérieur à 10 %), puis nous avons réalisé des relevés de terrain avec les naturalistes de la SNPN pour vérifier *in situ* la présence des mares. Sur un échantillon de 34 mares potentielles prospectées, seules deux mares dans la catégorie « faible probabilité d'existence » n'ont pas été validées. L'une d'entre elles était un bassin de rétention non considéré comme une mare par la SNPN (Figure 4.9a). La seconde avait complètement disparue et remplacée par des surfaces artificialisées. L'existence de toutes les autres mares a été confirmée, y compris les mares temporaires asséchées au moment de la prospection (Figure 4.9b).



Figure 4.9. Bassin de rétention identifié à tort comme « mare potentielle » (a) ; Mare potentielle temporairement asséchée les jours de prospection mais dont l'existence est validée (b). Source : A. Perrin

Ce travail exploratoire a permis d'élaborer et tester un protocole de vérification semi-automatique de la présence des mares. Les résultats montrent que 6 % des mares potentielles n'existent pas ou plus sur le terrain. Il est néanmoins difficile de généraliser étant donné le faible nombre de mares prospectées et les limites liées à l'utilisation des données floristiques. Si la présence d'espèces caractéristiques des milieux humides atteste de la présence d'humidité dans le sol, une mare n'est pas pour autant systématiquement présente. Inversement, l'absence de cette végétation ne doit pas être interprétée comme la preuve de l'absence de mares, ou même de zones humides, d'une part parce qu'elle n'est pas le seul critère d'identification et d'autre part, parce que la connaissance floristique du territoire n'est pas exhaustive.

Début 2020, sur l'initiative d'Ann-Sophie Boivineau, docteure en géophysique et effectuant une formation en télédétection à AgroParisTech, nous avons cherché à évaluer la faisabilité d'une identification des mares et de leur suivi temporel par télédétection. En confrontant les données satellitaires à l'inventaire des mares de la SNPN, plusieurs méthodes de détection de petites zones humides ont été testées en mobilisant des capteurs (Sentinel-2, Spot6) et des indices variés. Le travail a néanmoins pâti du confinement qui a entraîné l'annulation de sessions de formation (radar

notamment) et fortement compliqué les conditions de travail. Le rapport¹ rendu en juin 2020 ne va pas jusqu'à proposer une méthode de détection fiable, mais identifie des pistes méthodologiques avec leurs contraintes et leurs limites. Ce travail n'est donc qu'un préliminaire et pourrait être poursuivi avec la SNPN et les collègues de l'Université de Paris spécialisés en télédétection.

4.2.2. Une délimitation des habitats qui varie fortement selon les méthodes

Dans le cadre de la comparaison des méthodes de construction des graphes paysagers, deux méthodes ont été utilisées pour délimiter les taches d'habitat. La première, à partir de la carte d'occupation du sol incluant l'inventaire des mares, consiste à sélectionner la catégorie « mares », en affinant la sélection en fonction des traits écologiques des espèces (toutes mares confondues pour les espèces généralistes, ou seulement les mares forestières ou celles en milieux ouverts pour les espèces spécialistes). Cette méthode repose sur le postulat que les catégories d'occupation du sol identifiées comme « habitat » sont effectivement des habitats potentiels pour l'espèce considérée.

Or, plusieurs éléments peuvent remettre en cause ce principe. La résolution spatiale des données initiales (1/5 000^e pour le MOS) et de la carte finale (10 m) ne permet pas de capturer certains éléments fins, en tout premier lieu les mares. L'inventaire participatif de la SNPN a permis de résoudre ce problème mais avec toutes les limites citées précédemment. Un biais important de cet inventaire est l'absence d'information sur la superficie des mares qui nous a conduit à leur attribuer arbitrairement une taille équivalente à un pixel (100 m²). Or sur le terrain, leur taille et leur forme varient fortement (Figure 4.10).



Figure 4.10. Exemples de mares de taille et forme variées : mare intra-forestière (gauche), mare de lisière (centre), mare en milieu ouvert (droite)

La seconde méthode s'appuie sur la délimitation des taches d'après un modèle prédictif de qualité d'habitat (cf. 4.1.2). Elle requiert l'acquisition de données environnementales susceptibles de jouer un rôle sur la présence des espèces, ainsi que des données d'observation. Compte tenu de l'étendue de la zone d'étude, des données à une résolution spatiale moyenne à faible (10 m pour les variables paysagères et jusqu'à 1 km pour les variables climatiques) ont été privilégiés². La comparaison des deux méthodes révèle des différences importantes dans la délimitation des taches d'habitat pour l'ensemble des huit espèces étudiées (Figure 4.11). Dans la méthode 1, les taches d'habitat correspondent à des pixels isolés d'une surface arbitraire de 100 m². La proportion de la région occupée par ces habitats est donc extrêmement faible, autour de 0,10 % pour l'ensemble des espèces. Dans la méthode 2, le modèle prédictif identifie des habitats beaucoup plus étendus (100 fois plus en moyenne), comprenant les mares mais aussi les milieux réunissant les variables environnementales les plus contributives dans l'explication de la présence de l'espèce. Elle conduit ainsi à classer une

¹ Disponible sur Researchgate : <https://www.researchgate.net/publication/347240690>

² Des données très fines relatives aux caractéristiques de chaque mare (par exemple la présence de poissons ou la température de l'eau) auraient pu considérablement améliorer les modèles (Jeliazkov *et al.*, 2019). Néanmoins, elles ne sont pas disponibles de manière exhaustive sur l'ensemble de l'Ile-de-France.

plus grande part de la région en habitat potentiel (4,55 % pour le crapaud calamite à 15,30 % pour la grenouille rousse).



Figure 4.11. Représentation des taches d'habitat potentiel délimitées à partir des données d'occupation du sol (point violet à gauche) ou d'un modèle prédictif de qualité (polygone violet à droite)

4.2.3. Une grande variabilité dans la spatialisation de la connectivité

Le différentiel important dans la délimitation des taches d'habitat se répercute sur les valeurs de connectivité, celle-ci étant dépendante de la surface d'habitat et des connexions entre les habitats (Figure 4.12). Pour l'ensemble des espèces, la méthode 1 à partir de la carte d'occupation du sol génère des valeurs brutes de connectivité plus faibles et des zones à forte connectivité beaucoup moins étendues que les deux autres méthodes. À l'inverse, la méthode 2 à partir du modèle prédictif génère des potentiels de connectivité plus importants, à la fois dans les valeurs brutes et dans leur étendue spatiale. Non seulement la quantité totale d'habitat est plus importante, mais les taches, plus nombreuses et plus larges, sont également mieux connectées les unes aux autres. La méthode 3 combinant modèle prédictif et occupation du sol produit un résultat intermédiaire.

Entre les trois méthodes, les « points chauds » de connectivité (les zones de connectivité les plus élevées, en rouge sur la Figure 4.12) se retrouvent à peu près aux mêmes endroits, malgré des étendues très variables : la Haute Vallée de Chevreuse à l'ouest (a), les forêts de Villefermoy (b), la vallée de la Seine dans le sud-est (c) et l'extrémité nord de l'Ourcq (d). À l'inverse, les secteurs de faible connectivité se localisent principalement dans la partie nord-ouest (très urbanisée) et l'est (très agricole) de l'Ile-de-France ainsi que dans le centre (ville de Paris). Les méthodes se différencient très nettement sur les secteurs de connectivité moyenne (en jaune et orange), beaucoup plus étendus avec les méthodes 2 et 3, alors qu'elles sont quasiment absentes sur les cartes de la méthode 1. Ces zones de connectivité intermédiaire correspondent souvent à des vallées fluviales bordées d'une ripisylve (forme linéaire) ou à des massifs forestiers (forme compacte).

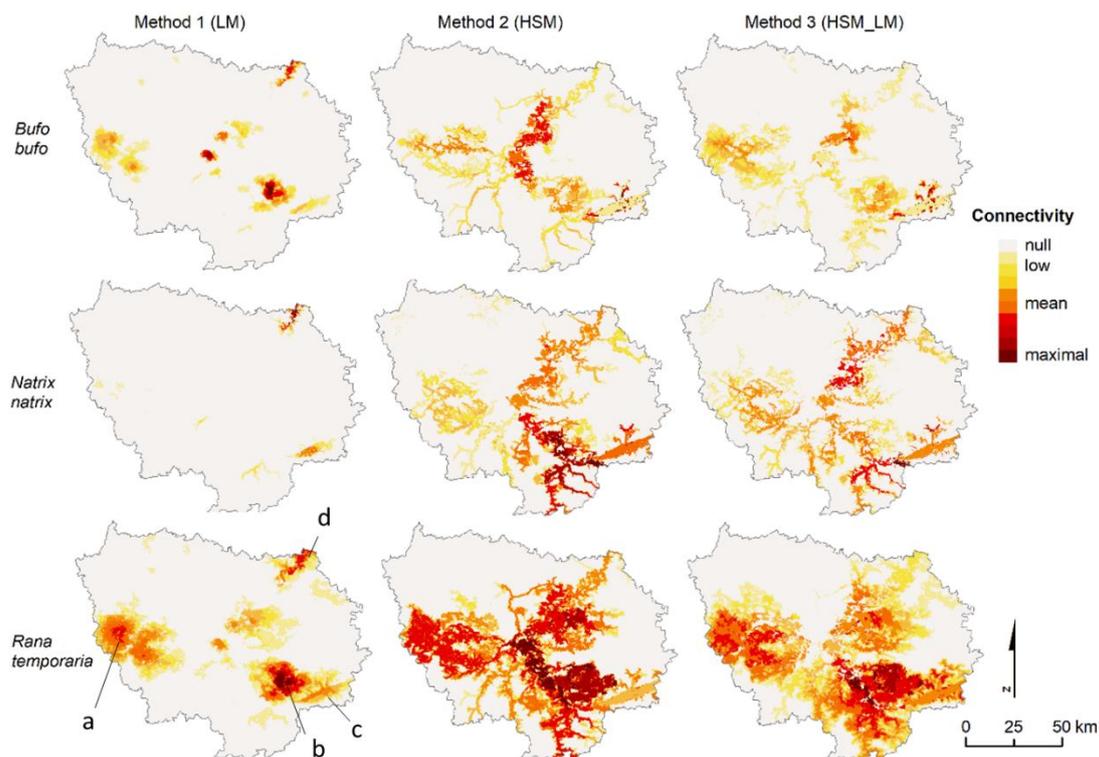


Figure 4.12. Potentiel de connectivité résultant d'une interpolation des valeurs locales de la métrique Flux. Les valeurs ont été standardisées de 0 (connectivité nulle, en gris) à 1 (connectivité maximale, en rouge foncée).

Que peut-on tirer de cette analyse comparative des modèles ? Il est tout d'abord important de rappeler que ce travail n'avait pas pour objectif de hiérarchiser les méthodes en fonction de la pertinence de leurs résultats. Cela serait évidemment très instructif mais nécessite de confronter les résultats des modèles à des données biologiques. Un deuxième jeu indépendant de données aurait été nécessaire (McClure *et al.*, 2016) mais la quantité de données n'était malheureusement pas suffisante pour construire deux échantillons. En dépit de notre incapacité à statuer sur la pertinence d'une méthode plutôt qu'une autre, nos résultats présentent l'intérêt de souligner la forte variabilité des résultats en fonction de la méthode et des données mobilisées. Cette variabilité plaide pour des analyses de sensibilité faisant varier les paramètres afin d'évaluer le degré d'incertitude des modèles mais aussi d'identifier les paramètres générant une plus grande variabilité des résultats et qui ont donc besoin d'un apport supplémentaire de connaissances.

Dans une perspective d'aide à la décision, se focaliser sur les résultats convergents entre les méthodes serait un moyen de préconiser des actions sur le terrain malgré l'incertitude (Burgman *et al.*, 2005). Les informations collectées lors du suivi de l'efficacité de ces actions (colonisation d'une mare créée par exemple) constituent un retour d'expérience indispensables pour mieux calibrer les modèles et réduire l'incertitude au fur et à mesure de l'accumulation de l'expérience. Elles sont malheureusement encore peu intégrées dans la modélisation en raison des temporalités différentes de la recherche, de la planification et des processus écologiques.

Chapitre 5 – RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES ET PLANIFICATION TERRITORIALE

Landscape planners should not focus on finding a true model, but rather should explore models and modeling frames that lead them to consider robust, satisfactory alternatives.

Mark Burgman *et al.*, 2005

La revue de littérature (Foltête *et al.*, 2020) a montré que les études de connectivité mobilisant les graphes paysagers avaient deux finalités : l'une « écologique » axée sur une meilleure compréhension des processus ; l'autre « géographique » visant à intégrer la connectivité dans les actions de conservation et de restauration d'habitat. Dans ce chapitre, je fais le point sur la manière dont peut être mobilisée la théorie des graphes dans la planification environnementale. À l'exception de la Trame verte et bleue (TVB), les autres dispositifs ne prennent pas ou peu en compte les enjeux de connectivité fonctionnelle, en raison d'un manque de connaissances, d'une absence de méthode commune et partagée, mais aussi de la multitude de facteurs (politiques, économiques, sociologiques, etc.) influençant la prise de décision qui tendent à réduire la place des facteurs écologiques (Chassé *et al.*, 2021).

Je pose ainsi l'hypothèse que la modélisation des réseaux écologiques peut contribuer à améliorer l'intégration de la connectivité dans la planification territoriale en offrant un cadre méthodologique robuste scientifiquement mais aussi suffisamment souple pour être appliqué à différentes situations. Si les modèles spatiaux sont fondamentaux pour la compréhension des systèmes complexes, ils peuvent paraître compliqués pour des non-spécialistes (Voiron-Canicio, 2006). Or, ce sont justement eux (ingénieurs territoriaux, décideurs locaux) qui peuvent avoir un intérêt à mobiliser ces outils pour anticiper les devenirs possibles de leur territoire et mettre en œuvre des politiques de planification conciliant enjeux sociaux, économiques et environnementaux. Des liens doivent donc être créés entre les sphères scientifique et opérationnelle afin de favoriser cette appropriation, mieux comprendre comment la connaissance scientifique est intégrée dans les processus décisionnels et comment contribuer à améliorer son influence.

5.1. Un outil complémentaire pour la gestion de la TVB

5.1.1. La TVB, un *patchwork* de protocoles méthodologiques

En France, le concept de réseau écologique a été mis en avant par la loi Grenelle 1, intégrant les trames vertes et bleues dans les politiques d'aménagement du territoire (Cormier *et al.*, 2010). Si des critères et des enjeux communs ont été établis par les orientations nationales pour garantir une certaine cohérence nationale, la loi n'a pas fixé de cadre méthodologique obligatoire pour identifier et caractériser la TVB au sein des schémas régionaux de cohérence écologique (SRCE). Chaque région a ainsi été libre de constituer à sa façon son « comité régional TVB » et de mettre en œuvre sa propre méthodologie en fonction de la disponibilité des données, des outils et des compétences, de la place accordée à la concertation et des enjeux présents sur son territoire (Amsallem *et al.*, 2018; Clergeau et Liénard, 2011). Le bilan des SRCE révèle ainsi une grande diversité de méthodes et de critères pour définir et cartographier les réservoirs de biodiversité et les corridors entre les régions mais aussi au sein d'une même région entre les différentes sous-trames. Avant de revenir sur l'apport de la théorie des graphes pour la gestion de la TVB, il m'a paru important de rappeler rapidement quelques éléments sur les méthodes mobilisées dans la TVB¹.

Selon les régions, le nombre de sous-trames varie de 4 à 11. Certaines régions ont défini des sous-trames particulières relatives à des enjeux précis comme la sous-trame souterraine pour les chiroptères (Franche-Comté) ou la sous-trame milieux anthropisés pour les carrières et friches industrielles (Alsace) ou les terrils (Nord-Pas-de-Calais). La Haute-Normandie a fait figure de précurseur en évoquant une sous-trame noire (continuité des milieux non éclairés), un sujet encore peu connu à l'époque. Le degré de précision des sous-trames varie selon les régions. La sous-trame boisée correspond parfois à l'ensemble des forêts sans distinction ou est subdivisée en fonction des peuplements (feuillus/conifères en Bourgogne ou en Bretagne), de l'altitude (milieux boisés de plaine/montagne en Midi-Pyrénées) ou de la nature du sol (boisement sur sols acides/calcaires dans le Centre).

L'identification des réservoirs de biodiversité repose sur quatre méthodes qui ont été utilisées séparément ou conjointement selon les régions et les sous-trames : les zonages de protection existants (critère obligatoire) ; la présence d'espèces et/ou d'habitats particuliers (emblématiques, menacés, patrimoniaux, de cohérence nationale TVB) ; la perméabilité des milieux ; l'analyse multicritère. Toutes les régions à l'exception de l'Ile-de-France ont utilisé au moins une méthode complémentaire au critère du zonage. Dans la moitié des régions, des experts ont été sollicités principalement pour donner leur avis sur les premières délimitations de réservoirs afin d'en ajouter ou en supprimer, et plus rarement pour participer en amont au calibrage des méthodes.

L'identification des corridors s'appuie aussi sur une diversité de méthodes : interprétation visuelle à partir de photographies aériennes ou de cartes d'occupation du sol, traitements morphologiques à l'aide des SIG, analyse de la perméabilité du paysage par guildes d'espèces ou encore analyse multicritère de qualité écopaysagère. Sans entrer dans le détail de chacune des méthodes, rappelons ici que l'interprétation visuelle et les traitements morphologiques relèvent plutôt d'une analyse de la connectivité structurelle, alors que la perméabilité du paysage renvoie à la connectivité fonctionnelle. Au-delà des méthodes, la comparaison des corridors cartographiés révèle des définitions différentes de ce que doit être un corridor. Certaines régions ont identifié des corridors surfaciques dont certains ont des formes compactes se rapprochant plus de la définition de

¹ Le lecteur pourra se référer au rapport réalisé par le centre de ressources TVB pour plus de détails (Sordello *et al.*, 2017).

zones nodales (forêt de Chambord¹ par exemple, Figure 5.1a). D'autres ont identifié des corridors linéaires dont la largeur varie de 100 m à 3 km selon les SRCE (Figure 5.1.b), continus ou parfois discontinus. Enfin, les régions ayant eu recours à l'interprétation visuelle ont parfois représenté les corridors par des flèches symbolisant des axes de connexion approximatifs (Bretagne, Figure 5.1c).

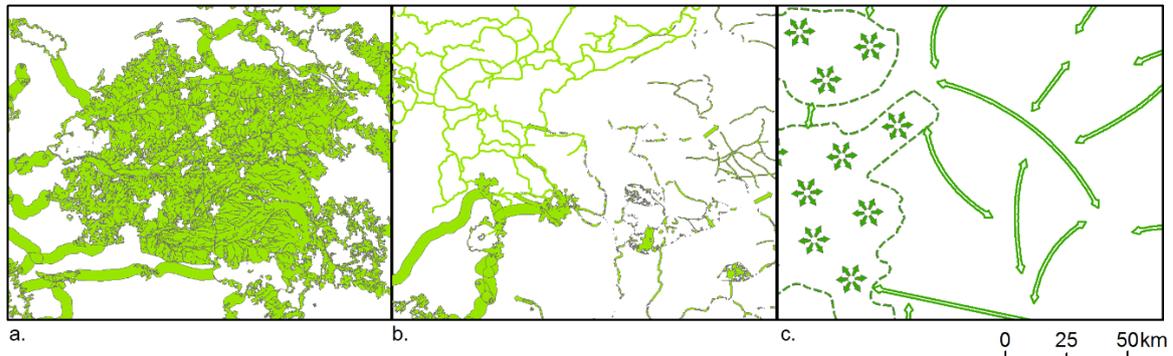


Figure 5.1. Différents types de représentation cartographique des corridors de la trame forestière dans les SRCE.

Indépendamment des enjeux locaux de biodiversité, la forte hétérogénéité dans le nombre et la forme des réservoirs de biodiversité et des corridors est donc surtout liée à des choix méthodologiques différents entre les régions (Amsallem *et al.*, 2018). Cette hétérogénéité rend difficile une comparaison de la TVB à l'échelle interrégionale et complexifie la prise en compte de la TVB dans l'aménagement du territoire, notamment pour les régions fusionnées. Une tentative de généralisation a été réalisée pour restituer à une échelle nationale une synthèse des continuités écologiques, mais sans toutefois parvenir à gommer tous les biais de représentation (Billon *et al.*, 2020). Au-delà de cette hétérogénéité, se pose également la question de la faible représentation de la connectivité fonctionnelle. Bien que l'objectif de la TVB soit de préserver la fonctionnalité des continuités écologiques, la majorité des régions s'est focalisée sur la connectivité structurelle, sans tenir compte des capacités de déplacement des espèces considérées (Sordello *et al.*, 2017).

5.1.2. Mise en place d'un protocole reproductible

L'objectif de l'étude menée en 2018 avec Charlotte Bonnevalle, étudiante en Master 2, était de proposer une méthode reproductible, applicable aux différentes sous-trames, pour intégrer la connectivité fonctionnelle dans la gestion de la TVB à différentes échelles spatiales (Clauzel et Bonnevalle, 2019). L'ensemble des SRCE ayant déjà été publiés en 2018, il ne s'agissait pas d'utiliser la théorie des graphes pour identifier une nouvelle TVB « concurrente » de celle déjà identifiée. Nous sommes parties de l'hypothèse que les graphes paysagers pouvaient être un outil complémentaire de la TVB telle qu'elle est définie actuellement dans les SRCE, en facilitant sa déclinaison aux échelles locales et son agrégation aux échelles interrégionale et nationale, tout en apportant de nouvelles informations sur la connectivité fonctionnelle.

Deux manières de procéder ont été envisagées. La première consiste à repartir de la TVB existante en désignant les réservoirs de biodiversité comme les nœuds et les corridors comme les liens dans le graphe, pour ensuite mesurer la connectivité locale de chacun des éléments et ainsi apporter un critère supplémentaire pour évaluer leur importance. Néanmoins, outre le fait que les méthodes pour définir ces éléments varient fortement entre les régions, les couches SIG des réservoirs des SRCE ne contiennent pas toujours l'information sur la sous-trame à laquelle ils appartiennent. Souhaitant

¹ Le SRCE de la région Centre classe la forêt de Chambord comme un élément de continuité nationale sous forme de corridor diffus, qui reste à préciser localement.

élaborer un protocole à l'échelle nationale donc indépendamment des limites régionales, nous avons fait le choix d'une méthode alternative qui consiste à modéliser les réseaux écologiques indépendamment de la TVB existante, en nous appuyant sur des données génériques d'occupation du sol et en nous focalisant sur la trame forestière comme cas d'étude.

La modélisation de la trame forestière sur l'ensemble du territoire métropolitain nécessite une carte d'occupation du sol à une résolution suffisamment fine pour représenter des éléments paysagers importants pour le cycle de vie des espèces et couvrant l'ensemble du territoire de manière homogène. Nous avons utilisé la carte d'occupation des sols OSO 2017 du laboratoire CESBIO réalisée à partir de traitements automatiques d'images satellites Sentinel-2. Les 17 catégories initiales ont été regroupées en 9 classes, représentant différents degrés de perméabilité paysagère pour les espèces forestières. La résolution de la carte, initialement à 10 m, a été ramenée à 100 m pour réduire les temps de calcul. Le réseau routier principal (autoroutes et nationales issues de la base ROUTE500® de l'IGN) a été transformé en image matricielle et superposé à la carte OSO de manière à représenter cet élément mal détecté dans la carte OSO et qui est potentiellement un obstacle aux déplacements.

Une approche générique par habitat a été choisie en distinguant trois profils de mammifères forestiers en fonction de la taille minimale des taches d'habitat et la distance de dispersion (cf. 3.4.1, page 66). À partir de la carte d'occupation du sol, trois graphes sont construits, représentant chacun le réseau écologique d'un des trois profils. Le calcul de métriques locales de connectivité permet de hiérarchiser les taches d'habitat et les corridors en fonction de leur importance pour la connectivité nationale.

La modélisation de la trame forestière pour les grands mammifères¹ montre que ces espèces peuvent potentiellement se déplacer dans presque toute la France sans rencontrer de barrières infranchissables (Figure 5.2). Seul un micro-réseau dans l'extrémité nord est déconnecté en raison d'une faible densité de nœuds et de liens. Quelques taches isolées sont présentes sur le littoral vendéen et dans le sud-ouest. Plusieurs zones de fragilité au sein de ce réseau forestier national apparaissent néanmoins. Le réseau en Bretagne n'est connecté que grâce à quelques forêts et à la présence de prairies facilitant les déplacements. Les zones de grandes cultures (Beauce, Picardie, Seine-et-Marne, sud-ouest) sont aisément détectables en raison de l'absence de grands massifs forestiers.

¹ Par souci de synthèse, je ne présente ici qu'une partie des résultats et renvoie le lecteur à l'article publié dans Cybergeog (Clauzel et Bonnevalle, 2019)

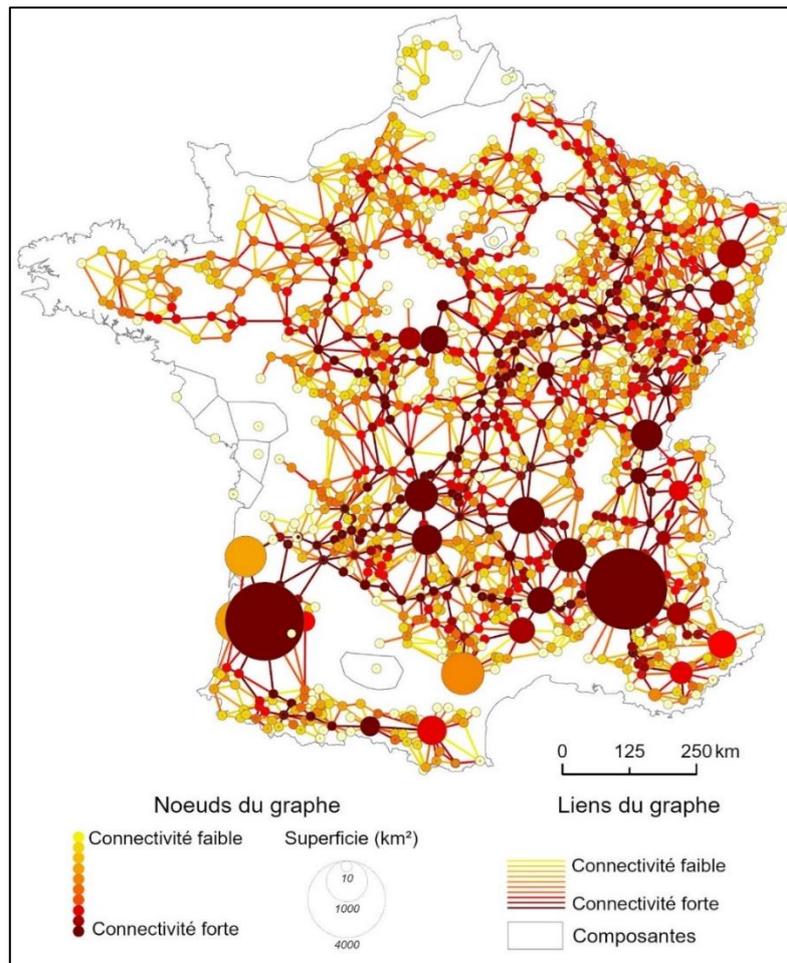


Figure 5.2. Hiérarchisation des nœuds et des liens du graphe représentant le réseau forestier pour les grands mammifères. La connectivité est évaluée par l'indice de centralité intermédiaire.

5.1.3. Comparaison avec la trame forestière de la TVB

Afin de comparer l'approche « graphe » et l'approche « TVB », nous nous sommes focalisés uniquement sur les SRCE contenant une sous-trame forestière dans leurs données SIG¹, soit 16 régions sur 21, la Corse étant exclue de l'analyse. Dans un premier temps, nous avons comparé la surface occupée par les réservoirs entre les deux approches. Les résultats révèlent une surestimation presque systématique des surfaces dans l'approche « graphe », dont 5 régions où l'écart dépasse +100 %. Cette surestimation s'explique par la méthode d'identification des réservoirs de biodiversité de la sous-trame forestière dans la TVB. Les régions les ont définis en fonction des zonages existants de protection et d'inventaire, les complétant parfois par les zones de présence de certaines espèces ou habitats patrimoniaux ou menacés. Les réservoirs identifiés selon cette méthode ne correspondent donc qu'à une partie des surfaces forestières présentes sur un territoire, puisque les forêts ne faisant pas l'objet de zonages sont le plus souvent exclues. En région Limousin, l'écart atteint le maximum de +700 % et s'explique par l'absence de la majorité des massifs forestiers du Parc naturel régional de Millevaches dans la sous-trame forestière, alors qu'ils constituent la plus grande tache d'habitat

¹ Depuis 2017, les données spatiales sur les réservoirs de biodiversité et les corridors des SCRE sont diffusées sur le site de l'INPN sous la forme de couches SIG. Néanmoins, la précision des données attributaires est très hétérogène, certaines régions n'ayant par exemple pas renseigné la sous-trame concernée, ce qui rend impossible une comparaison directe.

dans l'approche « graphe » (Figure 5.3). Ce territoire est en revanche présent dans le SRCE sous forme de corridors forestiers et de zone de forte perméabilité. Le même type de surestimation se retrouve dans la région Centre et s'explique par le classement de la forêt de Chambord en corridor diffus et non en réservoir, comme c'est le cas dans notre approche.

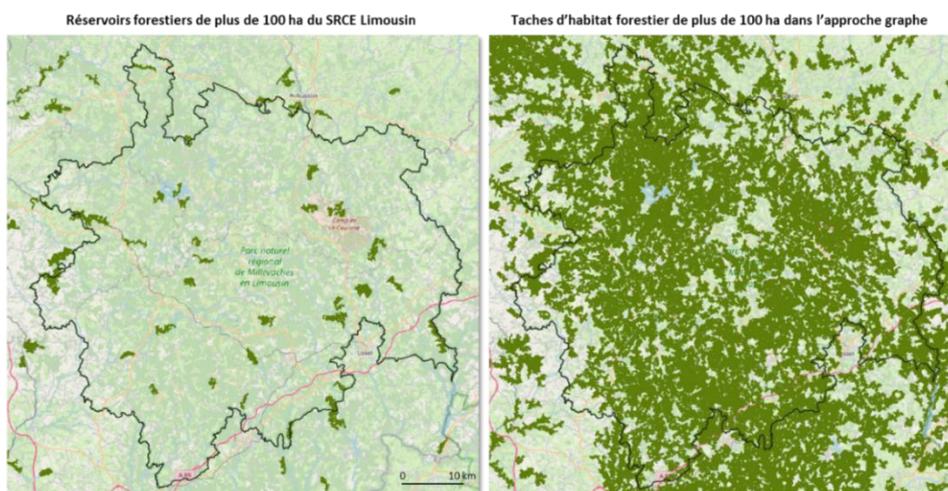


Figure 5.3. Différence de délimitation dans le PNR de Millevaches entre les réservoirs de biodiversité de la sous-trame forestière du SRCE Limousin (gauche) et les taches d'habitat forestier délimitées à partir de l'occupation du sol (droite)

Dans trois régions (Nord-Pas-de-Calais et de manière moins nette Poitou-Charentes et Provence-Alpes-Côte-d'Azur), l'approche « graphe » sous-estime à l'inverse la surface des réservoirs. La différence s'explique par la méthode de caractérisation de la sous-trame dans ces SRCE qui s'appuie sur le milieu dominant. Les réservoirs sont d'abord identifiés par les zonages de protection et d'inventaire, puis classés en sous-trame forestière si la forêt est l'occupation majoritaire sans qu'elle occupe forcément l'intégralité du périmètre. Par conséquent, la surface des réservoirs forestiers est surestimée dans le SRCE par rapport à une approche fondée strictement sur l'occupation du sol.

Ces variations de superficie sont directement liées aux différentes méthodologies et critères mobilisés dans les deux approches pour identifier les réservoirs de biodiversité. Malgré ce résultat, relativement attendu au regard de la diversité des méthodes utilisées dans les SRCE, l'approche « graphe » a un intérêt pour la hiérarchisation des réservoirs de biodiversité et l'identification de corridors majeurs. La Figure 5.4, centrée sur le nord-est de la région parisienne, montre par exemple que certains réservoirs forestiers de la TVB comme la forêt de Saint-Gobain et la forêt d'Andigny potentiellement connectés par un seul corridor longeant la vallée de l'Oise, ont des valeurs de connectivité très fortes car elles jouent un rôle majeur de connecteur (*stepping-stones*) entre la forêt de Compiègne et le PNR des Ardennes. De la même manière, les résultats soulignent l'importance potentielle des camps militaires de Mourmelon et Suippes (en partie forestiers) pour la connexion entre le PNR de la Montagne de Reims et la forêt d'Argonne dans un secteur fortement agricole. Si ces camps militaires sont reconnus depuis longtemps pour les milieux ouverts qu'ils abritent, leur fonctionnalité pour les continuités forestières n'est pas mise en avant¹. Évidemment, cette fonctionnalité doit être interrogée au regard des pratiques qui occasionnent probablement un fort dérangement pour la faune et la présence de clôtures qui limitent les possibilités de franchissement.

¹ Les camps militaires sont classés en réservoirs de biodiversité dans la sous-trame « milieux ouverts » dans le SRCE de Champagne-Ardenne. Ils font également l'objet d'un périmètre Natura 2000 et ZNIEFF, en raison de leur statut de milieu semi-naturel isolé au milieu des grandes cultures de la Champagne. Ils se caractérisent par des pelouses steppiques sèches sur sols très pauvres ponctuées d'arbustes et de buissons (les « savarts ») mais aussi de boisements issus de plantations ou de semis naturels constitués de pins sylvestres et de pins noirs.

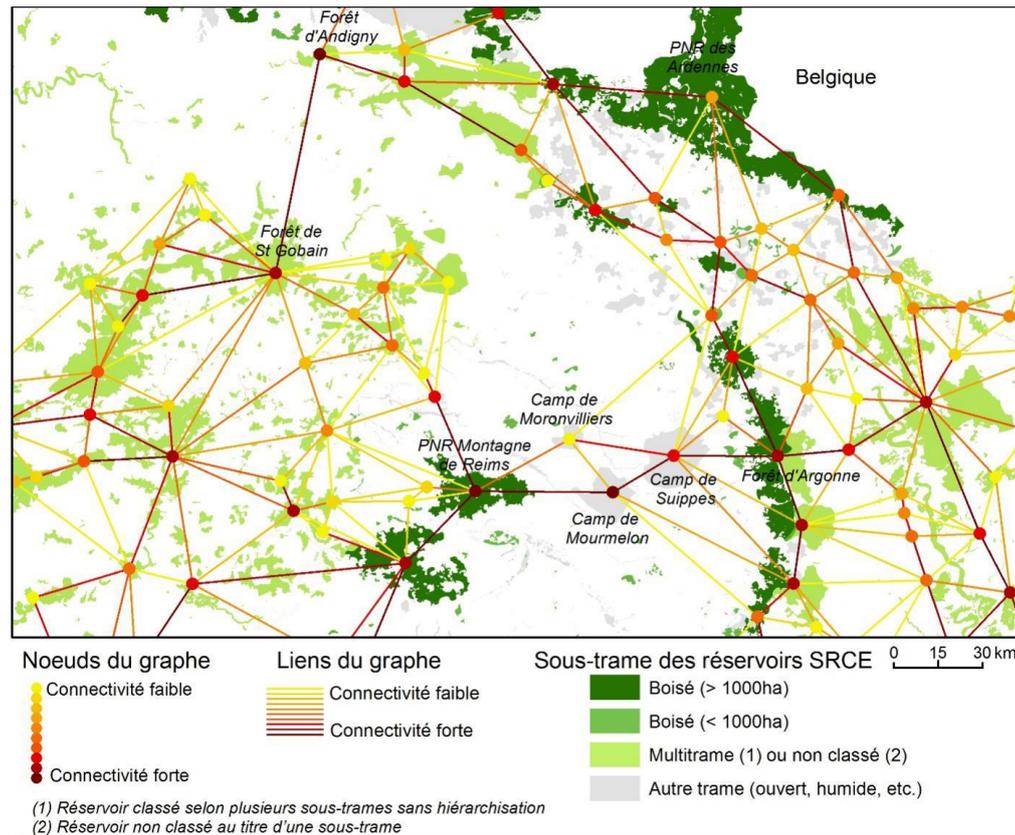


Figure 5.4. Hiérarchisation des taches d'habitat et des corridors (profil grands mammifères) en fonction de leur importance pour la connectivité globale et comparaison avec les réservoirs de biodiversité des SRCE au nord-est de la région parisienne.

La modélisation de la connectivité fonctionnelle apporte ainsi un éclairage intéressant sur la TVB. Le recours à des données génériques et à une méthode standardisée permet d'identifier les réservoirs et les corridors de manière homogène sur l'ensemble du territoire et de s'affranchir des limites administratives régionales. La méthode apporte aussi des informations sur la capacité des réservoirs et des corridors à maintenir la fonctionnalité et/ou l'intégrité du réseau à une échelle globale. Les valeurs de connectivité, utilisées seules ou combinées à d'autres critères, peuvent ainsi aider à la hiérarchisation des éléments de la TVB, un enjeu actuellement peu développé dans les SRCE (Sordello *et al.*, 2017).

Dans cette étude, nous avons fait le choix de travailler à l'échelle de la dispersion, critère de viabilité des populations. Il serait également possible de s'intéresser aux déplacements quotidiens ou saisonniers des espèces, notamment pour la déclinaison de la TVB à l'échelle locale dans les SCoT ou les PLU et ainsi faciliter sa prise en compte lors de la réalisation d'une étude d'impact d'un projet d'aménagement (Amsallem et Dehouck, 2018). Outre l'apport d'information sur les éléments existants, la modélisation peut également aider à compléter la TVB en identifiant des secteurs à forts enjeux écologiques. Neuf SRCE ont d'ailleurs identifié des éléments jouant un rôle proche de ceux des corridors ou des réservoirs sans pour autant être sélectionnés comme tels (liaisons en contexte urbain, espaces à forte perméabilité, connexions multitrames) (Sordello *et al.*, 2017).

La modélisation peut également répondre à un autre objectif de la TVB, celui de localiser, hiérarchiser et atténuer les obstacles aux continuités écologiques (Vanpeene *et al.*, 2018). En superposant les liens du graphe aux obstacles identifiés dans la TVB (infrastructures linéaires de transport par exemple), il serait possible de localiser les secteurs à haut risque de rupture de connectivité qui pourraient faire l'objet de mesures d'atténuation.

5.2. Intégrer la connectivité dans la séquence Éviter-Réduire-Compenser

5.2.1. Retour sur les objectifs et la mise en œuvre de la séquence ERC

Historique de la séquence « Éviter, Réduire, Compenser »

À la suite de la Convention sur la diversité biologique de Rio (1992), un grand nombre de pays ont adopté un objectif d'« absence de perte nette »¹ (*no net loss*) de biodiversité. Pour l'atteindre, des démarches visant à éviter, réduire et compenser les atteintes environnementales des projets d'aménagement ont été mises en place. Elles s'inscrivent dans la séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC ou *mitigation hierarchy*) qui comprend trois étapes successives. La séquence ERC incite en premier lieu à éviter au maximum les impacts potentiels d'un projet en sélectionnant le site qui en occasionnerait le moins. Cela implique des réflexions menées dès la phase de conception sur le choix du type de projet, sa localisation et son emprise (Tarabon, 2020). Une fois le site choisi pour implanter le projet, les impacts non-évités (en durée, étendue, intensité) doivent être réduits, pendant et après la phase de travaux, en adaptant la période d'intervention à l'écologie des espèces (éviter la saison de reproduction par exemple) ou en rétablissant des fonctions écologiques affectées (créer un passage à faune pour réduire l'effet barrière d'une infrastructure). Enfin, les impacts résiduels qui n'ont pu être évités ou réduits doivent faire l'objet d'une compensation au moins « équivalente » qualitativement et quantitativement en termes écologiques, afin d'arriver théoriquement à une absence de perte nette de biodiversité.

En France, la séquence ERC est inscrite en droit français depuis la loi du 10 juillet 1976 relative à la protection de la nature. Néanmoins les trois étapes n'étaient pas clairement définies et seul le principe de hiérarchie des mesures y était explicite (Bigard *et al.*, 2020). La séquence a donc pendant longtemps été appliquée de manière partielle. Elle a été réformée et précisée avec les lois Grenelle de 2009 et 2010 qui ont fixé l'objectif de « conserver globalement la qualité environnementale des milieux, et si possible d'obtenir un gain net », devenu ensuite l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité. La loi Biodiversité de 2016 renforce juridiquement la séquence ERC qui doit s'appliquer aux projets soumis à évaluation environnementale et à diverses procédures au titre du code de l'environnement. La loi impose une obligation de résultats aux porteurs de projet, celui-ci pouvant être refusé si les impacts environnementaux ne sont pas évités, réduits et compensés de manière satisfaisante. L'objectif de non-perte nette de biodiversité s'appuie sur la notion d'« équivalence écologique » entre les pertes provoquées par les projets d'aménagement et les gains engendrés par les mesures d'amélioration du milieu. Elle insiste également sur le principe de hiérarchisation des mesures (l'évitement doit d'abord être recherché et la compensation est une solution de dernier recours), le caractère pérenne des effets, l'additionnalité des mesures aux autres actions publiques et l'obligation de mesurer la compensation par des suivis écologiques (Jacob *et al.*, 2015). En pratique, la mise en œuvre de la séquence ERC s'effectue à travers les études d'impact imposés aux maîtres d'ouvrage qui évaluent l'état initial du milieu concerné par le projet, les effets du projet sur ce milieu, puis proposent des mesures pour atténuer les impacts pressentis (Bigard *et al.*, 2020).

¹ Les notions d'« absence de perte nette » de biodiversité et d'« équivalence écologique » font largement débat dans la communauté scientifique, à la fois sur leur définition et leur évaluation, mais aussi sur leur pertinence d'un point de vue écologique. Malgré ces limites, elles sont aujourd'hui inscrites dans la législation et ont le mérite de faire réfléchir les aménageurs à une meilleure prise en compte de la biodiversité dans leurs projets. Mes travaux explorent de quelle manière la modélisation spatiale pourrait être un moyen d'intégrer, en plus des autres dimensions environnementales, la connectivité fonctionnelle dans ces réglementations.

Limites et enjeux opérationnels

L'évaluation de l'équivalence entre pertes et gains de biodiversité soulève un grand nombre de questions scientifiques (méthodes et indicateurs à mobiliser, définition d'un état initial, espèces à prendre en compte, temporalité des impacts, etc.) et opérationnelles (compétences des porteurs de projet, homogénéisation des procédures entre les projets, etc.) (Bezombes, 2017). Bien qu'il existe plusieurs méthodes de calcul de l'équivalence écologique, ni l'Europe ni la France n'ont imposé une méthode particulière, laissant aux porteurs de projet une grande flexibilité dans l'interprétation des réglementations. La définition de l'équivalence écologique reste donc floue sur le plan scientifique et sur le plan réglementaire (Quétier *et al.*, 2012), conduisant à une grande confusion dans la qualification et l'efficacité des mesures.

Une analyse de 42 études d'impact (Bigard *et al.*, 2017) révèle qu'un certain nombre de mesures affichées comme de l'évitement relèvent en fait de mesures de réduction¹. L'analyse montre également la très faible place accordée aux mesures d'évitement alors qu'elles constituent la première étape de la séquence ERC et offrent souvent la meilleure garantie de conservation des fonctions écologiques. Cette sous-représentation s'explique par un déphasage temporel entre la conception du projet et l'étude d'impact qui arrive une fois le projet déjà bien avancé. Les mesures de réduction sont par conséquent moins coûteuses et contraignantes qu'une délocalisation du projet ou une réduction de son emprise.

Dans la majorité des projets étudiés, l'analyse de la performance écologique des mesures compensatoires montre une perte nette de biodiversité, notamment en termes de surface qui est souvent le seul indicateur mobilisé (Bigard *et al.*, 2020; Jacob *et al.*, 2015; Regnery *et al.*, 2013). En raison du prix du foncier, la compensation écologique est en outre souvent réalisée en périphérie des projets sur des zones peu artificialisées² où les densités de population sont faibles. En plus d'avoir un potentiel de gain écologique très limité, cette pratique contribue à renforcer les inégalités socio-environnementales (Pioch *et al.*, 2015). Les spécificités sociales et paysagères des zones où sont mises en place les mesures de compensation, la dynamique temporelle des milieux, la biodiversité ordinaire et les impacts cumulés sont quelques-uns des « nombreux éléments peu ou mal traités en partie à cause du manque de connaissances sur les écosystèmes concernés » (Jacob *et al.*, 2015).

Enfin, la détermination des impacts s'appuie souvent sur des inventaires naturalistes menés dans le périmètre d'influence directe du futur projet d'aménagement (Regnery *et al.*, 2013). Les mesures d'évitement et de réduction se focalisent ainsi principalement sur la destruction des habitats sans tenir compte des ruptures de continuités. De la même façon, les sites de compensation écologique sont souvent définis sans évaluer leur accessibilité potentielle aux autres taches d'habitat, limitant de fait la possibilité d'être colonisés par les espèces (Bergès *et al.*, 2020). Or, si l'implantation d'un projet se traduit par la destruction d'une certaine surface d'habitat, elle peut également engendrer des effets moins visibles sur le déplacement des espèces en rompant des connexions entre des habitats situés à l'extérieur du périmètre du projet. Dès lors, l'évaluation des pertes et gains écologiques ne peut pas tenir compte uniquement des espèces localisées sur l'emprise du projet et faire abstraction des enjeux écologiques à l'échelle du territoire (Regnery *et al.*, 2013). Les différentes mesures doivent être pensées de façon anticipée et à une échelle plus large que le site d'implantation du projet pour être en cohérence avec les processus et les interactions écologiques (Bigard *et al.*, 2017).

En collaboration avec plusieurs collègues de l'INRAE, nous avons formalisé une méthode pour améliorer la prise en compte de la connectivité fonctionnelle dans l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité et dans les trois phases cumulées de la séquence ERC. Je reviendrai ici rapidement

¹ Par exemple l'adaptation du calendrier des travaux au cycle de vie des espèces à enjeux ou le maintien d'une partie fonctionnelle d'un corridor écologique par la conservation d'une haie.

² D'après l'Agence Régionale de la Biodiversité, 82 % des mesures compensatoires en Ile-de-France sont faites sur des espaces déjà naturels, contre seulement 1 % sur des terrains très dégradés.

sur le protocole général (Bergès *et al.*, 2020), pour ensuite présenter des exemples tirés de mes travaux pour illustrer chacune des trois phases.

5.2.2. Protocole méthodologique à partir d'un réseau virtuel

Pour intégrer la connectivité fonctionnelle dans la séquence ERC et l'objectif d'absence de perte nette, nous avons préconisé d'utiliser le concept de « quantité d'habitat atteignable » à l'échelle du paysage (Saura *et al.*, 2011). Ce concept considère l'accessibilité à l'habitat comme un critère fondamental, tenant compte à la fois de la surface et de la qualité des taches et de leur degré de connectivité sous la forme d'une métrique globale unique : la connectivité équivalente (EC). Pour évaluer les pertes et les gains de connectivité d'un projet d'aménagement, trois questions séquentielles doivent être posées.

- 1) Où installer le projet dans le paysage afin d'avoir un impact minimal sur la quantité d'habitat atteignable ?
- 2) Une fois l'emprise du projet choisie, où et comment réduire les impacts sur la quantité d'habitat atteignable ?
- 3) Étant donné le projet et ses mesures de réduction, où et comment améliorer le réseau écologique en dehors de l'emprise du projet afin de maximiser les gains de quantité d'habitat atteignable et atteindre l'absence de perte nette de connectivité ?

Pour répondre à ces trois questions, les réseaux écologiques des espèces considérées sont modélisés, puis différents scénarios de modifications paysagères sont testés et comparés afin de déterminer les meilleures solutions selon leur efficacité à éviter, réduire et compenser la perte d'habitat atteignable résultant de la construction du projet. Le principe de la méthode est illustré à travers un réseau écologique virtuel et la construction théorique d'une infrastructure linéaire de transport traversant le paysage du nord au sud (Figure 5.5-0).

Pour la phase d'évitement, 12 tracés ont été hiérarchisés en fonction de la perte de connectivité engendrée. Nous avons fait l'hypothèse que l'infrastructure ne traverse aucune tache d'habitat et passe uniquement par la matrice paysagère, sauf pour le tracé F qui supprime entièrement la tache 6. Le tracé A a le moins d'impact, alors que les tracés H et I ont un impact jusqu'à 7,5 fois plus élevé. Le tracé F qui détruit 3 ha d'habitat a moins d'impact sur la quantité d'habitat atteignable que les tracés H ou I qui n'affectent pourtant que des liaisons entre taches. Pour la suite de la démonstration, nous avons choisi de retenir le tracé H, étant bien conscient que la connectivité n'est qu'un des multiples indicateurs mobilisés dans une étude d'impact. Dans la réalité, le tracé retenu est bien souvent un compromis entre l'évitement de multiples impacts environnementaux, les contraintes techniques et financières ou encore les enjeux politiques.

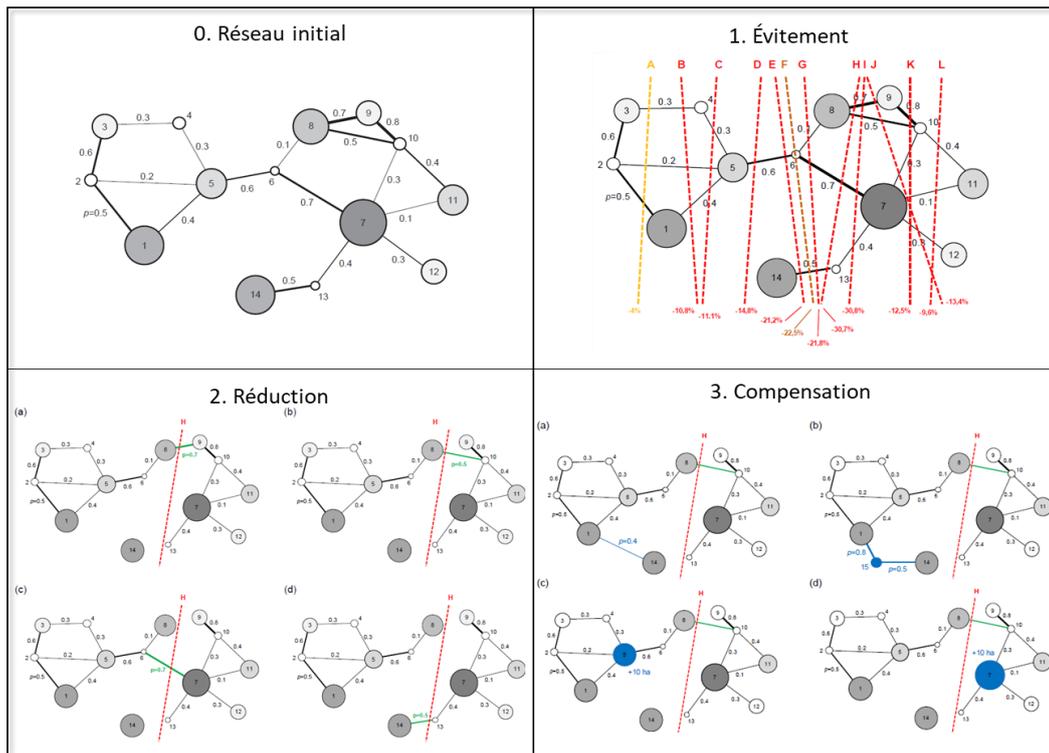


Figure 5.5. Scénarios pour la hiérarchisation des mesures d'évitement, de réduction et de compensation des atteintes sur la connectivité fonctionnelle d'un projet d'aménagement (repris de Bergès *et al.*, 2020)

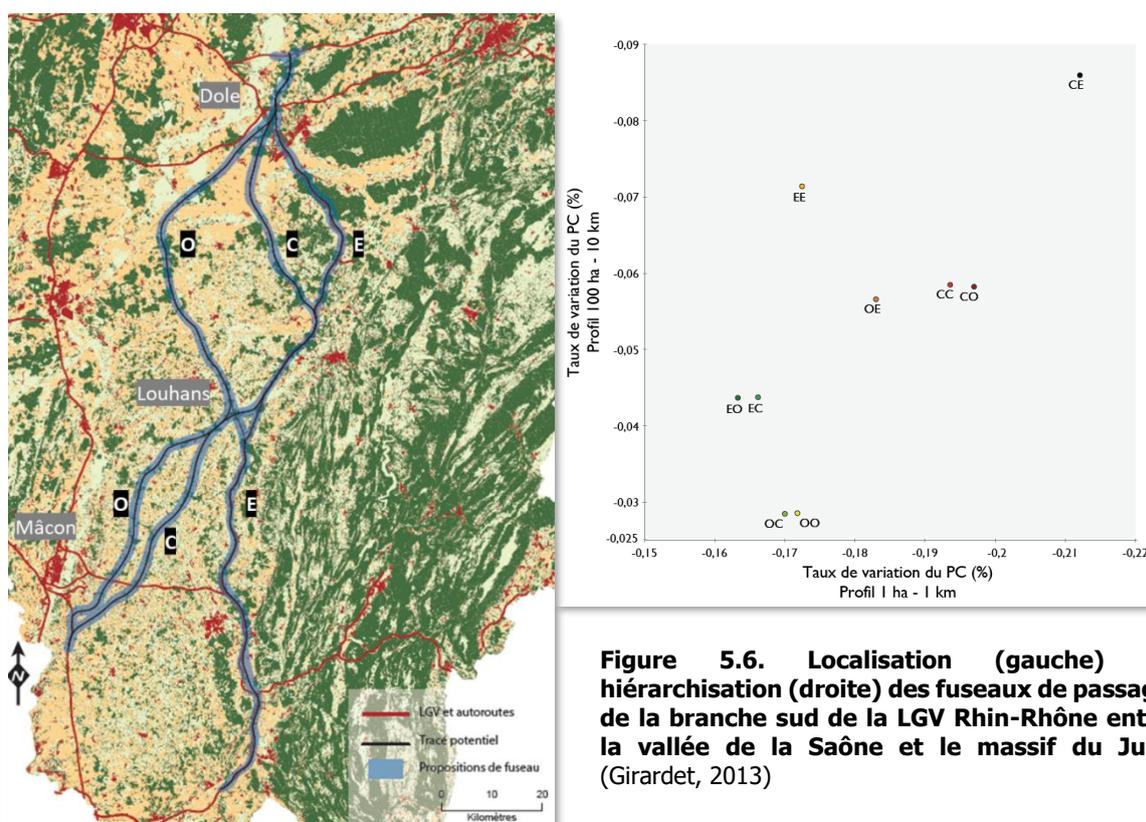
Une fois le tracé choisi (H qui rompt quatre liaisons), différents scénarios de réduction d'impact sont comparés entre eux et par rapport à l'état initial (Figure 5.5-2). La restauration du lien 6-7 (c) est la solution la plus efficace pour réduire l'impact, sans pour autant retrouver l'état initial de connectivité qui impliquerait la restauration conjointe de trois liens d'après les simulations. Les contraintes techniques et financières empêchent généralement de construire autant de passages à faune que de liaisons rompues. Dans notre exemple, nous avons supposé que seul le passage qui reconnecte les taches 8 et 10 (b) a pu être construit. L'impact résiduel du projet après l'opération de réduction doit donc être compensé.

Différentes mesures de compensation peuvent alors être proposées : créer ou restaurer des liens entre les taches d'habitat (3a), créer de nouvelles taches d'habitat et leurs liens associés (3b), augmenter la surface de certaines taches (3c et d). Chaque scénario est comparé à la situation après étapes d'évitement et de réduction pour quantifier le gain de connectivité apporté par les mesures de compensation, et au graphe initial pour évaluer l'impact final du projet après application des trois phases. Dans notre exemple, le scénario 3b est le plus intéressant. Il permet d'augmenter la quantité d'habitat atteignable de 12,8 ha par rapport au tracé avec mesure de réduction, même si une perte nette totale de 9,8 ha persiste par rapport à la connectivité avant-projet. Pour obtenir un gain net, il faudrait combiner au moins trois mesures de compensation.

La démonstration à partir d'une situation théorique souligne l'intérêt de la modélisation par son approche quantitative et spatialement explicite où les impacts et les solutions sont abordés à l'échelle du paysage, et non limités à l'emprise et au voisinage direct des aménagements. Si je n'ai pas eu l'occasion de travailler sur un cas concret de projet d'aménagement qui couvre les trois phases cumulées de la séquence ERC, j'ai en revanche réalisé ou participé à des travaux portant sur chacune des trois phases et qui illustrent par des cas concrets la manière dont la connectivité peut être intégrée dans la séquence ERC.

5.2.3. Application à la phase « Éviter », exemple des fuseaux de la LGV Rhin-Rhône

Les premières années de développement du logiciel Graphab ont coïncidé avec le chantier de la LGV Rhin-Rhône en forme d'étoile à trois branches autour de Dijon. Si la branche Est reliant Auxonne à Mulhouse a été mise en service fin 2011, les branches Sud (Dole-Lyon) et Ouest (Dijon-Aisy) ont en revanche été suspendues en 2018 pour des raisons politiques et financières. Le projet de la branche Sud avait néanmoins déjà été soumis à concertation publique et neuf fuseaux de passage dans la plaine de la Bresse avaient été proposés. Chaque fuseau est composé de deux tronçons principaux (nord et sud) se rejoignant au sud-est de Louhans et chaque tronçon se décline en trois alternatives, un passage à l'ouest, un au centre et un dernier à l'est (Figure 5.6, gauche). Les tronçons situés à l'est ont la particularité de doubler les autoroutes A39 au nord de Bourg-en-Bresse et A40 au sud.



Xavier Girardet, doctorant au laboratoire Thema entre 2012 et 2015, a saisi cette opportunité pour évaluer l'impact de chacun de ces neuf tracés sur la connectivité fonctionnelle, à partir d'une approche par profils d'espèces forestières¹ (Girardet, 2013). Pour chacun des trois profils d'espèces, un graphe est construit, modélisant le réseau écologique à l'état initial (sans le tracé de la LGV), suivis de neuf autres graphes modélisant le même réseau à partir d'une carte d'occupation du sol intégrant chaque tracé de la LGV, soit 30 graphes au total. Pour chacun des graphes, tous les liens coupés par un tracé sont supprimés.

La perte de connectivité générée par chacun des tracés est mesurée à l'aide d'une métrique globale, la probabilité de connectivité (PC, cf. 2.3.3, page 41). Le taux de variation du PC entre l'état initial et chaque scénario permet de hiérarchiser les tracés en fonction de leur impact sur l'ensemble du graphe (cf. exemple pour deux profils sur la Figure 5.6, droite). Le tracé générant le moins

¹ Les profils sont distingués en fonction de la surface minimale d'habitat et de la distance de dispersion, selon le même principe que celui décrit en 5.1.2.

d'impact est le tracé est-ouest (EO), alors que le tracé centre-est (CE) génère à l'inverse l'impact le plus important. Le scénario est-est (EE) qui double les autoroutes A39 et A40, et qui était le scénario privilégié dans le projet de Réseau Ferré de France, génère le plus d'impact.

Ce résultat semble nuancer le postulat selon lequel un jumelage d'infrastructure permettrait de ne pas créer de rupture de connectivité supplémentaire (Deshaies *et al.*, 2016). Cette analyse, menée sur le réseau forestier, apporte des résultats évidemment partiels à l'évaluation des impacts d'une infrastructure sur la connectivité. Dans une perspective opérationnelle, elle serait à compléter par des analyses similaires sur d'autres types de milieux comme les prairies ou les zones humides. La question du jumelage mérite également d'être approfondie, tant les effets directs et indirects de cette solution sont variés et complexes.

5.2.4. Application à la phase « Réduire », exemple avec les passages à faune

Les infrastructures linéaires de transport occasionnent un ensemble d'impacts dont l'étendue spatiale dépasse largement la seule emprise de la voie. Différentes études (Clauzel *et al.*, 2013; Girardet, 2013) ont montré que la zone touchée pouvait largement dépasser les 1000 m classiquement pris en compte dans les bilans environnementaux et qu'elle n'était pas forcément symétrique de chaque côté en raison de la configuration du paysage et de la disposition des habitats.

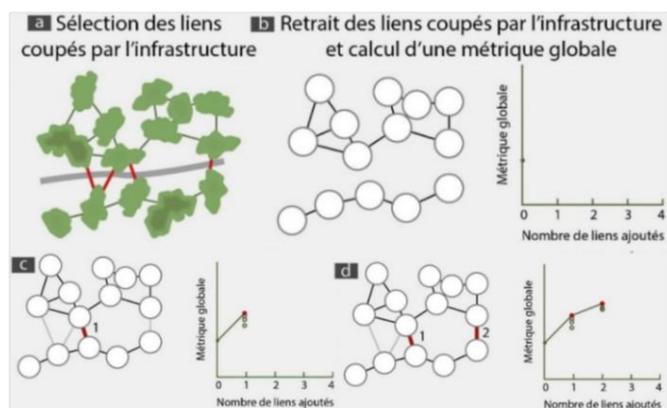
Nous avons posé l'hypothèse que le maintien de la connectivité globale dépendait davantage d'une répartition des passages à faune en fonction de la structure du paysage à l'échelle régionale que d'une répartition régulière le long de l'infrastructure. Nous avons construit plusieurs protocoles d'analyse pour localiser et identifier le nombre de passages à faune requis pour rétablir un niveau de connectivité théorique équivalent au niveau de connectivité du réseau écologique initial, c'est-à-dire avant l'implantation d'une infrastructure.

Des premières analyses théoriques pour confronter les modèles à la réalité terrain

Les premiers tests ont concerné une application théorique sur la branche Est de la LGV Rhin-Rhône. Il s'agissait d'élaborer un protocole méthodologique pour identifier les meilleurs emplacements pour des passages à faune et confronter les résultats avec la réalité terrain, c'est-à-dire avec les passages à faune construits dans le cadre du projet ferroviaire. Leur localisation, comme souvent dans ce domaine, a été issue d'une concertation entre les acteurs locaux et les experts naturalistes sans que la connectivité du paysage à l'échelle régionale n'ait formellement été intégrée (Girardet, 2013).

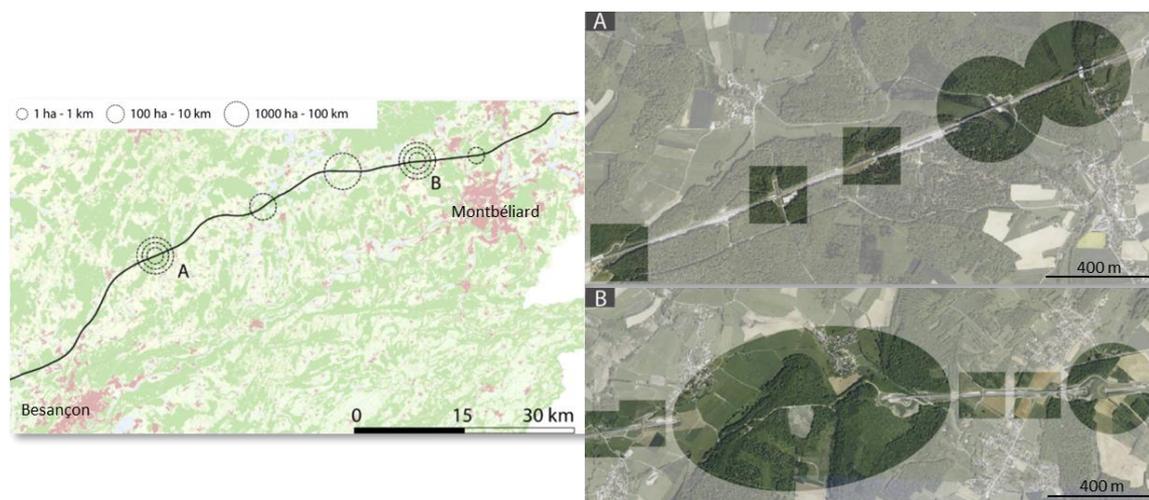
À partir d'une approche par profil d'espèces forestières similaires à l'analyse des fuseaux de la branche Sud (*cf.* 5.2.3), un graphe est construit en considérant l'infrastructure comme une barrière totalement infranchissable. Tous les liens traversant l'infrastructure sont donc supprimés (Figure 5.7a) et le niveau global de connectivité est évalué (b). Ensuite, un processus itératif est mis en œuvre autant de fois que de passages à faune à créer. À chaque itération, tous les liens initialement supprimés sont considérés comme candidats pour la localisation d'un passage à faune.

Figure 5.7. Test itératif de réactivation des liens pour localiser des passages à faune (adapté de Girardet *et al.*, 2016)



Leur contribution à la connectivité est évaluée en simulant leur ajout au graphe et en calculant le gain de connectivité globale. Le lien qui apporte le gain le plus fort est validé, c'est-à-dire intégré au graphe (c). Cette itération peut être réalisée pour tous les liens candidats jusqu'à obtenir un niveau de connectivité souhaité ou jusqu'à un nombre de passages à aménager défini *a priori* (d).

Les résultats montrent que la localisation des meilleurs passages dépend de la configuration globale du paysage et notamment de la densité de forêts. Pour chaque profil d'espèces, trois liens réactivés suffisent théoriquement à restaurer la connectivité initiale et deux zones apparaissent stratégiques pour les trois profils (Figure 5.8).



Le point A est situé au sud des plateaux calcaires centraux de Haute-Saône. Le tronçon de LGV ne présente à cet endroit aucun passage spécifiquement aménagé pour la faune. Néanmoins, deux viaducs (représentés par des cercles sur les photographies aériennes, Figure 5.8-A) sont présents près du point défini par le modèle. On peut supposer que ces ouvrages offrent à la faune une capacité de traversée très importante. Trois franchissements (carrés) dédiés au réseau routier sont également présents à l'ouest. Le point B est situé plus à l'est, près de Montbéliard. En plus d'un viaduc, deux aménagements dédiés à la faune ont été construits : un passage à faune supérieur (cercle) et une tranchée couverte (ovale) qui offre une capacité de déplacement maximum à la faune puisqu'à cet endroit le paysage n'a pas été modifié par la construction de l'infrastructure.

Le modèle a ainsi permis de localiser deux points importants pour le franchissement de la LGV Rhin-Rhône qui apparaissent stratégiques à l'échelle de la région pour les espèces forestières. Ces deux emplacements permettraient en effet de rétablir la liaison régionale entre le massif du Jura au sud et l'ensemble des plateaux calcaires centraux pour le point A, et le massif des Vosges pour le point B. Au moins une de ces localisations avait été identifiée par les experts puisque deux ouvrages dédiés spécifiquement à la faune y ont été implantés.

Un projet de recherche opérationnelle à grande échelle

Après ce premier test concluant, nous avons travaillé sur de nouveaux protocoles d'analyse dans une perspective multi-espèces et multi-habitats. Cet élargissement entraîne des difficultés méthodologiques puisque les graphes représentant les réseaux écologiques d'espèces inféodées à différents milieux ne coïncident pas forcément spatialement. La méthode précédente fondée sur la réactivation théorique des liens apparaît donc peu adaptée.

À la place, une approche centrée sur l'infrastructure de transport a été élaborée avec la création d'un échantillon de points le long du tracé. Nous avons travaillé sur des infrastructures en service¹ en partant du postulat que les ouvrages existants permettant de traverser l'autoroute (viaducs, ponts, tunnels) pouvaient constituer des points de franchissement pour la faune. Ils peuvent donc être hiérarchisés en fonction de leur apport en connectivité si leur perméabilité était améliorée (par végétalisation, installation de rampes d'accès ou modification des clôtures). Ces ouvrages de franchissement sont nombreux et leur optimisation moins coûteuse que la construction d'un nouvel ouvrage. Une stratégie orientée sur les ouvrages existants permettrait ainsi de traiter plusieurs points de rétablissement de la connectivité pour le coût d'un seul ouvrage neuf.

En 2020, un projet de recherche opérationnelle financé par la société concessionnaire d'autoroutes SANEF et regroupant un laboratoire (LADYSS), un bureau d'études (ARP-Astrance) et un groupe d'ingénierie-conseil en transport (SYSTRA) a été lancé. L'objectif était d'améliorer la « transparence écologique » des 2000 km d'autoroutes exploitées par la SANEF (cf. Figure 4.6, page 88) en identifiant les zones les plus propices pour l'amélioration d'ouvrages existants et la création de nouveaux ouvrages (Figure 5.9).

Afin de représenter la diversité d'espèces affectées par les infrastructures autoroutières, un panel de neuf espèces indicatrices TVB a été sélectionné. Elles sont issues de différents groupes taxonomiques (mammifères terrestres, reptiles, oiseaux, amphibiens) avec des capacités de dispersion variées et représentatives des milieux forestiers, milieux ouverts ou semi-aquatiques. Le réseau écologique de chacune de ces neuf espèces est modélisé et la connectivité mesurée à l'aide de plusieurs métriques de connectivité. La carte d'occupation du sol combine différentes bases de données (Carte OSO du Cesbio, BD TOPO® de l'IGN, inventaires participatifs des mares² et les données du groupe Sanef sur les ouvrages existants). La carte regroupe 25 catégories à une résolution spatiale de 15 m, ce qui a représenté un véritable défi sur une telle emprise (95 000 km², soit un cinquième du territoire métropolitain).

¹ Branche Est de la LGV Rhin-Rhône (Clauzel, 2017; Girardet *et al.*, 2016), autoroutes A41 et A48 dans l'agglomération grenobloise (cf. 3.4.3, page 79 ; Mimet *et al.*, 2016).

² Inventaires de la SNPN, des régions Grand-Est, Haut-de-France et Normandie.

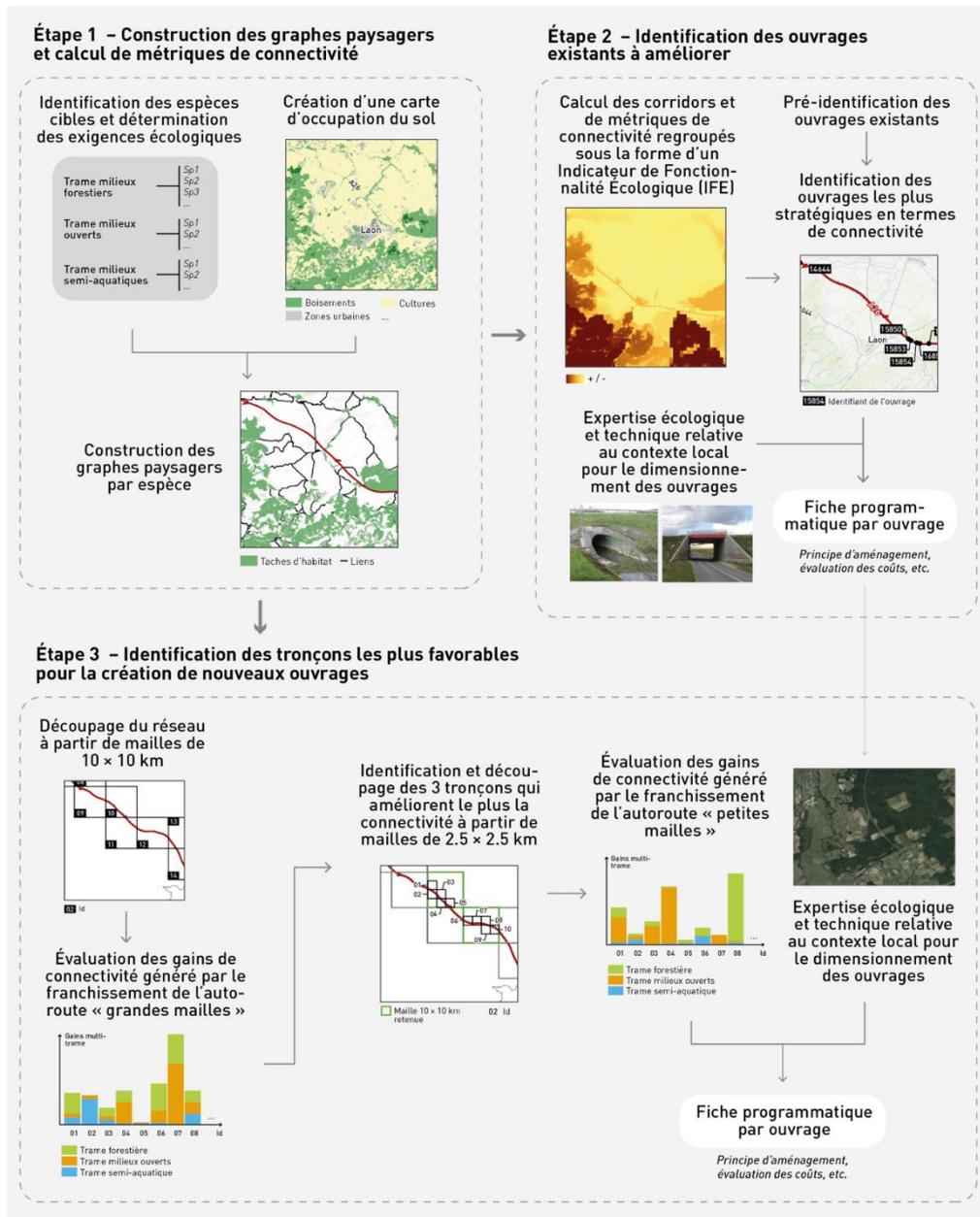


Figure 5.9. Cadre méthodologique pour, à partir de la modélisation des réseaux écologiques (étape 1), identifier les ouvrages existants à améliorer (étape 2) et les tronçons les plus intéressants pour la création de nouveaux ouvrages (étape 3)

Le premier l'objectif consiste à identifier les ouvrages de franchissement existants où une amélioration serait le plus profitable à la connectivité multi-espèces. Une première sélection a été réalisée pour écarter les ouvrages dont l'amélioration serait quasiment impossible en raison de contraintes techniques et financières. Sur les conseils du cabinet Systra, seuls les ponts et les passages inférieurs (hors passages sur les grandes routes très fréquentées) construits en béton ou en métal et les buses dont le diamètre est supérieur à 1,2 m, ont été conservés (Figure 5.10).



Figure 5.10. Exemples d’ouvrages de franchissement existants avec un potentiel variable d’amélioration de la connectivité (source : Sanef)

Certains ouvrages ont un fort potentiel d’amélioration en créant par exemple une banquette permettant le franchissement par la faune (a) ou en améliorant le couvert arbustif à proximité pour augmenter son attractivité (b) ; d’autres ont un potentiel d’amélioration faible du fait d’un niveau de perturbation trop important (c) ou d’une fonctionnalité écologique déjà importante (d).

Les 1255 ouvrages retenus ont été hiérarchisés à l’aide d’un Indicateur de Fonctionnalité Écologique (IFE), indicateur composite construit à partir des corridors de moindre coût et deux métriques de connectivité (Flux d’Interaction, Centralité intermédiaire). L’objectif de l’IFE est de représenter différents enjeux liés à la connectivité : la perméabilité de la matrice paysagère, la contribution des taches d’habitats à la connectivité globale et la centralité des taches dans le réseau. Les 150 ouvrages ayant les plus fortes valeurs d’IFE ont fait l’objet d’une analyse fine à partir de photographies aériennes et de photographies de l’ouvrage afin de tenir compte du contexte local, des faisabilités techniques et foncières (profils en travers, perturbations à proximité, développement urbain en cours ou à venir, etc.). Seuls les ouvrages bénéficiant d’une possibilité réelle d’amélioration (109 au final) ont fait l’objet d’une évaluation des coûts des travaux, d’une estimation des diagnostics et procédures préalables requises *a minima*, ainsi que des modalités d’entretien et du suivi de l’efficacité (Figure 5.11).

La répartition des ouvrages et de l’investissement est relativement homogène sur l’ensemble des cinq réseaux du groupe Sanef. L’amélioration de l’ensemble des ouvrages représenterait un investissement (hors études techniques, réglementaires, etc.) d’environ 8,5 M€. Le montant des travaux dépend fortement du type d’ouvrage à améliorer, variant de 13 000€ pour un chemin agricole passant sous l’autoroute, à 1,24 M€ pour un pont passant au-dessus d’un cours d’eau permanent.

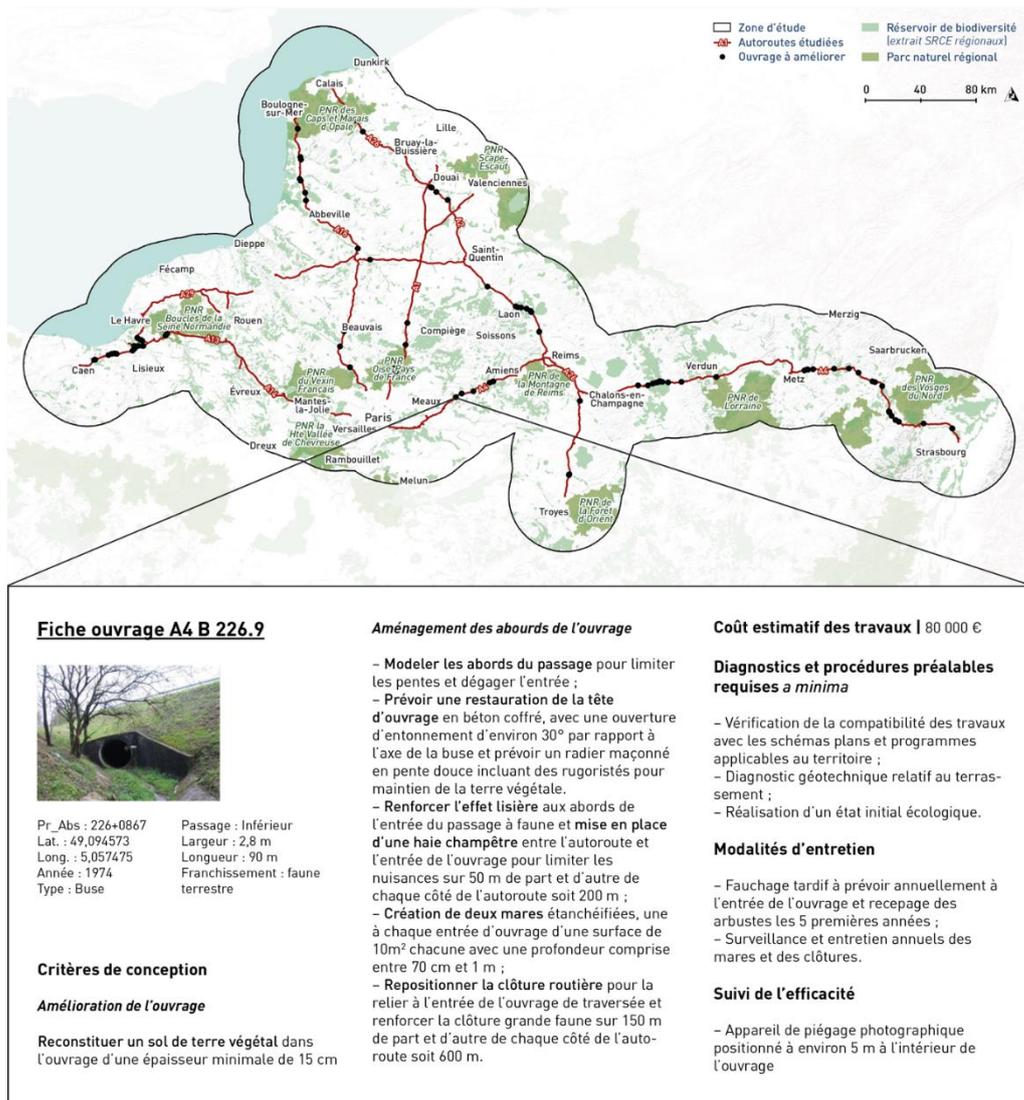


Figure 5.11. Synthèse des 109 ouvrages existants au potentiel d'amélioration retenus et ayant fait l'objet d'une fiche programmatique spécifique

Le second objectif est plus ambitieux d'un point de vue opérationnel puisqu'il suppose la création de nouveaux passages à faune. Le linéaire d'autoroutes étant très important, la stratégie d'échantillonnage de points réguliers telle que celle menée dans le Grésivaudan (cf. 3.4.3) n'était pas envisageable. Pour optimiser les temps de calcul, une analyse en deux temps a été menée à deux échelles emboîtées (Figure 5.9). Les autoroutes ont tout d'abord été découpées par maille de 10 × 10 km (appelés « grandes mailles »). Chacun des 201 tronçons a fait l'objet d'une simulation pour le rendre franchissable par la faune et d'une évaluation du gain en connectivité obtenu, traduisant un potentiel de défragmentation. Ce potentiel est attendu faible pour un tronçon bénéficiant déjà d'ouvrages favorisant le franchissement de l'autoroute par la faune et élevé en l'absence d'ouvrages. Sur les 15 meilleurs tronçons, une analyse plus fine est réalisée sur une maille de 2,5 x 2,5 km afin d'affiner l'emplacement optimal pour un futur passage à faune. 63 tronçons « petites mailles » ont ainsi été testés selon le même processus et hiérarchisés par rapport aux gains moyens multi-trames.

Les résultats permettent de guider des investigations plus précises sur le terrain afin de préciser les caractéristiques techniques des ouvrages à créer, les coûts des travaux et les études et procédures réglementaires. La contribution de chaque trame au gain global de connectivité informe sur le type

d'ouvrage à privilégier en fonction de la faune concernée. Enfin, la localisation des tronçons retenus est comparée à la cartographie des réservoirs de biodiversité et des corridors dans les SRCE dans un souci de cohérence avec les documents règlementaires.

L'exemple du secteur Champagne-Ardenne fournit une illustration des résultats obtenus. Sur ce secteur, les trois meilleures mailles de 10 km présentent des gains très variables sur les trois trames (carrés noirs sur la Figure 5.12).

- La maille 31, située à la limite de la Marne et de la Meuse, génère des gains potentiels de connectivité de 0,10 %¹ en moyenne. Les trames forestières et semi-aquatiques sont les plus concernées avec 40 % des gains chacune.
- La maille 33, située au sud-ouest de Verdun, génère des gains potentiel moyens de 0,04 %. Les trames des milieux ouverts et forestiers sont les plus concernées, avec respectivement 65 % et 35 % des gains.
- La maille 24, située au niveau de Château-Thierry, génère également des gains de 0,04%, mais les trois trames sont concernées équitablement.

L'analyse menée à une échelle plus fine sur ces trois mailles permet de préciser davantage la localisation du tronçon, ainsi que le type d'ouvrage à privilégier (Figure 5.12, en bas à droite). Par exemple, sur le tronçon 1109 de la maille 31 qui bénéficierait en grande partie aux trames semi-aquatique et forestière, et dans une moindre mesure à la trame des milieux ouverts, un ouvrage mixte serait à privilégier. En revanche, sur le tronçon 1127 de la maille 33 qui bénéficierait exclusivement à la trame des milieux ouverts, un écoduc (buse en béton) serait plutôt à privilégier.

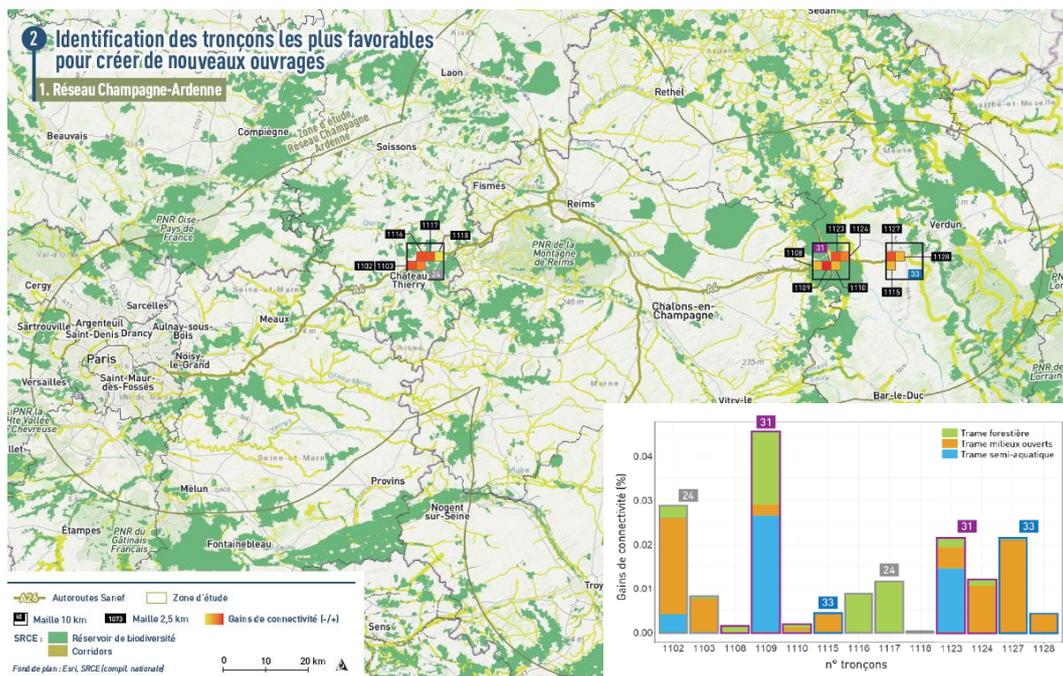


Figure 5.12. Synthèse des gains potentiels de connectivité multi-trames en considérant chacun des tronçons petites mailles franchissable pour la faune

Au total, seize tronçons ont été identifiés pour accueillir de nouveaux ouvrages sur l'ensemble du réseau autoroutier. Chacun a été classé en fonction d'un Indicateur de Gain de Connectivité (IGC), calculé à partir des taux de variation de la métrique globale de connectivité, dont les valeurs ont été

¹ Les faibles gains de connectivité s'expliquent par la taille importante de la zone d'étude. Les enjeux liés à leur interprétation sont abordés en 5.3.3.

standardisées puis moyennées entre les trois trames. Cet indicateur offre une base de comparaison harmonisée entre les réseaux. Dans l'optique d'optimiser les gains attendus par rapport à l'investissement réalisé pour créer de nouveaux ouvrages, ces derniers sont classés en fonction du rapport IGC/Coût. À partir des valeurs les plus hautes et en considérant la création de deux écoponts et trois écoducs, les travaux représenteraient une enveloppe allant de 5,35 M à 8,15 M€.

Le croisement de ces résultats exploratoires avec une expertise opérationnelle pour le dimensionnement des ouvrages représente une véritable plus-value. Il ne s'agit pas simplement de cibler les secteurs à enjeux, mais de proposer une analyse fine tenant compte du contexte local. Les fiches programmatiques rédigées pour chaque ouvrage précisent les principes d'intervention (amélioration ou création de l'ouvrage, aménagement aux abords, diagnostics et procédures préalables, modalités d'entretien et suivi de l'efficacité en phase d'exploitation, etc.) et le coût estimatif. Un exemple de cartographie finale résumant l'ensemble de paramètres est présenté dans le 5.3.3 sur les enjeux d'appropriation des résultats par des non-spécialistes.

5.2.5. Application à la phase « Compenser », exemple avec la création de mares

Si les recherches que j'ai menées sur la création de nouveaux habitats ne s'inscrivent pas formellement dans la compensation écologique, elles peuvent néanmoins y contribuer. La prise en compte de l'échelle paysagère et des mouvements des espèces, la capacité de la modélisation à produire des scénarios et à simuler les impacts, le recours à des indicateurs robustes pour évaluer les pertes et les gains de connectivité, apportent des éléments complémentaires pour la prise de décision sur la localisation et le dimensionnement des mesures compensatoires. Si les dires d'expert sont indispensables pour connaître finement les facteurs locaux jouant sur la fonctionnalité des nouveaux habitats (microtopographie, qualité du milieu, présence d'obstacles aux déplacements), leur généralisation à une échelle paysagère et pour une variété d'espèces est plus compliquée. Les gestionnaires manquent également d'information et de recommandation sur le nombre d'habitat à créer et leur disposition spatiale pour améliorer significativement la connectivité.

Dans le cadre de GRAPHAB2 (2012-2015), l'évaluation de l'impact potentiel de la LGV a montré que certains secteurs enregistraient une diminution de 60 à 80 % de la probabilité de présence de la rainette verte (Clauzel *et al.*, 2013). La LPO et le Conseil Général du Doubs ont décidé de mener des opérations de restauration et de création de mares sur un espace naturel sensible afin de maintenir la viabilité de l'espèce dans cette zone perturbée par la LGV. Ce projet de conservation a représenté une opportunité pour formaliser un protocole méthodologique de recherche des meilleurs emplacements pour la création de nouvelles taches d'habitat en fonction du critère de connectivité (Figure 5.13). La collaboration avec la LPO s'est traduite par une co-construction des modèles et une confrontation des résultats avec les dires d'expert, qui ont permis de souligner les apports et les limites de la modélisation et l'intérêt de la complémentarité entre modélisation et expertise (*cf.* 5.3.2). Par la suite, le même protocole a été appliqué à l'échelle de la région Franche-Comté (Clauzel *et al.*, 2015), puis dans une perspective multi-espèces à l'Ile-de-France (Clauzel et Godet, 2020).

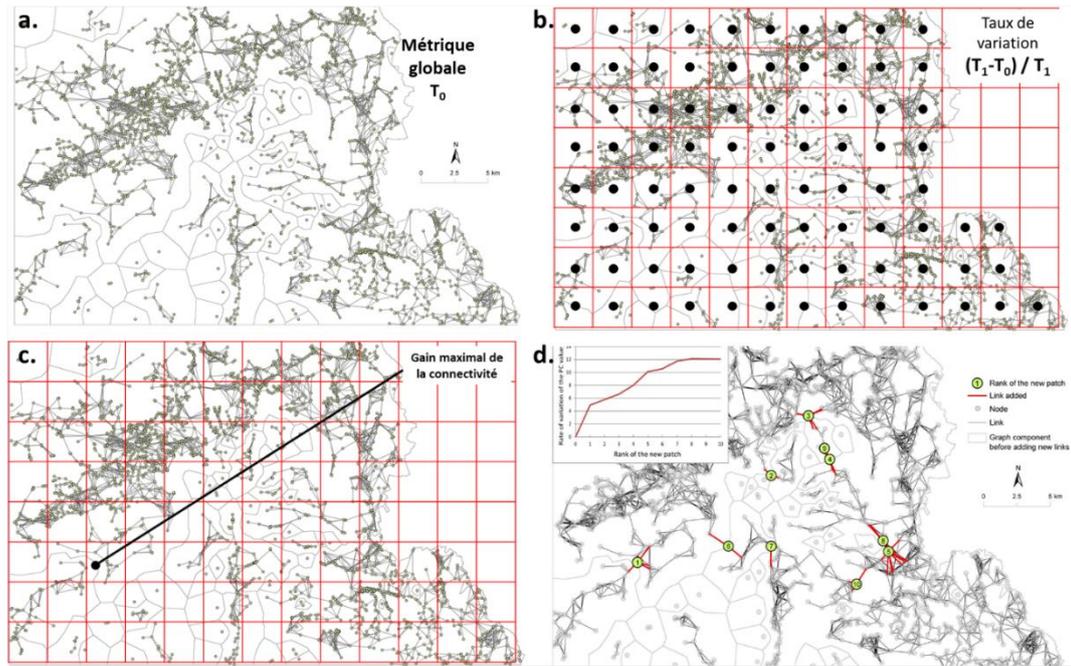


Figure 5.13. Protocole méthodologique pour la recherche de meilleurs emplacements pour la création de nouvelles mares

À partir d'un graphe modélisant le réseau écologique de l'espèce étudiée, une métrique globale quantifiant la connectivité du réseau initial est calculée (a). Cette valeur de connectivité sert « d'état de référence » pour comparer ensuite les différents emplacements testés. Le modèle ajoute ensuite virtuellement une tache au centroïde de chaque cellule ainsi que les nouveaux liens connectant cette nouvelle tache aux taches existantes si leur distance est inférieure à la distance de dispersion de l'espèce. Après chaque ajout, la métrique est recalculée et son taux de variation par rapport à l'état initial enregistré dans la cellule (b). Une fois toutes les cellules testées, le modèle valide celle où l'ajout d'une nouvelle tache produit la plus forte augmentation de la valeur de la métrique (c). Le processus est répété jusqu'au nombre souhaité de nouvelles taches à créer en intégrant les changements dans le graphe induit par l'ajout des taches précédentes (d). Le modèle fournit également une courbe du gain en connectivité procuré par l'ajout successif des taches. Cet indicateur permet d'évaluer le gain total obtenu par l'ajout cumulé de plusieurs taches d'habitat, ou inversement d'identifier le nombre d'habitats à créer pour atteindre un gain souhaité de connectivité.

La recherche des meilleurs emplacements peut être systématique sur l'ensemble du territoire (comme sur la Figure 5.13), ou restreinte aux zones où la création d'un nouvel habitat est faisable techniquement (accès au foncier, topographie, nature du sol) et intéressant écologiquement. Dans le cadre de la conservation d'une espèce, la recherche peut être limitée aux milieux favorables afin d'éviter de créer de nouveaux habitats dans des milieux écologiquement inappropriés. Dans le cadre de la compensation par l'offre, la démarche pourrait être limitée aux seuls sites naturels de compensation pour anticiper la destruction d'habitat induite par de futurs projets. Pour l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité, une stratégie intéressante serait de se focaliser uniquement sur les secteurs fortement dégradés pour viser un gain écologique par rapport à l'état initial. Dans ce cas, la création d'un habitat doit nécessairement s'accompagner de mesures complémentaires pour améliorer la qualité du site (Figure 5.14). Par exemple, le creusement d'une mare dans un environnement *a priori* défavorable (milieu urbain, parcelle d'agriculture intensive) peut être complété par la végétalisation de ses abords pour constituer un habitat terrestre.



Figure 5.14. Exemples d’actions menées dans le cadre de la compensation écologique

À gauche, travaux sylvicoles autour d’une mare de la commune de Villeherviers (41). À droite, restauration d’une mare en forêt de Sénart (91). Source : SNPN

L’exclusion de certaines zones dans la recherche des meilleurs emplacements permet d’optimiser les temps de calcul en se focalisant uniquement sur les zones cibles. Néanmoins, elle peut manquer des opportunités intéressantes, comme des secteurs à fort potentiel de gain de connectivité sur lesquels il serait intéressant d’engager des démarches auprès des acteurs locaux (propriétaire, gestionnaire, etc.) pour les convaincre d’autoriser une création d’habitat. Une alternative est de hiérarchiser au préalable l’ensemble des secteurs en leur attribuant une pondération prise en compte dans le calcul de la connectivité. Cette pondération permet d’accorder plus de poids à certains secteurs, indépendamment du gain strict de connectivité. En fonction de l’objectif de la démarche et des données à disposition, la pondération peut refléter la qualité du milieu environnant (pour favoriser une implantation dans un milieu déjà favorable), la facilité d’intervention (pour favoriser une implantation sur une parcelle autorisée) ou l’enjeu de restauration (pour favoriser une implantation dans un secteur dégradé).

Ces différents travaux montrent l’intérêt de la modélisation des réseaux écologiques pour intégrer la connectivité fonctionnelle comme un critère dans la mise en œuvre de la séquence ERC. Si le choix des fuseaux d’infrastructure est majoritairement soumis à une logique démographique et économique, la localisation des mesures de réduction et de compensation doit en principe être dictée par des critères écologiques. En pratique, cette localisation résulte d’une concertation entre les acteurs locaux et les associations naturalistes et les critères de choix ne sont pas nécessairement explicites, ni facilement reproductibles. En comparaison, la modélisation spatiale donne un accès explicite aux paramètres utilisés dans le processus de choix. La démarche est donc reproductible et permet d’intégrer les mouvements potentiels des espèces à un niveau régional, en complément des autres critères environnementaux, techniques et économiques. Néanmoins, la méconnaissance des outils et l’absence de méthodes partagées expliquent l’application encore largement perfectible de la séquence ERC (Méchin, 2020; Quétier *et al.*, 2014; Regnery *et al.*, 2013). Mes travaux ont ainsi cherché à comprendre quels étaient les blocages et les leviers pour faciliter l’appropriation d’une méthode de modélisation visant à intégrer la connectivité fonctionnelle dans la planification territoriale.

5.3. Améliorer le transfert des méthodes de modélisation vers l'opérationnel

Dès mes premiers travaux, j'ai souhaité intégrer les acteurs opérationnels sensibilisés aux enjeux de connectivité dans la construction des modèles afin de faciliter la compréhension et l'appropriation, si ce n'est des méthodes, au moins des résultats. Plus récemment, dans le cadre du projet TRAMARE, j'ai exploré plus en détail ce degré d'appropriation grâce à des ateliers participatifs qui ont permis d'identifier les obstacles responsables de la faible mobilisation des méthodes et outils de modélisation dans les actions de planification, ainsi que des solutions potentielles pour y remédier.

5.3.1. Interroger le niveau d'appropriation des méthodes de modélisation

Trois ateliers ont été organisés en 2019 et 2020 et ont réuni une quinzaine d'acteurs concernés par les enjeux de connectivité : des référents TVB et Biodiversité dans les conseils départementaux, des gestionnaires d'Espaces Naturels Sensibles, des chefs de projet dans la mise en place de sites naturels de compensation, des chargés de mission sur la conservation des mares, des agents au service de l'eau dans les conseils départementaux et dans des syndicats mixtes de gestion de bassin-versant.

Il s'agissait tout d'abord de les interroger sur leurs pratiques actuelles (intègrent-ils les enjeux de connectivité ? si oui, dans quel cadre ? avec quels outils ? ; si non, pour quelles raisons ?) et futures (comment [mieux] prendre en compte les enjeux de connectivité ?). Dans un deuxième temps, il s'agissait d'évaluer le degré d'appropriation des méthodes de modélisation des réseaux écologiques et leur transfert dans la sphère opérationnelle : voient-ils l'intérêt d'un outil comme Graphab dans leurs pratiques ? quels sont les points de blocage qui peuvent freiner son utilisation et les solutions à apporter ? Ces questions ont été explorées par des échanges individuels et collectifs, ainsi que par un questionnaire évaluant le degré de connaissance et d'appropriation des enjeux de connectivité et de modélisation sur une échelle de 0 (aucun) à 10 (parfait).

Place des réseaux écologiques dans les pratiques de gestion

Le questionnaire révèle que les participants connaissent mieux la notion de « continuités écologiques » (note moyenne de 7,9/10) que la notion de « connectivité » (6,8). La prise en compte de ces enjeux dans leurs pratiques est moyenne (5,4) et les outils qu'ils mobilisent les satisfont très peu (3,1). De manière générale, ils considèrent que la connectivité ne reçoit pas suffisamment d'attention dans les projets d'aménagement du territoire (3,6). Sur l'intégration des réseaux écologiques dans leurs pratiques actuelles et futures, les participants étaient invités à noter leurs réponses sur des post-it, qui ont ensuite été regroupés par thématique et affichés au tableau pour lancer une discussion générale et permettre à chacun de développer sa réponse (Figure 5.15).

Les cadres dans lesquels les participants intègrent les réseaux écologiques sont très variés : PLU, sites de compensation, schéma d'aménagement et de gestion de l'eau (SAGE), diverses conventions (nature en ville, gestion sur espaces communaux ou espaces privés), trame verte et bleue, plans de gestion des zones humides, gestion du réseau routier départemental et des arbres d'alignement. Pour l'ensemble de ces dispositifs, l'identification des réseaux écologiques à une échelle globale repose exclusivement sur le SRCE de la région Ile-de-France, seul document de référence. En revanche, les modalités de déclinaison de la TVB à une échelle locale sont plus disparates en fonction des données disponibles. Les acteurs s'appuient sur des études antérieures réalisés par des organismes scientifiques ou des bureaux d'études, ou sur des dispositifs régionaux comme les Périmètres

Régionaux d'Interventions Foncières (PRIF) de l'Agence des Espaces Verts. Les données d'observation de la biodiversité (inventaires protocolés ou participatifs, expertises naturalistes) sont également mobilisées pour aider à identifier les réservoirs et les corridors à l'échelle locale.

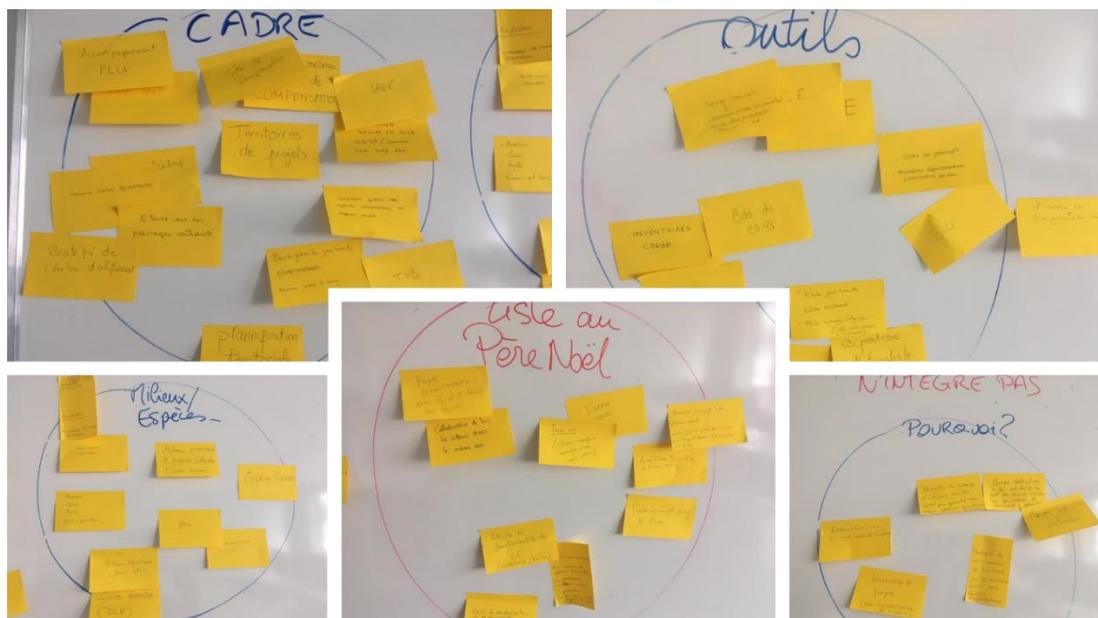


Figure 5.15. Résultats des premiers échanges sur les pratiques des acteurs en lien avec les enjeux de connectivité

Lorsque les acteurs n'intègrent pas les réseaux écologiques dans leurs pratiques, les raisons invoquées et partagées par l'ensemble des participants sont les contraintes budgétaires qui réduisent les moyens disponibles, le manque de connaissances sur les enjeux de connectivité ou sur le fonctionnement des milieux, ainsi que l'absence de cadre réglementaire qui entraîne un manque d'obligations et de contrôles de la part des services instructeurs. Les participants, qu'ils intègrent ou non les enjeux de connectivité, dressent le constat que l'analyse des réseaux écologiques dans les expertises environnementales est souvent très sommaire : elle s'appuie uniquement sur le SRCE et est rarement déclinée à l'échelle locale. Or, les élus ont besoin de cette déclinaison locale de la TVB pour mettre en œuvre une gestion de leur territoire qui englobe à la fois les enjeux de biodiversité et les enjeux socio-économiques (qualité du cadre de vie, accès à la nature, etc.). Les participants regrettent également que les services de l'état n'aient pas une vigilance accrue sur ces questions et seraient favorables à l'instauration d'un cadre réglementaire qui préciserait les méthodes d'analyse et justifierait des contrôles.

Les participants étaient ensuite invités à dresser « leur liste au père Noël », c'est-à-dire les éléments en lien avec les réseaux écologiques qu'ils souhaiteraient prendre en compte dans leurs pratiques de gestion, indépendamment de toute contrainte technique ou financière. Certains éléments évoqués sont partagés par plusieurs participants : mener des projets transversaux grâce à une collaboration entre les différents acteurs impliqués de près ou de loin dans les réseaux écologiques ; mettre en œuvre des actions coordonnées et globales de conservation en intervenant à la fois sur l'amélioration de la qualité des cours d'eau et la diminution des sources de pollution (gestion d'un bassin-versant) ; prendre en compte l'éclairage artificiel et ses effets sur les espèces nocturnes.

Intérêts pour la modélisation des réseaux écologiques

Après le premier temps d'échanges suivi d'une présentation des méthodes de modélisation spatiale pour l'identification et l'analyse des réseaux écologiques, les participants étaient interrogés

sur l'intérêt qu'ils voyaient à utiliser la théorie des graphes dans leurs pratiques de gestion, les difficultés ou les points de blocage qui pourraient freiner son utilisation dans le monde opérationnel, ainsi que les solutions à mettre en place pour lever ces blocages. Si la majorité des participants se sont déclarés intéressés pour utiliser la modélisation spatiale, tous pointent des difficultés liées aux moyens humains, techniques et financiers, mais avancent des solutions pour y remédier.

- Pour le manque de personnel et de temps nécessaire pour se former à l'outil, intégrer les données et réaliser les études, ils proposent de recourir à des stages de Master 2 pour réaliser les expertises tout en souhaitant une formation progressive des agents.
- Pour le manque de soutien et de volonté politique pour intégrer les enjeux de connectivité, ils préconisent la définition d'un cadre règlementaire et d'une réelle stratégie politique sur ces questions.
- Enfin, ils pointent un problème de coordination entre les services qui utilisent des logiciels différents et des formats de données parfois incompatibles entre eux. Une meilleure communication et un transfert des connaissances entre les services, ainsi qu'un outil et une méthode partagés par l'ensemble des acteurs sont les propositions les plus citées pour remédier à ces problèmes et être dans la capacité d'élaborer des plans de gestion coordonnés.

En parallèle, les participants soulignent un manque de connaissances sur la modélisation des réseaux écologiques et ses potentialités d'analyse, ainsi qu'autour des concepts écologiques en lien avec les déplacements des espèces (dispersion, migration, perméabilité du paysage, connectivité, etc.). Ils préconisent la mise en place d'une formation à l'outil Graphab à partir d'une de leur problématique concrète de gestion, ainsi que la réalisation de fiches méthodologiques « vulgarisées » pour faciliter l'appropriation de l'outil et des concepts sous-jacents au sein de leurs services. D'après les réponses au questionnaire, peu de participants connaissaient le logiciel Graphab avant le premier atelier et aucun ne l'avait réellement utilisé.

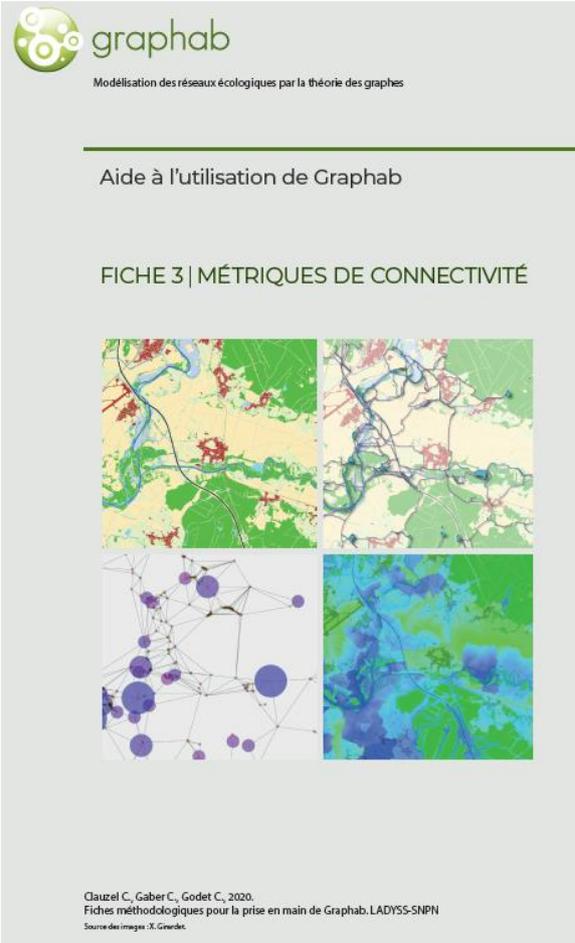
Dispositifs mis en place pour faciliter l'appropriation de la modélisation

Les deux ateliers suivants (déc. 2019 et fév. 2020) ont été dédiés à une formation à l'outil Graphab à partir d'un exemple concret et couvrant l'ensemble de la chaîne de traitement : identification des données nécessaires, constitution de la carte d'occupation, modélisation et paramétrage, description des analyses possibles et interprétation des résultats. En amont de ces ateliers, une série de fiches méthodologiques vulgarisées a été réalisée et soumise à leur lecture.

Les principales suggestions portaient sur l'ajout d'une fiche sur la constitution de la carte d'occupation du sol en amont de la modélisation, la simplification de certaines sections notamment sur les métriques de connectivité, ainsi qu'une mise en situation pour guider l'utilisateur dans le choix de la métrique en fonction de l'objectif de gestion et l'aider à communiquer sur les résultats. Finalement, cinq fiches tutorielles ont été réalisées et diffusées de manière électronique¹ (Figure 5.16). Elles couvrent toutes les étapes de la chaîne de traitement, depuis la préparation des données jusqu'aux applications opérationnelles (évaluation de l'importance des éléments du réseau, analyse de l'impact sur la connectivité d'un changement dans le paysage, identification des meilleurs emplacements pour la création d'habitat et de corridors). Afin de faciliter leur compréhension, les fiches ont été complétées par des aides à l'interprétation (en vert sur la Figure 5.16) et par un exemple fictif de modèle biologique (en bleu), correspondant à une espèce de type « petit mammifère herbivore ». Cet exemple permet de rendre plus concret le choix des paramètres, tout en rappelant à

¹ Elles sont disponibles en PDF sur https://www.researchgate.net/publication/342344729_Fiches_Graphab_Tutoriel.

l'utilisateur qu'ils doivent être adaptés à l'écologie de l'espèce choisie, au contexte paysager et à l'objectif de l'étude.



MÉTRIQUES GLOBALES

Définition : Caractérisent la connectivité d'un graphe entier (un graphe = une valeur).

Intérêt : Comparer le niveau de connectivité d'un même réseau avant/après un aménagement pour une évaluation d'impact : quel est la perte/gain de connectivité engendré par la construction de cet aménagement ?

Métrique	Explication
Probabilité de connectivité (PC)	<p>Probabilité que deux individus tirés au hasard dans la zone d'étude parviennent à entrer en contact, soit parce qu'ils sont situés dans la même tache d'habitat, soit parce qu'ils sont dans deux taches connectées entre elles. Les valeurs correspondent à une probabilité.</p> <p>Valeur minimale : 0 0% de chance que deux individus entrent en contact, c'est le cas lorsque la zone d'étude ne contient aucun habitat.</p> <p>Valeur maximale : 1 100% de chance que deux individus soient connectés, ce qui est possible uniquement si la zone d'étude est intégralement constituée d'habitat.</p> <p>Attention : cette métrique est désactivée si la capacité n'est pas la surface des taches. Dans ce cas il faut utiliser la métrique EC.</p>
Connectivité équivalente (EC)	<p>Indique la quantité d'habitat atteignable. Comme le PC, il tient compte de la surface d'habitat total et des connexions entre les taches d'habitat. L'unité correspond à l'unité des capacités des taches.</p> <p>Valeur minimale : 0 (aucun habitat) 0 la zone d'étude ne contient aucun habitat.</p> <p>Valeur maximale : capacité totale des taches 1 l'ensemble de la zone d'étude est intégralement constituée d'habitat.</p> <p>Remarque : La métrique EC remplace le PC lorsque la capacité n'est pas définie par la surface des taches.</p>

Dans le projet « Ilicorne naine », nous choisissons de calculer la métrique « Connectivité équivalente » (EC). L'objectif est de mesurer l'évolution de la connectivité globale avant/après la construction d'une route. Deux projets Graphab ont été réalisés à partir d'une carte de paysage initiale et d'une carte de paysage modifiée par l'autoroute (cf. Fiche 4 – cas 2). Les valeurs de EC des deux graphes sont comparées :

Métriques

graphes : graph_00_00_0000_1240000

Métriques : Connectivité équivalente (EC)

Paramètres

g : 2,06602225762044E-4

n : 4920 / d

d : 14 500 / d

p : 6,25 / d

β : 1 / d

OK Annuler

EC_014500_p0_05 : [2049,1751422301973]

EC_052000_p0_05 : [479,533952656941]

OK

Fig2- A gauche : Fenêtre métriques globales et paramétrage du EC ; à droite en haut : résultat de la métrique EC avant la construction d'une route ; à droite en bas : résultat de la métrique EC après la construction d'une route.

Figure 5.16. Extraits des fiches tutoriels Graphab réalisées dans le cadre du projet TRAMARE

Malgré la demande des participants pour un outil « clé en main », il nous a paru important que ces fiches accompagnent l'utilisateur mais ne remplacent pas l'étape préalable de réflexion sur l'objectif de l'étude, le choix des espèces cibles et des métriques. L'objectif des fiches est de donner des indications sur les avantages et inconvénients de chaque paramétrage au regard de l'objectif poursuivi.

Il est par exemple rappelé que le choix du type d'habitat à préserver et donc le choix de la métrique de connectivité, se fait en fonction de l'écologie de l'espèce et du type de connectivité nécessaire à la viabilité de ses populations. Si l'espèce a besoin de taches d'habitat très connectées entre elles, la métrique Flux d'interaction sera à privilégier. En revanche, si l'espèce a besoin de parcourir de grandes distances au sein de son réseau, l'indice de centralité intermédiaire traduisant le potentiel d'une tache à agir comme connecteur sera plus pertinent. Dans le cas où plusieurs types de connectivité sont importants pour la viabilité de l'espèce, une analyse combinant plusieurs métriques est indispensable. Enfin, le choix du type d'habitat à préserver peut également dépendre de la quantité d'habitat disponible dans la zone d'étude (Dufлот *et al.*, 2018). Si la zone contient peu d'habitat, il peut être intéressant de conserver des taches de grande taille et/ou de bonne qualité, même si elles ont un rôle mineur pour la connectivité. Inversement, si la zone contient suffisamment d'habitat, il peut être intéressant de conserver des taches de petite taille et/ou de moins bonne qualité mais qui ont un rôle stratégique pour la connectivité (cas des *stepping stone*).

Les retours des participants sur les fiches finalisées ont été très positifs. Elles permettent d'après eux une prise en main rapide et efficace du logiciel Graphab, même si les connaissances requises en écologie et en informatique sont importantes. Ils proposent de compléter ces fiches par des tutoriels vidéo¹ pour visualiser chaque étape de la modélisation et faciliter leur compréhension. Le transfert des graphes paysagers dans la planification territoriale a franchi un nouveau pas au printemps 2021 avec le lancement par l'INRAE d'un groupe de travail réunissant scientifiques et gestionnaire ayant pour objectif de co-construire un outil opérationnel s'appuyant sur Graphab, dédié à l'intégration de la connectivité dans la séquence ERC (Papet et Vanpeene, 2020).

5.3.2. Co-construire les modèles pour un meilleur partage des connaissances

Les difficultés soulevées par les participants des ateliers TRAMARE sur l'appropriation des concepts de connectivité et des outils de modélisation ne sont pas spécifiques à ce projet. Les enjeux de partage de connaissances sont majeurs dans le domaine de l'environnement et en particulier des réseaux écologiques, pour faciliter le passage d'un concept théorique à un outil opérationnel (Bergsten et Zetterberg, 2013; Brodie *et al.*, 2016; Gippoliti et Battisti, 2017; Vimal *et al.*, 2012). Dans un contexte où la légitimité de la science s'est érodée et où les non-scientifiques deviennent de plus en plus une source d'expertise, il apparaît important de réunir autour d'une même table les scientifiques et les acteurs de la société civile pour faire émerger des propositions socialement acceptables et pertinentes sur le plan écologique (Vimal *et al.*, 2012). Dans cette perspective, les démarches participatives intégrant différents types d'acteurs (« sachants » et/ou « non-sachants ») dans le processus de modélisation se sont largement développées (Voinov et Bousquet, 2010). Particulièrement intéressantes comme appui à la prise de décision dans la gestion de l'environnement qui implique des acteurs variés aux multiples enjeux (Barreteau *et al.*, 2003), elles soulèvent néanmoins de nombreuses questions sur qui participe (et qui est exclu), à quel moment du projet, qui définit les objectifs, etc.

Les ateliers que j'ai organisés concernaient des acteurs opérationnels déjà sensibilisés aux enjeux de connectivité. Mes travaux s'inscrivent plutôt dans une démarche de co-construction de modèles avec un public disposant d'un certain niveau d'expertise. L'exemple le plus abouti est la collaboration avec la LPO de Franche-Comté sur la conservation de la rainette verte dont les populations sont en déclin dans la région Bourgogne-Franche-Comté en raison notamment de la disparition des mares. Un programme d'observation et de conservation est mené par la LPO depuis plusieurs années sur un Espace naturel sensible du Doubs de 12 km², correspondant à un réseau de mares occupées par l'espèce en vallée de l'Ognon. Dans un paysage fragmenté par l'agriculture intensive et l'implantation de la LGV Rhin-Rhône, l'objectif est de consolider les plus importantes populations de l'espèce par des mesures de gestion orientées². En 2015, la LPO et le Conseil général du Doubs ont lancé un programme de création et restauration de dix nouvelles mares. À cette occasion, la LPO nous a sollicité pour élaborer une modélisation du réseau écologique de l'espèce à une échelle très fine afin d'identifier des secteurs stratégiques pour améliorer la connectivité.

Les experts naturalistes de la LPO ont ainsi participé à la construction du modèle, depuis la constitution de la carte d'occupation du sol, jusqu'au paramétrage et l'analyse des résultats. Leurs connaissances sur le comportement local de l'espèce et sur le paysage ont permis de préciser la résolution thématique de la carte en incluant les lisières forestières et les ripisylves qui constituent à la fois un habitat terrestre et un support pour les déplacements de l'espèce. Les cours d'eau, initialement dans une seule catégorie, ont été subdivisés en petits cours d'eau (favorable, la rainette

¹ Ces tutoriels vidéos ont été réalisés par la suite par l'INRAE et l'UMR TETIS dans le cadre du Centre de ressources TVB (<https://www.youtube.com/watch?v=29fhD6WPvqo>).

² Fiche « Rainette verte », Liste rouge des vertébrés terrestres de Franche-Comté, <http://files.biolovision.net/franche-comte.lpo.fr/userfiles/publications/MonographiesLR/RainetteverteListerougeFC.pdf>

pouvant traverser un ruisseau) et grand cours d'eau (défavorable, la rainette n'étant pas capable de traverser une rivière à fort courant et/ou très large). Enfin, des points de franchissement de la LGV, correspondant aux passages de cours d'eau sous les voies de chemins de fer, ont été ajoutés à la carte, la LPO ayant observé plusieurs individus les utilisant. Les données de présence de la rainette, collectées de manière systématique chaque année, ont pu être mobilisées pour définir les nœuds du graphe comme les mares ayant été occupées par des individus dans les cinq dernières années (cf. 4.1.2).

Le graphe représentant le réseau écologique avéré de la rainette verte révèle un réseau très fragmenté avec deux sous-réseaux indépendants (Figure 5.17, cercles et traits noirs) : l'un linéaire le long de la vallée de l'Ognon et connecté à d'autres mares présentes en dehors de l'ENS en direction de l'ouest, l'autre plus compact avec des mares localisées de part et d'autre la LGV. La viabilité de l'espèce dans ce second sous-réseau localisé dans un environnement peu favorable suscite des inquiétudes, sa présence actuelle pouvant correspondre à un reliquat d'une situation passée plus favorable (avant l'implantation de la LGV).

À partir de cet état initial, une analyse a été menée pour identifier les dix meilleurs emplacements pour créer de nouvelles mares (Figure 5.17, gauche), afin d'améliorer la connectivité (selon la méthode présentée en 5.2.5). La LPO ayant déjà repéré des secteurs d'intérêt, nous avons mené une analyse complémentaire pour hiérarchiser « leurs » dix emplacements en fonction du même protocole (Figure 5.17, droite). Cette double analyse a permis de confronter les résultats d'une approche « modélisation » et d'une approche « expertise » et d'identifier les apports et limites de chacune.

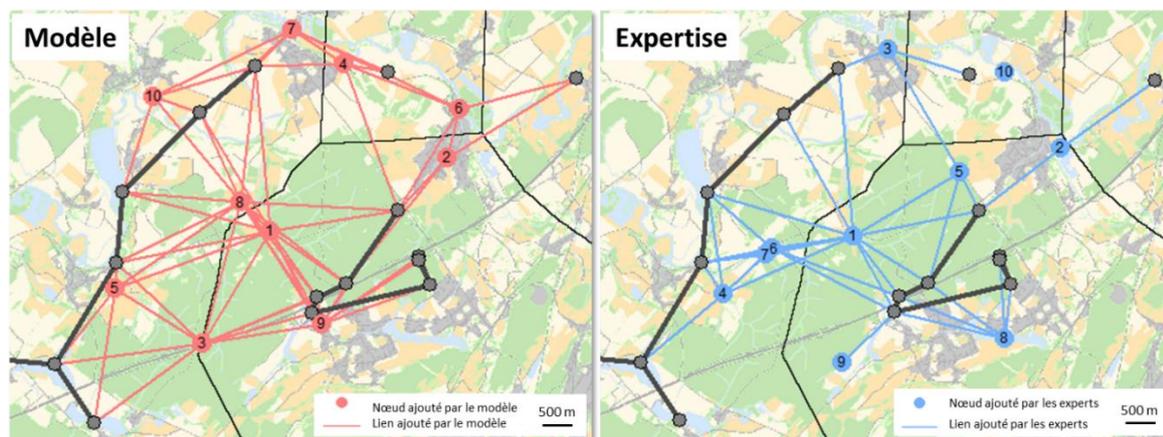


Figure 5.17. Comparaison des approches « modélisation » et « expertise » dans l'identification des sites de création de mares sur un espace naturel sensible

La comparaison des deux approches révèle que les zones identifiées par le modèle sont relativement proches de celles identifiées par les experts naturalistes. Les nouvelles mares conduiraient à une densification des connexions dans la partie centrale de l'ENS et le long de la vallée de l'Ognon. Le meilleur emplacement est localisé au cœur du massif forestier dans la partie centrale (Figure 5.17, n°1). La création d'une mare à cet endroit permettrait de reconnecter les deux sous-réseaux par le biais de corridors le long des ruisseaux et des lisières. Le deuxième meilleur emplacement, une fois la première mare créée, permettrait de reconnecter la mare isolée à l'est au reste du réseau. Le troisième renforce les connexions entre les extrémités des deux sous-réseaux à l'ouest en utilisant une buse passant sous la LGV. Les emplacements suivants renforcent des connexions déjà présentes, majoritairement dans la vallée de l'Ognon, ce qui concorde avec les préconisations des naturalistes.

Les résultats permettent également de questionner certains emplacements identifiés par le modèle, comme le n°10 (à gauche) qui obligerait les individus à traverser la rivière pour rejoindre les

autres mares, ou encore le n°2 localisé dans une ripisylve au centre d'un village et qui serait plus approprié dans une prairie à proximité comme suggéré par l'emplacement n°2 des experts (à droite). Ces retours permettent de retravailler le modèle en intégrant de nouveaux paramètres. Par exemple, pour éviter la création d'une mare dans un environnement contraignant malgré la présence éparse d'éléments favorables (ici un village à proximité d'un ruisseau), une valeur de qualité peut être attribuée aux emplacements en fonction, non pas du type d'occupation du sol sur le pixel testé, mais sur l'ensemble des pixels dans le voisinage.

Les deux approches apparaissent fortement complémentaires. La méthode automatique d'ajout de taches permet d'identifier les zones stratégiques d'un réseau pour améliorer la connectivité. Dans le cas où des emplacements ont déjà été identifiés, elle permet de les hiérarchiser afin de prioriser les actions sur le terrain qui s'étalent parfois dans le temps en fonction de la disponibilité des financements. La modélisation permet également d'interroger la pertinence de certains emplacements contraints. C'est le cas par exemple des emplacements n°6 et 7 très proches (en bleu) correspondant à d'anciennes mares comblées. Malgré leur fonction potentiellement redondante, elles ont été retenues par la LPO pour des questions de coût financier, leur restauration ayant un coût bien moindre qu'une création *ex nihilo*.

L'implication de la LPO tout au long de cette recherche a permis de suivre la réalisation des actions de création/restauration de mares et d'évaluer leur efficacité pour la conservation de la rainette verte sur l'ENS. L'objectif était de vérifier si, parmi les nouvelles mares créées aux emplacements prévus par la LPO, un lien statistique pouvait être établi entre la colonisation des sites et l'abondance de l'espèce, et le niveau de connectivité du site. Notre hypothèse était que les mares ayant une forte contribution à la connectivité seraient colonisées plus rapidement et par plus d'individus. Malheureusement, les résultats n'ont pas permis d'établir un lien, aucune mare n'ayant été colonisée.

Cet échec s'explique par plusieurs dysfonctionnements : des interventions tardives qui ont conduit à créer des mares dans des secteurs déjà délaissés par l'espèce, la non prise en compte des emplacements dans la partie centrale de l'ENS qui étaient pourtant les plus stratégiques pour la connectivité, un dérèglement du fonctionnement hydrologique suite aux travaux qui ne permet pas le maintien en eau pendant la saison de reproduction, ou encore un empoissonnement des mares qui est un facteur limitant pour la présence de l'espèce. Ces résultats soulignent, s'il le fallait, la nécessité d'une approche globale et intégrée de la conservation.

5.3.3. Faciliter l'appropriation des résultats auprès des gestionnaires

L'expérience de co-construction a également été l'occasion de s'interroger sur la manière de restituer les résultats de la modélisation pour qu'ils soient compréhensibles par des non-spécialistes, mais aussi pour qu'ils soient considérés pour ce qu'ils doivent être : un appui à la prise de décision et non une certitude sur ce qu'il faut faire. Cette démarche nous a conduit à mettre en avant certains résultats au détriment d'autres en fonction de la finalité du modèle.

Dans le cas de la création de mares par exemple, le résultat final du processus d'ajout de taches indique les meilleurs emplacements selon un critère d'optimisation de la connectivité. La localisation au pixel peut donner l'impression d'un diagnostic binaire où l'amélioration de la connectivité ne peut se faire que sur ces emplacements, réduisant ainsi les possibilités d'interventions ailleurs. Pour éviter cette vision restrictive et pour que la modélisation apporte véritablement un éclairage pour la prise de décision, les résultats intermédiaires hiérarchisant l'ensemble des emplacements testés à chacune des étapes, ont été privilégiés (Figure 5.18). Ils offrent un résultat plus nuancé et probablement plus intéressant pour les gestionnaires. L'identification d'un secteur stratégique (en rouge) plutôt qu'un seul point permet de proposer des alternatives en mobilisant l'expertise terrain pour préciser l'emplacement en fonction des facteurs locaux non pris en compte dans la modélisation

(microtopographie, ombre des arbres, proximité à des sources de pollution, accès au foncier, etc.). Si la création de mare est impossible sur le « meilleur » secteur (en rouge), le modèle peut orienter le gestionnaire vers des secteurs secondaires (orange) où le gain en connectivité est important, sans atteindre les valeurs maximales.

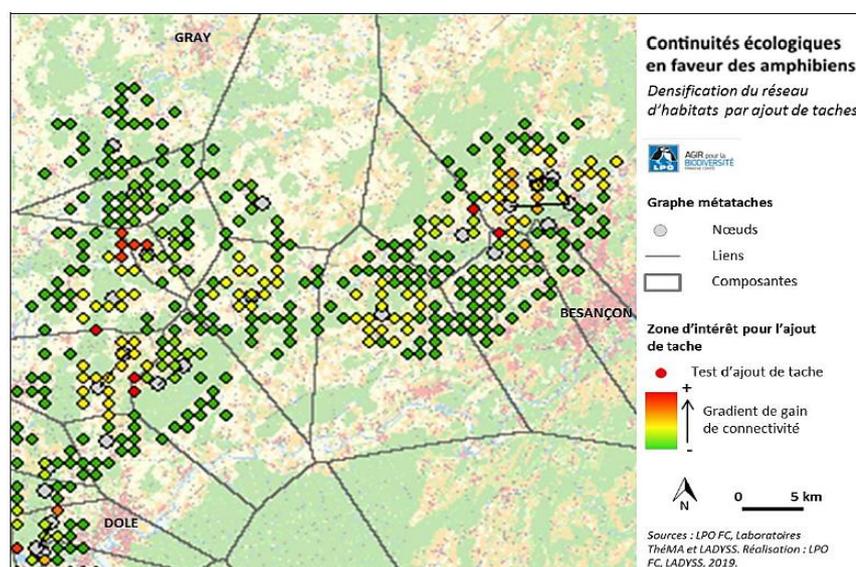


Figure 5.18. Carte des secteurs favorables issus de la modélisation pour densifier le réseau de mares (source LPO)

Parallèlement à la localisation des secteurs d'intérêt, la modélisation fournit une évaluation chiffrée des pertes et des gains en connectivité générés par les modifications paysagères. Comme toute donnée statistique, ces informations doivent être interprétées avec précaution en les mettant en regard avec les objectifs, l'emprise de la zone et la quantité d'habitat disponible. Dans l'étude sur la transparence écologique des autoroutes de la Sanef (5.2.4), les gains maximums de connectivité n'atteignent par exemple que quelques pourcents, ce qui peut paraître dérisoire par rapport à l'investissement financier requis pour la création de passages à faune, mais qui s'explique par l'emprise très large de la zone d'étude. Ces valeurs ne doivent donc pas orienter la décision de faire ou non un aménagement, mais être utilisées pour hiérarchiser les emplacements potentiels entre eux.

Dans le cadre de la création de plusieurs habitats, la hiérarchisation des emplacements s'accompagne d'une courbe indiquant le gain cumulé apporté par l'ajout successif d'habitat. Dans l'exemple de la Figure 5.13 page 115 (d), la courbe stagne à partir de la sixième mare créée, indiquant un gain très faible de connectivité. Ici aussi, ce résultat pourrait inciter les décideurs à ne pas créer d'habitats supplémentaires en justifiant leur inaction par cet indicateur. Or, la valeur traduit un gain calculé par rapport à la connectivité régionale, à l'échelle de la dispersion des individus. Le même indicateur calculé sur la connectivité locale produirait des valeurs plus élevées. En outre, ces résultats doivent être mis en perspective avec les connaissances écologiques. Dans le cas des amphibiens, l'amélioration de la connectivité locale par le creusement de plusieurs mares proches les unes des autres est pertinent car elle permet aux individus de mieux s'adapter aux aléas météorologiques. Les échanges avec les experts naturalistes ont ainsi conduit à ne pas utiliser la courbe de gain en termes de communication et à privilégier simplement la hiérarchisation des secteurs par un gradient de couleurs (Figure 5.18).

De manière générale, nous avons privilégié une représentation graphique et synthétique des résultats lorsqu'ils étaient destinés à un public non-spécialiste. L'exemple le plus abouti est le projet avec la Sanef où les gains de connectivité, le coût estimé des travaux et la complexité réglementaire

sont représentés par un gradient croissant de symboles, facilitant la lecture de l'information et la comparaison des ouvrages entre eux (Figure 5.19).

Finalement, la plus grande difficulté est probablement de faire accepter l'idée que le modèle n'a pas vocation, ni à prédire avec certitude une évolution future, ni à donner une solution unique à un problème posé, mais qu'il apporte « simplement » des éclairages sur un éventail de solutions possibles et sur leurs effets respectifs.

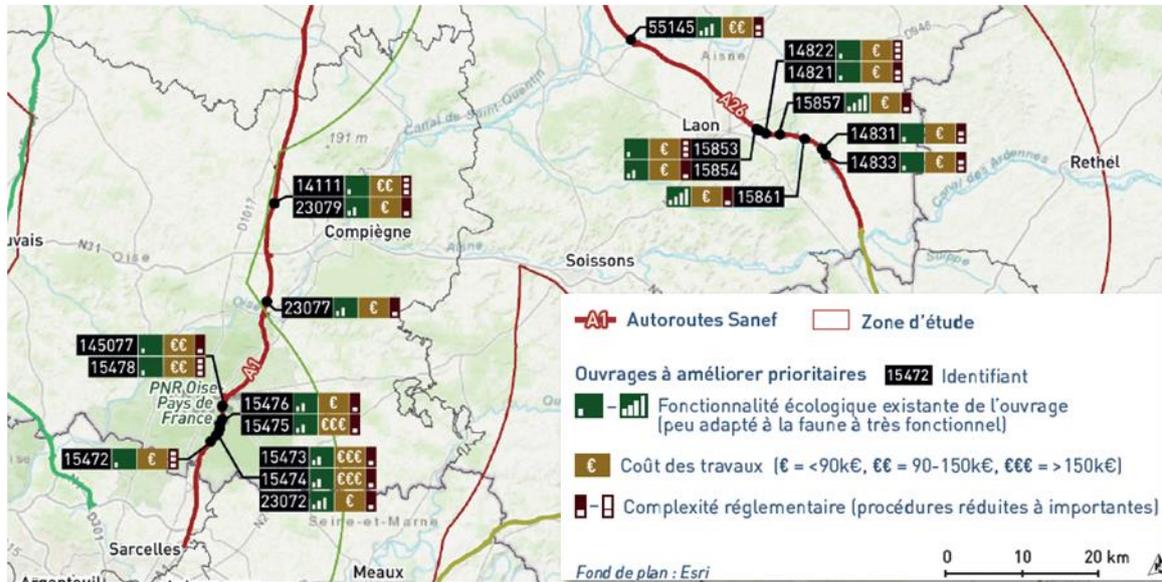


Figure 5.19. Exemple de légende synthétique représentant le classement des ouvrages existants à améliorer en fonction du gain en connectivité, du coût des travaux et de la complexité règlementaire (Godet *et al.*, 2021)

Conclusion de la partie 2

Les recherches que j'ai menées au sein et en dehors du collectif Graphab ont contribué à formaliser une méthode de modélisation des réseaux écologiques, suffisamment complexe pour intégrer les aspects fonctionnels de la connectivité et en même temps suffisamment générique pour avoir une réelle finalité opérationnelle dans différents volets de la planification. Depuis les premiers travaux d'Urban et Keitt (2001), les innovations méthodologiques que nous avons proposées et testées ont contribué à améliorer la prise en compte de la complexité du vivant dans la modélisation. Les graphes paysagers intègrent par exemple les différentes échelles emboîtées des processus écologiques, de la recherche quotidienne de nourriture aux événements de dispersion. Fondés à l'origine sur une représentation simplifiée du paysage (habitat/corridor/matrice), les graphes sont aujourd'hui construits sur une vision beaucoup plus nuancée du paysage. Les taches d'habitat se différencient par des attributs de qualité, définis en fonction des exigences écologiques des espèces étudiées. Les corridors revêtent des formes variées, allant de corridors continus dont la largeur varie en fonction de la nature de la matrice, à des corridors discontinus constitués par plusieurs taches-relais. Enfin, la matrice n'est depuis longtemps plus considérée comme un milieu uniformément « hostile ». La prise en compte des différents éléments paysagers qui la composent et de leur degré de perméabilité apporte une représentation plus nuancée des déplacements et permet d'envisager de nouvelles actions de conservation. Dans les milieux fortement anthropisés où la marge de manœuvre pour créer des habitats est limitée, l'amélioration de la perméabilité de la matrice peut constituer une solution complémentaire.

Parallèlement aux innovations méthodologiques apportées à la théorie des graphes, nos travaux ont également cherché à évaluer le degré d'incertitude des modèles et explorer leur intérêt pour la mise en place d'actions sur le terrain. Les différentes expérimentations menées sur la TVB et la séquence ERC, ainsi que les ateliers participatifs avec les acteurs en charge de la biodiversité, ont confirmé que l'objet « réseaux écologiques » était approprié pour améliorer la compréhension du concept de connectivité et faciliter son intégration dans les pratiques de gestion. Néanmoins, la diversité et la complexité des méthodes de modélisation spatiale, l'emboîtement des échelles spatiales et temporelles des processus écologiques, l'incertitude sur les conséquences des choix de gestion, ou encore le poids prédominant des facteurs socio-économiques dans les décisions finales, sont autant de difficultés pour la mise en œuvre d'une planification territoriale intégrant de manière efficace les enjeux de connectivité.

TROISIÈME PARTIE

PERSPECTIVES

Introduction de la partie 3

Cette troisième et dernière partie fait état de perspectives de recherche récemment amorcées et qui sont amenés à se développer dans les années à venir. Certaines ont d'ailleurs fait l'objet de dépôt de projets en 2021 en réponse à des appels locaux (IDEX Université de Paris), nationaux (Fondation pour la recherche sur la biodiversité) et européens (ERA-NET *European Research Area Network*). Ces projets sont issus de collaborations initiées depuis maintenant plusieurs années (collectif Graphab, équipe « biodiversité » LADYSS) mais aussi de nouvelles collaborations avec des collègues spécialisés en télédétection de l'Université de Paris et des équipes de recherche européennes et pluridisciplinaires. S'ils sont retenus, les projets permettront de financer des stages de Master 2 et des contrats postdoctoraux.

Les perspectives de recherche que j'ai souhaitées mettre en avant dans cette dernière partie s'inscrivent dans une approche multiscalaire de la conservation de la biodiversité. Elles reposent sur différents constats établis ces dernières années à l'échelle planétaire : l'artificialisation croissante des sols qui supprime des habitats naturels et réduit les possibilités de déplacement des espèces ; le changement climatique qui modifie la répartition et, dans certains cas, la viabilité de certaines espèces ; l'efficacité insuffisante des aires protégées liée, entre autres, à un manque de connexions entre elles.

Dans les années à venir, je souhaite ainsi explorer la mise en connexion fonctionnelle des aires protégées et plus largement des milieux naturels et semi-naturels : comment établir et/ou renforcer les connexions entre ces milieux pour faciliter l'adaptation des espèces au changement climatique ? La mise en place et la gestion actuelle d'aires protégées intègre-t-elle les questions de connectivité fonctionnelle ? À une échelle plus fine, je souhaite approfondir les questions de connectivité intra-urbaine qui soulèvent d'importants enjeux méthodologiques et écologiques : comment modéliser les réseaux écologiques dans un milieu fortement anthropisé ? Les nouveaux espaces urbains végétalisés (toitures, murs, micro-friches) contribuent-ils à la connectivité fonctionnelle au sein de la ville et entre la ville et sa périphérie ? La modélisation spatiale peut-elle contribuer aux actions de désartificialisation et de végétalisation afin d'augmenter la place du végétal en ville, favoriser le maintien d'une biodiversité urbaine et rendre les villes plus résilientes au changement climatique global ? D'un point de vue méthodologique, je souhaite également réfléchir à des modèles plus complexes permettant d'intégrer la trois-dimension aux déplacements (connectivité verticale), les dynamiques temporelles du paysage (graphe spatio-temporel) et la nature différenciée des habitats (graphe multi-habitats).

Chapitre 6 – VERS UNE APPROCHE DYNAMIQUE ET INTÉGRÉE DES RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES

Connectivity is to the network what organization is to the system, and should be considered as all the system's relationships which allow it to function.

Vimal *et al.*, 2012

Si les dispositifs fondés sur le concept de réseaux écologiques traduisent une vision plus dynamique et intégrée de la conservation, ils restent encore largement perfectibles, notamment pour intégrer la complexité spatiale et temporelle de la connectivité. Les dispositifs comme la TVB peuvent en effet avoir tendance à cloisonner les enjeux de conservation en se déclinant en « sous-trame » en fonction du type de milieu. La TVB peut ainsi s'apparenter à une compilation de différents réseaux écologiques, sans analyse croisée des enjeux de conservation multi-habitats. Le défi à la fois scientifique et opérationnel est d'élaborer des dispositifs plus englobants, en particulier pour les milieux d'interface. Une initiative très récente autour de la trame turquoise, associant la trame bleue et la partie de la trame verte en interaction fonctionnelle forte avec la trame bleue, semble par exemple intéressante pour la conservation des espèces liées à la fois aux milieux aquatiques et aux milieux humides ou forestiers. La dimension temporelle des déplacements, du temps long (changement climatique) au temps court (rythme nyctéméral), même si elle commence à être explorée par les scientifiques, nécessite encore des investigations pour consolider les connaissances, formaliser des modèles dynamiques et transposer les concepts vers l'opérationnel (Sordello, 2017b).

6.1. Favoriser l'adaptation des espèces au changement climatique

Le changement climatique entraîne des modifications (contraction, dilatation, déplacement) dans les aires de répartition des espèces végétales et animales (Lister *et al.*, 2015). Les capacités d'adaptation des espèces dépendent fortement de leurs capacités de dispersion (et de reproduction), elles-mêmes dépendantes de la possibilité de se déplacer à travers un paysage de plus en plus contraint par l'artificialisation des sols. Un enjeu scientifique majeur porte ainsi sur l'identification de corridors reliant les habitats actuels des espèces aux milieux qui leur seront plus favorables à l'avenir (Krosby *et al.*, 2010). Cela implique non seulement d'identifier les habitats optimaux actuels et futurs, mais aussi de prendre en compte la modification de la perméabilité de la matrice paysagère induite par le changement climatique.

6.1.1. Identifier des corridors à large échelle

Depuis une dizaine d'années, plusieurs études ont cherché à explorer ces enjeux de connectivité au regard du changement climatique, mais peu d'entre elles intègrent de manière explicite les paramètres climatiques dans leur modèle (Littlefield *et al.*, 2019). L'approche classique part du postulat que préserver et restaurer la connectivité entre les milieux naturels favorisera l'adaptation des espèces aux nouvelles conditions climatiques grâce à l'amélioration globale de la perméabilité du paysage. C'est d'ailleurs le principe du Réseau écologique Paneuropéen dont les zones noyaux correspondent à des milieux représentatifs de la diversité biologique et paysagère d'importance européenne. Dans le prolongement des travaux sur les milieux de haute naturalité (Guetté, 2018), des recherches pourraient être menées sur la connectivité fonctionnelle de ces milieux à une échelle continentale : **ces milieux de haute naturalité sont-ils structurellement et fonctionnellement connectés ? Leur importance en termes de connectivité coïncide-t-elle avec les niveaux d'abondance des espèces ? Ces milieux font-ils l'objet d'un dispositif de protection et si oui, l'intensité de la protection est-elle corrélée au niveau de connectivité ?**

Il s'agirait de généraliser la méthode de quantification et de cartographie des pressions anthropiques (éclairage nocturne, densité de bâti et des réseaux, plantations) testée en France par Adrien Guetté, à une échelle supérieure pour identifier les milieux les moins artificialisés, puis les catégoriser en habitat ou corridor en fonction du type de milieu. L'application à une échelle supranationale implique le recours à des données génériques, mais qui doivent être suffisamment précises pour quantifier les pressions anthropiques. Une analyse préalable des différentes bases de données disponibles sur l'occupation du sol, l'éclairage nocturne ou encore l'agriculture serait nécessaire pour identifier les bases les plus pertinentes au regard des objectifs et de leurs caractéristiques (couverture spatiale, résolutions spatiale et temporelle, coût d'acquisition). Cette analyse comparative pourrait d'ailleurs être un sujet de mémoire de Master 1, en particulier dans le parcours TGAE (Téledétection et Géomatique appliquées à l'environnement) de l'Université de Paris.

Sur le volet biologique, le recours au Système mondial d'information sur la biodiversité (GBIF, <https://www.gbif.org>), qui centralise et harmonise les données nationales, permettrait d'intégrer les données d'occurrence des espèces-cibles à une échelle européenne. Une collaboration avec des écologues permettra de réfléchir aux critères de choix de ces espèces, tout en s'assurant que leur présence soit suffisamment documentée dans GBIF. Cette recherche permettrait d'établir des recommandations de conservation sur les milieux encore peu soumis aux pressions anthropiques. Elle a néanmoins des limites dans l'appréhension des effets du changement climatique, puisqu'elle repose sur les habitats actuels sans tenir compte de leurs modifications futures.

6.1.2. Des approches diverses pour intégrer le changement climatique

Une multitude d'approches plus ou moins complexes s'est développée ces dernières années pour tenir compte de manière explicite des effets du changement climatique sur la répartition et la disponibilité de l'habitat. Elles reposent sur la cartographie des habitats actuels et futurs, et des corridors permettant aux espèces de migrer d'un habitat X à un instant t à un habitat Y à $t+1$. L'une des approches les plus courantes consiste à modéliser la distribution actuelle d'une espèce en intégrant des variables climatiques (sur le principe des SDM présenté en 4.1.2, page 81), puis à modéliser sa distribution future en s'appuyant sur des scénarios climatiques. La comparaison des différentes cartes de distribution révèle les zones de chevauchement des aires de répartition qui pourraient théoriquement assurer une continuité dans le temps et faciliter les déplacements entre les habitats actuels et les zones qui deviendront favorables dans le futur (Rose et Burton, 2009). Dans le

cadre de mes collaborations franco-chinoises, ce type d'approche a été testée pour la conservation du rhinopithèque de Roxellane, une autre espèce de primate endémique de la Chine¹ (Figure 6.1).

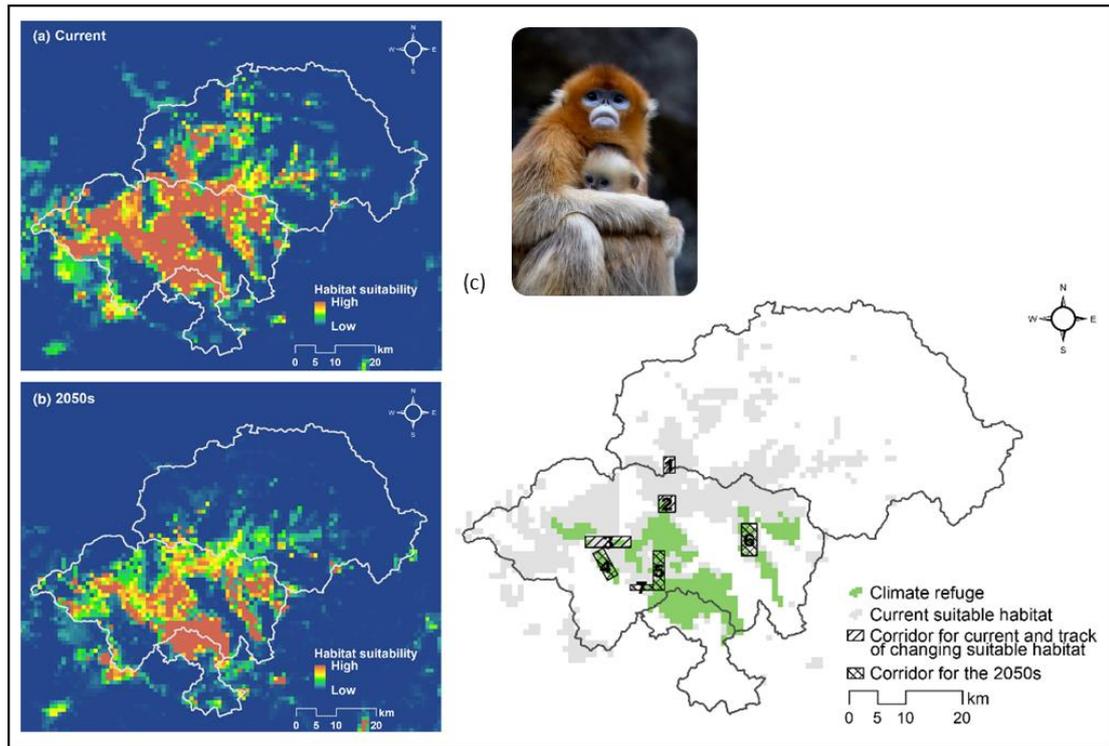


Figure 6.1. Modélisation de la distribution potentielle actuelle (a) et à l'horizon 2050 (b) de l'habitat du rhinopithèque de Roxellane dans la province de Hubei (Chine) et identification des corridors permettant de relier les habitats actuels et futurs (c). (Zhang *et al.*, 2019)

La comparaison des deux cartes prédictives révèle une diminution potentielle de près de 60 % de la surface d'habitat favorable à l'espèce à l'horizon 2050. Les zones « refuges », qui sont actuellement des habitats et qui devraient théoriquement le rester, coïncident avec des parcs nationaux et des réserves naturelles. Ces aires protégées ont donc un rôle majeur dans la préservation des habitats du rhinopithèque de Roxellane. Des corridors entre les habitats actuels et entre les habitats actuels et futurs ont été identifiés à partir de la théorie des circuits (cf. 2.3.2, page 39). Les résultats permettent d'établir des recommandations pour la mise en place d'actions de conservation et de restauration en vue d'anticiper la modification de la qualité de l'habitat de l'espèce et lui permettre de se déplacer vers de nouveaux habitats favorables.

Le recours à la modélisation de la distribution d'espèces pose néanmoins un certain nombre de questions sur la représentation de la diversité biologique (seules les espèces ayant suffisamment de données d'occurrence peuvent être modélisées) et sur la corrélation entre paramètres climatiques et présence de l'espèce (focus sur la niche réalisée sans tenir compte d'une éventuelle tolérance climatique plus large). Enfin, l'incertitude des projections climatiques peut être amplifiée lorsque ces dernières sont intégrées dans des modèles de distribution, qui eux aussi comprennent un part non négligeable d'incertitude (Kujala *et al.*, 2013).

D'autres approches se focalisent sur la seule entrée climatique, en analysant la connectivité entre les zones aux conditions climatiques données et les zones qui auraient dans le futur, en fonction des scénarios, des conditions similaires. La cartographie de ces analogues climatiques met en évidence

¹ L'article publié dans *Ecology and Evolution* (Zhang *et al.*, 2019) a fait l'objet d'une présentation sur le site *Conservation corridor : connecting science to conservation* (<https://conservationcorridor.org/digests/2019/05/climate-change/>)

les zones favorables actuelles et futures, ainsi que les corridors recouvrant les mêmes conditions climatiques (Littlefield *et al.*, 2017). Néanmoins, ici aussi, ces modèles comprennent une grande part d'incertitude et supposent que les espèces pourront suivre le rythme de changement des conditions climatiques. Pour contourner les incertitudes liées aux projections climatiques, certaines approches s'appuient sur les gradients environnementaux et climatiques existants pour modéliser les corridors. Les modèles posent le postulat que les espèces se déplacent de manière unidirectionnelle le long de ces gradients à mesure que les températures augmentent. Autrement dit, les espèces se déplaceraient vers les zones qui sont actuellement relativement plus froides (en altitude, versants ubac, ou plus haut en latitude) en utilisant des corridors qui traversent également des secteurs aux températures plus froides (Nuñez *et al.*, 2013).

6.1.3. Vers une modélisation spatio-temporelle des réseaux écologiques

Malgré le développement de ces diverses approches, la prise en compte de la connectivité pour faciliter l'adaptation des espèces au changement climatique soulève encore un grand nombre de défis. Par exemple, dans la plupart des cas, les habitats et les corridors sont cartographiés de manière statique à t et t_{+1} . Or, les modifications climatiques et leurs effets sur la végétation se produisent de manière graduelle et peuvent s'accompagner d'événements extrêmes et de fluctuations, compromettant la persistance de la population et sa capacité à se déplacer lorsque les conditions lui sont défavorables. Les réseaux écologiques ont ainsi un caractère dynamique, se modifiant à la fois sur le plan spatial et temporel. La qualité mais aussi la localisation des habitats et des corridors peuvent varier, disparaissant à un instant t et réapparaissant à t_{+1} au même endroit ou dans un lieu différent.

Tout un champ de recherche se développe ainsi sur la prise en compte des changements spatio-temporels dans l'analyse de la connectivité (Martensen *et al.*, 2017). Les graphes spatio-temporels sont un des modèles développés (Huang *et al.*, 2020). Le réseau écologique est modélisé à plusieurs phases en tenant compte des taches d'habitat stables dans le temps, de leurs modifications intrinsèques, de leur disparition temporaire ou définitive, et de leur apparition (Figure 6.2). Les graphes successifs sont ensuite combinés pour créer un graphe spatio-temporel dans lequel les nœuds sont connectés par des liens spatiaux (à l'intérieur d'une phase) et des liens temporels (entre deux phases).

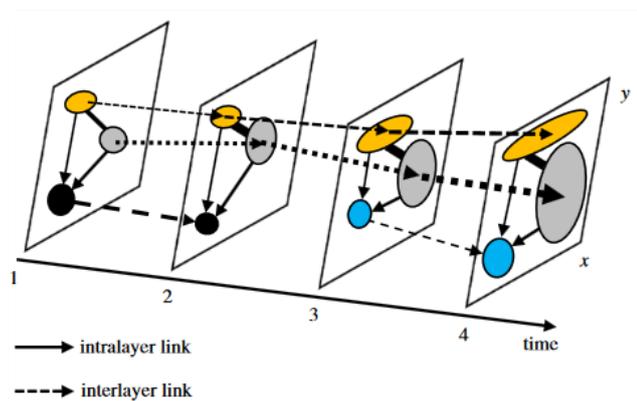


Figure 6.2. Principe des réseaux écologiques spatio-temporels (Fortin *et al.*, 2021)

Les chemins à l'intérieur du graphe représentent la possibilité pour un organisme de se déplacer d'un habitat donné présent à un instant t vers un autre habitat à t_{+n} . La persistance d'une population dans un paysage dynamique dépend ainsi à la fois de la stabilité des habitats dans le temps et de la possibilité de se déplacer vers un nouvel habitat en cas de disparition de l'habitat initial en utilisant ou non des habitats intermédiaires (Huang *et al.*, 2020).

Cette approche spatio-temporelle de la connectivité a récemment été complétée par la prise en compte des réseaux d'interactions d'espèces, à travers le concept de *metanetwork* (Fortin *et al.*, 2021). Le cadre théorique formalisé par Marie-Josée Fortin propose d'identifier des réseaux écologiques spatiaux fonctionnels, constitués de différentes espèces en interaction et de leurs réseaux

d'habitats, qui pourraient par la suite être déclinés à différents pas de temps. En effet, la persistance d'une population dans un paysage dynamique est fonction de la disponibilité et l'accessibilité de son habitat, mais aussi des interactions entre espèces (réseaux proies-prédateurs ou plantes-pollinisateurs par exemple), les deux facteurs interagissant entre eux. Les transformations paysagères peuvent perturber les relations entre espèces et inversement, les modifications dans les interactions biologiques peuvent entraîner des transformations structurelles et fonctionnelles dans les réseaux écologiques¹.

Si ces modèles de réseaux spatio-temporels semblent plus adaptés pour représenter et interroger les relations spatiales et temporelles entre espèces et avec leurs habitats, leur complexité limite leur généralisation et fait probablement perdre une des forces des approches par les graphes qui est leur capacité à représenter la réalité de manière synthétique. Les modèles dynamiques, de type automate cellulaire dans lequel les cellules évoluent à plusieurs pas de temps selon des règles de transition prédéfinies, ou les systèmes multi-agents qui simulent les comportements individuels (individu, population, espèce), pourraient constituer une alternative intéressante. La combinaison de ces deux types de modèles a récemment été utilisée pour étudier les effets du changement climatique sur la répartition et la densité de certaines essences végétales (Vignal, 2020). À moyen terme, des collaborations avec des collègues spécialistes des modèles dynamiques permettraient d'**explorer l'intérêt de cette hybridation de modèles dans l'analyse des effets du changement climatique sur la connectivité.**

Compte tenu de haut degré d'incertitude, à la fois dans les effets locaux du changement climatique, dans la réponse des espèces aux modifications de leur habitat et dans leurs interactions, des analyses de sensibilité faisant varier les scénarios climatiques sont indispensables. Si cette question des effets du changement climatique soulève des enjeux théoriques et méthodologiques stimulants, sa transposition opérationnelle semble relativement compliquée en raison de l'incertitude présente à chacune des étapes mais qui est finalement inhérente à toutes les études sur les changements environnementaux futurs (Vignal, 2020).

6.2. Explorer les liens entre connectivité fonctionnelle, degré de protection et pratiques de gestion

Plusieurs études menées ces dernières années à travers le monde ont souligné le faible pourcentage d'aires protégées connectées (cf. 2.1.2). Or, l'efficacité des aires protégées à remplir leur rôle dépend des caractéristiques intrinsèques de chaque zonage (localisation, gestion, etc.) mais aussi de son intégration au sein d'un réseau d'aires protégées connectées entre elles, disposant d'une surface d'habitat suffisante et diversifiée pour être représentatif de la diversité biologique (Figure 6.3).

¹ Par exemple, la disparition d'un insecte pollinisateur peut contribuer à réduire la quantité de certains types d'habitat.

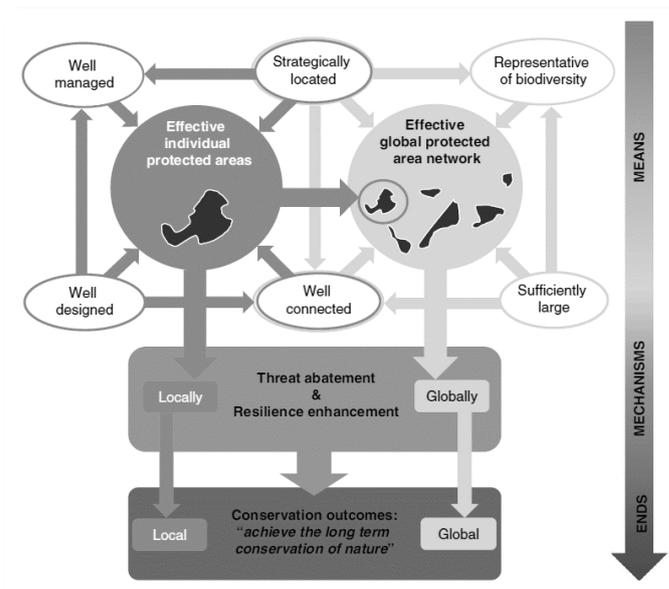


Figure 6.3. Facteurs multiscalaires jouant sur l'efficacité des zones protégées (Rodrigues et Cazalis, 2020)

6.2.1. Connectivité fonctionnelle et réseaux d'aires protégées

Dans la lignée des travaux de Santini *et al.* (2016) et Ward *et al.* (2020), je souhaite interroger **l'adéquation entre les dispositifs de protection et la connectivité fonctionnelle, dans une approche multiscalaire et multi-espèces** : comment mesurer la connectivité fonctionnelle des aires protégées ? Comment améliorer leur mise en connexion et ainsi faciliter les déplacements d'un habitat à un autre pour une diversité d'espèces ? Les différents zonages de protection coïncident-ils spatialement avec les secteurs de haute connectivité fonctionnelle ? Les réflexions autour du changement d'échelle et de ce qu'il implique en termes d'objectifs poursuivis, de sélection de données et d'analyses me paraissent importantes à explorer pour favoriser une conservation de la biodiversité au-delà des limites administratives et sur le long terme. L'approche multi-espèces me semble également essentielle pour favoriser la viabilité à long terme d'une diversité d'espèces aux exigences écologiques variées.

Une étude récente sur les espèces d'oiseaux de zones humides (Donaldson *et al.*, 2021) a ainsi montré que s'il valait mieux favoriser la taille et la qualité d'habitat pour la conservation d'une espèce en particulier, il était plus efficace de maximiser la connectivité d'un réseau d'aires protégées pour la conservation de plusieurs espèces. Les hypothèses à vérifier seraient que **1) les aires protégées, quelle que soit l'échelle considérée et le milieu concerné, ne sont actuellement pas ou peu connectées fonctionnellement ; 2) indépendamment de leur statut et de l'intensité de la protection, elles peuvent néanmoins correspondre à des secteurs de haute connectivité mais liée essentiellement à la disponibilité d'habitat et pour un groupe d'espèces en particulier.**

Deux protocoles d'analyses pourraient être envisagés pour explorer ces hypothèses. Dans le premier cas, il s'agirait de considérer les aires protégées comme des taches d'habitat, soit dans leur intégralité (indépendamment du type de milieu) pour une première approche générique, soit en décomposant par grand type de milieu pour analyser la connectivité fonctionnelle de chaque milieu. Les liens entre ces taches d'habitat seraient calculés en distance-coût en tenant compte du degré de perméabilité de la matrice paysagère entre les aires protégées. Les valeurs de résistance pourraient être établies de manière générique (par exemple un gradient en fonction de l'artificialisation des sols) ou spécifique en lien avec le milieu et les groupes d'espèces étudiés. Cette analyse de la connectivité

fonctionnelle des réseaux d'aires protégées permettrait d'aller au-delà des études portant sur la connectivité structurelle en tenant compte des éventuelles barrières au déplacement des espèces. Dans le second cas, il s'agirait de modéliser les réseaux écologiques de manière relativement classique à partir d'une carte d'occupation du sol ou de modèles prédictifs de qualité d'habitat, puis de comparer spatialement les valeurs de connectivité aux différentes aires protégées. Dans les deux cas, des réflexions en amont sont nécessaires sur la sélection des dispositifs de protection à prendre en compte et leur description en termes de pratiques de gestion et d'intensité de protection.

En fonction de la disponibilité des données d'observations, des prolongements peuvent être envisagés sur les liens potentiels entre niveau de protection et diversité biologique, permettant de questionner l'efficacité des aires protégées dans la conservation de la biodiversité. En parallèle, il serait également intéressant d'analyser plus finement les pratiques de gestion au sein de chaque type d'aires protégées, notamment sur les enjeux de connectivité. Pour répondre en partie à ces questionnements, nous avons au sein du collectif Graphab formalisé en 2019 un projet baptisé ORIOLUS (*Ornithological Responses and Influence Of Land Use and Separation*) sur la connectivité des aires protégées et son influence sur la diversité des communautés d'oiseaux communs en France métropolitaine¹.

6.2.2. Des communautés d'espèces aux pratiques de gestion

Le projet ORIOLUS s'inscrit dans un contexte de déclin des populations de certaines espèces d'oiseaux (forestiers, spécialistes, sédentaires ou long-migrateurs) à l'échelle de la France et de l'Europe (Gregory *et al.*, 2007). Ce déclin conduit à une extinction locale de certaines espèces mais également à une homogénéisation biotique des communautés d'oiseaux communs, les espèces spécialistes étant remplacées par des espèces généralistes (Devictor *et al.*, 2008; Godet *et al.*, 2015). L'influence des pratiques agricoles et de la modification du paysage qu'elles induisent sur les communautés d'espèces de différents taxons est bien documentée (Devictor *et al.*, 2007; Jeliaskov *et al.*, 2016). L'influence de la connectivité sur les différences de composition spécifique des communautés d'espèces a également fait l'objet de travaux (Hendrickx *et al.*, 2009) mais rares sont ceux qui concernent les communautés d'oiseaux². Or, la dispersion de ces espèces est susceptible de déterminer une large part des différences de composition entre les assemblages d'espèces (Johst *et al.*, 2011). Récemment, plusieurs études (Loiseau *et al.*, 2021; Princé *et al.*, 2021) ont analysé l'efficacité des zonages de protection (réserves naturelles, Natura 2000, etc.) sur la conservation de la biodiversité, mais sans aborder la connectivité.

Le volet 1 d'ORIOLUS vise à étudier, à l'échelle de la France métropolitaine ou de régions, les liens qui existent entre la diversité des assemblages d'oiseaux communs et la connectivité fonctionnelle. Nous nous intéressons à certaines guildes d'oiseaux communs, suivies à large échelle et suffisamment spécialistes pour que leur habitat soit caractérisable et pour qu'elles soient susceptibles d'être influencées par la connectivité : La connectivité de leurs habitats explique-t-elle les patrons de répartition des espèces, ainsi que les différentes composantes³ de la diversité spécifique des communautés ? L'évolution temporelle de la connectivité est-elle un des facteurs du déclin des populations d'oiseaux communs ?

Le volet 2 d'ORIOLUS, dans lequel je suis le plus investie, vise à étudier l'adéquation entre les dispositifs d'aires protégées et la conservation de la quantité et de la connectivité des habitats.

¹ N'ayant pour l'instant pas cherché de financement spécifique, nous contribuons au projet de manière discontinue en fonction des opportunités. Dans les mois à venir, je pourrai m'investir plus largement sur ce projet et sur la recherche de financement dédié.

² Voir néanmoins Endenburg *et al.* (2019) et Lindenmayer *et al.* (2020) au Canada et en Australie.

³ Richesse spécifique au sein d'une communauté locale (diversité alpha) ; différences de composition spécifique entre les communautés locales (diversité beta) ; richesse spécifique à large échelle (diversité gamma)

- L'intensité dans le degré de protection d'une aire protégée coïncide-t-elle avec le niveau de connectivité fonctionnelle ; autrement dit, les dispositifs de forte protection correspondent-ils à des secteurs de haute connectivité en raison de leur fonction d'habitat et/ou de corridor ?
- La superposition spatiale de différents statuts de protection coïncide-t-elle avec un niveau élevé de connectivité ?
- Les enjeux de connectivité sont-ils pris en compte et si oui, de quelles manières, dans la mise en place et la gestion des aires protégées ?

Les séminaires de 2019 et 2020 ont permis de défricher le sujet et de sélectionner différents statuts d'aires protégées en les hiérarchisant en fonction du niveau de protection. Ils ont également permis d'élaborer un protocole d'analyse pour comparer spatialement et statistiquement les valeurs de connectivité et la présence sur un même lieu d'un ou plusieurs statuts de protection. Nous avons choisi d'analyser la connectivité fonctionnelle pour des groupes d'espèces forestières et des groupes d'espèces de milieux ouverts, aux capacités de dispersion variées. Les premiers résultats¹ semblent montrer que les secteurs concernés par plusieurs dispositifs de protection sont ceux qui ont les plus fortes valeurs de connectivité, toutes espèces confondues. L'analyse détaillée de chaque type d'aires protégées au regard des valeurs de connectivité ne semble en revanche pas montrer une tendance nette pour l'un d'entre eux. Une enquête nationale a également été réalisée auprès des gestionnaires d'aires protégées en vue de caractériser les relations entre les aires protégées, en particulier autour des enjeux de connectivité. L'enquête a recueilli 135 réponses qui font actuellement l'objet d'analyse.

En complément de ces questions de recherche qui sont amenées à être davantage explorées dans les mois à venir, il serait intéressant de mener une analyse historique des documents de gestion des aires protégées. En prenant deux périodes pré- et post-TVB (autour de 2010, puis autour de 2020), l'analyse textuelle de leurs contenus permettrait d'analyser l'évolution des objectifs de gestion, notamment en ce qui concerne les réseaux écologiques et la connectivité. Il s'agirait ainsi de voir **à quelle période émergent les enjeux de connectivité dans les plans de gestion, de quelle manière sont-ils évoqués et à quels autres enjeux sont-ils le plus souvent associés ou éventuellement mis en concurrence**. Les résultats permettraient de mieux comprendre les facteurs qui jouent sur les processus décisionnels et comment les enjeux de connectivité s'intercalent avec les considérations politiques, sociales ou économiques, dans la lignée des travaux de Chassé *et al.* (2021) sur la création des réserves naturelles et Bigard *et al.* (2017) sur la mise en œuvre des évaluations environnementales. Des collaborations pourraient être envisagées avec des collègues travaillant déjà à partir de la textométrie (J. Clavel, A. Sourdril du Ladyss sur la perception de la biodiversité ; T. Buhler de Théma sur les politiques urbaines).

6.3. Concevoir des réseaux écologiques plus intégratifs

6.3.1. Connectivité nocturne : perspectives sur la trame noire

L'éclairage artificiel nocturne, source de fragmentation paysagère

La pollution lumineuse est devenue un sujet de préoccupation majeure qui croise des enjeux de biodiversité, de transition énergétique et d'acceptabilité sociale (Challéat *et al.*, 2021). Ses effets sur la santé des organismes vivants (humains et non humains) et le fonctionnement des écosystèmes sont de plus en plus documentés dans la littérature scientifique (Davies et Smyth, 2018). Outre la

¹ Issus du mémoire de Master 1 d'Adam Jirsa dirigé par Y. Sahraoui au printemps 2021.

modification des rythmes biologiques et la perturbation des relations proies-prédateurs, l'éclairage artificiel nocturne entraîne une régression du domaine vital des espèces nocturnes et constitue une barrière parfois infranchissable pour leurs déplacements (Gaston *et al.*, 2014). Or, les dispositifs fondés sur les réseaux écologiques sont encore majoritairement – voire exclusivement – pensés pour un paysage diurne, occultant complètement les conséquences de l'éclairage artificiel sur la qualité et la perméabilité du paysage nocturne. Cela tend à remettre en cause l'efficacité de ces dispositifs, dans la mesure où plus de 64 % des invertébrés et 30 % des vertébrés à travers le monde sont des espèces nocturnes (Hölker *et al.*, 2010).

Le dernier atlas mondial de la pollution lumineuse (Falchi *et al.*, 2016) estime que près de 88 % des terres émergées en Europe et près de 50 % aux États-Unis sont concernées par la pollution lumineuse. Les surfaces affectées progressent de 3 à 6 % par an depuis la seconde moitié du XX^e siècle dans la plupart des régions du monde et la luminosité des zones éclairées augmente de 2 % par an (Kyba *et al.*, 2017). Si les aires protégées semblent globalement moins touchées, leur périphérie immédiate (0-25 km) est fortement affectée avec des niveaux d'éclairage supérieurs à la moyenne (Guetté *et al.*, 2018). Cet éclairage intense contribue à fragmenter davantage les paysages nocturnes en isolant les aires protégées des autres espaces d'obscurité. En outre, sous l'effet de la diffusion de la lumière, le halo lumineux réduit l'intensité de l'obscurité au cœur même des aires protégées pourtant non soumis à un éclairage direct.

La réduction de la pollution lumineuse est donc devenue un enjeu majeur pour le maintien de la connectivité fonctionnelle et la conservation de la biodiversité. On assiste déjà dans certaines villes à une évolution des pratiques en termes d'éclairage public avec le remplacement des luminaires boules au profit de la technologie LED et l'ajustement de l'intensité lumineuse. Une enquête menée auprès des habitants de la Métropole Européenne de Lille (Franchomme *et al.*, 2019) montre que 83 % des riverains seraient globalement favorables à une modification de l'éclairage public dans leur rue pour réduire les perturbations sur la biodiversité. Néanmoins, le remplacement des lampadaires existants par des solutions techniques plus adaptées est davantage acceptée (72 %), que la réduction de l'éclairage (31 %) ou son extinction complète (25 %) en raison du sentiment d'insécurité engendré.

Depuis le Grenelle de l'environnement et la mise en place de la TVB, des réflexions ont été lancées sur la définition d'une trame « noire » pour tenir compte de l'éclairage artificiel nocturne dans la caractérisation des réservoirs de biodiversité et des corridors (Sordello, 2017a). Jusqu'à présent, les études se sont focalisées sur l'impact de la pollution lumineuse sur la présence et les mouvements des espèces, essentiellement les chiroptères (Laforge *et al.*, 2019), sur les dispositifs de réduction de l'éclairage nocturne et leur acceptabilité sociale auprès des habitants (Franchomme *et al.*, 2019). L'intégration de cette source de fragmentation paysagère dans l'analyse des réseaux écologiques n'a pas encore été explorée, excepté de manière visuelle en comparant la localisation des habitats et des corridors avec celle de l'éclairage nocturne (Challéat *et al.*, 2021).

Modéliser la trame noire par les graphes paysagers

Dans les années à venir, je souhaite engager des réflexions sur la construction d'une démarche méthodologique pour intégrer la pollution lumineuse dans l'analyse de la connectivité fonctionnelle. Cette recherche pourrait être intégrée aux pistes précédentes autour du changement global (6.1) et de la connectivité des aires protégées (6.2) à travers une approche multiscale. La définition et la mesure de la pollution lumineuse, ainsi que les données à mobiliser, varient en fonction de l'échelle spatiale considérée. À large échelle, les capteurs VIIRS (*Visible Infrared Imaging Radiometer Suite*) des satellites météorologiques fournissent des images à 740 m de résolution utilisées depuis 2011 pour cartographier la luminance énergétique (radiance). À une échelle plus fine, les données géolocalisées des sources de lumière artificielle sont utilisées pour modéliser la lumière ambiante. Elles concernent principalement l'éclairage public le long des routes, les données sur l'éclairage privé (enseignes et publicités lumineuses, sites industriels, terrains de sport, etc.) étant encore lacunaires. Certaines études intègrent également les spécificités techniques de chaque lampadaire (type

d'ampoules, puissance, orientation) couplées à un modèle d'élévation pour construire une carte à haute résolution de l'éclairement au sol (Bennie *et al.*, 2014).

Quelle que soit l'échelle spatiale considérée, l'éclairage artificiel nocturne pourrait être intégré à la fois dans la définition des taches d'habitat et dans la caractérisation de la perméabilité de la matrice paysagère. Dans le premier cas, le niveau d'intensité lumineuse peut conduire à exclure certains habitats trop affectés par la pollution lumineuse et/ou à attribuer une valeur de qualité à chaque tache. Dans le second cas, l'intensité lumineuse serait considérée comme un facteur réduisant la capacité des espèces à se déplacer à travers le paysage. Un coefficient multiplicateur pourrait être appliqué aux valeurs de résistance attribuées aux différentes catégories d'occupation du sol afin d'augmenter le coût des pixels en fonction de leur intensité lumineuse¹. Une modélisation des réseaux écologiques intégrant l'éclairage artificiel permettrait d'analyser la connectivité fonctionnelle pour les espèces nocturnes et de pointer les secteurs de rupture de connectivité où des actions pourraient être engagées pour réduire – voire supprimer – l'éclairage la nuit (Figure 6.4).

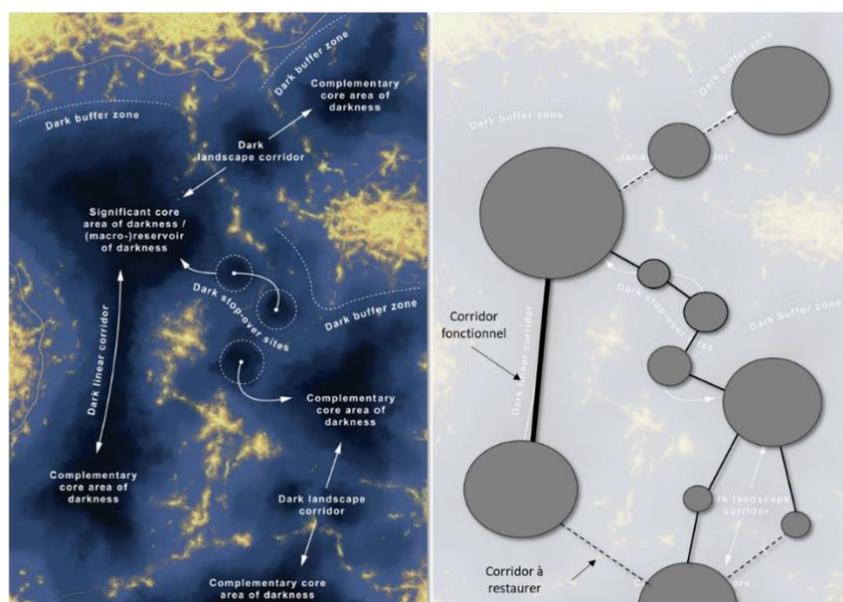


Figure 6.4. Analyse visuelle des éléments constitutifs d'un réseau écologique nocturne (gauche, tiré de Challéat *et al.*, 2021) et modélisation par la théorie des graphes (droite)

Une collaboration avec l'équipe de recherche ayant mené le projet Tramenoire dans les Hauts-de-France pourrait être engagée² pour confronter les secteurs de rupture de connectivité identifiés par les modèles, les mesures de réduction de l'éclairage mises en œuvre par les collectivités et le niveau d'acceptabilité sociale de ces mesures. Dans le cadre de ce projet, des inventaires avaient été réalisés sur les chiroptères et l'influence de la pollution lumineuse sur leur distribution spatiale et leur niveau d'activité avait été analysée. En partant de ces observations et en les complétant avec les données de la base Vigie-Chiro, il s'agirait de **vérifier si la connectivité des réseaux écologiques nocturnes (et pas seulement la pollution lumineuse locale) a une influence sur la présence des espèces dans les taches d'habitat et sur leur déplacement le long des corridors**. La localisation des zones de rupture de connectivité pourrait être comparée aux résultats des enquêtes menées auprès des collectivités et des riverains afin d'étudier la manière dont

¹ Un principe similaire avait été appliqué dans Mimet *et al.* (2016) pour tenir compte de l'intensité de la pente dans le calcul des chemins de moindre-coût.

² Et de manière plus large avec le réseau RENOIR (Ressources environnementales nocturnes & territoires).

les mesures de réduction ou d’extinction de l’éclairage pourrait être mises en place et intégrées dans les documents de planification.

En collaboration avec les collègues du MNHN spécialisés sur les chiroptères, des expérimentations pourraient être menées dans les zones de rupture de connectivité avec un fort potentiel d’amélioration. Un suivi de l’activité des chiroptères avant et après la mise en place des mesures de réduction et d’extinction de l’éclairage permettrait d’évaluer leur efficacité. Dans la perspective d’améliorer l’acceptabilité sociale de ces mesures, une démarche participative autour de la construction de scénarios, sous la forme par exemple de jeux sérieux¹, pourrait être engagée avec les différents acteurs concernés (élus, habitants, associations, etc.). Elle serait l’occasion d’expliquer le comportement des modèles ainsi que les résultats obtenus en fonction des paramètres sélectionnés, améliorant ainsi leur compréhension de la modélisation spatiale et leur connaissance des enjeux écologiques autour de la trame noire, encore peu connue par les non-experts (Franchomme *et al.*, 2019).

6.3.2. Connectivité des réseaux multi-habitats : perspectives sur la trame turquoise

Dans la plupart des dispositifs fondés sur le concept de réseau écologique, les sous-trames sont analysées séparément pour identifier les habitats et les corridors importants ainsi que les obstacles qui fragilisent ou rompent des connexions, mais l’analyse croisée de l’ensemble des sous-trames est encore peu développée. Or, les processus biologiques et les déplacements qu’ils occasionnent chez les individus débordent souvent de l’emprise stricte d’habitats particuliers. Les espèces utilisant différents types d’habitat au cours de leur cycle de vie (par exemple amphibiens en reproduction dans des mares, en hivernage dans les haies, bois ou forêts ; chauves-souris s’abreuvant au-dessus de plan d’eau, se nourrissant au-dessus de boisements) sont ainsi particulièrement sensibles à l’agencement spatial de ces différents types d’habitats et à leurs disponibilités. L’enjeu à la fois scientifique et opérationnel est donc d’élaborer de nouveaux dispositifs plus englobants, en particulier pour les milieux d’interface.

La **trame turquoise**, concept défini par l’Agence de l’eau Rhône-Méditerranée-Corse comme « espace fonctionnel nécessaire à la bonne expression de la biodiversité aquatique et humide »² en est un exemple très récent. Elle se compose de milieux secs et humides de forme surfacique, linéaire ou ponctuelle (zones humides, cours d’eau, mares, pelouses, prairies, forêts, haies, etc.). En englobant la trame bleue et la partie de la trame verte en interaction fonctionnelle forte avec la trame bleue, elle est stratégique pour la conservation des espèces liées à la fois aux milieux aquatiques et aux milieux humides ou forestiers, comme les amphibiens, les odonates ou certains chiroptères. En raison de son caractère récent, son fonctionnement et sa connectivité reste peu connue et les gestionnaires manquent d’outils et de méthodes pour identifier et analyser cette trame composite.

Dans la continuité de TRAMARE, un projet dédié à la trame turquoise est en cours d’élaboration avec la SNPN et le Syndicat mixte pour l’aménagement et l’entretien de la rivière Juine (Essonne). Il vise à développer et tester un nouveau protocole méthodologique pour modéliser les réseaux multi-habitats et analyser leur connectivité dans une approche intégrée et multi-espèces. Alors que l’approche classique consiste à définir les nœuds du graphe comme un seul type d’habitat et à construire autant de graphe que de type d’habitat, il s’agit ici de **modéliser un réseau multi-habitats dans un seul graphe tout en conservant la distinction entre les types d’habitat** (Figure 6.5). Le réseau multi-habitats contient l’ensemble des nœuds et des liens de chacun des réseaux initiaux (zones humides, mares, forêts, etc.), ainsi que les liens inter-réseaux, c’est-à-dire les

¹ Une collaboration avec les collègues de Géographie-Cités spécialisés dans ces méthodes pourrait être montée dans le cadre du groupe de travail « Modélisation et accompagnement des décisions » du Labex Dynamite.

² https://www.eaurmc.fr/upload/docs/application/pdf/2019-10/aeaap_biodiversite_2020_191022_v3.pdf

liens reliant des nœuds appartenant à différents réseaux (pointillé sur la Figure 6.5). Ce modèle s'appuie sur le concept de réseau multicouche (*multilayer network*) développé par Pilosof *et al.* (2017) et repris récemment dans Dale et Fortin (2021).

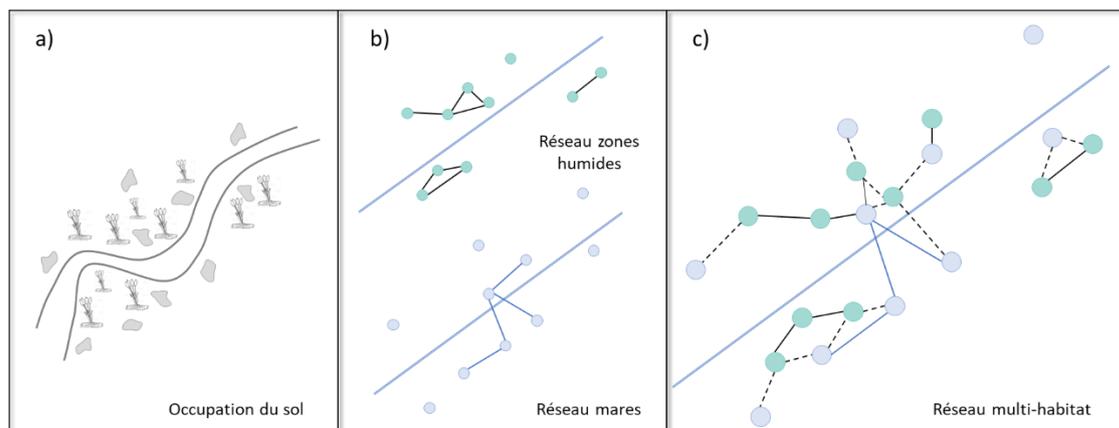


Figure 6.5. Principe de modélisation d'un réseau écologique multi-habitats dédié à l'analyse de la connectivité de la trame turquoise

Le réseau multi-habitats permettrait d'analyser la connectivité de la trame turquoise de manière intégrée, mais aussi la connectivité de certains habitats de manière séparée mais non cloisonnée, c'est-à-dire en tenant compte des interactions spatiales fonctionnelles entre les milieux. L'hypothèse que nous chercherons à vérifier est qu'**une approche par réseau multi-habitats est plus pertinente que celle via plusieurs réseaux mono-habitat pour étudier les relations entre connectivité et biodiversité dans ces milieux d'interface**. On peut par exemple imaginer qu'une mare isolée géographiquement des autres mares mais à proximité d'un réseau dense de zones humides ou d'une forêt sera moins isolée fonctionnellement et accueillera alors une biodiversité plus riche, qu'un micro-réseau de quelques mares regroupées dans un paysage uniforme. Pour vérifier cette hypothèse, les valeurs de connectivité des habitats modélisés selon les deux approches seront confrontées aux données d'inventaires de la base Cettia-IdF complétées par de nouveaux inventaires réalisés avec les partenaires. Les espèces ciblées sont les espèces déterminantes TVB d'Ile-de-France inféodées à la trame turquoise comme la couleuvre à collier ou le campagnol amphibie, mais aussi celles inféodées à une partie seulement de la trame comme le conocéphale des roseaux pour les zones humides ou le leucorrhine à large queue pour les plans d'eau.

Contrairement aux approches classiques sur la connectivité multi-espèces (Meurant *et al.*, 2018) qui s'appuient sur une agrégation des résultats, le graphe multi-habitats offre plusieurs lectures à partir d'un même modèle et permet d'élaborer des préconisations de gestion *a priori* plus pertinentes dans une perspective intégrée de conservation multi-espèces.

Chapitre 7 – VÉGÉTALISATION DES VILLES ET CONNECTIVITÉ INTRA-URBAINE

The great castle of Highgarden [...] sits atop a verdant hill overlooking the broad and tranquil waters of the Mander. Seen from afar, the castle "looks so much a part of the land one could think that it had grown there, rather than being built". [...] Within the castle walls, greenery abounds, and the keeps are surrounded by gardens, arbors, pools, fountains, courtyards, and man-made waterfalls. Ivy covers the older buildings, and grapes and climbing roses snake up the sides of statuary, walls, and towers. Flowers bloom everywhere.

George R.R. Martin, 2014

Face à l'intensification du changement climatique et à la multiplication des épisodes de canicules et de pollution, de nombreuses initiatives se développent à travers le monde pour « verdir » les villes et les rendre plus résilientes (Bowler *et al.*, 2010). En plus de contribuer à réduire l'effet d'îlot de chaleur urbain et le ruissellement, ces dispositifs sont également pensés pour répondre aux inégalités socio-spatiales en matière d'accès à la nature, dont la pandémie et les mesures de confinement ont révélé leurs effets délétères sur le bien-être et la santé des citoyens.

Peu de réflexions sont néanmoins menées sur la contribution potentielle de ces nouveaux espaces végétalisés à la biodiversité urbaine, ni à leur intégration au sein des réseaux écologiques. Or, de nombreuses études (Beninde *et al.*, 2015; Francis et Lorimer, 2011; LaPoint *et al.*, 2015; Madre *et al.*, 2014) mettent en avant l'intérêt de créer des micro-taches d'habitats et des corridors pour faciliter l'installation et le déplacement d'espèces diversifiées dans les milieux urbains denses. Nous partons donc du postulat que même si les actions de végétalisation en ville sont pensées initialement pour des enjeux sociaux et sanitaires, des réflexions sur l'emplacement des sites au sein des réseaux écologiques et leur contribution à la biodiversité urbaine pourraient y être associées. Nous faisons l'hypothèse que **ces nouveaux espaces végétalisés accueillent une faune et une flore spontanée diversifiée et contribuent à la connectivité en fournissant des habitats-relais entre des espaces verts plus grands et plus éloignés**. La contribution potentielle de ces nouveaux espaces à la connectivité fonctionnelle pourrait *in fine* constituer un critère à mobiliser pour identifier les parcelles à désartificialiser et végétaliser, en complément des critères fonciers ou techniques. Cette approche intégratrice permettrait de proposer des actions de végétalisation bénéficiant à la fois au bien-être des citoyens et au maintien d'une biodiversité urbaine.

7.1. L'objectif « zéro artificialisation nette »

7.1.1. Artificialisation des sols et impacts sur la biodiversité

L'urbanisation et l'étalement urbain sont reconnus comme des facteurs d'imperméabilisation des sols et de perte de biodiversité. Plus récemment, c'est le phénomène d'artificialisation des sols qui a été mis sur le devant de la scène dans les débats publics et les discours politiques (Béchet *et al.*, 2017). En France, selon les méthodes d'évaluation¹, l'artificialisation des sols est estimée entre 16 000 (CORINE Land Cover) et 60 000 hectares (Teruti-Lucas) en moyenne chaque année depuis 2006, dont les deux tiers se font au détriment des terres agricoles. Seuls 17 % des sols artificialisés sont bâtis et 47 % sont simplement revêtus ou stabilisés (réseaux de transport, parkings, etc.). Le tiers restant correspond à des sols non imperméabilisés, nus ou avec végétation, de nature variée (jardins d'agrément ou potager, terrains de sport, chantiers, carrières, décharges).

L'artificialisation des sols reste un processus aux contours encore mal définis qui recouvre des périmètres variables selon les sources. Le ministère de la transition écologique propose une définition resserrée sur l'imperméabilisation, ce qui restreint l'artificialisation à l'étalement urbain². Eurostat propose une définition élargie où les sols artificialisés renvoient à tout ce qui n'est pas naturel, agricole ou forestier. Ils regroupent ainsi les zones urbanisées (résidentielles, industrielles ou commerciales) mais aussi les mines et décharges, les espaces verts urbains et les équipements sportifs. En l'absence de définition juridique, le terme artificialisation est parfois confondu avec celui d'urbanisation ou d'imperméabilisation, sans que ces trois termes soient synonymes. Alors que l'urbanisation est une des causes de l'artificialisation, l'imperméabilisation des sols est une conséquence possible – mais pas systématique – de l'artificialisation. Des surfaces non imperméables peuvent exister dans les zones artificialisées (espaces verts urbains par exemple) et inversement, certaines zones considérées comme « non artificialisées » peuvent avoir des surfaces imperméables. C'est notamment le cas des parcelles d'agriculture intensive où l'homogénéisation des cultures, le passage répété des engins agricoles qui compacte le sol et le recours aux intrants chimiques entraînent une imperméabilisation des sols, certes moindre que dans le cas de surfaces construites ou revêtues, mais suffisante pour avoir des impacts sur l'infiltration, le ruissellement de l'eau et la richesse du sol. La conversion de milieux naturels (forêts, zones humides) en agriculture intensive pourrait ainsi être considérée comme une forme d'artificialisation, au même titre que la transformation de milieux naturels en espaces verts urbains.

Les impacts environnementaux de l'artificialisation sont multiples et touchent le sol, l'atmosphère (îlot de chaleur urbain), l'eau (ruissellement) et la biosphère. Leur intensité dépend principalement de la distinction entre surfaces imperméabilisées (bâties ou revêtues) et non imperméabilisées et dans le second cas, de la présence ou non de végétation. Les impacts (faible capacité d'infiltration et de rétention en eau, concentrations élevées en métaux lourds et pesticides) sont d'autant plus négatifs que le taux d'imperméabilisation est élevé. L'artificialisation se caractérise par un appauvrissement des qualités physico-chimiques des sols, même si la comparaison avec un état de référence d'un sol dit « naturel » est toujours complexe à déterminer.

Sur le plan de la biodiversité, les sols construits ou revêtus sont les plus pauvres en activité biologique et richesse spécifique, bien que ce constat soit plus nuancé pour les sols urbains anciens (Béchet *et al.*, 2017). À l'inverse, les sols les moins artificialisés, comme ceux des espaces verts urbains, peuvent accueillir une biodiversité parfois plus abondante que dans les sols agricoles en

¹ L'amplitude des chiffres s'explique par des méthodes d'évaluation et des sources de données différentes (Chéry *et al.*, 2014). Un exemple parmi d'autres : alors que CORINE Land Cover s'appuie sur la télédétection et l'identification d'unités homogènes dont la taille minimale est de 25 ha, Teruti-Lucas repose sur des enquêtes de terrain où l'occupation du sol est décrite au sein d'un maillage régulier de points d'observation d'un rayon de 3m.

² <https://www.ecologie.gouv.fr/artificialisation-des-sols>

raison de la diversité d'habitat procuré ou de l'introduction d'espèces exotiques. À l'échelle d'un quartier ou d'une ville, c'est surtout l'organisation spatiale et la diversité des degrés d'artificialisation qui influencent l'intensité des impacts. Un paysage fortement dominé par des sols très artificialisés tend à sélectionner les espèces généralistes au détriment des espèces spécialistes. En revanche, la présence d'îlots de végétation en milieu urbain dense, s'ils sont suffisamment nombreux et bien connectés, par exemple par des alignements d'arbres, permet de réduire les impacts négatifs de l'artificialisation (Beninde *et al.*, 2015).

Pour tenter de limiter l'artificialisation croissante des sols, le gouvernement français a présenté dans son Plan Biodiversité de 2018 un objectif de « zéro artificialisation nette » (ZAN) dont l'horizon a été fixé à 2050 dans le projet de loi Climat et Résilience¹. Cet objectif passe prioritairement par une limitation de l'accroissement des surfaces artificialisées, notamment routes, parkings, zones commerciales et entrepôts logistiques qui représentent actuellement près des trois quarts des surfaces imperméabilisées. Une densification de l'habitat serait également nécessaire mais impliquerait une modification des règlementations d'urbanisme. En parallèle de ces mesures indispensables pour freiner l'artificialisation des sols, des opérations de désartificialisation des sols sont également suggérées. Les collectivités sont ainsi encouragées à identifier dans leurs documents d'urbanisme « des zones préférentielles pour la renaturation, par la transformation de sols artificialisés en sols non artificialisés » (Article 49 *bis* B).

7.1.2. Désimperméabiliser et végétaliser, où ? comment ?

Les actions pour « verdier » les villes et les rendre plus résilientes face au changement climatique sont nombreuses et variées : des initiatives habitantes avec l'appui des municipalités, la création de murs et toitures végétalisées par les architectes urbanistes, la création de micro « forêts » urbaines sur des parcelles vacantes souvent en bordure des grands axes routiers, et plus récemment des initiatives ponctuelles pour désimperméabiliser les sols et les végétaliser (Figure 7.1). Ces dernières reposent sur le postulat que certains espaces aujourd'hui confinés sous le béton ou l'asphalte sont techniquement en mesure de faire l'objet d'un retour à la pleine terre.

Ces initiatives sont qualifiées de « renaturation », expression mal définie fréquemment utilisée par les gestionnaires (Germaine, 2020) et qui s'inscrit dans les démarches de restauration et de réhabilitation écologique. Comme elles, la renaturation vise en théorie à rétablir un état « naturel » dans des milieux considérés comme dégradés ou artificialisés afin de retrouver une certaine fonctionnalité écologique (Jacob Rousseau, 2020). Alors que la restauration écologique soulève d'importants débats sur l'état « originel » qui constituerait un état de référence à retrouver, la renaturation en ville semble plus détachée de ces questions. Dans un milieu urbain dense, raisonner sur un état de référence passé n'a que peu de sens, les objectifs à atteindre sont donc généralement moins ambitieux. Il s'agit essentiellement d'améliorer la potentialité écologique des sites en les désartificialisant, les dépolluant et les végétalisant, tout en étant conscient qu'ils ne pourront constituer des habitats optimaux pour les espèces compte tenu de l'environnement défavorable à proximité.

¹ <https://www.senat.fr/leg/pjl20-551.html>

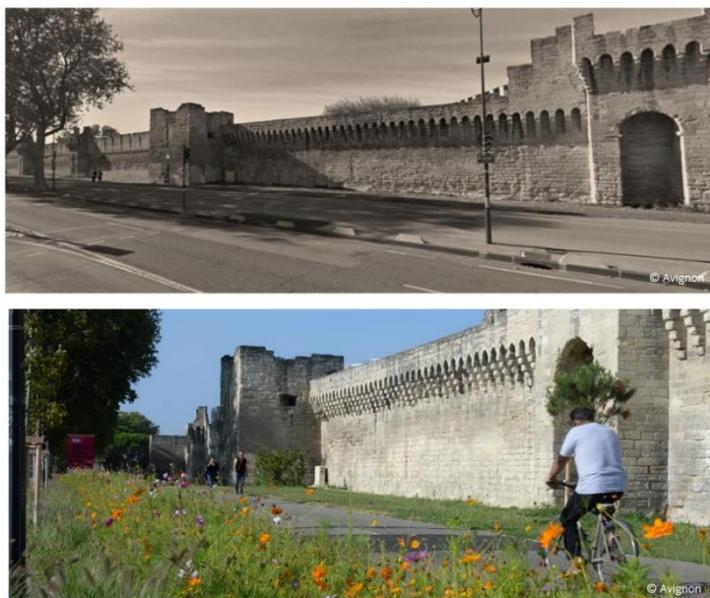


Figure 7.1. Exemple de désartificialisation et végétalisation à Avignon (source : www.institutparisregion.fr)

Entre 2010 et 2019, la ville d'Avignon a entrepris d'importants travaux pour désimperméabiliser et végétaliser les abords extérieurs des remparts (4,6 km de linéaire, 25 000 m²) revêtus de bitume et utilisés comme parkings (photo haut). Les revêtements ont été retirés et une strate de plantes vivaces herbacées fleuries a été plantée (photo bas). Cette opération a permis de réduire les températures locales mais l'effet sur la biodiversité doit encore être évalué par des inventaires *in situ*.

La renaturation suppose un retour à la pleine terre, autrement dit à des sols vivants, en continuité avec les sous-couches géologiques du sol. Néanmoins, l'encombrement du sous-sol¹ occasionne des contraintes parfois insurmontables pour une renaturation fonctionnelle. En outre, le bénéfice écologique global peut être discutable si la terre apportée provient de parcelles agricoles fertiles, ce qui est généralement le cas (Denhez, 2020). Des initiatives commencent d'ailleurs à émerger pour créer des technosols à partir de substrats de récupération (terres excavées du chantier, mélanges de récupération et de concassage, compost, etc.) afin de réduire l'empreinte écologique de ces opérations (Yilmaz *et al.*, 2018).

Si les bénéfices écologiques liés à la végétalisation en ville restent encore mal connus, les étapes préalables de désimperméabilisation et de dépollution des sols sont considérées comme des actions « sans regret », au sens où même si le résultat n'atteint pas complètement l'objectif visé, le bénéfice écologique sera dans tous les cas supérieur à ce qui existait précédemment. Les questions de l'apport extérieur de terre et du choix des espèces végétales sont plus sensibles et méritent davantage d'investigation sur la balance des gains et pertes écologiques à une échelle plus large que celle de la ville *stricto sensu*. De la même façon, l'effet bénéfique et durable de ces opérations sur la biodiversité doit encore être évalué par des suivis sur le long terme. En raison de la complexité et du coût de sa mise en œuvre, la désartificialisation ne peut être qu'une mesure ponctuelle et ne doit pas occulter la nécessaire priorité à la conservation des espaces existants de pleine terre.

En région Ile-de-France et en particulier dans la petite couronne, les surfaces potentiellement concernées par une désartificialisation sont difficiles à quantifier en raison de la complexité technique pour les désimperméabiliser, le niveau de dégradation du sol ou encore le niveau de pollution. Elles correspondent généralement à des surfaces revêtues non bâties (parkings, places, cours d'école, délaissés routiers, berges minéralisées, équipements sportifs) mais aussi à des surfaces bâties n'ayant plus d'utilité (Figure 7.2, gauche). En revanche, les carrières et décharges qui doivent de toute façon être légalement remises en état, ainsi que les friches avec une reconquête spontanée de la végétation (Figure 7.2, droite) qui abrite souvent une riche biodiversité, n'entrent pas dans les surfaces ciblées.

¹ occupé par un réseau très dense de transport avec parfois la présence d'éléments dangereux comme des obus de la Seconde Guerre Mondiale en Seine-Saint-Denis.



Figure 7.2. Une friche imperméabilisée intéressante à « renaturer » (gauche) et inversement une friche à caractère naturel à préserver (droite) (www.institutparisregion.fr)

Si la place de la nature en ville fait depuis plusieurs années l'objet de travaux scientifiques tant d'un point de vue écologique (biodiversité, îlot de chaleur urbain, etc.) que social (bien-être, acceptation, etc.), les initiatives récentes de désartificialisation et de végétalisation sont moins documentées. Des études théoriques et empiriques sont en cours sur la quantification des surfaces potentiellement concernées, la faisabilité technique et financière de ces opérations ou encore le choix des essences végétales à planter¹. De manière complémentaire à ces sujets, je souhaite explorer ces initiatives du point de vue de leur intégration dans les continuités écologiques : ces espaces végétalisés participent-ils à la connectivité fonctionnelle du paysage ? Ce critère a-t-il été pris en compte dans le choix des espaces à désartificialiser et végétaliser ? Comment mobiliser la théorie des graphes pour cibler les zones à fort enjeu de renaturation ?

7.2. Premiers travaux sur la végétalisation et la connectivité urbaines

7.2.1. Contribution des cours d'école à la connectivité

Dans le cadre d'une collaboration avec la Mairie de Paris, le Master interdisciplinaire (géographie/écologie) *Espace et milieux : territoires écologiques* est impliqué dans le projet « cours OASIS » lancé en 2018 par la ville de Paris. Le projet consiste à désimpermeabiliser et végétaliser l'ensemble des cours d'établissements scolaires (70 ha) à l'horizon 2040 pour réduire le phénomène d'îlot de chaleur urbain et augmenter la place du végétal en ville². En revanche, le projet n'explore pas l'impact de cette végétalisation sur la biodiversité, ni la contribution potentielle des cours d'école à la connectivité. Le choix des cours d'école à désartificialiser en priorité repose essentiellement sur le critère de vétusté du revêtement, sans réflexion sur les connexions potentielles qui pourraient être créées avec la végétation autour de l'école.

Nous partons du postulat que la stratégie de végétalisation pourrait également inclure une réflexion sur la contribution des cours d'écoles à la biodiversité en tant qu'habitats intermédiaires facilitant le déplacement des espèces. Le potentiel de ces espaces à être reliés aux continuités écologiques de la ville pourrait constituer un critère à mobiliser dans la hiérarchisation des cours d'école à végétaliser.

¹ Par exemple le projet REGREEN sur les services écosystémiques en ville et les solutions basées sur la nature vise à élaborer une méthodologie pour cartographier et quantifier le gisement de sites « renaturables » en milieu urbain.

² <https://www.paris.fr/pages/les-cours-oasis-7389>

Depuis 2019, les promotions successives du Master 2 réalisent une expertise territoriale dont ils font ensuite une restitution publique auprès des acteurs de la ville de Paris (Figure 7.3). L'expertise est décomposée en trois volets : 1) Analyse de la contribution potentielle des cours d'école à la connectivité fonctionnelle ; 2) Suivi de la diversité des arthropodes au cours du processus de déminéralisation et de végétalisation des cours d'école ; 3) Analyse des perceptions et des représentations des protostomiens (« petites bêtes ») chez les élèves. Ma contribution porte plus particulièrement sur le premier volet, même si les trois sont pensés en interaction.



Figure 7.3. Restitution finale du travail de la promo 2020-2021 du M2 Espace et Milieux : territoires écologiques sur le projet OASIS

En 2019-2020, la promotion d'étudiants du M2 a réalisé une première modélisation des réseaux écologiques à l'échelle de la ville de Paris et sa périphérie proche pour évaluer la contribution potentielle des cours d'école à la connectivité fonctionnelle. En cohérence avec les inventaires biologiques et les enquêtes, les espèces cibles sont les hyménoptères, subdivisés en plusieurs sous-groupes en fonction des modes de déplacement (rampant, volant), des capacités de déplacement et des types d'habitat (herbacé, arbustif, arboré). Une carte d'occupation du sol a été construite en reclassant le Mode d'Occupation du Sol (MOS) de l'Institut Paris Région¹ en fonction des préférences paysagères des espèces et en y ajoutant les strates herbacées, arbustives et arborées issues des données sur la hauteur de végétation² de l'Atelier parisien d'urbanisme (Apur).

Les cours des établissements scolaires ont été classées (Figure 7.4) en fonction de leur capacité d'accueil actuelle pour les hyménoptères (dégradé de couleur) et leur contribution potentielle à la connectivité si elles étaient végétalisées (taille du cercle). Quelques écoles, localisées à des endroits clés dans les réseaux écologiques, procureraient en théorie de forts gains de connectivité si leurs cours étaient végétalisées.

¹ <https://www.institutparisregion.fr/mode-doccupation-du-sol-mos>

² <https://opendata.apur.org/datasets/hauteur-vegetation-2015>

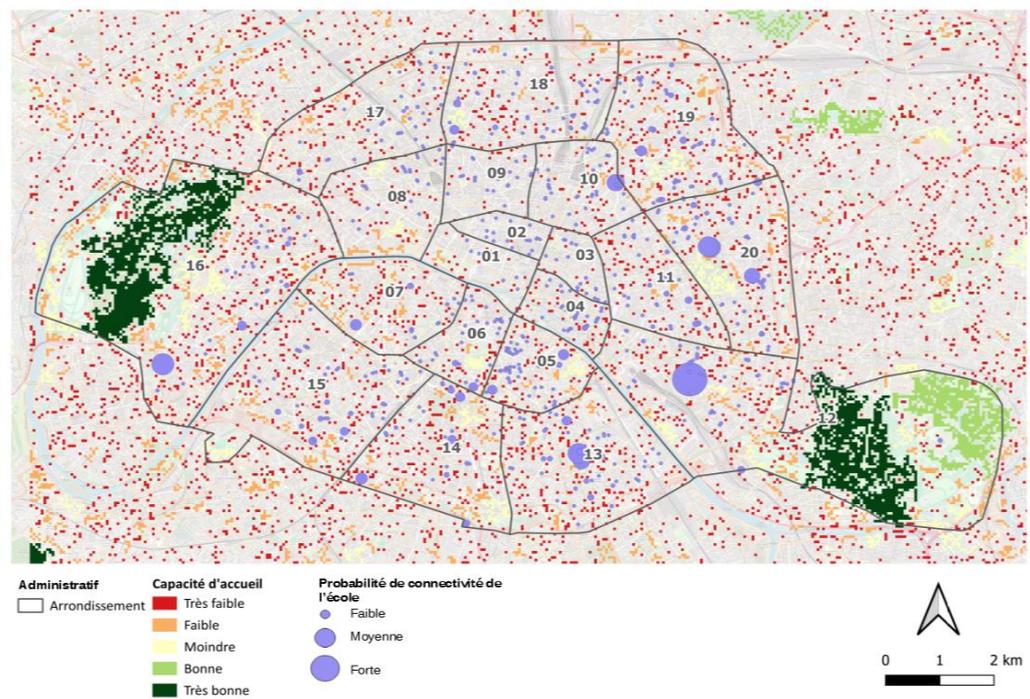


Figure 7.4. Capacité d'accueil et contribution potentielle à la connectivité fonctionnelle pour les hyménoptères volants. Source : Promotion 2019-2020 M2 Espace et Milieux : territoires écologiques

7.2.2. Caractériser le paysage végétal autour et au sein des écoles

En 2020-2021, les étudiants de ce même master ont travaillé sur l'analyse de la répartition de la végétation autour et dans l'enceinte des écoles¹. Après avoir isolé la végétation grâce à une classification sur images satellites, les étudiants ont analysé la configuration des éléments de végétation dans l'environnement immédiat des écoles. En s'appuyant sur la bibliographie en écologie du paysage, treize indices regroupant des mesures de surface, densité, bords, formes et texture, ont été calculés puis synthétisés par une analyse multivariée.

Les résultats font apparaître trois groupes principaux d'écoles positionnés sur un gradient décroissant de végétation (Figure 7.5). Le premier groupe correspond aux écoles où l'environnement immédiat est le plus occupé par la végétation regroupée en taches larges et contiguës. Elles se localisent principalement dans les arrondissements périphériques de Paris. À l'inverse, le troisième groupe rassemble les écoles ayant une végétation très éparse dans leur environnement immédiat, constituée le plus souvent de quelques arbres isolés. Elles se retrouvent majoritairement dans les arrondissements centraux. Le deuxième groupe se positionne de manière intermédiaire et sa répartition spatiale est variable. Ces disparités s'expliquent par les différentes phases d'aménagement de la ville, entre un centre historique dense et fortement artificialisé et des périphéries plus distendues sur le plan urbain et plus végétalisées.

¹ En raison d'un Congé pour recherche ou conversion thématique (CRCT), ma participation à l'expertise territoriale a été plus faible et les étudiants n'ont pas été formés à la modélisation spatiale des réseaux écologiques.

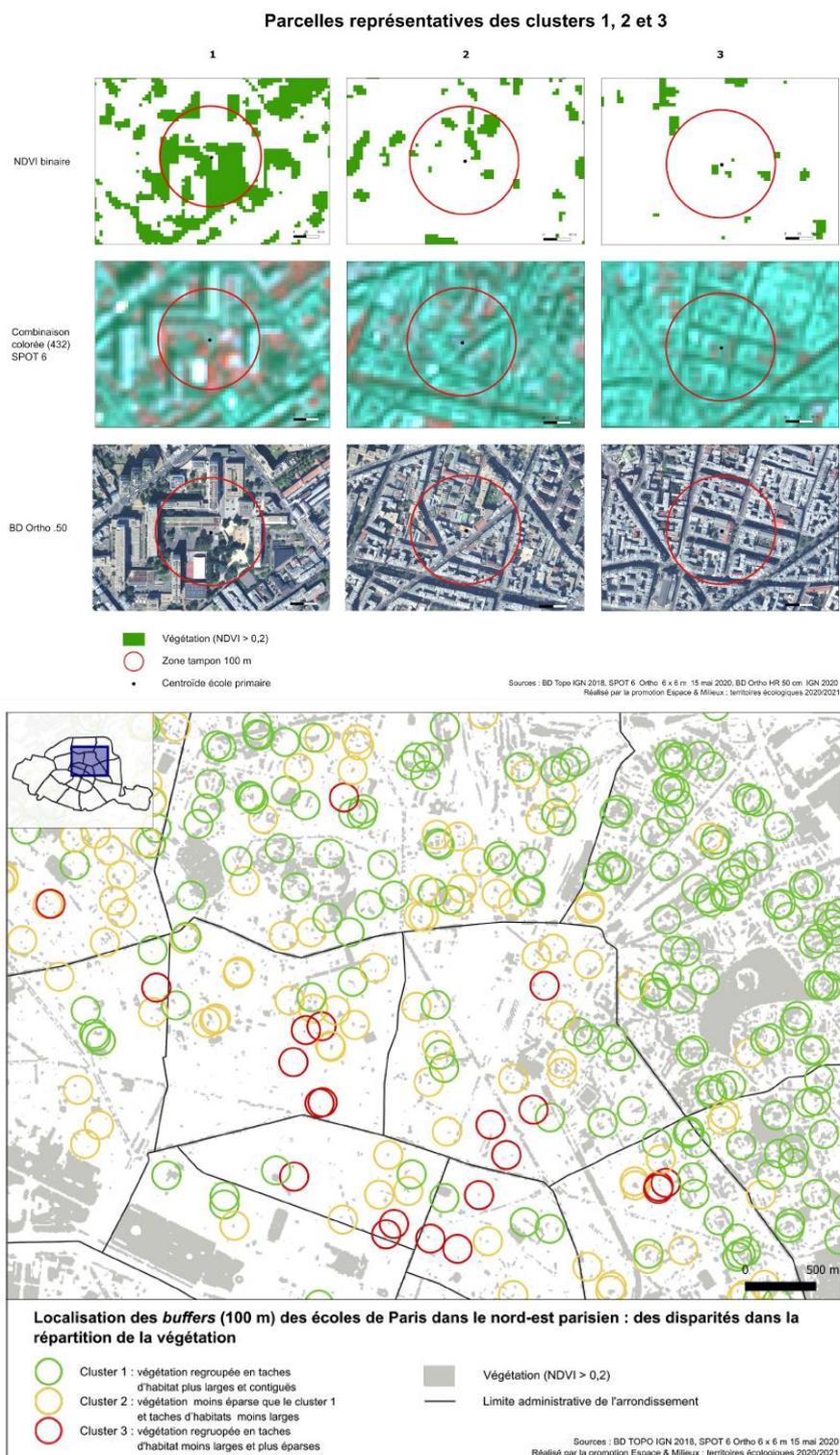


Figure 7.5. Classification des écoles dans le nord-est parisien en fonction de la répartition de la végétation dans leur environnement immédiat

Dans un second temps, les étudiants ont caractérisé finement l’occupation du sol dans l’enceinte scolaire en distinguant les surfaces imperméables (toitures, sols revêtus), les surfaces perméables (sols nus) et les surfaces végétales (strates arborées, arbustives et herbacées) (Figure 7.6). Réalisé par digitalisation manuelle, le travail très chronophage a été mené sur les écoles primaires de trois arrondissements (10^e, 18^e, 20^e). Nous prévoyons en 2021-2022 de former les étudiants à la

classification orientée objet afin de construire un protocole de détection semi-automatique de ces éléments qui permettrait de généraliser l'analyse à l'ensemble de la ville.

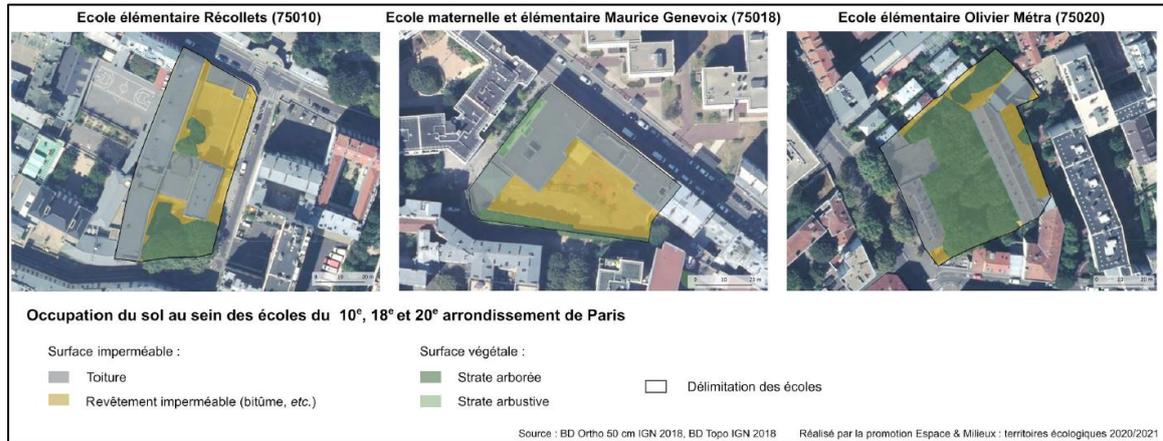


Figure 7.6. Occupation du sol dans l'enceinte de trois établissements scolaires parisiens

L'analyse des résultats (Figure 7.7) révèle que les surfaces imperméables sont largement majoritaires dans les écoles, tout arrondissement confondu (de 73 % pour le 20^e à 85 % pour le 10^e). Les surfaces végétales, principalement de la strate arborée, ne représentent que 14 % des écoles du 10^e arrondissement, près de 20 % pour celles du 18^e et 26 % pour celles du 20^e arrondissement. Si la part de végétation entre les écoles du 10^e arrondissement est similaire à celle de cet arrondissement, celle des écoles du 20^e est nettement en-dessous de celle de l'arrondissement en raison de la présence de grands espaces verts comme le cimetière du Père Lachaise.

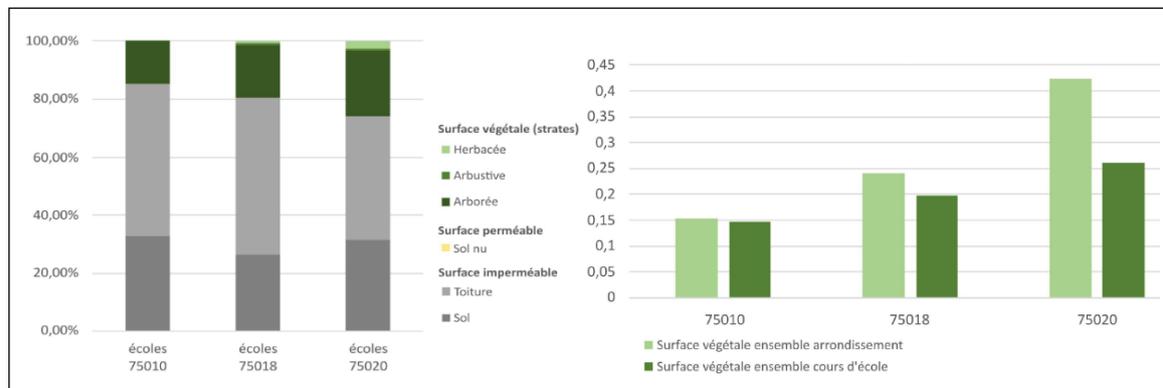


Figure 7.7. Part moyenne de chaque type de surface dans l'enceinte des écoles (gauche) et part de la surface végétale dans les arrondissements et dans les écoles (droite) (Source : Promotion 2020-2021 M2 *Espace et Milieux : territoires écologiques*).

À la lumière de ces résultats, les étudiants ont posé les bases pour la construction d'un indice de déminéralisation qui évaluerait pour chaque école le potentiel de surfaces disponibles à la végétalisation. Cet indice, qui pourra être développé par les promotions suivantes, pourrait croiser des enjeux paysagers et écologiques (augmenter la part du végétal dans les arrondissements denses, reconnecter les parcs et jardins par l'intermédiaire des cours d'école et des alignements d'arbres) et des enjeux sociaux et sanitaires (sensibiliser les enfants à la biodiversité, créer des îlots de fraîcheur qui pourraient être ouverts hors temps scolaire lors des épisodes de canicule).

7.2.3. Cibler les parcelles à végétaliser en priorité

En parallèle du projet OASIS, j'ai participé à l'encadrement de quatre stages de M1 et M2¹ à Environnement 92, une fédération d'associations des Hauts-de-Seine, sur la cartographie de la végétation en milieu urbain, l'identification de communes carencées en espaces verts et l'analyse de la connectivité fonctionnelle pour cibler des parcelles prioritaires à végétaliser (Figure 7.8). Ces stages successifs s'inscrivent dans une volonté de l'association de mettre en œuvre un suivi régulier à haute résolution spatiale et temporelle de la végétation et rechercher des parcelles vacantes potentiellement déminéralisables pour les intégrer dans les documents de planification (SCoT, PLU).

La petite couronne francilienne est en effet fortement carencée en espaces verts publics, avec une moyenne inférieure au seuil de 10 m² par habitant fixé par l'Organisation mondiale de la santé² et de très fortes disparités entre les communes. Si les étudiantes ont été très investies dans leur travail, la durée limitée des stages (2 à 4 mois), le niveau de formation auquel elles ont été recrutées ainsi que le télétravail rendu obligatoire au printemps 2020 n'ont pas permis d'obtenir des résultats robustes.

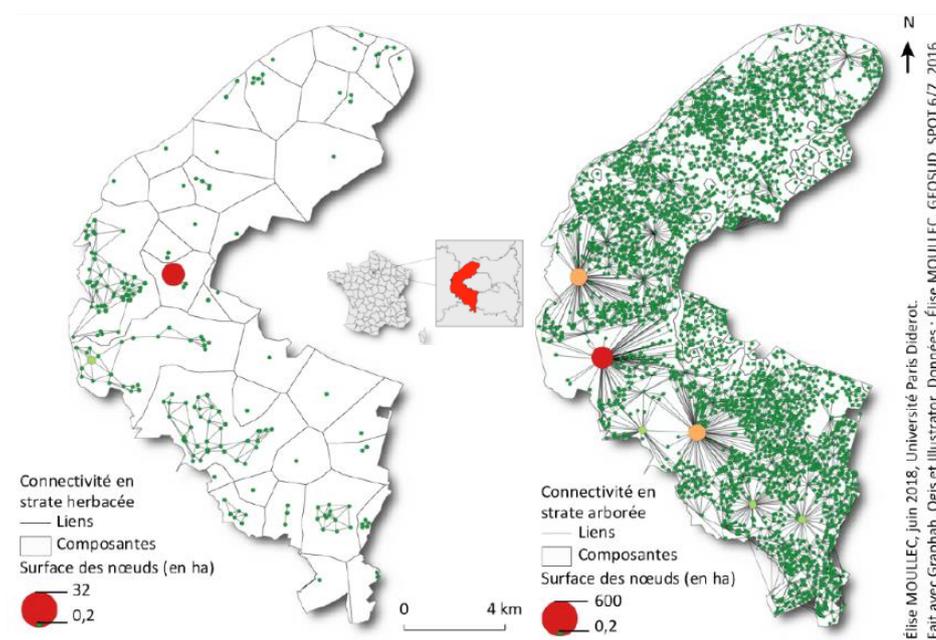


Figure 7.8. Tentatives de modélisation des réseaux écologiques d'habitat herbacé et arboré dans les Hauts-de-Seine

Le département de la Seine-Saint-Denis m'a également sollicité en 2020 pour participer au dépôt d'un projet LIFE³ sur l'adaptation au changement climatique, à travers la végétalisation des cours de collèges et des bordures de routes⁴. Enfin, je fais partie d'un panel d'experts autour du développement d'un outil de visualisation et d'aide à la décision sur la stratégie de végétalisation du département, dans le cadre du Challenge numérique « Végétalisons la Seine-Saint-Denis » lancé en mai 2020. Cet outil doit permettre de mettre en évidence les zones à enjeux de végétalisation (zones carencées et/ou présentant des risques d'îlots de chaleur urbains, et/ou une rupture des continuités écologiques) et les zones à enjeux de préservation. L'outil se présente sous la forme d'une plateforme

¹ Elise Moulllec en 2017-2018, Anna Kharlanova en 2019-2020, Sarah Fatmi et Emeline Chaussée en 2020-2021.

² https://www.institutparisregion.fr/fileadmin/NewEtudes/000pack2/Etude_2332/NR_843_web.pdf

³ Le projet LIFE URBAN CANOPY (*Growing an urban canopy for climate resilient cities*) n'a malheureusement pas été retenu à l'issue de la sélection. Il est prévu de l'améliorer et de le resoumettre en 2022.

⁴ Cette initiative s'inscrit dans le Plan Canopée 2020-2030 qui vise à augmenter la couverture arborée du département de 16 à 20 % (<https://seinesaintdenis.fr/ecologie-et-amenagement/environnement-ecologie-urbaine/plan-canopee>).

interactive de visualisation permettant d'explorer les bases de données existantes sur le territoire (hauteur de végétation, alignement d'arbres, etc.), ainsi que des indicateurs créés spécifiquement (vigueur végétale, verdure visible dans un voisinage à 360°C, etc.). Ne tenant compte que de la connectivité structurelle, des améliorations pourraient y être apportées pour intégrer la connectivité fonctionnelle. Réciproquement, les indicateurs créés pourraient être remobilisés dans la construction des graphes paysagers pour affiner la qualité des taches d'habitat et de la matrice paysagère.

Ces premiers travaux de Master, menés dans le cadre d'expertise territoriale ou de stages, ont révélé des pistes prometteuses de recherche sur l'intérêt des graphes paysagers pour cibler les parcelles à végétaliser mais aussi sur l'intérêt de l'imagerie à très haute résolution pour cartographier la végétation intra-urbaine mal représentée dans les bases de données existantes¹. Les alignements d'arbres, les trottoirs enherbés, les murs et toitures végétalisées et surtout les jardins privés sont des îlots de végétation susceptibles d'accueillir une biodiversité riche dans des communes parfois très carencées en espaces verts publics. Ces travaux ont également mis en lumière un certain nombre de difficultés méthodologiques qui nécessitent des investigations supplémentaires. C'est par exemple le cas de la détection de la végétation cachée par l'ombre des bâtiments ou la carte d'occupation du sol insuffisamment précise sur les éléments qui font obstacles aux déplacements. Un compromis entre la résolution et l'étendue spatiales des données doit également être recherché afin de modéliser les réseaux écologiques à une échelle cohérente avec les capacités de déplacement des espèces considérées, tout en limitant les biais dus aux découpages administratifs et aux effets de bord².

7.3. Perspectives de recherche autour la connectivité intra-urbaine

Le milieu urbain est l'archétype d'un paysage fragmenté, où les éléments bâtis retiennent les possibilités de déplacement des espèces entre des habitats isolés et souvent de petite taille. La surface d'habitat disponible, la présence de corridors entre les espaces verts privés et publics et la structure de la végétation sont considérés comme des facteurs déterminants de la richesse spécifique de différents taxons présents en ville (Beninde *et al.*, 2015; Fidino *et al.*, 2021).

Depuis les années 2000, le nombre d'études analysant la connectivité en milieu urbain a fortement augmenté (LaPoint *et al.*, 2015). La majorité (111 sur 174, soit 64 %) traite de la connectivité structurelle et mobilise des métriques simples de distance à l'habitat le plus proche ou de surface d'habitat dans un voisinage donné. Les approches fondées sur la connectivité fonctionnelle, bien que minoritaires, ont contribué à accroître la connaissance des facteurs influençant la présence et les mouvements des organismes, qu'il s'agisse de plantes ou d'animaux. Elles s'appuient sur des données issues d'observations ou d'expérimentations (translocation d'hérissons par exemple dans Balbi *et al.*, 2019) mises en relation avec des métriques d'hétérogénéité paysagère ou de connectivité.

Malgré le nombre croissant d'études, les connaissances restent encore partielles en raison de la difficulté à acquérir des données de mouvements à large échelle, mais aussi des imprécisions persistantes sur les hypothèses et objectifs des études, le type de connectivité et l'échelle étudiés (LaPoint *et al.*, 2015). La majorité des études se focalise par exemple sur des variables décrivant l'occupation du sol, sans tenir compte des autres facteurs pouvant influencer la connectivité en milieu

¹ L'Apur produit une carte à très haute résolution spatiale (50 cm) de la hauteur de végétation mais les données datent de 2015 et n'existent que pour l'Ile-de-France.

² C'est notamment le cas sur la Figure 7.8 où le découpage administratif retenu par l'association ne tient pas compte du bois de Boulogne pourtant adjacent aux communes du centre-est de la zone.

urbain (trafic, hauteur des bâtiments, pollution lumineuse, etc.). Les variables mesurant la connectivité fonctionnelle à différentes échelles sont également encore très peu mobilisées¹, alors même que les premiers résultats soulignent leur intérêt pour expliquer l'abondance et le mouvement de certaines espèces animales et pour fournir un appui opérationnel à la création de corridors intra-urbain (Balbi, 2017).

La modélisation des réseaux écologiques en milieu urbain dense soulève en effet des difficultés d'ordre méthodologique et technique pour intégrer les éléments fins du paysage qui font obstacles aux déplacements des espèces (hauteur des bâtiments, largeur des routes, trafic, clôtures, etc.) ou inversement qui leur sont favorables (alignement d'arbres, friches, murs et toitures végétalisées, etc.). Cela implique notamment le recours à des données à très haute résolution et l'intégration d'une dimension 3D².

7.3.1. Modéliser les réseaux écologiques en milieu urbain

Dans le cadre de l'appel à projet IDEX de l'Université de Paris, j'ai déposé en avril 2021 un projet interdisciplinaire (projet VERDI³) visant à construire une carte d'occupation du sol à très haute résolution, cohérente thématiquement et spatialement avec une analyse multi-espèces de la connectivité fonctionnelle et couvrant l'ensemble de Paris et la petite couronne (760 km²).

Apports de la télédétection pour une cartographie à très haute résolution

La construction de la carte d'occupation du sol reposera sur le croisement de bases de données existantes et la création de nouvelles données par télédétection. La carte doit notamment renseigner sur les différentes strates de végétation, les différentes hauteurs de bâti, les routes et leurs dépendances (trottoirs, ronds-points, etc.) et les surfaces en eau (mares, zones humides). De nombreuses données spatialisées existent auprès de fournisseurs nationaux (Institut national de l'information géographique et forestière, IGN) et régionaux (Institut Paris Région) mais elles sont parfois relativement datées⁴ ou insuffisamment précises sur la nature du revêtement du sol et les types de végétation. La végétation étant l'élément déterminant des réseaux écologiques et probablement l'élément du paysage urbain le plus susceptible de varier dans le temps, l'objectif est d'établir un protocole reproductible pour actualiser la distribution spatiale des différentes strates de végétation (herbacée, arbustive, arborée) et suivre leur état phénologique.

Il s'agit également de détecter les zones de sol nu, qui constituent potentiellement un élément favorable pour les déplacements de la faune et qui ne sont pas présentes de manière exhaustive dans les bases de données. Une méthode de détection automatique de la végétation et des sols nus sera élaborée et testée à partir d'images à très haute résolution spatiale (THRS), telles que les images satellites Pléiades ou les photographies aériennes de la BD ORTHO IRC à 50 cm de résolution. En fonction de leur disponibilité, des données LiDAR pourront également être testées pour mieux

¹ Moins de 8 articles sur les 174 retenus dans la synthèse de LaPoint *et al.*, 2015.

² Certaines études ont déjà été menées sur les réseaux écologiques en milieu urbain (Godet et Clauzel, 2021; Serret *et al.*, 2014) mais sans tenir compte de ces spécificités, alors même qu'elles jouent un rôle majeur pour les déplacements de la faune. Très récemment, Kong *et al.* (2021) ont intégré la hauteur de la végétation à partir de données Lidar mais se sont limités à une analyse structurelle de la connectivité sans tenir compte des exigences écologiques des espèces.

³ Le projet VERDI (Reverdier les villes : Connectivité fonctionnelle et biodiversité urbaine) réunit des chercheurs géographes (UMRs LADYSS, LIED et PRODIG) et biologistes (LIED) des Facultés Sociétés et Humanités et Sciences de l'Université de Paris. Leurs champs de compétences recouvrent la modélisation et l'analyse spatiale, la télédétection, les démarches participatives et les inventaires écologiques.

⁴ La couche « hauteur de végétation » date de 2015 et sa version actualisée de 2019 n'est toujours pas diffusée.

évaluer la hauteur de la végétation, bien que l'absence de répétitivité limite *a priori* leur intérêt pour un suivi temporel.

Les images THRS permettent d'augmenter la capacité de détection des objets invisibles en raison de leur taille sur des images à moyenne résolution. En revanche, elles soulèvent des difficultés dans la délimitation et la reconnaissance de ces objets puisqu'un objet se retrouve composé de plusieurs pixels ayant potentiellement des réponses spectrales différentes, ce qui augmente fortement son hétérogénéité. C'est notamment le cas des arbres dont la réponse spectrale est influencée par les irrégularités de leur surface qui entraînent des différences d'illumination et des effets d'ombre. Parmi les méthodes existantes, l'analyse orientée-objet a déjà montré ses performances pour l'extraction de la végétation sur les images THRS. En intégrant des informations sur la texture et la morphologie des groupes de pixels (taille, forme, voisinage), en plus de leur valeur radiométrique, elle améliore considérablement la qualité de l'information extraite des images par rapport à l'approche orientée-pixels (Rougier, 2016). Les difficultés méthodologiques attendues sont l'existence d'ombres dans les images et le camouflage de certains éléments de végétation par les bâtiments eux-mêmes. Nous chercherons à lever ces verrous par l'apport de données à plus faible résolution spatiale mais acquises sous plusieurs angles et à plusieurs dates (Sentinel-2, SPOT- 7).

L'objectif du projet VERDI est également d'**évaluer l'apport de ces nouvelles données créées spécifiquement pour l'analyse de la connectivité fonctionnelle**. Compte tenu de la complexité des traitements, la quantité des données et la lourdeur des calculs, on peut raisonnablement s'interroger sur le gain apporté en termes de détection des habitats et des corridors et de représentation spatiale des valeurs de connectivité. La modélisation des réseaux écologiques sera donc également réalisée à partir d'une carte d'occupation du sol combinant uniquement les bases de données déjà existantes. La comparaison statistique et spatiale des valeurs de connectivité entre les deux approches et leur croisement avec les données biologiques collectées sur le terrain, permettront d'évaluer le degré de sensibilité des résultats à la résolution spatiale et thématique de la carte d'occupation du sol.

Intégrer la connectivité fonctionnelle multi-espèces dans les opérations de végétalisation

À partir des deux cartes produites, les réseaux écologiques de différentes espèces seront modélisés par la théorie des graphes. Un panel d'espèces indicatrices de la TVB, présentes sur le territoire parisien, issues de différents groupes taxonomiques et représentant une diversité d'habitats et de capacités de déplacement sera sélectionné : insectes volants inféodés aux milieux herbacés (ex : myrtil, abeille sauvage) ; amphibiens inféodés aux mares et milieux humides (ex : grenouille rousse, crapaud calamite) ; oiseaux inféodés aux milieux arborés (ex : mésange charbonnière, pouillot siffleur).

En parallèle, un travail d'identification des parcelles candidates à la désimperméabilisation (c'est-à-dire revêtues par un matériau imperméable mais non bâties : parkings, cours d'école, places, etc.) sera réalisé par une analyse multicritères sous SIG. Ces parcelles seront ensuite hiérarchisées en fonction du gain potentiel en connectivité qu'elles procureraient si elles étaient végétalisées, suivant un protocole déjà éprouvé (cf. 5.2.5). Le gain en connectivité sera évalué d'abord pour chaque espèce, puis pour toutes espèces confondues, afin d'identifier les parcelles dont la végétalisation pourrait bénéficier à la connectivité de plusieurs groupes d'espèces aux exigences écologiques variées, en associant par exemple sur un même site le creusement d'une mare, la plantation d'arbres et d'herbacées.

Des inventaires de terrain seront réalisés afin de collecter des données sur l'abondance et la diversité spécifique et les mettre en relation avec le niveau de connectivité des sites échantillonnés. L'analyse de ces données, complétées par celles issues des programmes de sciences participatives (Vigie-nature, Cettia), permettra de vérifier si la connectivité du paysage a une influence positive sur

la biodiversité, c'est-à-dire si la diversité et l'abondance en espèces sont plus importantes dans les habitats fortement connectés. L'ensemble des étapes fera l'objet d'une co-construction avec les experts spécialistes de la biodiversité parisienne (associations Environnement 92 et SNPN, Direction des espaces verts et Direction de l'Urbanisme de la ville de Paris). Le diagnostic de la connectivité fonctionnelle intra-urbaine, ainsi que l'identification des parcelles prioritaires à la désartificialisation seront également comparés aux documents de planification (SRCE, Plan biodiversité de Paris) afin de constituer une aide à la prise de décision.

Résultats et impacts potentiels pour la végétalisation en ville

Le diagnostic initial de la connectivité fonctionnelle à l'échelle de Paris et la petite couronne apportera des informations sur la contribution potentielle des différentes formes de végétation urbaine à la connectivité, et pour différentes espèces. Il sera ainsi possible d'identifier les habitats et les corridors qui contribuent le plus à la connectivité en raison de leur capacité d'accueil, de leur potentiel d'interaction avec les autres éléments ou de leur position centrale dans le réseau. Il sera également possible de mettre en évidence les secteurs les plus fragiles en raison d'une faible quantité d'habitat et/ou de connexions et où des actions de restauration seraient à privilégier. La confrontation des résultats avec les données de terrain apportera des connaissances sur le rôle de la connectivité pour la biodiversité présente en ville. **Le diagnostic porté sur la connectivité fonctionnelle constitue de fait un niveau intermédiaire et complémentaire entre l'approche cartographique de la TVB et les inventaires écologiques menés *in situ*.**

Sur le plan opérationnel, l'évaluation de la contribution potentielle des surfaces artificialisées à la connectivité pourrait constituer un indicateur à mobiliser dans les actions de végétalisation. Il pourrait servir à prioriser des parcelles déjà repérées par les municipalités, mais aussi à identifier des secteurs stratégiques où elles pourraient engager des discussions avec les propriétaires pour envisager une acquisition foncière et une végétalisation à moyen terme. Cette anticipation est d'autant plus stratégique que la ville de Paris vient de lancer la phase d'information préalable pour la révision de son Plan Local d'Urbanisme qui sera soumis à approbation en 2023. Un nouveau zonage « à renaturer » pourrait être proposé à cette occasion.

Enfin, la cartographie de l'occupation du sol à très haute résolution spatiale, incluant les différentes strates de végétation et son état phénologique, a un intérêt qui va bien au-delà des réseaux écologiques et pourrait bénéficier aux recherches en climatologie sur les îlots de chaleur urbain. Plusieurs collègues géographes et physiciens de l'Université de Paris travaillent sur cette thématique (Hendel *et al.*, 2016; Madelin et Dupuis, 2020) et des collaborations pourraient être envisagées à la suite du projet.

7.3.2. Et la connectivité verticale ? Le cas particulier des toitures végétalisées

État de l'art autour du rôle des toitures végétalisées sur la biodiversité

La végétalisation du bâti lui-même apparaît comme un levier possible pour réintégrer la végétation au cœur de secteurs urbains denses et très minéralisés. Les murs, et plus encore les toitures, végétalisés connaissent un succès grandissant auprès des acteurs publics et privés. Plusieurs études ont montré qu'ils fournissent des services écosystémiques (rétention des eaux pluviales, réduction de l'îlot de chaleur urbain) dont l'efficacité dépend néanmoins des caractéristiques techniques du bâtiment et des conditions météorologiques et climatiques (Dusza, 2017; Oberndorfer *et al.*, 2007). Plus récemment, c'est la contribution des murs et toitures végétalisés à la biodiversité urbaine qui a été explorée.

En comparant les inventaires floristiques et faunistiques menées sur les toitures végétalisées avec ceux effectués dans les autres espaces verts au sol, l'étude Grooves¹ a montré que les toitures franciliennes abritaient en moyenne une diversité moindre en pollinisateurs, mais équivalente en plantes à celle rencontrée dans les friches et les parcs urbains. Cette diversité est néanmoins très variable en fonction du type de sol et de son épaisseur. Seules les toitures disposant d'une épaisseur de sol supérieure à 15 cm abritent une diversité en pollinisateurs comparable aux autres espaces verts urbains au sol et une richesse floristique parfois supérieure. À Zurich, Braaker *et al.* (2017) ont montré que si la richesse spécifique en arthropodes était plus faible sur les toitures végétalisées que dans les espaces verts au sol, leur diversité fonctionnelle était en revanche équivalente. D'après différentes observations, la hauteur du bâtiment affecte néanmoins négativement la richesse spécifique et l'abondance de plusieurs taxons tels les araignées (Madre *et al.*, 2013), les coléoptères (Mills et Rott, 2020), les abeilles (Maclvor, 2016) ou les mouches (Dromgold *et al.*, 2020). De même, Pearce et Walters (2012) ont trouvé une relation négative entre la hauteur des toitures végétalisées et l'activité des chauves-souris dans le grand Londres au Royaume-Uni.

Malgré cette littérature relativement importante, très peu d'études s'intéressent à la contribution des toitures végétalisées à la connectivité fonctionnelle, alors même que ce sujet est porteur d'importants enjeux pour la conservation de la biodiversité urbaine (Lepczyk *et al.*, 2017; Mayrand et Clergeau, 2018; Williams *et al.*, 2014). En dépit de leur petite taille et leur qualité moyenne d'habitat, les toitures végétalisées pourraient constituer des corridors discontinus (*stepping-stone*) entre des habitats plus fonctionnels situés au sol. Des recherches sont ainsi nécessaires pour déterminer si ces éléments du milieu urbain peuvent constituer des corridors verticaux et ainsi participer à la réduction de l'isolement des taches d'habitat au sol et en hauteur. L'article de Braaker *et al.* (2014) est une des seules études à avoir analysé le rôle de la connectivité sur les communautés d'espèces. Elle montre que si la composition des communautés d'arthropodes peu mobiles (carabes, araignées) est influencée par les facteurs locaux liés à la structure et la complexité de l'habitat (proportion d'herbes et de sol nu notamment), celle des arthropodes très mobiles (abeilles, charançons) est directement influencée par la connectivité structurelle (densité des lisières, distance moyenne à l'habitat le plus proche dans différents voisinages). En outre, la similarité des compositions des communautés présentes sur les toitures et au sol suggère des déplacements verticaux entre les habitats.

Ces premiers résultats invitent donc à poursuivre les recherches sur la connectivité verticale, entre les murs et toitures végétalisées et la végétation au sol.

Évaluer la contribution des toitures végétalisées à la connectivité intra-urbaine

En 2020, j'ai été sollicitée pour participer au comité de thèse de Tanguy Louis-Lucas, dont les recherches menées au Muséum national d'histoire naturelle sous la direction de Nathalie Machon, portent sur la prise en compte de la biodiversité urbaine dans les projets d'aménagement. L'un des volets de la thèse explore le rôle des toitures végétalisées et de leur hauteur pour la connectivité intra-urbaine sur Paris et la petite couronne. Au printemps 2021, j'ai accompagné T. Louis-Lucas dans ses réflexions et l'élaboration des protocoles d'analyse pour explorer ces questions (Louis-Lucas *et al.*, en prep.).

Il s'agit de s'interroger sur la contribution potentielle des toitures végétalisées à la connectivité (en termes de surface, de flux et de centralité) et de les comparer avec celles des espaces verts au sol. La question de la hauteur des toitures est également explorée pour vérifier si la contribution varie en fonction de la distance au sol. **Les hypothèses** que nous cherchons à vérifier sont que **les toitures végétalisées participent à la connectivité fonctionnelle mais à des niveaux moindres**

¹ Green ROOFS Verified Ecosystem Services (<https://www.arb-idf.fr/article/toitures-vegetalisees-et-biodiversite-premiers-resultats-de-letude-grooves>)

que les espaces verts au sol et que cette contribution diminue avec la hauteur de la toiture. Une étude prospective est également menée pour hiérarchiser les toitures potentielles à végétaliser en fonction du gain potentiel apporté par la création d'une nouvelle tache d'habitat.

À partir d'une carte d'occupation du sol à 5 m de résolution spatiale intégrant 2008 toitures végétalisées (Louis-Lucas *et al.*, 2021), les réseaux écologiques de trois groupes d'espèces virtuelles représentant une gamme variée de distance de dispersion sont modélisés : 200 mètres pour les espèces à faible mobilité comme les plantes barochores ou certaines espèces d'abeilles solitaires, 500 mètres pour les espèces à mobilité moyenne comme les plantes entomogames ou certaines espèces de papillons, 1000 mètres pour les espèces très mobiles comme les graminées ou certaines espèces d'abeilles sauvages. Les taches d'habitat sont définies comme les agrégats de pixels de végétation (au sol ou en hauteur, > 100 m²) et les liens sont calculés en distance-coût avec une valeur de coût croissante en fonction de la hauteur des bâtiments. Deux gammes de coûts, linéaire (1 à 50) et exponentielle (1 à 10 000), sont testées.

La contribution des toitures végétalisées à la connectivité globale est évaluée en comparant la valeur de probabilité de connectivité (métrique PC) avec et sans les toitures végétalisées. L'inclusion des toitures végétalisées améliore la connectivité de 2 à 4 % selon la gamme de coût et la distance de dispersion. Cette faible valeur s'explique par les surfaces limitées des toitures par rapport aux espaces verts au sol (1300 m² contre 2260 m² en moyenne). La comparaison des valeurs de connectivité locale (Flux [F] et Centralité Intermédiaire [BC]) avec une neutralisation de la surface des taches) entre les habitats en hauteur et les habitats au sol révèle que les toitures végétalisées ont en moyenne des valeurs de Flux plus importantes que les espaces verts au sol lorsque la gamme linéaire de coût est utilisée. En revanche, le constat s'inverse avec la gamme exponentielle (Figure 7.9). Concernant la centralité intermédiaire, les toitures végétalisées ont davantage de valeurs nulles que les espaces verts au sol, et lorsque la valeur est non-nulle, elle est systématiquement plus faible. Ces résultats suggèrent que les toitures végétalisées contribueraient à la connectivité en termes de flux de dispersion notamment pour les espèces les plus mobiles, mais qu'elles sont rarement situées sur le passage des chemins de moindre coût.

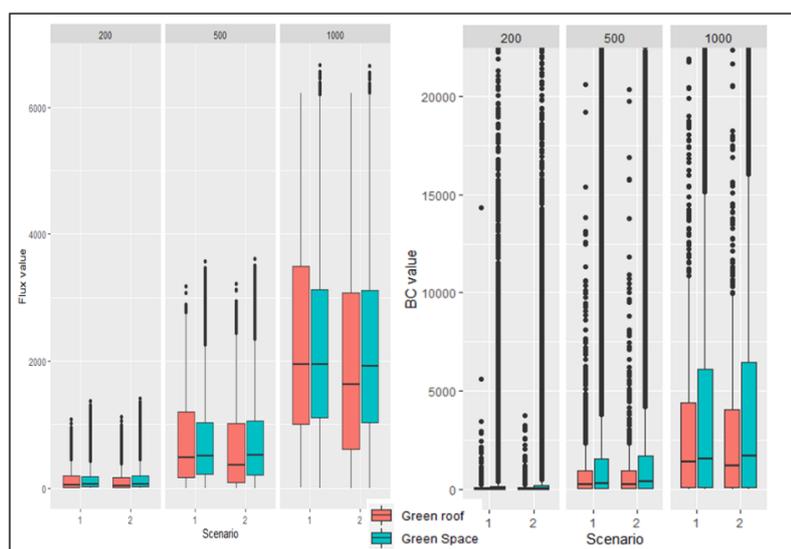


Figure 7.9. Comparaison de la distribution des valeurs de F et BC des toitures végétalisées et des espaces verts au sol en fonction des gammes de coût linéaire (1) et exponentielle (2) et des distances de dispersion (200, 500, 1000) (Louis-Lucas *et al.*, en prep.)

Pour évaluer l'effet de la hauteur sur la contribution des toitures à la connectivité, les valeurs des métriques locales sont analysées par classe de hauteur. Les premiers résultats montrent une diminution des valeurs avec la hauteur des toitures, excepté pour la classe de hauteur 10-20 m dans la gamme 1 qui regroupe les plus fortes moyennes des valeurs positives de F et BC. Si l'on s'intéresse

à la proportion de valeurs nulles, c'est-à-dire les toitures végétalisées qui auraient une contribution nulle à la connectivité, celle-ci augmente avec la hauteur du bâtiment dans la gamme 2 avec une très forte rupture pour la métrique F entre la classe 10-20 m (5 % de valeurs nulles) et la classe 20-30 m (90 %). Pour la centralité intermédiaire, les toitures végétalisées de faible hauteur (0-10 m) ont étonnamment davantage de proportion de valeurs nulle (50 %) que les plus hautes toitures (26 % pour la classe 30-40 m). Cela sous-entendrait que la majorité des toitures végétalisées de faible hauteur ont un rôle faible – voire nul – de centralité, c'est-à-dire qu'elles seraient rarement sur les chemins de moindre-coût entre des habitats éloignés.

Pour tenter d'expliquer ce résultat contre-intuitif, nous avons cherché à analyser la distribution spatiale de ces toitures, ainsi que leur environnement. **Les premiers résultats semblent montrer que la forme urbaine joue un rôle important dans la connectivité des espaces verts au sol et des toitures végétalisées.** En effet, les toitures végétalisées de faible hauteur sont proportionnellement plus souvent entourées par des bâtiments très hauts, limitant de fait leur connexion avec les autres habitats à proximité (exemple des toitures A et B sur la Figure 7.10).

Enfin, une expérimentation a été menée pour hiérarchiser les toitures potentielles à végétaliser. Les données ont été construites par l'Apur (2013) et regroupent 3385 toitures plates, chacune étant associée à un indice de potentialité (faible/moyen/fort) en fonction du type de revêtement et de l'encombrement de la surface. Une simulation de transformation de chacune de ces toitures en nouvelle tache d'habitat permet d'évaluer le gain en connectivité théoriquement apporté par leur végétalisation. Les premiers résultats réalisés à l'échelle d'un carré de 9 km² révèlent que près de 90 % des toitures testées génèrent un gain inférieur à 0,1 %. Une dizaine de toitures atteint un gain autour de 1 % et une toiture génère un gain maximal de 6 %. Elle correspond à une esplanade surélevée mais de faible hauteur et dispose de la plus grande superficie. Les analyses statistiques révèlent que la surface est corrélée positivement au gain de connectivité (le calcul du PC en tenant compte) et que la hauteur est à l'inverse corrélée négativement.



Figure 7.10. Impact de la forme urbaine sur la contribution des toitures végétalisées à la connectivité. Exemple avec 3 toitures de la classe 0-10 m (Louis-Lucas et al., en prep.)

L'exemple ci-dessus comprend trois toitures végétalisées de la classe de hauteur 0 - 10 mètres (correspondant à des toitures d'un bâtiment de 1 étage) ayant des valeurs F et BC très différentes. Les toitures A et B sont entourées par des bâtiments dépassant 30 m de haut. Elles apparaissent complètement déconnectées du réseau, notamment dans la gamme de coût 2, avec des valeurs nulles de F et de BC. La toiture C en revanche est localisée avec un environnement plus ouvert avec moins de bâtiments et des espaces verts au sol à proximité. Ses valeurs de F et de BC sont non nulles et sont même plus importantes pour les espèces les moins mobiles (gamme 2).

Ces travaux préliminaires révèlent des pistes intéressantes de recherche qu'il conviendra de poursuivre et d'approfondir. Des analyses statistiques et spatiales plus détaillées apporteront des informations sur l'influence de la localisation de la toiture et de son environnement immédiat sur les valeurs de connectivité. Les valeurs nulles de Flux ou de Centralité intermédiaire, indiquant que les toitures végétalisées de faible hauteur ne contribueraient pas à la connectivité, doivent par exemple être rediscutées. Comme on peut le voir sur la Figure 7.10, des balcons végétalisés sont présents sur la façade des bâtiments et pourraient potentiellement jouer un rôle de corridor discontinu (Mayrand et Clergeau, 2018). La prise en compte des murs végétalisés est d'ailleurs un autre défi de l'intégration de la 3D dans la modélisation qui pourrait être exploré dans les années à venir.

Enfin, il est prévu de mobiliser les inventaires de biodiversité réalisés sur les toitures végétalisées pour vérifier les hypothèses de mouvements des organismes entre les toitures et entre les toitures et les espaces verts au sol, contribuant ainsi à combler le manque de connaissances autour de la connectivité verticale des habitats en milieu urbain.

7.3.3. Le projet COOLSCHOOLS, approche intégrée de la végétalisation en ville

L'intégration des enjeux de connectivité, et plus largement de biodiversité, dans les opérations de végétalisation est capitale pour maintenir et favoriser la capacité du milieu urbain à accueillir une faune et une flore diversifiée. Au moment du lancement du projet OASIS sur la végétalisation des cours d'écoles parisiennes, nous avons collectivement fait le constat que les enjeux de biodiversité étaient trop peu mis en avant. La communication autour des cours OASIS portait essentiellement sur les enjeux climatiques (réduction de l'îlot de chaleur urbain, infiltration des eaux de pluie) et sociaux (amélioration du bien-être des élèves).

Il nous est apparu important de remettre les enjeux de biodiversité au cœur de ces opérations, en questionnant à la fois la fonctionnalité de ces nouveaux espaces de végétation en tant qu'habitats et corridors et leur rôle sur la perception de la biodiversité chez les élèves et leurs enseignants. Nous avons ainsi élaboré un projet de recherche autour de ces questions de manière à 1) construire un réseau de collaborations avec des collègues scientifiques et opérationnels ; 2) structurer l'expertise territoriale des étudiants de M2 ; et 3) chercher des financements. En nous appuyant sur les premiers retours du projet OASIS, nos hypothèses sont :

- ces nouveaux espaces de végétation accueillent une faune et une flore spontanée diversifiée, à des niveaux comparables à celles des espaces verts publics, et d'autant plus importante que ces espaces sont bien connectés aux espaces verts périphériques ;
- le niveau de biodiversité dans ces espaces varie néanmoins fortement en fonction des modalités techniques de la végétalisation (surface, choix des essences végétales, etc.) et des pratiques de gestion (arrosage, entretien, etc.) ;
- les connaissances sur la biodiversité sont plus étendues et la perception qu'ont les élèves des « petites bêtes » plus positive dans les cours d'école ayant fait l'objet d'une opération de végétalisation ;
- le niveau de connaissance de la biodiversité varie néanmoins en fonction du degré d'implication des élèves et des enseignants dans l'opération de végétalisation (co-conception, accompagnement du projet, sensibilisation, activités pédagogiques, etc.).

Pour y répondre, plusieurs protocoles d'analyse sont élaborés. Chaque établissement scolaire sera décrit en fonction de la configuration spatiale des éléments bâtis, revêtus et végétalisés et de son environnement immédiat (cf. 7.2.2) ainsi que des pratiques de gestion et d'entretien de la végétation. Des inventaires biologiques (abondance et richesse spécifique d'arthropodes) seront réalisés dans différentes écoles représentant une diversité de configuration et de pratiques de gestion, et

positionnées à un stade différent du processus de végétalisation. L'acquisition de données issues des sciences participatives couvrant d'autres espaces végétalisés (jardins publics et privés) permettra de comparer la biodiversité présente dans les cours d'école et celle des autres espaces verts. Sur les questions de perception, des enquêtes par questionnaire seront réalisées auprès des enfants et des enseignants et les résultats analysés au regard des caractéristiques des cours d'école et de leur environnement.

En parallèle, les réseaux écologiques des groupes d'espèces présentes dans les espaces verts urbains seront modélisés et les valeurs de connectivité des habitats comparées aux données biologiques collectées sur le terrain. Leur mise en relation permettra de vérifier si l'abondance de certaines espèces et la richesse spécifique est corrélée au niveau de connectivité et si cette corrélation varie en fonction de la configuration paysagère et des pratiques de gestion. Le calcul de différentes métriques de connectivité permettra de vérifier si les cours d'école contribuent à la connectivité par les connexions qu'elles procurent avec les autres espaces verts et/ou si elles fournissent des habitats-relais entre des espaces verts plus grands et plus éloignés.

L'expertise territoriale réalisée chaque année par les étudiants du Master *Espace et milieux* a permis de construire des protocoles d'enquêtes et d'inventaires qui sont utilisés d'une année sur l'autre afin de collecter des données de manière homogène et rendre les résultats comparables. Si cette expérience de formation à la recherche et *par* la recherche a permis de nourrir nos réflexions tant sur le plan conceptuel que méthodologique, le format et la période de l'expertise (une 1/2 journée en moyenne par semaine sur le 1^{er} semestre) sont peu adaptés aux inventaires et à la passation des questionnaires¹. En 2020-2021, le travail de la promotion de M2 au 1^{er} semestre a été poursuivi par un stage de 6 mois au 2nd semestre grâce à un financement de la Fondation pour la Recherche sur la biodiversité. Le stage a permis d'effectuer les premiers inventaires au printemps et une passation de questionnaires dans quatre écoles supplémentaires.

En début d'année 2021, nous avons été sollicités pour participer au montage d'un projet européen, réunissant plusieurs équipes travaillant dans les sciences humaines et sociales (géographie, sociologie, anthropologie), la santé et l'éducation. Le projet COOLSCHOOLS vise à examiner **comment les opérations de végétalisation des cours d'écoles, pensées d'abord pour les enjeux climatiques, peuvent contribuer à la conservation de la biodiversité, au bien-être des élèves et des habitants, à la justice sociale et à une éducation de qualité**. Il s'appuie sur les expérimentations menées dans quatre villes européennes pionnières dans la végétalisation des cours d'établissements scolaires². Le projet est coordonné par les collègues espagnols de l'université ouverte de Catalogne et a été soumis à l'appel ERA-NET *Urban Transformation Capacities*. N. Blanc, S. Bortolamiol et moi-même y co-dirigeons le volet « biodiversité », dans lequel nous avons proposé d'explorer les hypothèses précitées par la réalisation d'inventaires écologiques dans et autour des écoles, l'analyse de la contribution des cours d'école à la connectivité fonctionnelle et la passation de questionnaire sur les perceptions et représentations de la biodiversité.

Le financement demandé³ couvre deux années de contrat postdoctoral et les frais de missions pour réaliser le travail dans au moins 3 des 4 villes impliquées. Nous avons également souhaité intégrer dans le projet les promotions successives du Master 2 *Espace et Milieux* pour que les étudiants puissent réaliser cette expertise à Barcelone, Bruxelles et Rotterdam, une expérience formatrice et enrichissante pour les étudiants mais qui serait impossible à organiser sans cet apport

¹ La période idéale pour les inventaires est au printemps (avril-juillet), or les étudiants de M2 sont en stage à ce moment-là. Pour la passation des questionnaires, le 2nd semestre apparaît également plus adapté pour éviter la période de rentrée scolaire et avoir le temps de prendre contact avec les chefs d'établissement et les enseignants.

² Barcelone (projet *Abris climatiques dans les écoles*, 2019-2022), Bruxelles (projet *Ose le vert*, 2016-2020), Paris (projet *Oasis*, 2019-2021) et Rotterdam (projet *Groenblauwe schoolpleinen* à partir de 2014)

³ 245 000 € pour l'équipe française sur un montant total de 1.6 millions d'euros sur 3 ans. Le projet a été accepté en phase 1 en juillet 2021, la proposition complète (phase 2) doit être soumise en septembre 2021.

financier. La diversité des disciplines représentées dans ce projet est une opportunité majeure pour croiser les enjeux écologiques, sanitaires, sociaux et économiques de la végétalisation en ville. Le projet ne se focalise en effet pas seulement sur les enfants et les enseignants, mais englobe l'ensemble des usagers (personnel, parents) et riverains des écoles, de manière à faire de l'école un espace de projet associant l'ensemble des acteurs autour des enjeux de biodiversité.

Conclusion de la partie 3

La rédaction de cette HDR au printemps 2021 a coïncidé avec la constitution et la consolidation de plusieurs réseaux de collaborations, associant acteurs opérationnels et chercheurs de différentes disciplines, autour des enjeux de biodiversité. Les discussions qui en ont découlé ont contribué à élaborer des projets de recherche collectifs et à nourrir par la même occasion mes propres réflexions. À court et moyen terme, je souhaite ainsi explorer davantage l'analyse multiscalaire de la connectivité et l'effet du changement d'échelle sur la définition des objectifs, le choix de la méthode et des données à mobiliser. À travers la connectivité des milieux de haute naturalité, des aires protégées ou des zones d'obscurité, la complémentarité des échelles d'analyse me semble essentielle pour appréhender les enjeux à la fois théoriques, méthodologiques et opérationnels liés aux réseaux écologiques. À l'échelle locale, le projet VERDI dédié à l'analyse de la connectivité intra-urbaine permettra d'évaluer le gain potentiel de significativité apporté par la cartographie à très haute résolution de l'occupation du sol, ainsi que par l'intégration de la dimension verticale de la connectivité.

En parallèle, je souhaite poursuivre et développer davantage le croisement des points de vue, notamment autour de la désartificialisation et la végétalisation en ville. Le projet COOLSCHOOLS, s'il est obtenu, contribuera sans aucun doute à ces réflexions en croisant les multiples enjeux en lien avec ces opérations. Il sera également une formidable opportunité de consolider les liens formation-recherche en impliquant les étudiants du master *Espace et Milieux* dans la réalisation des relevés de terrain et l'analyse des données collectées. Ces expertises territoriales seront menées prioritairement dans les autres villes que Paris afin d'initier les étudiants à la recherche dans un pays étranger et élargir leurs champs de vision et de compétences.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Ce volume 1 d'HDR synthétise, de manière non exhaustive, douze années de recherche menées comme maître de conférences dans deux universités et deux laboratoires successifs et présente des perspectives de recherche à court et moyen terme. Le fil conducteur de ces travaux passés et à venir se retrouve dans l'objet étudié, les réseaux écologiques, et l'approche méthodologique privilégiée de la modélisation spatiale. Sur le plan théorique, ils s'inscrivent en géographie de la conservation, elle-même dans la lignée d'une écologie de la réconciliation plus intégrative des dimensions humaines (Mathevet et Godet, 2015).

Les recherches que j'ai menées s'inscrivent d'une certaine façon dans les 3 « R » de la conservation (Rosenzweig, 2003). L'analyse de la connectivité locale pour évaluer l'importance des habitats et des corridors peut par exemple être mobilisée comme indicateur pour orienter les décisions de création d'aires protégées (*Reservation*). Depuis le début de mes recherches, j'ai cherché à confronter les travaux de modélisation à la réalité terrain, les données biologiques (4.1) mais aussi les documents de planification (5.1) et les dires d'expert (5.3). Cette complémentarité des approches et des données est essentielle pour construire des modèles plus robustes qui puissent être utiles, à la fois pour mieux comprendre les interactions entre les structures paysagères et les processus écologiques, mais aussi pour fournir un appui à la prise de décision pour la conservation de la biodiversité. Mes travaux sur les réseaux de mares en collaboration avec la LPO et la SNPN ont permis de formaliser un protocole méthodologique pour intégrer la connectivité fonctionnelle dans les critères de recherche pour la création de nouveaux habitats (*Restoration*). Ce volet reflète les liens étroits entre recherche fondamentale et recherche appliquée. Les discussions au sein du collectif Graphab ont permis d'élaborer et tester ce protocole à partir d'un cas théorique (5.2.5), puis de l'appliquer sur des cas concrets de restauration de mares grâce à l'implication des acteurs associatifs dès la construction des modèles (5.3.2).

Ces dernières années, mes recherches se sont focalisées davantage sur les milieux fortement anthropisés. Dans les zones urbaines denses où le milieu est contraint par les activités humaines, la conservation de la biodiversité ne peut reposer uniquement sur les dispositifs traditionnels de création de réserves et de restauration d'habitat, indispensables mais insuffisantes pour enrayer le déclin de la biodiversité (Rosenzweig, 2003). De nouvelles stratégies de conservation doivent être imaginées pour réconcilier les besoins de l'ensemble des êtres vivants humains et non humains (*Reconciliation*). Les travaux réalisés avec A. Mimet et A. Jeliakov (3.3.2) ont par exemple montré que dans les paysages artificialisés très fragmentés, des modifications mineures dans leur configuration amélioreraient théoriquement leur qualité pour plusieurs profils d'oiseaux. Cette approche, qui reste encore à approfondir en intégrant les pratiques et les usages, apporte des éléments intéressants sur la multifonctionnalité des paysages conciliant conservation de la biodiversité et activités humaines.

Les collaborations avec les collègues du LADYSS ont également contribué à élargir le cadre théorique et conceptuel de mes travaux en intégrant les dimensions sociales et culturelles de la biodiversité. Les projets OASIS (7.2.1) et COOLSCHOOLS (7.3.3) reflètent cette ouverture en explorant les liens entre conservation et perception de la biodiversité. Ces projets ambitionnent de questionner les relations des citoyens à la biodiversité qu'ils côtoient quotidiennement et d'étudier les éventuelles modifications de ces relations à la suite de la végétalisation de leur environnement. Un dispositif de sciences participatives pour inventorier les insectes et autres « petites bêtes » présentes dans les cours sera d'ailleurs expérimenté à partir des applications existantes (Vigie-Nature École en France) dans une perspective de « reconnexion à la nature », le 4^{ème} « R » de la conservation (Prévot-Julliard *et al.*, 2011).

Mes perspectives de recherche s'inscrivent dans la continuité de ces travaux en explorant à la fois des questions de recherche fondamentale et de recherche appliquée, les deux volets étant essentiels et complémentaires. La formalisation de modèles plus intégratifs, tenant compte des dynamiques spatiales et temporelles de la connectivité (graphes dynamiques, graphes multicouches) pourra contribuer aux champs de l'analyse des réseaux et la théorie des graphes. L'ouverture déjà amorcée vers les enjeux sociaux ou politiques de la biodiversité est amenée à se poursuivre par le biais des collaborations existantes et à venir, et l'encadrement de recherches doctorales. D'autres projets récents, non présentés dans cette HDR, s'inscrivent également dans des approches de « réconciliation » et de « reconnexion » autour des enjeux de cohabitation et de potentiels conflits entre humains-non humains : le dérangement anthropique des bouquetins dans le parc des Écrins (porté par E. Grésillon), le loup et les éleveurs dans le Limousin (J. Clavel) ou encore les promeneurs de chiens et les autres usagers dans les parcs urbains (S. Bortolamiol). Ces projets sont pensés en articulation avec la formation théorique et pratique des étudiants de Licence et de Master pour renforcer les liens entre recherche et enseignement (*cf.* volume 2 de cette HDR).

BIBLIOGRAPHIE

- Ahern, J. (1995). Greenways as a planning strategy. *Landscape and urban planning*, 33(1-3), 131-155.
- Allen, T. et Hoekstra, T. (1992). *Toward a Unified Ecology*. Columbia University Press.
- Allen, T. et Starr, T. (2017). *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press.
- Amsallem, J. et Dehouck, H. (2018). Focus - Comment préciser les continuités écologiques à l'échelle locale parcellaire ? *Revue Science Eaux & Territoires*.
- Amsallem, J., Sordello, R., Billon, L. et 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, Numéro 25(1)*, 4.
- Apur. (2013). Étude sur le potentiel de végétalisation des toitures terrasses à Paris. <https://www.apur.org/fr/nos-travaux/etude-potentiel-vegetalisation-toitures-terrasses-paris>
- Arnould, P. et Simon, L. (2007). *Géographie de l'environnement* (Belin).
- Arnould, P. et Simon, L. (2018). *Géographie des environnements* (Belin Éducation).
- Baguette, M. et 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. (2017). *Validation de la fonctionnalité des continuités écologiques en milieu urbain: approches plurispécifiques et multi-sites* [thèse de doctorat]. Université Rennes 1.
- Balbi, M., Petit, E. J., Croci, S., Nabucet, J., Georges, R., Madec, L. et 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.
- Barreteau, O., Antona, M., D'Aquino, P., Aubert, S., Boissau, S., Bousquet, F., Daré, W., Etienne, M., Le Page, C., Mathevet, R., Trébuil, G. et Weber, J. (2003). Our companion modelling approach. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*, 6(2).
- Baudry, J. et Merriam, G. (1988). Connectivity and connectedness: Functional versus structural patterns in landscapes. *Connectivity in Landscape Ecology*, 29.
- Béchet, B., Le Bissonnais, Y. et Ruas, A. (2017). *Sols artificialisés et processus d'artificialisation des sols : déterminants, impacts et leviers d'action*. INRA.
- Bender, D. J., Tischendorf, L. et Fahrig, L. (2003). Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecology*, 18(1), 17-39.
- Beninde, J., Veith, M. et Hochkirch, A. (2015). Biodiversity in cities needs space: a meta-analysis of factors determining intra-urban biodiversity variation. *Ecology Letters*, 18(6), 581-592.
- Bennett, A., Radford, J. et Haslem, A. (2006). Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*, 133(2), 250-264.
- Bennie, J., Davies, T., Inger, R. et Gaston, K. (2014). Mapping artificial lightscapes for ecological studies. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(6), 534-540.
- Berg, L. (1913). A proposed classification of Siberia and Turkestan into landscape and morphological regions. Dans *Collected Papers in honour of professor D.N. Anuchin's 70th birthday*.
- Bergès, L., Avon, C., Bezombes, L., Clauzel, C., Duflot, R., Foltête, J.-C., Gaucherand, S., Girardet, X. et Spiegelberger, T. (2020). Environmental mitigation hierarchy and biodiversity offsets revisited through habitat connectivity modelling. *Journal of Environmental Management*, 256, 109950.

- Bergsten, A. et Zetterberg, A. (2013). To model the landscape as a network: A practitioner's perspective. *Landscape and Urban Planning*, 119, 35-43.
- Beroutchachvili, N. et Bertrand, G. (1978). Le géosystème ou «système territorial naturel». *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest. Sud-Ouest Européen*, 49(2), 167-180.
- Bertrand, C. et Bertrand, G. (2002). *Une géographie traversière: l'environnement à travers territoires et temporalités*. Editions Quae.
- Bertrand, G. (1972). La « science du paysage », une « science diagonale ». *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest. Sud-Ouest Européen*, 43(2), 127-134.
- Bezombes, L. (2017). *Développement d'un cadre méthodologique pour l'évaluation de l'équivalence écologique: Application dans le contexte de la séquence « "Éviter, Réduire, Compenser" » en France* [thèse de doctorat]. Université Grenoble Alpes.
- Bienen, L. (2002). Informed decisions conservation corridors and the spread of infectious disease. *Conservation in practice*, 3(2), 10-19.
- Bigard, C., Pioch, S. et Thompson, J. (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., Regnery, B., Pioch, S. et Thompson, J. (2020). De la théorie à la pratique de la séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC): éviter ou légitimer la perte de biodiversité? *Développement durable et territoires. Économie, géographie, politique, droit, sociologie*, 11(2).
- Billon, L., Duchêne, C., Gomes, S., Grégoire, A., Kremp, M., Mustiere, S. et Sordello, R. (2020). Mapping the French green infrastructure – an exercise in homogenizing heterogeneous regional data, 1-22.
- Birch, C., Oom, S. et Beecham, J. (2007). Rectangular and hexagonal grids used for observation, experiment and simulation in ecology. *Ecological Modelling*, 206(3), 347-359.
- Blanc, N. (2008). *Vers une esthétique environnementale*. Quae.
- Blondel, J. (1979). *Biogéographie et écologie: synthèse sur la structure, la dynamique et l'évolution des peuplements de Vertébrés terrestres*. Masson.
- Blondel, J. (1995). Du théorique au concret : la biologie de la conservation. *Natures Sciences Sociétés*, 3, 10-18.
- Boitani, L., Falcucci, A., Maiorano, L. et Rondinini, C. (2007). Ecological Networks as Conceptual Frameworks or Operational Tools in Conservation. *Conservation Biology*, 21(6), 1414-1422.
- Bonnin, M. (2008). Prospective juridique sur la connectivité écologique. *Revue Juridique de l'Environnement*, 33(1), 167-178.
- Bowler, D., Buyung-Ali, L., Knight, T. et Pullin, A. (2010). Urban greening to cool towns and cities: A systematic review of the empirical evidence. *Landscape and Urban Planning*, 97(3), 147-155.
- Box, G., Luceño, A. et Paniagua-Quiñones, M. (2009). *Statistical Control By Monitoring and Adjustment* (John Wiley&Sons).
- Braaker, S., Ghazoul, J., Obrist, M. et Moretti, M. (2014). Habitat connectivity shapes urban arthropod communities: the key role of green roofs. *Ecology*, 95(4), 1010-1021.
- Braaker, S., Obrist, M., Ghazoul, J. et Moretti, M. (2017). Habitat connectivity and local conditions shape taxonomic and functional diversity of arthropods on green roofs. *Journal of Animal Ecology*, 86(3), 521-531.
- Breckheimer, I., Haddad, N., Morris, W., Trainor, A., Fields, W., Jobe, R., Hudgens, B., Moody, A. et Walters, J. (2014). Defining and Evaluating the Umbrella Species Concept for Conserving and Restoring Landscape Connectivity: Umbrellas Species for Connectivity. *Conservation Biology*, 28(6), 1584-1593.
- Brodie, J., Paxton, M., Nagulendran, K., Balamurugan, G., Clements, G., Reynolds, G., Jain, A. et Hon, J. (2016). Connecting science, policy, and implementation for landscape-scale habitat connectivity. *Conservation Biology*, 30(5), 950-961.
- Brossard, T. et Wieber, J.-C. (1980). Essai de formulation systématique d'un mode d'approche du paysage. *Bulletin de l'Association de Géographes Français*, 57(468), 103-111.
- Bunn, A., Urban, D. et Keitt, T. (2000). Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management*, 59, 265-278.
- Burgman, M., Lindenmayer, D. et Elith, J. (2005). Managing landscapes for conservation under uncertainty. *Ecology*, 86(8), 2007-2017.

- Calabrese, J. et Fagan, W. (2004). A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(10), 529-536.
- Cantwell, M. et Forman, R. (1993). Landscape graphs: Ecological modeling with graph theory to detect configurations common to diverse landscapes. *Landscape Ecology*, 8(4), 239-255.
- Challéat, S., Barré, K., Laforge, A., Lapostolle, D., Franchomme, M., Sirami, C., Le Viol, I., Milian, J. et Kerbiriou, C. (2021). Grasping darkness: the dark ecological network as a social-ecological framework to limit the impacts of light pollution on biodiversity. *Ecology and Society*, 26(1), 15.
- Chartier, D. et Rodary, E. (2016). *Manifeste pour une géographie environnementale: géographie, écologie, politique*. Presses de sciences Po.
- Chassé, P., Blatrix, C. et Frascaria-Lacoste, N. (2021). Determining the location of protected areas in France: Does “scientific interest” matter? *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19(3), 379-386.
- Chéry, P., Lee, A., Commagnac, L., Thomas-Chery, A.-L., Jalabert, S. et Slak, M.-F. (2014). Impact de l'artificialisation sur les ressources en sol et les milieux en France métropolitaine. Evaluation selon trois sources d'informations indépendantes. *Cybergeo : European Journal of Geography*.
- Chevassus-Au-Louis, B. (s. d.). Incertitudes et précaution : des opportunités pour la démocratie participative. *Humanité et biodiversité*, 102-110.
- Clauzel, C. (2017). Evaluating and mitigating the impact of a high-speed railway on connectivity: a case study with an amphibian species in France. Dans *Railway Ecology* (Springer, p. 215-228).
- Clauzel, C., Bannwarth, C. et 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. et Bonnevalle, C. (2019). Apports de la modélisation spatiale pour la gestion de la trame verte et bleue. *Cybergeo: European Journal of Geography*.
- Clauzel, C., Girardet, X. et 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. et Godet, C. (2020). Combining spatial modeling tools and biological data for improved multispecies assessment in restoration areas. *Biological Conservation*, 250, 108713.
- Clauzel, C., Jeliaskov, A. et 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. et 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. et Liénard, S. (2011). Trame Verte et Bleue : Utilisation des cartes d'occupation du sol pour une première approche qualitative de la biodiversité. *Cybergeo : European Journal of Geography*.
- Clevenger, A., Wierzchowski, J., Chruszcz, B. et Gunson, K. (2002). GIS-Generated, Expert-Based Models for Identifying Wildlife Habitat Linkages and Planning Mitigation Passages. *Conservation Biology*, 16(2), 503-514.
- Cormier, L., Lajartre, A. et Carcaud, N. (2010). La planification des trames vertes, du global au local : réalités et limites. *Cybergeo : European Journal of Geography*.
- Correa Ayram, C., Mendoza, M., Etter, A. et Salicrup, D. (2016). Habitat connectivity in biodiversity conservation: A review of recent studies and applications. *Progress in Physical Geography*, 40(1), 7-37.
- Dale, M. et Fortin, M.-J. (2021). *Quantitative analysis of ecological networks* (Cambridge University Press).
- Davies, T. et Smyth, T. (2018). Why artificial light at night should be a focus for global change research in the 21st century. *Global Change Biology*, 24(3), 872-882.
- Debray, A. (2011). La notion de réseau écologique en France : construction scientifique, appropriation par les politiques publiques et traduction territoriale. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*.
- Décamps, H. et Décamps, O. (2007). Organisation de l'espace et processus écologiques. *Économie rurale. Agricultures, alimentations, territoires*, (297-298), 41-54.

- Deconchat, M., Vialatte, A., Brin, A. et Sheeren, D. (2020). *Concepts et méthodes de l'écologie des paysages pour aider à mieux gérer les services écosystémiques*.
- Denhez, F. (2020). Comment renaturer la ville? *Club de Mediapart*. <https://blogs.mediapart.fr/frederic-denhez/blog/100520/comment-renaturer-la-ville>
- Deshaies, M., Argibay, C., Billon, V., Carsignol, J., Chiffre, E., Chrétien, L., Gasperin, A., Depigny, B., Godard, A., Huré, M., Bris, C., Mazoyer, H., Michel, N., Noiret, S. et Rosso-Darmet, A. (2016). Les effets du jumelage des infrastructures lourdes de transport sur les territoires : quels enseignements? *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement*, (Hors-série 24).
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A. et Jiguet, F. (2007). Functional Homogenization Effect of Urbanization on Bird Communities. *Conservation Biology*, 21(3), 741-751.
- Devictor, V., Julliard, R. et Jiguet, F. (2008). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 117(4), 507-514.
- Donaldson, L., Bennie, J., Wilson, R. et Maclean, I. (2021). Designing effective protected area networks for multiple species. *Biological Conservation*, 258, 109125.
- Dromgold, J., Threlfall, C., Norton, B. et Williams, N. (2020). Green roof and ground-level invertebrate communities are similar and are driven by building height and landscape context. *Journal of Urban Ecology*, 6(1), 1-9.
- Duflot, R., Avon, C., Roche, P. et 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.
- Dufour, S. et Lespez, L. (2020). *Géographie de l'environnement: La nature au temps de l'anthropocène*. Armand Colin.
- Dusza, Y. (2017). *Toitures végétalisées et services écosystémiques : favoriser la multifonctionnalité via les interactions sols-plantes et la diversité végétale* [thèse de doctorat]. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI.
- Endenburg, S., Mitchell, G. W., Kirby, P., Fahrig, L., Pasher, J. et Wilson, S. (2019). The homogenizing influence of agriculture on forest bird communities at landscape scales. *Landscape Ecology*, 34(10), 2385-2399.
- Estrada, A., Garber, P., Rylands, A., Roos, C., Fernandez-Duque, E., Fiore, A., Nekaris, K., Nijman, V., Heymann, E., Lambert, J., Rovero, F., Barelli, C., Setchell, J., Gillespie, T., Mittermeier, R., Arregoitia, L., Guinea, M. de, Gouveia, S., Dobrovolski, R., ... Li, B. (2017). Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter. *Science Advances*, 3(1), e1600946.
- Ewers, R. et Didham, R. (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological reviews*, 81(1), 117-142.
- 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. (2019). Habitat fragmentation: A long and tangled tale. *Global ecology and biogeography*, 28(1), 33-41.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D., Eigenbrod, F., Ford, A., Harrison, S. et Jaeger, J. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, 230, 179-186.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R., Sirami, C., Siriwardena, G. et Martin, J.-L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2), 101-112.
- Falchi, F., Cinzano, P., Duriscoe, D., Kyba, C., Elvidge, C., Baugh, K., Portnov, B., Rybnikova, N. et Furgoni, R. (2016). The new world atlas of artificial night sky brightness. *Science advances*, 2(6), e1600377.
- Farina, A. (1993). Editorial comment: From global to regional landscape ecology. *Landscape Ecology*, 8(3), 153-154.
- Farina, A. (2006). *Principles and methods in landscape ecology: towards a science of the landscape* (Springer, vol. 3).
- Fidino, M., Gallo, T., Lehrer, E., Murray, M., Kay, C., Sander, H., MacDougall, B., Salisbury, C., Ryan, T., Angstmann, J., Belaire, J., Dugelby, B., Schell, C., Stankowich, T., Amaya, M., Drake, D., Hursh,

- S., Ahlers, A., Williamson, J., ... Magle, S. (2021). Landscape-scale differences among cities alter common species' responses to urbanization. *Ecological Applications*, 31(2), e02253.
- Fischer, J. et Lindenmayer, D. (2006). Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos*, 112(2), 473-480.
- Fischer, J. et Lindenmayer, D. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global ecology and biogeography*, 16(3), 265-280.
- Fletcher, R., Burrell, N., Reichert, B., Vasudev, D. et Austin, J. (2016). Divergent perspectives on landscape connectivity reveal consistent effects from genes to communities. *Current Landscape Ecology Reports*, 1(2), 67-79.
- Fletcher, R., Didham, R., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R., Rosindell, J., Holt, R., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E., Melo, F., Ries, L., Prevedello, J., Tschardtke, T., Laurance, W., Lovejoy, T. et Haddad, N. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation*, 226, 9-15.
- Foltête, J.-C., Clauzel, C., Vuidel, G. et Tournant, P. (2012). Integrating graph-based connectivity metrics into species distribution models. *Landscape Ecology*, 27(4), 557-569.
- Foltête, J.-C., Girardet, X. et Clauzel, C. (2014). A methodological framework for the use of landscape graphs in land-use planning. *Landscape and Urban Planning*, (124), 240-250.
- Foltête, J.-C., Savary, P., Clauzel, C., Bourgeois, M., Girardet, X., Saharoui, Y., Vuidel, G. et Garnier, S. (2020). Coupling landscape graph modeling and biological data: a review. *Landscape Ecology*, 1-18.
- Forman, R. et Godron, M. (1986). *Landscape Ecology*. Wiley.
- Forman, R. (1995). *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge university press.
- Fortin, M.-J., Dale, M. et Brimacombe, C. (2021). Network ecology in dynamic landscapes. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1949), 20201889.
- Francaschi-Zaharia, C. (2020). Paysage : regard occidental. Dans *Dictionnaire critique de l'anthropocène* (p. 630-632).
- Franchomme, M., Hinnewinkel, C. et Challéat, S. (2019). La trame noire, un indicateur de la place de la nature dans l'aménagement du territoire. Pratiques et motivations des communes de la Métropole européenne de Lille. *Bulletin de l'association de géographes français. Géographies*, 96(96-2), 161-180.
- Francis, R. et Lorimer, J. (2011). Urban reconciliation ecology: The potential of living roofs and walls. *Journal of Environmental Management*, 92(6), 1429-1437.
- Galpern, P., Manseau, M. et Fall, A. (2011). Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation*, 144(1), 44-55.
- Gaston, K., Duffy, J., Gaston, S., Bennie, J. et Davies, T. (2014). Human alteration of natural light cycles: causes and ecological consequences. *Oecologia*, 176(4), 917-931.
- Gauthier-Clerc, M., Mesléard, F. et Blondel, J. (2014). *Sciences de la conservation*. De Boeck.
- Germaine, M.-A. (2020). Restauration écologique. Dans *Dictionnaire critique de l'anthropocène* (p. 723-726).
- Gippoliti, S. et Battisti, C. (2017). More cool than tool: Equivoques, conceptual traps and weaknesses of ecological networks in environmental planning and conservation. *Land Use Policy*, 68(Supplement C), 686-691.
- Girardet, X. (2013). *Paysage & infrastructures de transport : modélisation des impacts des infrastructures sur les réseaux écologiques* [thèse de doctorat, Université de Franche-Comté].
- Girardet, X. et Clauzel, C. (2018). *Graphab. 14 réalisations à découvrir. Actes de la journée "Retour d'expérience sur Graphab" du 27 juin 2017*. Théma / Ladyss.
- Girardet, X., Foltête, J.-C., Clauzel, C. et Vuidel, G. (2016). Restauration de la connectivité écologique : proposition méthodologique pour une localisation optimisée des passages à faune. *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement*, (Hors-série 24).
- Godet, C. et Clauzel, C. (2021). Comparison of landscape graph modelling methods for analysing pond network connectivity. *Landscape Ecology*, 36(3), 735-748.
- Godet, C., Tarabon, S., Clauzel, C., Coskun, T. et Liagre, S. (2021). Améliorer la transparence écologique des grandes infrastructures de transport. Le cas du réseau autoroutier du groupe Sanef. *Sciences, Eaux & Territoires*.

- Godet, C., Tarabon, S., Coskun, T. et Clauzel, C. (en prep.). Matching collision events and mitigation measures for reducing the barrier effect of linear transport infrastructures. *Environmental Impact Assessment Review*.
- Godet, L., Gaüzere, P., Jiguet, F. et Devictor, V. (2015). Dissociating several forms of commonness in birds sheds new light on biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 24(4), 416-426.
- Gregory, R., Van Strien, A., Vorisek, P., Meyling, A., Noble, D., Foppen, R. et Gibbons, D. (2005). Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 360(1454), 269-288.
- Gregory, R. D., Vorisek, P., Van Strien, A., Gmelig Meyling, A. W., Jiguet, F., Fornasari, L., Reif, J., Chylarecki, P. et Burfield, I. J. (2007). Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Ibis*, 149(s2), 78-97.
- Guetté, A. (2018). *Contribution à l'analyse multiscale de l'anthropisation et la naturalité en géographie de la conservation* [thèse de doctorat, Université de Nantes].
- Guetté, A., Godet, L., Juigner, M. et Robin, M. (2018). Worldwide increase in Artificial Light At Night around protected areas and within biodiversity hotspots. *Biological Conservation*, 223, 97-103.
- Guisan, A., Thuiller, W. et Zimmermann, N. (2017). *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R*. Cambridge University Press.
- Guyot-Téphany, J. (2020). Théorie de la biogéographie insulaire. Dans *Dictionnaire critique de l'anthropocène* (p. 115-117).
- Hansen, M. et Clevenger, A. (2005). The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors. *Biological conservation*, 125(2), 249-259.
- Hanski, I. (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of animal ecology*, 151-162.
- Hanski, I. et Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological journal of the Linnean Society*, 42(1-2), 3-16.
- Hanski, I. et Ovaskainen, O. (2000). The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 404(6779), 755-758.
- Hanski, I., Pakkala, T., Kuussaari, M. et Lei, G. (1995). Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos*, 21-28.
- Harrison, S. (1991). Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42(1-2), 73-88.
- Hendel, M., Gutierrez, P., Colombert, M., Diab, Y. et Royon, L. (2016). Measuring the effects of urban heat island mitigation techniques in the field: Application to the case of pavement-watering in Paris. *Urban Climate*, 16, 43-58.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P., Desender, K., Aviron, S., Bailey, D., Diekötter, T., Lens, L., Liira, J., Schweiger, O. et Speelmans, M. (2009). Pervasive effects of dispersal limitation on within-and among-community species richness in agricultural landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, 18(5), 607-616.
- Hilty, J., Worboys, G., Keeley, A., Woodley, S., Lausche, B., Locke, H., Carr, M., Pulsford, I., Pittock, J., White, J., Theobald, D., Levine, J., Reuling, M., Watson, J., Ament, R., Groves, C. et Tabor, G. (2020). *Guidelines for conserving connectivity through ecological networks and corridors*.
- Hirzel, A., Helfer, V. et Metral, F. (2001). Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling*, 145(2-3), 111-121.
- Hölker, F., Wolter, C., Perkin, E. K. et Tockner, K. (2010). Light pollution as a biodiversity threat. *Trends in ecology & evolution*, 25(12), 681-682.
- Huang, J.-L., Andreollo, M., Martensen, A., Saura, S., Liu, D.-F., He, J.-H. et Fortin, M.-J. (2020). Importance of spatio-temporal connectivity to maintain species experiencing range shifts. *Ecography*, 43(4), 591-603.
- Ims, R. (1995). Movement patterns related to spatial structures. Dans *Mosaic landscapes and ecological processes* (p. 85-109). Springer.
- Jacob, C., Quétiér, F., Aronson, J., Pioch, S. et 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).

- Jacob Rousseau, N. (2020). Renaturation. Dans *Dictionnaire critique de l'anthropocène* (p. 711-715).
- Jeliazkov, A., Lorrillière, R., Besnard, A., Garnier, J., Silvestre, M. et Chiron, F. (2019). Cross-scale effects of structural and functional connectivity in pond networks on amphibian distribution in agricultural landscapes. *Freshwater Biology*, 64(5), 997-1014.
- Jeliazkov, A., Mimet, A., Chargé, R., Jiguet, F., Devictor, V. et Chiron, F. (2016). Impacts of agricultural intensification on bird communities: new insights from a multi-level and multi-facet approach of biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 216, 9-22.
- Johst, K., Drechsler, M., van Teeffelen, A. J., Hartig, F., Vos, C., Wissel, S., Wätzold, F. et Opdam, P. (2011). Biodiversity conservation in dynamic landscapes: trade-offs between number, connectivity and turnover of habitat patches. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1227-1235.
- Jongman, R., Kùlvik, M. et Kristiansen, I. (2004). European ecological networks and greenways. *Landscape and Urban Planning*, 68(2-3), 305-319.
- Kadoya, T. (2008). Assessing functional connectivity using empirical data. *Population ecology*, 51(1), 5-15.
- Keil, P., Belmaker, J., Wilson, A., Unitt, P. et Jetz, W. (2013). Downscaling of species distribution models: a hierarchical approach. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(1), 82-94.
- Kindlmann, P. et Burel, F. (2008). Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology*, (23), 879-890.
- Kong, F., Wang, D., Yin, H., Dronova, I., Fei, F., Chen, J., Pu, Y. et Li, M. (2021). Coupling urban 3-D information and circuit theory to advance the development of urban ecological networks. *Conservation Biology*, 35(4), 1140-1150.
- Kool, J., Moilanen, A. et Treml, E. (2013). Population connectivity: recent advances and new perspectives. *Landscape Ecology*, 28(2), 165-185.
- Kotliar, N. et Wiens, J. (1990). Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure: A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity. *Oikos*, 59(2), 253-260.
- Krosby, M., Tewksbury, J., Haddad, N. et Hoekstra, J. (2010). Ecological connectivity for a changing climate. *Conservation Biology*, 24(6), 1686-1689.
- Kujala, H., Moilanen, A., Araujo, M. et Cabeza, M. (2013). Conservation Planning with Uncertain Climate Change Projections. *Plos One*, 8(2), e53315.
- Kyba, C., Kuester, T., De Miguel, A., Baugh, K., Jechow, A., Hölker, F., Bennie, J., Elvidge, C., Gaston, K. et Guanter, L. (2017). Artificially lit surface of Earth at night increasing in radiance and extent. *Science advances*, 3(11), e1701528.
- Laforge, A., Pauwels, J., Faure, B., Bas, Y., Kerbiriou, C., Fonderflick, J. et Besnard, A. (2019). Reducing light pollution improves connectivity for bats in urban landscapes. *Landscape Ecology*, 34(4), 793-809.
- Lambeck, R. (1997). Focal Species: A Multi-Species Umbrella for Nature Conservation. *Conservation biology*, 11(4), 849-856.
- LaPoint, S., Balkenhol, N., Hale, J., Sadler, J. et Ree, R. van der. (2015). Ecological connectivity research in urban areas. *Functional Ecology*, 29(7), 868-878.
- Larrère, C. et Larrère, R. (2009). *Du bon usage de la nature* (Flammarion).
- Laurance, W. (2008). Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation*, 141(7), 1731-1744.
- Lechner, A., Sprod, D., Carter, O. et Lefroy, E. (2017). Characterising landscape connectivity for conservation planning using a dispersal guild approach. *Landscape Ecology*, 32(1), 99-113.
- Lepczyk, C., Aronson, M., Evans, K., Goddard, M., Lerman, S. et MacIvor, J. (2017). Biodiversity in the City: Fundamental Questions for Understanding the Ecology of Urban Green Spaces for Biodiversity Conservation. *BioScience*, 67(9), 799-807.
- Levins, R. (1969). Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15(3), 237-240.
- Lindenmayer, D., Blanchard, W., Foster, C., Scheele, B., Westgate, M., Stein, J., Crane, M. et Florance, D. (2020). Habitat amount versus connectivity: An empirical study of bird responses. *Biological Conservation*, 241, 108377.
- Lister, N.-M., Brocki, M. et Ament, R. (2015). Integrated adaptive design for wildlife movement under climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(9), 493-502.

- Littlefield, C., Krosby, M., Michalak, J. et Lawler, J. (2019). Connectivity for species on the move: supporting climate-driven range shifts. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(5), 270-278.
- Littlefield, C., McRae, B., Michalak, J., Lawler, J. et Carroll, C. (2017). Connecting today's climates to future climate analogs to facilitate movement of species under climate change. *Conservation Biology*, 31(6), 1397-1408.
- Liu, C., White, M. et Newell, G. (2013). Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of biogeography*, 40(4), 778-789.
- Liu, Z., Ren, B., Wu, R., Zhao, L., Hao, Y., Wang, B., Wei, F., Long, Y. et Li, M. (2009). The effect of landscape features on population genetic structure in Yunnan snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) implies an anthropogenic genetic discontinuity. *Molecular Ecology*, 18(18), 3831-3846.
- Loiseau, N., Thuiller, W., Stuart-Smith, R., Devictor, V., Edgar, G., Velez, L., Cinner, J. E., Graham, N., Renaud, J., Hoey, A., Manel, S. et Mouillot, D. (2021). Maximizing regional biodiversity requires a mosaic of protection levels. *PLOS Biology*, 19(5), e3001195.
- Long, Y., Kirkpatrick, C., Zhongtai, et Xiaolin. (1994). Report on the distribution, population, and ecology of the yunnan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*). *Primates*, 35(2), 241-250.
- Louis-Lucas, T., Clauzel, C., Mayrand, F., Clergeau, P. et Machon, N. (en prep.). Role of green roofs in urban connectivity, an exploratory approach using graph theory in the city of Paris, France. *Landscape and Urban Planning*.
- Louis-Lucas, T., Mayrand, F., Clergeau, P. et Machon, N. (2021). Remote sensing for assessing vegetated roofs with a new replicable method in Paris, France. *Journal of Applied Remote Sensing*, 15(1), 014501.
- Lovell, S. et Johnston, D. (2009). Designing landscapes for performance based on emerging principles in landscape ecology. *Ecology and Society*, 14(1).
- Luginbühl, Y. (2007). Pour un paysage du paysage. *Économie rurale. Agricultures, alimentations, territoires*, (297-298), 23-37.
- Luque, S., Saura, S. et Fortin, M.-J. (2012). Landscape connectivity analysis for conservation: insights from combining new methods with ecological and genetic data. *Landscape Ecology*, 27(2), 153-157.
- Maclvor, J. (2016). Building height matters: nesting activity of bees and wasps on vegetated roofs. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 62(1-2), 88-96.
- Madelin, M. et Dupuis, V. (2020). Intensité et spatialisation de l'îlot de chaleur urbain parisien à partir de données participatives. *Climatologie*, 17, 9.
- Madre, F., Vergnes, A., Machon, N. et Clergeau, P. (2013). A comparison of 3 types of green roof as habitats for arthropods. *Ecological Engineering*, 57, 109-117.
- Madre, F., Vergnes, A., Machon, N. et Clergeau, P. (2014). Green roofs as habitats for wild plant species in urban landscapes: First insights from a large-scale sampling. *Landscape and Urban Planning*, 122, 100-107.
- Magle, S., Theobald, D. et Crooks, K. (2009). A comparison of metrics predicting landscape connectivity for a highly interactive species along an urban gradient in Colorado, USA. *Landscape Ecology*, 24(2), 267-280.
- Marsh, G. (2008). L'homme et la nature ; ou, la géographie physique modifiée par l'action humaine. *Écologie politique*, N°35(1), 155-176.
- Martensen, A., Saura, S. et 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. (2014). *A Song of Ice and Fire* (Harper Collins Libri).
- Martin, T., Burgman, M., Fidler, F., Kuhnert, P., Low-Choy, S., McBride, M. et Mengersen, K. (2012). Eliciting expert knowledge in conservation science. *Conservation Biology*, 26(1), 29-38.
- Mathevet, R. et Godet, L. (2015). *Pour une géographie de la conservation* (L'Harmattan).
- Mathevet, R. et Poulin, B. (2006). De la biologie à la géographie de la conservation. *Bulletin de l'Association de Géographes Français*, 83(3), 341-354.
- Mathevet, R., Thompson, J., Delanoë, O., Cheylan, M., Gil-Fourrier, C., Bonnin, M. et Mathevet, R. (2010). La solidarité écologique : un nouveau concept pour une gestion intégrée des parcs nationaux et des territoires. *Natures Sciences Societes*, Vol. 18(4), 424-433.
- Mayor, S., Schneider, D., Schaefer, J. et Mahoney, S. (2009). Habitat selection at multiple scales. *Ecoscience*, 16(2), 238-247.

- Mayrand, F. et Clergeau, P. (2018). Green roofs and green walls for biodiversity conservation: a contribution to urban connectivity? *Sustainability*, 10(4), 985.
- Mazaris, A., Papanikolaou, A., Barbet-Massin, M., Kallimanis, A., Jiguet, F., Schmeller, D. et Pantis, J. (2013). Evaluating the Connectivity of a Protected Areas' Network under the Prism of Global Change: The Efficiency of the European Natura 2000 Network for Four Birds of Prey. *PLoS ONE*, 8(3), e59640.
- McClure, M., Hansen, A. et Inman, R. (2016). Connecting models to movements: testing connectivity model predictions against empirical migration and dispersal data. *Landscape Ecology*, 31(7), 1419-1432.
- Méchin, A. (2020). *Dimensionner les mesures de compensation écologique: des outils opérationnels pour une meilleure appropriation par les acteurs de l'aménagement du territoire* [thèse de doctorat. Université Paul Valéry-Montpellier III].
- Merriam, G. (1984). *Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern*. 1st seminar - International Association of Landscape Ecology, Roskilde.
- Meurant, M., Gonzalez, A., Doxa, A. et Albert, C. H. (2018). Selecting surrogate species for connectivity conservation. *Biological Conservation*, 227, 326-334.
- Miller-Rushing, A., Primack, R., Devictor, V., Corlett, R., Cumming, G., Loyola, R., Maas, B. et Pejchar, L. (2019). How does habitat fragmentation affect biodiversity? A controversial question at the core of conservation biology. *Biological Conservation*, 232, 271-273.
- Mills, W. et Rott, A. (2020). Vertical life: impact of roof height on beetle diversity and abundance on wildflower green roofs. *Journal of Urban Ecology*, 6(1).
- Mimet, A. (2012). *Analyser la réponse de la biodiversité à l'anthropisation : vers une approche paysage centrée. Cas de la Seine-et-Marne* [thèse de doctorat, Université Paris 1-Panthéon Sorbonne].
- Mimet, A., Clauzel, C. et Foltête, J.-C. (2016). Locating wildlife crossings for multispecies connectivity across linear infrastructures. *Landscape Ecology*, 31(9), 1955-1973.
- Mimet, A., Houet, T., Julliard, R. et Simon, L. (2013). Assessing functional connectivity: a landscape approach for handling multiple ecological requirements. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(5), 453-463.
- Minor, E. et Lookingbill, T. (2010). A Multiscale Network Analysis of Protected-Area Connectivity for Mammals in the United States. *Conservation Biology*, 24(6), 1549-1558.
- Molines, N. et Cuadrado, V. (1997). La modélisation et la géographie enseignée. *L'Information Géographique*, 61(4), 144-153.
- Mougenot, C. (2013). *Prendre soin de la nature ordinaire. Prendre soin de la nature ordinaire*. Éditions de la Maison des sciences de l'homme.
- Mougenot, C. et Melin, É. (2000). Entre science et action: le concept de réseau écologique. *Nature Sciences Sociétés*, 8(3), 20-30.
- Moulherat, S. (2017). Livrable II Méthodes et résultats du programme CIRFE.
- Naveh, Z. et Lieberman, A. (2013). *Landscape ecology: theory and application*. Springer-Verlag.
- Noss, R. (1991). Landscape connectivity: different functions at different scales. *Landscape linkages and biodiversity*. Island Press, Washington, DC, USA, 27-39.
- Núñez, T., Lawler, J., Mcrae, B., Pierce, D., Krosby, M., Kavanagh, D., Singleton, P. et Tewksbury, J. (2013). Connectivity planning to address climate change. *Conservation Biology*, 27(2), 407-416.
- Oberndorfer, E., Lundholm, J., Bass, B., Coffman, R., Doshi, H., Dunnett, N., Gaffin, S., Köhler, M., Liu, K. et Rowe, B. (2007). Green roofs as urban ecosystems: ecological structures, functions, and services. *BioScience*, 57(10), 823-833.
- Odum, E. (1971). *Fundamentals of Ecology*. Saunders.
- O'Neill, R., Deangelis, D., Waide, J., Allen, T. et Allen, G. (1986). *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton University Press.
- Opdam, P., Pouwels, R., van Rooij, S., Steingröver, E. et Vos, C. C. (2008). Setting biodiversity targets in participatory regional planning: introducing ecoprofiles. *Ecology and Society*, 13(1).
- Opdam, P., Steingröver, E. et Rooij, S. van. (2006). Ecological networks: A spatial concept for multi-actor planning of sustainable landscapes. *Landscape and Urban Planning*, 75(3-4), 322-332.
- Papet, G. et Vanpeene, S. (2020). *Graphes Paysagers et séquence ERC*. Centre de ressources TVB.

- Pascual-Hortal, L. et 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.
- Pearce, H. et Walters, C. L. (2012). Do green roofs provide habitat for bats in urban areas? *Acta chiropterologica*, 14(2), 469-478.
- Pilosof, S., Porter, M., Pascual, M. et Kéfi, S. (2017). The multilayer nature of ecological networks. *Nature Ecology & Evolution*, 1(4), 1-9.
- Pioch, S., Levrel, H., Hay, J., Frascaria-Lacoste, N. et Martin, G. (2015). *Restaurer la nature pour atténuer les impacts du développement: Analyse des mesures compensatoires pour la biodiversité*. Quae.
- Poor, E., Loucks, C., Jakes, A. et Urban, D. (2012). Comparing Habitat Suitability and Connectivity Modeling Methods for Conserving Pronghorn Migrations. *PLOS ONE*, 7(11), e49390.
- Prévot-Julliard, A.-C., Clavel, J. et Teillac-Deschamp, P. (2011). Biodiversité et sociétés : les quatre « R » de la conservation. *Société Française d'Ecologie*. <https://www.sfecologie.org/regard/r14-prevot-julliard-et-a/>
- Princé, K., Rouveyrol, P., Pellissier, V., Touroult, J. et Jiguet, F. (2021). Long-term effectiveness of Natura 2000 network to protect biodiversity: A hint of optimism for common birds. *Biological Conservation*, 253, 108871.
- Prugh, L. (2009). An evaluation of patch connectivity measures. *Ecological Applications*, 19(5), 1300-1310.
- Pulliam, H. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *American naturalist*, 652-661.
- Quétier, F., Quenouille, B., Schwoertzig, E., Gaucherand, S., Lavorel, S. et Thievent, P. (2012). Les enjeux de l'équivalence écologique pour la conception et le dimensionnement de mesures compensatoires d'impacts sur la biodiversité et les milieux naturels. *Sciences Eaux & Territoires*, (Hors Série 7).
- Quétier, F., Regnery, B. et 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.
- Rayfield, B., Fortin, M.-J. et Fall, A. (2011). Connectivity for conservation: a framework to classify network measures. *Ecology*, 92(4), 847-858.
- Regnery, B., Quétier, F., Cozannet, N., Gaucherand, S., Lariche, A., Burylo, M., Couvet, D. et Kerbirou, C. (2013). Mesures compensatoires pour la biodiversité : comment améliorer les dossiers environnementaux et la gouvernance ?, (Hors Série 12).
- Ren, B., Li, M., Long, Y., Grüter, C. C. et Wei, F. (2008). Measuring Daily Ranging Distances of *Rhinopithecus bieti* via a Global Positioning System Collar at Jinsichang, China: A Methodological Consideration. *International Journal of Primatology*, 29(3), 783-794.
- Ren, B., Li, M., Long, Y., Wu, R. et Wei, F. (2009). Home range and seasonality of Yunnan snub-nosed monkeys. *Integrative Zoology*, 4(2), 162-171.
- Riitters, K., O'Neill, R., Hunsaker, C., Wickham, J., Yankee, D., Timmins, S., Jones, K. et Jackson, B. (1995). A factor analysis of landscape pattern and structure metrics. *Landscape ecology*, 10(1), 23-39.
- Risser, P., Karr, J. et Forman, R. (1984). Landscape ecology: Directions and approaches. *Illinois Natural History Survey*.
- Robert, A., Fontaine, C., Veron, S., Monnet, A.-C., Legrand, M., Clavel, J., Chantepie, S., Couvet, D., Ducarme, F. et Fontaine, B. (2017). Fixism and conservation science. *Conservation Biology*, 31(4), 781-788.
- Rodary, E. (2019). *L'apartheid et l'animal: vers une politique de la connectivité* (Wildproject Editions).
- Rodrigues, A. et Cazalis, V. (2020). The multifaceted challenge of evaluating protected area effectiveness. *Nature Communications*, 11(1), 5147.
- Rose, N.-A. et Burton, P. (2009). Using bioclimatic envelopes to identify temporal corridors in support of conservation planning in a changing climate. *Forest Ecology and Management*, 258, S64-S74.
- Rosenzweig, M. (2003). *Win-win ecology: how the earth's species can survive in the midst of human enterprise*. Oxford University.

- Rougerie, G. et Beroutchachvili, N. L. (1991). *Géosystèmes et paysages: bilan et méthodes*. Armand Colin.
- Rougier, S. (2016). *Apport des images satellites à très haute résolution spatiale couplées à des données géographiques multi-sources pour l'analyse des espaces urbains* [thèse de doctorat, Université de Strasbourg].
- Sahraoui, Y., Foltête, J.-C. et Clauzel, C. (2017). A multi-species approach for assessing the impact of land-cover changes on landscape connectivity. *Landscape Ecology*, 32(9), 1819-1835.
- Sahraoui, Y. (2016). *Le paysage, entre esthétique & écologie : modélisation rétrospective à partir de changements d'occupation du sol* [thèse de doctorat, Université de Franche-Comté].
- Sahraoui, Y., Clauzel, C. et Foltête, J.-C. (En prép.). Hiérarchie et centralité dans les réseaux écologiques. Dans *Centralités et hiérarchies dans les réseaux et les territoires*.
- Sajaloli, B. et Dutilleul, C. (2001). *Les mares, des potentialités environnementales à revaloriser* (PNRZH. Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement). BRGM.
- Santini, L., Saura, S. et Rondinini, C. (2016). Connectivity of the global network of protected areas. *Diversity and Distributions*, 22(2), 199-211.
- Saura, S. (2018). Node self-connections in network metrics. *Ecology Letters*, 21(2), 319-320.
- Saura, S., Estreguil, C., Mouton, C. et 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. et 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. et 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.
- Sawyer, S., Epps, C. et Brashares, J. (2011). Placing linkages among fragmented habitats: do least-cost models reflect how animals use landscapes? *Journal of Applied Ecology*, 48(3), 668-678.
- Schumaker, N. (1996). Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology*, 77(4), 1210-1225.
- Serret, H., Raymond, R., Foltête, J.-C., Clergeau, P., Simon, L. et Machon, N. (2014). Potential contributions of green spaces at business sites to the ecological network in an urban agglomeration: The case of the Ile-de-France region, France. *Landscape and Urban Planning*, 131, 27-35.
- Sheeren, D., Bonthoux, S. et Balent, G. (2014). Modeling bird communities using unclassified remote sensing imagery: Effects of the spatial resolution and data period. *Ecological indicators*, 43, 69-82.
- Shirk, A., Wallin, D., Cushman, S., Rice, C. et Warheit, K. (2010). Inferring landscape effects on gene flow: a new model selection framework. *Molecular ecology*, 19(17), 3603-3619.
- Sordello, R. (2017a). Pistes méthodologiques pour prendre en compte la pollution lumineuse dans les réseaux écologiques. *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement*, 17(3).
- Sordello, R. (2017b). R72: Trame verte, trame bleue et autres trames. *sfecologie.org*. <https://www.sfecologie.org/regard/r72-mai-2017-r-sordello-corridors-ecologiques/>
- Sordello, R., Billon, L., Amsallem, J. et Vanpeene, S. (2017). *Bilan technique et scientifique sur l'élaboration des Schémas régionaux de cohérence écologique - Méthodes d'identification des composantes de la TVB*. Centre de ressources TVB.
- Soulé, M. et Simberloff, D. (1986). What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biological Conservation*, 35(1), 19-40.
- Stevenson-Holt, C., Watts, K., Bellamy, C., Nevin, O. et Ramsey, A. (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).
- Tarabon, S. (2020). *La prise en compte des fonctionnalités écologiques dans l'aménagement des territoires et l'application de la séquence Éviter-Réduire-Compenser. De l'échelle projet à la planification* [thèse de doctorat, Université d'Avignon].
- Taylor, P., Fahrig, L., Henein, K. et Merriam, G. (1993). Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos*, 68(3), 571-573.
- Theobald, D. (2006). Exploring the functional connectivity of landscapes using landscape networks. Dans *Connectivity Conservation* (Cambridge University Press). Kevin R. Crooks ; M. Sanjayan.

- Therville, C. (2013). *Des clichés protectionnistes aux approches intégratives: l'exemple des réserves naturelles de France* [thèse de doctorat. Université de Bretagne occidentale-Brest].
- Tischendorf, L. et Fahrig, L. (2000). On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 90(1), 7-19.
- Troll, C. (1971). Landscape ecology (geocology) and biogeocenology - A terminology study. *Geoforum*, 8(71), 43-46.
- Tukey, J. (1962). The Future of Data Analysis. *The Annals of Mathematical Statistics*, 33(1), 1-67.
- Turner, M. (2005a). Landscape ecology in North America: past, present, and future. *Ecology*, 86(8), 1967-1974.
- Turner, M. (2005b). Landscape ecology: what is the state of the science? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 319-344.
- Turner, M., Gardner, R., O'Neill, R. (2001). *Landscape ecology in theory and practice* (vol. 401). Springer.
- Turner, M., O'Neill, R., Gardner, R. et Milne, B. (1989). Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape ecology*, 3(3-4), 153-162.
- Urban, D. et Keitt, T. (2001). Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82(5), 1205-1218.
- Vanpeene, S., Amsallem, J., Sordello, R. et Billon, L. (2018). Prise de recul sur la politique Trame verte et bleue à l'échelle régionale. *Sciences Eaux Territoires*, (36), 14-19.
- Varenne, F. (2020). Modélisation. Dans *Dictionnaire critique de l'anthropocène* (p. 556-561).
- Venter, O., Sanderson, E., Magrath, A., Allan, J., Beher, J., Jones, K., Possingham, H., Laurance, W., Wood, P., Fekete, B., Levy, M. et Watson, J. (2016). Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nature Communications*, 7(1), 12558.
- Vignal, M. (2020). *L'impact du changement global sur la flore du Sud-Est de la France : Modélisation multiscalaire de la répartition de 25 espèces à l'horizon 2100 par la dynamique de population* [thèse de doctorat, Université Côte d'Azur].
- Vimal. (2010). *Des aires protégées aux réseaux écologiques : science, technique et participation pour penser collectivement la durabilité des territoires*.
- Vimal, R. et Mathevet, R. (2011). La carte et le territoire : le réseau écologique à l'épreuve de l'assemblée cartographique. *Cybergeog : European Journal of Geography*.
- Vimal, R., Mathevet, R. et Thompson, J. D. (2012). The changing landscape of ecological networks. *Journal for Nature Conservation*, 20(1), 49-55.
- Voinov, A. et Bousquet, F. (2010). Modelling with stakeholders. *Environmental Modelling & Software*, 25(11), 1268-1281.
- Voiron-Canicio, C. (2006). *L'espace dans la modélisation des interactions nature-société*. Colloque Interactions Nature-Société, analyse et modèles., La Baule (p. 6).
- Vos, C. C., Verboom, J., Opdam, P. F. et Ter Braak, C. J. (2001). Toward ecologically scaled landscape indices. *The American Naturalist*, 157(1), 24-41.
- Wang, H., Xu, H., Li, Y., Xu, Z., Ding, W., Xiao, W. et Ye, H. (2019). New distribution records for the endangered black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in Yunnan, China. *Journal of Vertebrate Biology*, 68(2), 79-85.
- Ward, M., Saura, S., Williams, B., Ramírez-Delgado, J., Arafteh-Dalmau, N., Allan, J., Venter, O., Dubois, G. et Watson, J. (2020). Just ten percent of the global terrestrial protected area network is structurally connected via intact land. *Nature Communications*, 11(1), 4563.
- Wasserman, T., Cushman, S., Schwartz, M. et Wallin, D. (2010). Spatial scaling and multi-model inference in landscape genetics: *Martes americana* in northern Idaho. *Landscape ecology*, 25(10), 1601-1612.
- Wieber, J.-C. (1981). Étude du paysage et (ou ?) analyse écologique. *Travaux de l'Institut de Géographie de Reims*, 45(1), 13-23.
- Wiens, J. (1995). Landscape mosaics and ecological theory. Dans *Mosaic landscapes and ecological processes* (p. 1-26). Springer.
- Wiens, J. (1997). The emerging role of patchiness in conservation biology. Dans *The ecological basis of conservation* (p. 93-107). Springer.

- Wiens, J. (2002). Central concepts and issues of landscape ecology. Dans *Applying landscape ecology in biological conservation* (p. 3-21). Springer.
- Wiens, J., Moss, M., Turner, M. et Mladenoff, D. (dir.). (2006). *Foundation Papers in Landscape Ecology*. Columbia University Press.
- Williams, N., Lundholm, J. et MacIvor, J. (2014). FORUM: Do green roofs help urban biodiversity conservation? *Journal of Applied Ecology*, 51(6), 1643-1649.
- Windt, H. et Swart, J. (2008). Ecological corridors, connecting science and politics: the case of the Green River in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 124-132.
- With, K. A. (2019). *Essentials of Landscape Ecology*. OUP Oxford.
- Wu, J. (2013). Key concepts and research topics in landscape ecology revisited: 30 years after the Allerton Park workshop. *Landscape ecology*, 28(1), 1-11.
- Yilmaz, D., Cannavo, P., Séré, G., Vidal-Beaudet, L., Legret, M., Damas, O. et Peyneau, P.-E. (2018). Physical properties of structural soils containing waste materials to achieve urban greening. *Journal of Soils and Sediments*, 18(2), 442-455.
- Zalasiewicz, J., Williams, M., Haywood, A. et Ellis, M. (2011). *The Anthropocene: a new epoch of geological time?* The Royal Society Publishing.
- Zeller, K., Jennings, M., Vickers, T., Ernest, H., Cushman, S. et Boyce, W. (2018). Are all data types and connectivity models created equal? Validating common connectivity approaches with dispersal data. *Diversity and distributions*, 24(7), 868-879.
- Zeller, K., McGarigal, K. et Whiteley, A. (2012). Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology*, 27(6), 777-797.
- Zetterberg, A., Mörtberg, U. M. et Balfors, B. (2010). Making graph theory operational for landscape ecological assessments, planning, and design. *Landscape and Urban Planning*, 95(4), 181-191.
- Zhang, J., Pham, T., Kalacska, M. et Turner, S. (2014). Using Landsat Thematic Mapper records to map land cover change and the impacts of reforestation programmes in the borderlands of southeast Yunnan, China: 1990–2010. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 31, 25-36.
- Zhang, Y., Clauzel, C., Li, J., Xue, Y., Zhang, Y., Wu, G., Giraudoux, P., Li, L. et Li, D. (2019). Identifying refugia and corridors under climate change conditions for the Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in Hubei Province, China. *Ecology and Evolution*, 9(4), 1680-1690.
- Ziółkowska, E., Ostapowicz, K., Kuemmerle, T., Perzanowski, K., Radeloff, V. C. et Kozak, J. (2012). Potential habitat connectivity of European bison (*Bison bonasus*) in the Carpathians. *Biological Conservation*, 146(1), 188-196.

TABLE DES FIGURES

Figure 1. Réseau des communautés de personnes à qui je dédie ces remerciements	2
Figure 1.1. Évolution du niveau de connectivité en fonction de la proportion d'habitat dans le paysage et détection de seuil critique	21
Figure 1.2. Modèle de la théorie biogéographique des îles et transposition aux milieux terrestres ..	22
Figure 1.3. Différents modèles de métapopulation	23
Figure 1.4. Stratégie de définition des aires protégées fondée sur les principes de la théorie biogéographique des îles.	24
Figure 1.5. Les deux composantes de l'hétérogénéité spatiale du paysage	25
Figure 1.6. Trois modèles pour décrire l'hétérogénéité spatiale du paysage	26
Figure 1.7. Modèle de la mosaïque paysagère de Forman appliqué à un milieu bocager	26
Figure 1.8. Définition de la fragmentation paysagère	27
Figure 1.9. Changement d'échelle et niveau de connectivité	29
Figure 2.1. Relation entre la proportion de surface terrestre protégée et la proportion d'aires protégées structurellement connectées par pays et territoire.	35
Figure 2.2. Schéma d'organisation d'un réseau écologique avec différentes formes de corridors	36
Figure 2.3. Deux stratégies différentes et complémentaires pour rendre un réseau écologique fonctionnel	37
Figure 2.4. Classement des méthodes d'analyse de la connectivité en fonction du coût et de la qualité de l'analyse	39
Figure 2.5. Modélisation d'un réseau écologique par la théorie des graphes.	41
Figure 2.6. Principe du Flux d'interaction et comparaison avec une métrique topologique	44
Figure 2.7. Principe du l'indice de centralité intermédiaire.	45
Figure 2.8. Illustration de deux niveaux de connectivité globale	45
Figure 3.1. Changement de résolution spatiale (grain) de la carte d'occupation du sol	52
Figure 3.2. Diagramme spatio-temporel des déplacements	54
Figure 3.3. Emboîtement des processus écologiques relatifs au cycle de vie des espèces fonctionnant en métapopulation	55
Figure 3.4. Modélisation multiscalaire d'un réseau écologique à partir du concept de métatache ...	55
Figure 3.5. Répartition historique et actuelle du rhinopithèque de Biet.	56
Figure 3.6. Paysages forestiers dans les <i>LaoJun Shan</i> , province du Yunnan (Chine).....	57
Figure 3.7. Réseaux écologiques du rhinopithèque de Biet à l'échelle des déplacements quotidiens et des évènements de dispersion.....	59
Figure 3.8. Exemple de rognage des taches d'habitat en fonction de la distance aux perturbations pour le groupe « grands herbivores forêts et milieux ouverts »	61
Figure 3.9. Exemple de huit types paysagers associant 4 classes de composition et 2 classes de configuration	63
Figure 3.10. Quatre espèces d'oiseaux communs parmi les 62 étudiées en Seine-et-Marne.....	64
Figure 3.11. Quelques espèces étudiées dans le cadre du projet TRAMARE	69
Figure 3.12. Constitution de six profils d'espèces d'oiseaux présentant des similarités dans le degré de préférence de chaque type paysager	70
Figure 3.13. Passage du graphe paysager à une représentation continue des valeurs de connectivité pour trois groupes d'espèces en Seine-et-Marne	72

Figure 3.14. Potentiel de connectivité paysagère multi-espèces sans standardisation et avec standardisation pour la Seine-et-Marne.....	73
Figure 3.15. Analyse en Composantes Principales des gains de connectivité pour le scénario d'autoroute infranchissable et hiérarchie des tronçons d'autoroute en fonction de leur coordonnée sur le premier facteur	74
Figure 3.16. Zones optimales pour l'implantation de passages à faune dans une perspective multi-espèces.	75
Figure 4.1. Espace factoriel combinant le type de données biologiques et les caractéristiques géographiques et écologiques des études.....	80
Figure 4.2. Deux approches complémentaires pour intégrer les données biologiques dans la modélisation des réseaux écologiques	80
Figure 4.3. Comparaison entre un réseau écologique potentiel et un réseau écologique avéré	81
Figure 4.4. Modèles prédictifs de qualité d'habitat pour chacune des huit espèces étudiées dans le projet TRAMARE	83
Figure 4.5. Combinaison des huit cartes d'habitat issues des modèles prédictifs.	84
Figure 4.6. Localisation des hotspots de collisions et des zones à fort enjeux de restauration de la connectivité sur le réseau autoroutier SANEF.....	88
Figure 4.7. Protocole méthodologique de comparaison de trois méthodes de construction des graphes paysagers.....	89
Figure 4.8. Répartition des mares en Ile-de-France d'après l'inventaire participatif de la SNPN en fonction de leur catégorie et de leurs observateurs	90
Figure 4.9. Bassin de rétention identifié à tort comme « mare potentielle » ; Mare potentielle temporairement asséchée les jours de prospection mais dont l'existence est validée	91
Figure 4.10. Exemples de mares de taille et forme variées : mare intra-forestière, mare de lisière, mare en milieu ouvert	92
Figure 4.11. Représentation des taches d'habitat potentiel délimitées à partir des données d'occupation du sol ou d'un modèle prédictif de qualité	93
Figure 4.12. Potentiel de connectivité résultant d'une interpolation des valeurs locales de la métrique Flux.	94
Figure 5.1. Différents types de représentation cartographique des corridors de la trame forestière dans les SRCE.	97
Figure 5.2. Hiérarchisation des nœuds et des liens du graphe représentant le réseau forestier pour les grands mammifères.	99
Figure 5.3. Différence de délimitation dans le PNR de Millevaches entre les réservoirs de biodiversité de la sous-trame forestière du SRCE Limousin et les taches d'habitat forestier délimitées à partir de l'occupation du sol.....	100
Figure 5.4. Hiérarchisation des taches d'habitat et des corridors en fonction de leur importance pour la connectivité globale et comparaison avec les réservoirs de biodiversité des SRCE au nord-est de la région parisienne.	101
Figure 5.5. Scénarios pour la hiérarchisation des mesures d'évitement, de réduction et de compensation des atteintes sur la connectivité fonctionnelle d'un projet d'aménagement	105
Figure 5.6. Localisation et hiérarchisation des fuseaux de passage de la branche sud de la LGV Rhin-Rhône entre la vallée de la Saône et le massif du Jura.....	106
Figure 5.7. Test itératif de réactivation des liens pour localiser des passages à faune	107
Figure 5.8. Localisation des deux meilleurs passages à faune pour les trois profils d'espèces forestières et confrontation avec les aménagements existants.....	108
Figure 5.9. Cadre méthodologique pour, à partir de la modélisation des réseaux écologiques, identifier les ouvrages existants à améliorer et les tronçons les plus intéressants pour la création de nouveaux ouvrages.....	110
Figure 5.10. Exemples d'ouvrages de franchissement existants avec un potentiel variable d'amélioration de la connectivité	111
Figure 5.11. Synthèse des 109 ouvrages existants au potentiel d'amélioration retenus et ayant fait l'objet d'une fiche programmatique spécifique	112
Figure 5.12. Synthèse des gains potentiels de connectivité multi-trames en considérant chacun des tronçons petites mailles franchissable pour la faune	113
Figure 5.13. Protocole méthodologique pour la recherche de meilleurs emplacements pour la création de nouvelles mares	115

Figure 5.14. Exemples d’actions menées dans le cadre de la compensation écologique	116
Figure 5.15. Résultats des premiers échanges sur les pratiques des acteurs en lien avec les enjeux de connectivité	118
Figure 5.16. Extraits des fiches tutoriels Graphab réalisées dans le cadre du projet TRAMARE ...	120
Figure 5.17. Comparaison des approches « modélisation » et « expertise » dans l’identification des sites de création de mares sur un espace naturel sensible	122
Figure 5.18. Carte des secteurs favorables issus de la modélisation pour densifier le réseau de mares	124
Figure 5.19. Exemple de légende synthétique représentant le classement des ouvrages existants à améliorer en fonction du gain en connectivité, du coût des travaux et de la complexité règlementaire	125
Figure 6.1. Modélisation de la distribution potentielle actuelle et à l’horizon 2050 de l’habitat du rhinopithèque de Roxellane dans la province de Hubei (Chine) et identification des corridors permettant de relier les habitats actuels et futurs.....	131
Figure 6.2. Principe des réseaux écologiques spatio-temporels	132
Figure 6.3. Facteurs multiscalaires jouant sur l’efficacité des zones protégées.....	134
Figure 6.4. Analyse visuelle des éléments constitutifs d’un réseau écologique nocturne et modélisation par la théorie des graphes	138
Figure 6.5. Principe de modélisation d’un réseau écologique multi-habitat dédié à l’analyse de la connectivité de la trame turquoise.....	140
Figure 7.1. Exemple de désartificialisation et végétalisation à Avignon	144
Figure 7.2. Une friche imperméabilisée intéressante à « renaturer » et inversement une friche à caractère naturel à préserver.....	145
Figure 7.3. Restitution finale du travail de la promo 2020-2021 du M2 <i>Espace et Milieux : territoires écologiques</i> sur le projet OASIS.....	146
Figure 7.4. Capacité d’accueil et contribution potentielle à la connectivité fonctionnelle pour les hyménoptères volants.....	147
Figure 7.5. Classification des écoles dans le nord-est parisien en fonction de la répartition de la végétation dans leur environnement immédiat	148
Figure 7.6. Occupation du sol dans l’enceinte de trois établissements scolaires parisiens.....	149
Figure 7.7. Part moyenne de chaque type de surface dans l’enceinte des écoles et part de la surface végétale dans les arrondissements et dans les écoles	149
Figure 7.8. Tentatives de modélisation des réseaux écologiques d’habitat herbacé et arboré dans les Hauts-de-Seine.....	150
Figure 7.9. Comparaison de la distribution des valeurs de F et BC des toitures végétalisées et des espaces verts au sol en fonction des gammes de coût linéaire et exponentielle et des distances de dispersion	156
Figure 7.10. Impact de la forme urbaine sur la contribution des toitures végétalisées à la connectivité.	157

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	1
SOMMAIRE	3
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	5
ITINÉRAIRE DE RECHERCHE	5
POSITIONNEMENT SCIENTIFIQUE EN GÉOGRAPHIE DE L'ENVIRONNEMENT	8
<i>Les interactions nature-société par le prisme de la biodiversité et de ses dynamiques</i>	8
<i>Les réseaux écologiques pour penser la conservation à l'échelle des territoires</i>	10
<i>La modélisation spatiale comme méthode d'analyse privilégiée</i>	11
PLAN DU VOLUME	12
PREMIÈRE PARTIE.....	13
INTRODUCTION DE LA PARTIE 1.....	14
CHAPITRE 1 – L'ÉCOLOGIE DU PAYSAGE, UNE APPROCHE INTERDISCIPLINAIRE	15
1.1 UNE CONSTRUCTION PROGRESSIVE ENTRE ÉCOLOGIE ET GÉOGRAPHIE	15
1.1.1. <i>Les origines de l'écologie du paysage</i>	15
1.1.2. <i>Les principes fondateurs de l'écologie du paysage.....</i>	17
1.2. LES MODÈLES THÉORIQUES FONDATEURS	18
1.2.1. <i>Le paysage vu comme un système</i>	18
1.2.2. <i>L'organisation hiérarchique des systèmes</i>	19
1.2.3. <i>Hétérogénéité paysagère et connectivité : la théorie de la percolation.....</i>	20
1.2.4. <i>Paramètres spatiaux et dynamiques de population.....</i>	21
1.3. LES CONCEPTS MOBILISÉS.....	25
1.3.1. <i>Hétérogénéité paysagère.....</i>	25
1.3.2. <i>Fragmentation des habitats</i>	27
1.3.3. <i>Connectivité du paysage.....</i>	28
CHAPITRE 2 – DE LA MISE EN RÉSEAU À LA MODÉLISATION DES RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES	31
2.1. DE LA CONSERVATION DE SITE À LA MISE EN RÉSEAU.....	31
2.1.1. <i>Une lente prise en compte de la connectivité dans les politiques environnementales</i> <i>31</i>	
2.1.2. <i>Des mises en réseaux à des échelles variées</i>	33
2.2. LES RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES, NOUVEAU PARADIGME DE CONSERVATION	35
2.2.1. <i>Un concept spatial inspiré du modèle de mosaïque paysagère</i>	35
2.2.2. <i>Un concept spatial adapté à la planification territoriale</i>	37
2.3. MODÉLISER LES RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES ET MESURER LA CONNECTIVITÉ FONCTIONNELLE	38
2.3.1. <i>Pourquoi modéliser les réseaux écologiques ?</i>	38
2.3.2. <i>Comment modéliser les réseaux écologiques ?.....</i>	39
2.3.3. <i>La théorie des graphes</i>	41
CONCLUSION DE LA PARTIE 1	47
DEUXIÈME PARTIE.....	49
INTRODUCTION DE LA PARTIE 2.....	50
CHAPITRE 3 – ANALYSE MULTISCALEIRE DE LA CONNECTIVITÉ	51

3.1.	REPRÉSENTER L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DES STRUCTURES PAYSAGÈRES, UNE QUESTION D'ÉCHELLE	51
3.2.	INTÉGRER L'EMBOÎTEMENT HIÉRARCHIQUE DES DÉPLACEMENTS	53
3.2.1.	<i>L'emboîtement spatio-temporel des déplacements</i>	53
3.2.2.	<i>Modéliser cet emboîtement par une approche multiscalaire</i>	54
3.2.3.	<i>Application à la conservation d'une espèce menacée</i>	56
3.3.	DÉPASSER LE MODÈLE HABITAT-CORRIDOR-MATRICE	60
3.3.1.	<i>Différentes manières d'intégrer l'hétérogénéité paysagère</i>	60
3.3.2.	<i>Application d'une approche paysage-centrée à la conservation des oiseaux</i>	62
3.4.	APPROCHE MULTI-ESPÈCES DE LA CONNECTIVITÉ	65
3.4.1.	<i>Approche par habitat</i>	66
3.4.2.	<i>Approche par espèce</i>	67
3.4.3.	<i>Combiner les résultats pour un diagnostic multi-espèces</i>	71
CHAPITRE 4 – ÉVALUER ET RÉDUIRE L'INCERTITUDE		77
4.1.	INTÉGRER LE TERRAIN DANS LES MODÈLES POUR RÉDUIRE L'INCERTITUDE	78
4.1.1.	<i>Revue de littérature sur les données biologiques mobilisées</i>	78
4.1.2.	<i>Construire le modèle avec des données biologiques</i>	81
4.1.3.	<i>Confronter les résultats aux données biologiques, une manière d'interroger la relation connectivité-biodiversité</i>	86
4.2.	CONFRONTER LES MODÈLES POUR ÉVALUER ET RÉDUIRE L'INCERTITUDE	88
4.2.1.	<i>Explorer les données cartographiques en entrée du modèle</i>	89
4.2.2.	<i>Une délimitation des habitats qui varie fortement selon les méthodes</i>	92
4.2.3.	<i>Une grande variabilité dans la spatialisation de la connectivité</i>	93
CHAPITRE 5 – RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES ET PLANIFICATION TERRITORIALE		95
5.1.	UN OUTIL COMPLÉMENTAIRE POUR LA GESTION DE LA TVB	96
5.1.1.	<i>La TVB, un patchwork de protocoles méthodologiques</i>	96
5.1.2.	<i>Mise en place d'un protocole reproductible</i>	97
5.1.3.	<i>Comparaison avec la trame forestière de la TVB</i>	99
5.2.	INTÉGRER LA CONNECTIVITÉ DANS LA SÉQUENCE ÉVITER-RÉDUIRE-COMPENSER	102
5.2.1.	<i>Retour sur les objectifs et la mise en œuvre de la séquence ERC</i>	102
5.2.2.	<i>Protocole méthodologique à partir d'un réseau virtuel</i>	104
5.2.3.	<i>Application à la phase « Éviter », exemple des fuseaux de la LGV Rhin-Rhône .</i>	106
5.2.4.	<i>Application à la phase « Réduire », exemple avec les passages à faune</i>	107
5.2.5.	<i>Application à la phase « Compenser », exemple avec la création de mares</i>	114
5.3.	AMÉLIORER LE TRANSFERT DES MÉTHODES DE MODÉLISATION VERS L'OPÉRATIONNEL	117
5.3.1.	<i>Interroger le niveau d'appropriation des méthodes de modélisation</i>	117
5.3.2.	<i>Co-construire les modèles pour un meilleur partage des connaissances</i>	121
5.3.3.	<i>Faciliter l'appropriation des résultats auprès des gestionnaires</i>	123
CONCLUSION DE LA PARTIE 2		126
TROISIÈME PARTIE		127
INTRODUCTION DE LA PARTIE 3		128
CHAPITRE 6 – VERS UNE APPROCHE DYNAMIQUE ET INTÉGRÉE DES RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES		129
6.1.	FAVORISER L'ADAPTATION DES ESPÈCES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE	129
6.1.1.	<i>Identifier des corridors à large échelle</i>	130
6.1.2.	<i>Des approches diverses pour intégrer le changement climatique</i>	130
6.1.3.	<i>Vers une modélisation spatio-temporelle des réseaux écologiques</i>	132
6.2.	EXPLORER LES LIENS ENTRE CONNECTIVITÉ FONCTIONNELLE, DEGRÉ DE PROTECTION ET PRATIQUES DE GESTION	133
6.2.1.	<i>Connectivité fonctionnelle et réseaux d'aires protégées</i>	134
6.2.2.	<i>Des communautés d'espèces aux pratiques de gestion</i>	135
6.3.	CONCEVOIR DES RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES PLUS INTÉGRATIFS	136
6.3.1.	<i>Connectivité nocturne : perspectives sur la trame noire</i>	136

6.3.2. *Connectivité des réseaux multi-habitats : perspectives sur la trame turquoise ..139*

CHAPITRE 7 – VÉGÉTALISATION DES VILLES ET CONNECTIVITÉ INTRA-URBAINE	141
7.1. L’OBJECTIF « ZÉRO ARTIFICIALISATION NETTE »	142
7.1.1. <i>Artificialisation des sols et impacts sur la biodiversité</i>	142
7.1.2. <i>Désimperméabiliser et végétaliser, où ? comment ?</i>	143
7.2. PREMIERS TRAVAUX SUR LA VÉGÉTALISATION ET LA CONNECTIVITÉ URBAINES.....	145
7.2.1. <i>Contribution des cours d’école à la connectivité</i>	145
7.2.2. <i>Caractériser le paysage végétal autour et au sein des écoles</i>	147
7.2.3. <i>Cibler les parcelles à végétaliser en priorité</i>	150
7.3. PERSPECTIVES DE RECHERCHE AUTOUR LA CONNECTIVITÉ INTRA-URBAINE	151
7.3.1. <i>Modéliser les réseaux écologiques en milieu urbain</i>	152
7.3.2. <i>Et la connectivité verticale ? Le cas particulier des toitures végétalisés</i>	154
7.3.3. <i>Le projet COOLSCHOOLS, approche intégrée de la végétalisation en ville</i>	158
CONCLUSION DE LA PARTIE 3	161
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	163
BIBLIOGRAPHIE	165
TABLE DES FIGURES	179
TABLE DES MATIÈRES	183

