

Note Méthodologique

Identification des continuités écologiques terrestres au sein du territoire ALCOTRA en Région Sud Provence-Alpes-Côte d'Azur

Action n° 4.1 « Améliorer la connaissance des connectivités écologiques en lien avec des enjeux clés du territoire »

Projet co-financé par le programme européen de coopération territoriale transfrontalière
France- Italie INTERREG V-A ALCOTRA 2014-2020

Réalisé et rédigé par : Gwendoline PERCEL

Contributeurs : Xavier BRAY, Agnès HENNEQUIN, Frédéric PETENIAN, Léa UROY

Date : 19 décembre 2022

Contact : g.percel@arbe-regionsud.org

Résumé

L'objectif de ce projet était d'identifier les continuités écologiques terrestres à fort enjeu de conservation au sein du territoire ALCOTRA compris en Région Sud Provence-Alpes-Côte d'Azur. Pour cela, nous avons mobilisé une approche fondée sur la connectivité « fonctionnelle », c'est-à-dire qui tient compte simultanément des attributs physiques du paysage (occupation du sol) ainsi que des besoins écologiques (types de milieux préférentiels, distribution altitudinale) et traits biologiques des espèces (capacité de dispersion, superficie du domaine vital). Un nombre restreint d'espèces (2 mammifères terrestres et 4 oiseaux) a été sélectionné de façon à être au maximum représentatif de la diversité du pool régional. Pour chacune des six espèces focales, nous avons dans un premier temps identifié les zones d'habitat les plus favorables (Aires à Haute Valeur Ecologique ; AHVE) à l'échelle du domaine vital. Cette étape repose sur une analyse de connexité *via* une approche par « fenêtres glissantes » nécessitant au préalable d'attribuer, à dire d'expert, un coefficient de potentialité à chaque classe d'occupation du sol. Dans un second temps, nous avons modélisé et caractérisé les réseaux écologiques à l'aide de deux outils complémentaires. D'une part, l'importance des AHVE pour le maintien de la connectivité globale du réseau (en termes de quantité d'habitat disponible et/ou de relais dans la dispersion) a été évaluée *via* des métriques issues de la théorie des graphes. D'autre part, les chemins de dispersion potentiels à l'échelle du paysage ont été modélisés en utilisant des outils issus de la théorie des circuits. Dans les deux cas, ces analyses reposent sur l'estimation de la résistance au déplacement des différentes classes d'occupation du sol (inverse des coefficients de potentialité). L'étape finale consistait à obtenir une carte « consensus » des continuités écologiques à l'échelle du territoire cible en superposant les résultats obtenus précédemment. Néanmoins, au vu de la diversité des espèces focales, la synthèse peut se révéler peu informative. Ainsi, un regroupement d'espèces a été effectué au préalable en s'appuyant sur une analyse de corrélation des valeurs de flux de dispersion. Globalement, les modèles utilisés dans le cadre de cette étude permettent d'établir un diagnostic objectif et reproductible de l'état du réseau écologique et représentent donc de véritables outils d'aide à la décision pour les aménageurs et les gestionnaires.

Riassunto

L'obiettivo di questo progetto è stato quello di identificare le continuità ecologiche terrestri ad alto valore di conservazione all'interno del territorio ALCOTRA, nella regione Sud Provence-Alpes-Côte d'Azur. A tal fine, abbiamo utilizzato un approccio basato sulla connettività "funzionale", cioè che tiene conto contemporaneamente degli attributi fisici del paesaggio (uso del suolo) e delle esigenze ecologiche (tipi di ambienti preferiti, distribuzione altitudinale) e dei tratti biologici delle specie (capacità di dispersione, dimensioni dell'area vitale). È stato selezionato un numero limitato di specie (2 mammiferi terrestri e 4 uccelli) per essere il più rappresentativo possibile della diversità del pool regionale. Per ciascuna delle sei specie focali, abbiamo innanzitutto identificato le aree di habitat più favorevoli (Aree di alto valore ecologico; AAVE) alla scala dell'area vitale. Questa fase si basa su un'analisi della connettività attraverso un approccio a "finestra scorrevole", che richiede l'assegnazione preventiva di un coefficiente di potenzialità a ciascuna classe di uso del suolo, secondo il parere di esperti. In una seconda fase, abbiamo modellizzato e caratterizzato le reti ecologiche utilizzando due strumenti complementari. Da un lato, l'importanza delle AAVE per il mantenimento della connettività complessiva della rete (in termini di quantità di habitat disponibile e/o di relè nella dispersione) è stata valutata utilizzando metriche della teoria dei grafi. D'altra parte, i potenziali percorsi di dispersione a scala di paesaggio sono stati modellizzati utilizzando strumenti di teoria dei circuiti. In entrambi i casi, queste analisi si basano sulla stima della resistenza al movimento delle diverse classi di uso del suolo (inverso dei coefficienti di potenzialità). Il passo finale è stato quello di ottenere una mappa "di consenso" delle continuità ecologiche alla scala del territorio di riferimento, combinando i risultati ottenuti in precedenza. Tuttavia, data la diversità delle specie focali, la sintesi potrebbe non essere molto informativa. Pertanto, è stato prima effettuato un raggruppamento delle specie sulla base di un'analisi di correlazione dei valori dei flussi di dispersione. Nel complesso, i modelli utilizzati in questo studio consentono di stabilire una diagnosi oggettiva e riproducibile dello stato della rete ecologica e rappresentano quindi veri e propri strumenti decisionali per i pianificatori e i gestori.

Table des matières

PREAMBULE	4
CONTEXTE	5
1. Impact des activités anthropiques sur la biodiversité	5
2. Politiques de conservation – de la mise en réserve à la mise en réseau	5
3. Planification territoriale – des réseaux écologiques aux continuités écologiques	5
4. Quelle(s) approche(s) pour identifier les continuités écologiques ?.....	6
PRESENTATION DE LA METHODE	9
1. Cartographie de l'occupation du sol au sein du territoire cible « étendu »	10
1.1 <i>Caractérisation de l'occupation du sol au sein de la zone Alcotra en région Sud</i>	10
1.2 <i>Caractérisation de l'occupation du sol au sein de la zone tampon</i>	11
2. Sélection des espèces focales.....	12
2.1 <i>Pré-sélection d'une liste d'espèces candidates</i>	12
2.2 <i>Etablissement de « profils écologiques » (via des analyses statistiques multivariées)</i>	13
2.3 <i>Sélection des espèces représentatives de différents profils écologiques</i>	15
3. Identification des zones d'habitat les plus favorables	15
3.1 <i>Caractérisation de la potentialité en habitat « à dire d'expert »</i>	16
3.2 <i>Analyse de la favorabilité en habitat (indice F)</i>	17
3.3 <i>Identification des « Aires à Haute Valeur Ecologique » (AHVE)</i>	17
4. Modélisation des réseaux écologiques via deux outils complémentaires.....	18
4.1 <i>Estimation de la résistance au déplacement</i>	20
4.2 <i>Evaluation de la connectivité globale et de l'importance des AHVE via Graphab</i>	22
4.3 <i>Modélisation des flux de dispersion via Omniscape</i>	25
5. Etablissement d'un diagnostic multi-espèces des continuités écologiques	26
5.1 <i>Carte consensus des AHVE</i>	27
5.2 <i>Carte consensus des flux de dispersion</i>	27
6. Validation des cartes de potentialité et favorabilité en habitat pour chaque espèce focale	29
BIBLIOGRAPHIE	30

PREAMBULE

L'objectif final du projet européen Biodiv'Connect (PS4 – n°5194) est de préfigurer une stratégie macrorégionale pour le maintien et la restauration des continuités écologiques à l'échelle de l'Arc Alpin occidental. Il s'agit donc d'identifier les éléments nécessaires pour la définition d'une méthodologie d'identification des continuités écologiques commune aux deux pays présents dans cette région (France et Italie), ceci dans le but d'aborder et éventuellement de résoudre les problèmes liés au maintien et à la restauration de ces continuités de manière conjointe.

Les connaissances sur les continuités écologiques au sein du massif des Alpes Occidentales sur le territoire de Provence-Alpes-Côte d'Azur restent à ce jour encore lacunaires (voir les livrables de l'action 3.1 pour plus de détails). Afin de pallier ce manque de connaissances, la Région Sud Provence-Alpes-Côte d'Azur a été identifiée comme maître d'ouvrage d'une étude visant à « identifier et caractériser les continuités écologiques à enjeux de conservation et/ou restauration ». La réalisation de cette étude a été confiée à l'Agence Régionale pour la Biodiversité et l'Environnement (ARBE).

Partenaires techniques

➤ *Structures délégataires du projet*

Parc national du Mercantour (PNM)

Parc national des Ecrins (PNE)

Parc naturel Régional du Queyras (PNRQ)

➤ *Autres structures (non-délégataires)*

Conservatoire d'Espaces Naturels (CEN) – région Sud Provence-Alpes-Côte d'Azur

Ligue de Protection des Oiseaux (LPO) – région Sud Provence-Alpes-Côte d'Azur

Partenaires scientifiques

IMBE (Dr. Cécile Albert)

INRAe (Dr. Philip Roch)

CONTEXTE

1. Impact des activités anthropiques sur la biodiversité

Les activités humaines participent à une transformation de plus en plus rapide et profonde de notre environnement qui se manifeste notamment par une modification de l'occupation du sol induisant la perte et la fragmentation des habitats (semi-) naturels (Haddad et al., 2015). A cela s'ajoute les changements climatiques obligeant les espèces à se déplacer suffisamment rapidement ou suffisamment loin pour suivre l'évolution des climats appropriés (Opdam & Wascher, 2004). Ces bouleversements sont reconnus comme les principales menaces qui pèsent actuellement sur la biodiversité.

2. Politiques de conservation – de la mise en réserve à la mise en réseau

Pour tenter d'enrayer ce déclin, les politiques environnementales se sont pendant longtemps focalisées sur la mise en réserve de sites naturels abritant des espèces et des milieux remarquables. De cette vision statique, les approches de la conservation ont évolué depuis les années 1990 vers une vision plus dynamique intégrant les processus écologiques qui soutiennent le fonctionnement des écosystèmes. Ces nouvelles approches s'appuient sur l'identification de « réseaux écologiques » qui sont constitués par des zones à haute valeur écologique (réservoirs de biodiversité) reliées entre elles par des chemins (corridors) permettant le maintien de flux biologiques (individus, gènes) à différentes échelles spatiales (Opdam et al., 2006). Initialement définie par la simple existence d'éléments paysagers linéaires ou en pas japonais (petites parcelles d'habitat discontinues), le concept de « corridors écologiques » inclut désormais l'ensemble des éléments paysagers qui sont perméables au mouvement de l'organisme considéré. Ce changement d'approche soulève des enjeux à la fois scientifiques et opérationnels, en particulier sur la caractérisation des réseaux écologiques et leur déclinaison dans les documents de planification.

3. Planification territoriale – des réseaux écologiques aux continuités écologiques

La planification est une stratégie très répandue pour atteindre les objectifs de conservation de la biodiversité compte tenu de l'occupation du sol et du changement climatique. Alors que le concept de « réseau écologique » est mobilisé dans le domaine scientifique, l'expression « continuité écologique » renvoie à la même définition mais appartient plutôt au domaine politique et opérationnel. 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, puis a été transposée aux milieux terrestres dans la cadre de la mise en œuvre de la trame verte et bleue (TVB, lois Grenelle I, 2009 et II, 2010). La question centrale pour l'aménagement du territoire peut se formuler ainsi : où doit-on agir en priorité pour protéger la biodiversité et maintenir les processus écologiques de manière efficace ? En d'autres termes, cela revient à identifier les zones les plus favorables pour répondre aux besoins écologiques

des espèces (notamment en termes d'alimentation, repos, reproduction) ainsi que les principaux chemins permettant d'assurer les flux biologiques à l'échelle du paysage.

4. Quelle(s) approche(s) pour identifier les continuités écologiques ?

L'identification des continuités écologiques est liée à la notion de connectivité qui peut être définie comme le degré avec lequel le paysage facilite le mouvement des organismes (Taylor et al., 1993). La connectivité peut s'appréhender de plusieurs manières en fonction du degré de complexité souhaité (**Figure 1**). L'approche la plus simple consiste à ne tenir compte que de la structure physique du paysage, c'est-à-dire la manière dont sont disposés les différents éléments paysagers. Elle s'appuie sur le postulat que si deux parcelles d'habitat sont reliées par un chemin de même nature, les organismes – quels qu'ils soient – peuvent rejoindre une parcelle depuis l'autre. Or, ce postulat peut être remis en question dans la mesure où le degré de connectivité d'un paysage va dépendre des traits d'histoire de vie des espèces notamment de leur capacité de déplacement (distance, types de milieux traversés) et du processus écologique à l'origine du mouvement (recherche de nourriture, reproduction, colonisation de nouveaux habitats...). L'enjeu pour l'identification des continuités écologiques consiste donc à passer d'une simple analyse descriptive du paysage (connectivité « structurelle ») à une analyse « fonctionnelle », plus précise et réaliste mais qui requiert davantage de connaissances sur l'écologie des espèces et leurs capacités à se déplacer ainsi qu'un travail de modélisation beaucoup plus lourd (Taylor et al., 2006). Dans tous les cas, il s'agit d'une analyse de connectivité « potentielle ». En effet, seule l'utilisation de données de déplacement (issues par exemple de suivis télémétriques ou de protocole de Capture-Marquage-Recapture) permettrait d'évaluer la connectivité « réelle ». Cependant, cette approche se révèle très coûteuse en termes de données et se limite généralement au suivi de quelques individus sur un territoire restreint, rendant ainsi difficile la généralisation des schémas de dispersion observés.

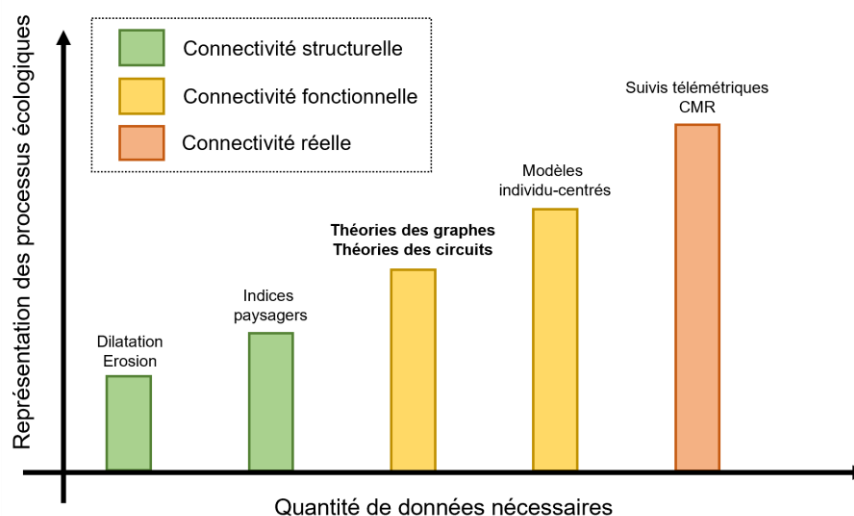


Figure 1. Comparaison des approches de connectivité selon leur faculté à représenter des processus écologiques et la quantité de données nécessaires (inspiré de Calabrese & Fagan, 2004)

Dans le cadre d'une approche dite « fonctionnelle », l'évaluation de la connectivité est intrinsèquement spécifique aux espèces et fortement dépendante de l'échelle. Deux questions peuvent alors se poser :

➤ *Comment satisfaire simultanément les besoins d'un grand nombre d'espèces ?*

Étant donné que les espèces d'un territoire diffèrent en termes de besoins en ressources, de capacité de déplacement... induisant des perceptions différentes de l'environnement, il faudrait, dans l'idéal, conduire une analyse des continuités écologiques pour chaque espèce. Néanmoins, lorsque le nombre d'espèces d'intérêt est trop élevé, et pour pallier les connaissances incomplètes concernant certaines espèces, il est possible d'utiliser un nombre limité d'espèces comme substitut d'un pool d'espèces plus large (Wiens et al., 2008). La question est de savoir comment sélectionner ces espèces de substitution ? Une étude récente a montré qu'un nombre modéré d'espèces (5 à 7) pourrait être suffisant, à condition de sélectionner des espèces appartenant *a minima* à des groupes taxinomiques différents et reflétant une diversité de besoins en termes d'habitat et de déplacement (Meurant et al., 2018).

➤ *Comment articuler les différentes échelles spatiales (et temporelles) ?*

Les systèmes écologiques sont multi-scalaires, c'est-à-dire qu'ils s'organisent de façon dynamique au sein et entre les échelles de temps et d'espace. En effet, tout comme les systèmes sociétaux (régions, communes...), les systèmes écologiques peuvent être décomposés en plusieurs niveaux d'organisation hiérarchisés – de la parcelle au paysage, de l'individu à l'écosystème – avec pour chaque niveau des processus écologiques différents (Albert & Chaurand, 2018). Ainsi selon l'échelle spatio-temporelle considérée, les enjeux de connectivité ne seront pas identiques et il convient d'en tenir compte lors de l'identification des réseaux écologiques. Par exemple, pour une espèce donnée, les déplacements peuvent être étudiés de façon hiérarchique selon différents niveaux d'organisation qui s'influencent mutuellement (Figure 2) :

- L'individu avec des déplacements journaliers au sein du domaine vital pour se nourrir, se reposer (lien intragénérationnel)
- La population (ensemble des individus) avec des déplacements saisonniers, annuels entre les domaines vitaux permettant d'assurer les liens sociaux et la reproduction entre individus (lien intragénérationnel)
- La métapopulation avec des évènements de dispersion annuels/décennaux entre populations permettant notamment d'assurer le flux génétique (lien intergénérationnel)

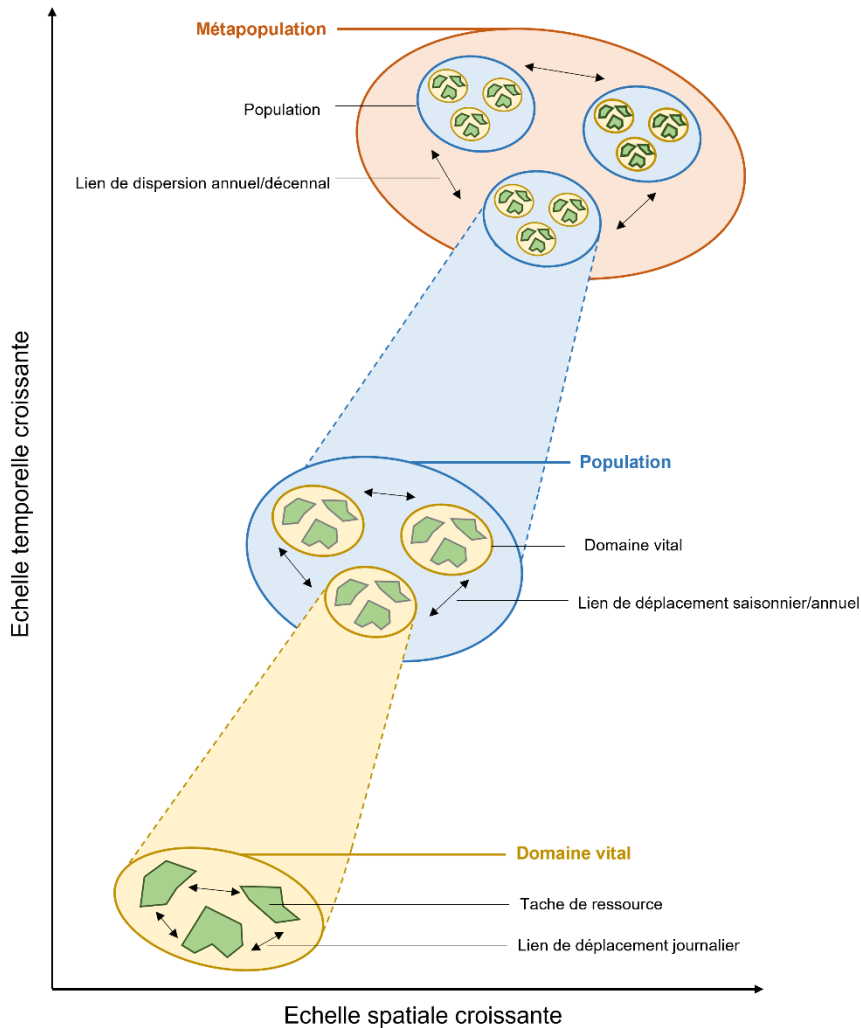


Figure 2. Organisation hiérarchique des flux biologiques selon différentes échelles spatiales et temporelles pour une espèce donnée (inspiré de Albert & Chaurand, 2018 ; Zetterberg et al., 2010)

Dans le cadre de ce projet, nous avons identifié les continuités écologiques terrestres au sein du territoire ALCOTRA compris en Région Sud Provence-Alpes-Côte d'Azur en mobilisant une approche permettant d'appréhender la connectivité « fonctionnelle ». Un nombre restreint d'espèces de substitution a été sélectionné de façon à être au maximum représentatif de la diversité des besoins écologiques et traits de vie des espèces du pool régional (approche multi-espèces). En outre, les flux biologiques ont été pris en compte de façon hiérarchique en distinguant clairement les déplacements quotidiens effectués au sein du domaine vital en lien avec l'acquisition de ressources, des événements de dispersion moins fréquents effectués au sein du paysage en lien avec les processus d'immigration/émigration et la colonisation de nouveaux habitats (approche multi-échelles emboîtées). Le cadre méthodologique proposé permet d'appréhender la connectivité « potentielle » via deux outils complémentaires issus d'une part de la théorie des graphes et d'autre part de la théorie des circuits. Ces outils récents et novateurs permettent de modéliser les continuités écologiques sur des vastes étendues, à fine résolution spatiale et constituent donc de véritables outils d'aide à la décision pour les aménageurs et les gestionnaires.

PRESENTATION DE LA METHODE

Nous avons fait le choix d'utiliser une approche « fonctionnelle » pour l'identification des continuités écologiques ce qui nécessite de tenir compte simultanément des attributs physiques du paysage (occupation du sol, altitude...) ainsi que des besoins écologiques (types de milieux préférentiels...) et traits de vie des espèces (capacité de déplacement...). Ainsi, au préalable des analyses, il était nécessaire :

- (1) de caractériser l'occupation du sol au sein du territoire cible « étendu » (c'est à dire incluant une zone tampon en périphérie)
- (2) de sélectionner des espèces focales présentant un enjeu de conservation et qui soient représentatives de la diversité du pool régional.

A partir de ces informations, pour chacune des espèces sélectionnées, nous avons pu :

- (3) identifier les zones les plus favorables en termes d'habitat (Aires à Haute Valeur Ecologique ; AHVE) à l'échelle du domaine vital
- (4) modéliser les réseaux écologiques à l'échelle du paysage. Concrètement, l'importance des AHVE en termes de quantité d'habitat disponible et/ou en termes de relais dans la dispersion a été évaluée *via* des métriques issues de la théorie des graphes. Les chemins de dispersion à travers l'ensemble du paysage ont quant à eux été modélisés et hiérarchisés en utilisant des outils issus de la théorie des circuits.

Enfin, la dernière étape consistait à établir un diagnostic multi-espèces. Pour cela, nous avons (5) combiné les réseaux écologiques identifiés pour chaque espèce focale afin d'obtenir une carte « consensus » des continuités écologiques.

A noter que nous avons validé empiriquement les zones d'habitat à partir des données de présence disponibles sur la plateforme SILENE (plateforme régionale du SINP) pour chacune des espèces focales (Figure 3).

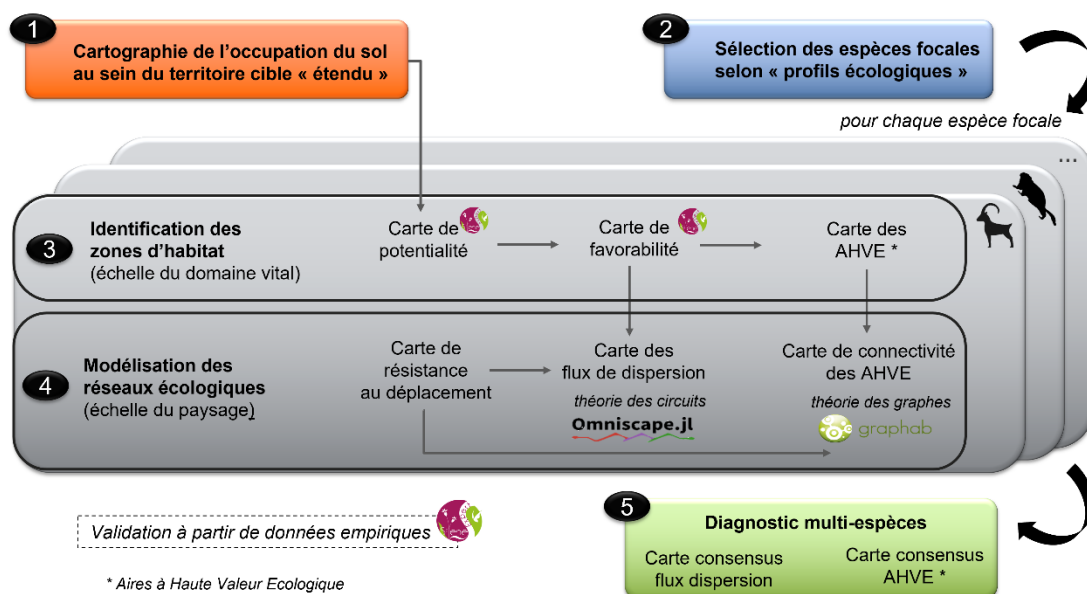


Figure 3. Schéma général représentant les principales étapes pour conduire l'approche d'identification des continuités écologiques mise en œuvre dans cette étude

1. Cartographie de l'occupation du sol au sein du territoire cible « étendu »

L'identification des continuités écologiques repose sur la cartographie de l'occupation du sol. Cette cartographie doit avoir une résolution suffisamment fine pour décrire l'utilisation des milieux par les espèces et doit donc être constituée des données les plus précises possibles ce qui peut nécessiter d'utiliser des sources multiples et donc de manipuler des nomenclatures hétérogènes. Une opération de mise en correspondance des bases de données sources est alors nécessaire lors de l'élaboration d'une occupation du sol composite. Par ailleurs, dans le cadre de la conduite d'analyse spatiale de connectivité, l'emprise de la couche d'occupation du sol doit être plus étendue que le territoire d'étude. En effet, il a déjà été souligné que l'importance des éléments paysagers situés en bordure peut être sous-estimée si des zones appropriées sont présentes en périphérie mais ne sont pas prises en compte dans l'analyse (Avon & Bergès, 2012). La largeur de la zone tampon devrait au moins être égale à la distance de dispersion maximale des espèces étudiées.

Données

- Cartes d'occupation du sol disponible pour la France et l'Italie
- Cartes du réseau hydrographique disponible pour la France et l'Italie
- Cartes du réseau routier et ferroviaire disponible pour la France et l'Italie

Outils numériques

- Logiciel QGIS (module *Biodispersal* pour l'assemblage des différentes couches)

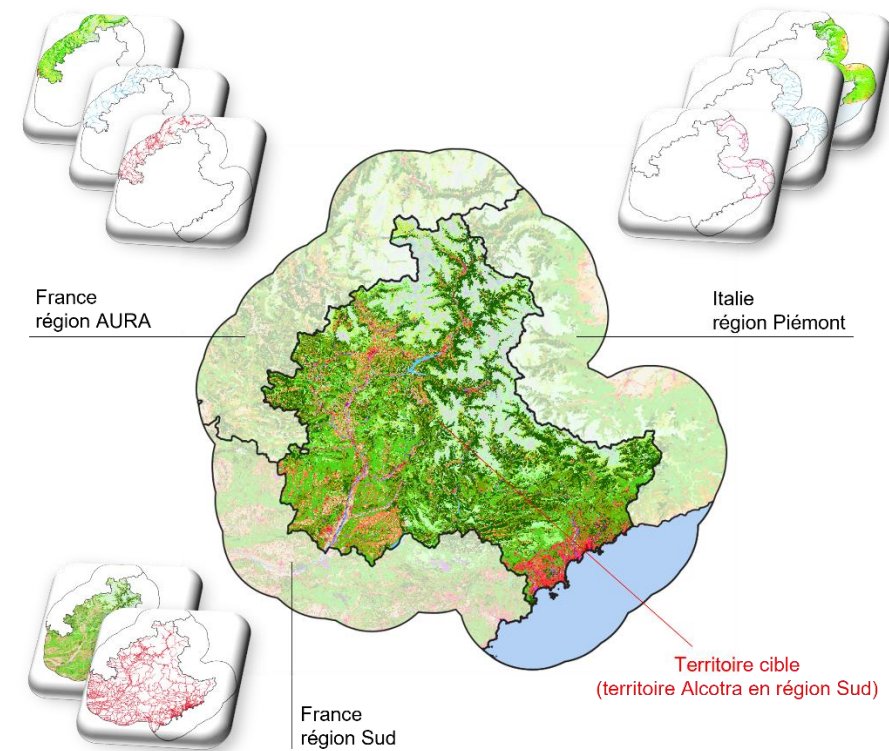
1.1 Caractérisation de l'occupation du sol au sein de la zone Alcotra en région Sud

Nous avons utilisé la base de données de la région Sud Provence-Alpes-Côte d'Azur afin de caractériser l'occupation du sol (BD OCSOL ; 2019) au sein du territoire cible incluant trois départements – Hautes-Alpes (05), Alpes-de-Haute-Provence (04) et Alpes-Maritimes (06). Cette cartographie est produite à partir d'images satellitaires SPOT 6 et complétée par un travail de photo-interprétation à partir de la BD ORTHO. Elle est basée sur une nomenclature de 47 postes hiérarchisés selon 3 niveaux d'emboîtement qui sont dérivés de Corine Land Cover facilitant ainsi l'emboîtement et l'équivalence des nomenclatures entre les différentes bases de données. Son échelle d'utilisation se situe entre le 1/50 000ème et 1/25 000ème.

Concernant le réseau routier, il est important de pouvoir distinguer les ouvrages situés au niveau du sol de ceux localisés au-dessus et en dessous de la surface (pont et tunnel, respectivement). En effet, seules les routes appartenant à la première catégorie peuvent être considérées comme des barrières au déplacement des espèces terrestres. De ce fait, nous avons remplacé la classe « réseau routier et ferroviaire » (poste n°122) de la base de la BD OCSOL (2019) par les données disponibles dans la BD TOPO – Transport (IGN, 2018) permettant de sélectionner uniquement les routes principales (« Autoroutes » et « Routes à 2 chaussées ») & Voies ferrées « en service » localisées au niveau du sol.

1.2 Caractérisation de l'occupation du sol au sein de la zone tampon

Afin de s'assurer que les effets de bord n'affectent pas le calcul des métriques de connectivité, nous avons intégré une zone tampon de 30 km en périphérie du territoire cible. Cette zone tampon inclut trois régions différentes : pour la France, une partie de la Région Sud (départements des Bouches-du-Rhône, du Vaucluse et du Var) et une partie de la région Auvergne-Rhône-Alpes (départements de la Drome, de l'Isère et de la Savoie) ; pour l'Italie, une partie de la région Piémont (provinces de Cuneo et Torino). De ce fait, plusieurs sources de données ont été utilisées pour caractériser l'occupation du sol, le réseau routier et ferroviaire ainsi que le réseau hydrographique au sein de cette zone tampon (**Figure 4**).



		Occupation du sol	Réseau routier & ferroviaire	Réseau hydrographique
Zone tampon (30 km)	France - région Sud	OCSOL (Région Sud, 2019) résolution : 1/25000 - 1/50000e	BD TOPO - TRANSPORT (IGN, 2018) résolution : 1/2000 - 1/50000e	NA
	France - région AURA	Corine Land Cover - CLC (Copernicus Land Monitoring, 2018) résolution : 1/100 000e	BD TOPO - TRANSPORT (IGN, 2018) résolution : 1/2000 - 1/50000e	BD TOPO - HYDROGRAPHIE (IGN, 2018) résolution : 1/2000 - 1/50000e
	Italie - région Piémont	Corine Land Cover - CLC (Copernicus Land Monitoring, 2018) résolution : 1/100 000e	Europe ROAD (EuroGeographics ; 2016)	EU Hydro (Copernicus Land Monitoring, 2019)

Figure 4. Présentation des trois régions incluses dans la zone tampon de 30 km située en périphérie du territoire cible et sources de données utilisées pour caractériser l'occupation du sol, le réseau routier et ferroviaire ainsi que le réseau hydrographique

La carte finale d'occupation du sol au sein du territoire cible « étendu » est présentée dans le document « Résultats & Perspectives » – section 1.

2. Sélection des espèces focales

Les continuités écologiques ont été identifiées pour un nombre restreint d'espèces, considérées comme des espèces de substitution du pool régional. Dans cette perspective, une pré-sélection a été effectuée afin d'identifier les espèces présentant un enjeu de conservation relativement important sur le territoire. A partir de cette liste d'espèces candidates, des profils écologiques (groupes d'espèces présentant des caractéristiques communes) ont été établis *via* la mise en œuvre d'analyses statistiques. Une ou deux « espèces-types » associées à chaque profil (groupe) ont ensuite été sélectionnées.

Données

- Tableau « traits-espèces » : besoins écologiques et traits de vie renseignés pour chacune des 21 espèces candidates

Outils numériques

- Logiciel R (Package *FactoMineR*)

2.1 Pré-sélection d'une liste d'espèces candidates

Les espèces focales doivent être sensibles à la fragmentation et pertinentes vis-à-vis des enjeux du territoire. Dans cette optique, nous avons choisi de nous concentrer sur la liste d'espèces animales de « cohérence » nationale pour la mise en œuvre de la TVB retenues pour la région Sud Provence-Alpes-Côte d'Azur (SRCE PACA ; Tranchant et al., 2015). La liste initiale comprend 115 espèces, réparties comme suit en fonction des groupes taxinomiques – 4 amphibiens, 6 reptiles, 13 mammifères, 27 oiseaux, 21 poissons et crustacés d'eau douce, 9 odonates, 22 orthoptères et 13 rhopalocères.

Un premier filtre a été appliqué afin d'exclure les espèces inféodées aux « zones humides » et « eaux courantes » (poissons, crustacés d'eau douces et un mammifère). En effet, l'évaluation de la connectivité pour ces taxons ne s'effectue pas par l'élaboration d'une liste d'espèces mais plutôt par une procédure de classement des cours d'eau. Les insectes (odonates, orthoptères et rhopalocères) ont également été exclus étant donné que les connaissances concernant leurs besoins écologiques et traits biologiques étaient insuffisantes et/ou les informations concernant l'occupation du sol au sein du territoire cible n'étaient pas suffisamment précises pour décrire leurs habitats et caractériser leurs déplacements. En outre, le mode de déplacement peut varier entre le stade larvaire et le stade imaginal, ajoutant un niveau de complexité dans les analyses. Cette première sélection nous a permis d'aboutir à une liste de 44 espèces, réparties comme suit en fonction des groupes taxinomiques – 4 amphibiens, 3 reptiles, 10 mammifères, 27 oiseaux.

Un second filtre a été appliqué afin de sélectionner les espèces dont (i) la présence est avérée dans les départements des Hautes-Alpes, Alpes-de-Haute-Provence et Alpes-Maritimes, et (ii) dont la présence est avérée et/ou éventuelle dans les régions biogéographiques suivantes :

Montagnes Subalpines et Préalpes du Sud (d'après Tranchant et al., 2015). La prise en compte de ces critères nous a permis d'aboutir à une liste de 21 espèces réparties comme suit en fonction des groupes taxinomiques – 13 oiseaux, 5 mammifères terrestres, 3 chiroptères.

2.2 Etablissement de « profils écologiques » (via des analyses statistiques multivariées)

Pour chacune des 21 espèces candidates, outre le groupe taxinomique, quatre traits ont été renseignés : la trame d'habitat ; l'étage altitudinal ; la capacité de dispersion et la superficie du domaine vital.

➤ Trames d'habitat (grands types de milieux)

Dans un premier temps, trois trames ont été identifiées : (i) Trame des milieux forestiers (chênaies, hêtraies, pinèdes, mélézins...) ; (ii) Trame des milieux ouverts (pelouses, prairies, steppes...) et (iii) Trame des milieux semi-ouverts (garrigues, maquis, landes...). Seules 2 espèces parmi les 21 espèces candidates étaient strictement inféodées aux milieux semi-ouverts. De ce fait, nous avons créé une nouvelle trame d'habitat regroupant les milieux ouverts et semi-ouverts, tout en conservant la trame des milieux ouverts afin de représenter les espèces strictement inféodées à ce milieu. En outre, nous avons créé une dernière catégorie afin de caractériser les espèces inféodées à plusieurs types de milieux (espèces généralistes). Finalement, quatre trames ont été identifiées :

- Trame FB (milieux forestiers)
- Trame OUV (milieux ouverts)
- Trame OUVSO (milieux ouverts et semi-ouverts)
- Trame GEN (multi-milieux)

➤ Etage altitudinal

Nous avons identifié trois étages altitudinaux : (i) Collinéen-Méditerranéen ($x < 1000$ m) ; (ii) Montagnard-Subalpin ($1000 \leq x < 2200$ m) et (iii) Alpin-Nival ($x \geq 2200$ m). La distribution altitudinale de chaque espèce a été obtenue à partir des données issues de SILENE (plateforme régionale du SINP) en sélectionnant les observations effectuées entre 2000 et 2021 au sein des trois départements cibles. Afin de ne pas tenir compte des observations marginales en limite de distribution, nous avons conservé uniquement les valeurs comprises entre le 1^{er} et le 9^e décile (10% et 90% des données, respectivement). La distribution altitudinale de certaines espèces pouvant s'étendre sur plusieurs étages, cinq catégories ont été distinguées :

- COLMED (Collinéen-Méditerranéen)
- MONTSUBA (Montagnard-Subalpin)
- ALPNIV (Alpin-Nival)
- COLMED-MONTSUBA
- MONTSUBA-ALPNIV

➤ *Distance de dispersion*

Le processus de dispersion étant un facteur clé de la viabilité des populations, chaque espèce a été caractérisée par sa distance de dispersion natale. Pour les chiroptères, les distances moyennes ont été extraites des revues de littérature de Tranchant et al. (2015) et de Sordello et al. (2013). Pour les mammifères terrestres et les oiseaux, les distances de dispersion médianes ont été estimées en utilisant les équations allométriques proposées par Sutherland et al. (2000). Ces équations permettent d'estimer la distance médiane de dispersion (km) pour chaque espèce en fonction du type de régime alimentaire – carnivore, herbivore, omnivore – et de la masse corporelle des individus (voir par exemple Mimet et al., 2016 ; Sahraoui et al., 2017). La masse corporelle a été extraite de la base de données de Myhrvold et al. (2015) qui rassemble des informations pour 21 322 espèces (oiseaux, mammifères et reptiles).

➤ *Superficie du domaine vital journalier*

Le domaine vital est défini comme la superficie traversée par un individu dans le cadre de ses activités normales de collecte de nourriture, de repos, d'accouplement et de soins aux jeunes (Burt, 1943). La superficie du domaine vital journalier à l'échelle individuelle pour chacune des 21 espèces candidates a été extraite des revues de littérature de Tranchant et al. (2015) et de Sordello et al. (2013).

A partir de ce tableau « traits-espèces », il est possible d'établir des profils écologiques à l'aide d'analyses multivariées – c'est-à-dire de procéder à des regroupements d'espèces partageant des traits communs. L'idée sous-jacente est que les espèces d'un même groupe présentent des caractéristiques similaires et donc potentiellement des réponses identiques aux changements environnementaux (Wiens et al., 2008). Concrètement, dans un premier temps, nous avons utilisé une Analyse Factorielle des Données Mixtes (AFDM) qui est une méthode permettant d'analyser la similitude entre les espèces en réduisant le nombre de variables (quantitatives ou qualitatives) à quelques dimensions. Les variables actives utilisées pour le regroupement étaient (i) le groupe taxinomique (variable qualitative nominale) ; (ii) la trame d'habitat (variable qualitative nominale) ; (iii) l'étage altitudinal (variable qualitative ordinale) et (iv) la distance de dispersion (variable quantitative). Etant donné que les informations concernant la superficie du domaine vital journalier n'étaient pas disponibles pour toutes les espèces ou jugées peu fiables en raison de la variabilité inhérente à ce trait (notamment en fonction du sexe, de la saison, du type de paysage...), il n'a finalement pas été intégré dans l'établissement des profils écologiques. Dans un second temps, nous avons utilisé les résultats de cette analyse pour effectuer un partitionnement de données *via* une Classification Hiérarchique sur Composantes Principales (CHCP) afin d'identifier statistiquement des groupes d'espèces.

2.3 Sélection des espèces représentatives de différents profils écologiques

Au sein de chacun des groupes identifiés, nous avons sélectionné une ou deux espèces focales. Outre l'utilisation de critères statistiques – individus parangons (individus les plus proches du barycentre du groupe cible) et individus spécifiques (individus les plus loin du barycentre des autres groupes) – le choix des espèces a été effectué principalement selon l'intérêt des partenaires techniques¹. Ainsi, ce sont plutôt des espèces emblématiques sur le territoire cible présentant un fort enjeu de conservation qui ont été privilégiées.

Les résultats de la classification et les profils écologiques pour chacune des espèces focales sont présentés dans le document « Résultats & Perspectives » – section 2.

3. Identification des zones d'habitat les plus favorables

L'habitat se définit comme un ensemble d'éléments constituant le milieu de vie des espèces, c'est-à-dire rassemblant les conditions (biotiques et abiotiques) nécessaires pour assurer tout ou partie de son cycle de vie. En écologie du paysage, les parcelles d'habitat sont fréquemment identifiées en se basant sur des unités de végétation ou sur des classes d'occupation du sol regroupées et classées sous la forme de typologies. Cependant, les petites zones couvertes par des classes d'occupation du sol pas ou peu favorables au sein d'une parcelle favorable devraient être considérées comme faisant partie de la parcelle si elles sont suffisamment petites pour ne pas entraver les déplacements. De plus, certains organismes peuvent ne percevoir des zones comme des habitats que si la densité des classes d'occupation du sol appropriées est supérieure à une certaine valeur seuil (Girvetz & Greco, 2007). Ainsi, la probabilité qu'un individu choisisse une parcelle d'habitat est susceptible de dépendre, non seulement de sa qualité, mais également de son contexte spatial (Rhodes et al., 2005). Par exemple, nous pouvons supposer que, pour une espèce strictement forestière, l'utilisation d'une parcelle boisée située au cœur d'un massif forestier ne sera pas identique à une parcelle située en lisière ou au sein d'un boisement dans une matrice agricole.

Dans le cadre de cette étude, nous avons utilisé un concept relativement novateur pour décrire l'habitat dans le sens où nous avons mobilisé une approche fonctionnelle spatialement explicite – c'est à dire qui tient compte de l'interaction entre la capacité de déplacement journalière de l'espèce focale et la configuration spatiale des différentes classes d'occupation du sol. En d'autres termes, la notion d'habitat utilisée ici repose sur le concept de domaine vital en considérant (i) que celui-ci n'est pas nécessairement composé exclusivement d'occupation du sol très favorable mais qu'il peut également inclure des zones moins favorables voire défavorables pour l'espèce focale et (ii) que les zones (sub-)favorables qui le composent peuvent être fragmentées en une multitude de petites parcelles.

¹ Réunions de travail effectué en juin 2021 avec les partenaires délégataires & non-délégataires : PNE, PNM, PNRQ, CEN PACA, LPO PACA

Données

- Carte d'occupation du sol du territoire cible « étendu »
- Carte du relief du territoire cible « étendu » (Modèle Numérique de Terrain)
- Distribution altitudinale pour chaque espèce focale
- Coefficient de potentialité associé à chaque classe d'occupation du sol pour chaque espèce focale
- Superficie du domaine vital journalier pour chaque espèce focale

Outils numériques

- Logiciel R (Packages *raster*; *sp*; *sf*)

3.1 Caractérisation de la potentialité en habitat « à dire d'expert »

La première étape consiste à transformer la typologie d'occupation du sol (données qualitatives) en coefficient de potentialité (données semi-quantitatives). Concrètement, chaque classe d'occupation du sol a été qualifiée en fonction de son potentiel d'accueil selon quatre coefficients (**Table 1**). Ces coefficients de potentialité ont été extraits du travail de synthèse réalisé par le CEN PACA en 2015 permettant de capitaliser de nombreuses informations concernant la biologie et l'écologie pour chacune des espèces de cohérence TVB retenues pour la région Sud notamment la potentialité en termes d'habitat des différentes classes d'occupation du sol de la BD OCSOL.

Table 1. Signification des quatre niveaux de potentialité (coefficient de 0 à 3)

Coefficient	Potentialité	Signification
3	Forte	Milieus de prédilection pour l'espèce, au sein duquel elle peut assurer <u>l'ensemble</u> de ses besoins vitaux (alimentation, repos, accouplement)
2	Moyenne	Milieus au sein duquel l'espèce peut assurer <u>deux</u> de ses besoins vitaux
1	Faible	Milieus au sein duquel l'espèce peut assurer <u>un seul</u> de ses besoins vitaux
0	Nulle	Milieus au sein duquel l'espèce ne peut assurer <u>aucun</u> de ses besoins vitaux

Compte-tenu de la localisation géographique de l'étude, il est important de tenir compte de la distribution altitudinale de chaque espèce focale lors de la construction de la cartographie de potentialité en habitat. En utilisant un modèle numérique de terrain disponible pour l'ensemble du territoire cible « étendu » à une résolution de 25 m, nous avons restreint la carte de potentialité de chaque espèce focale à sa distribution altitudinale qui a été obtenue à partir des données disponibles sur la plateforme SILENE (voir section précédente 2.2).

Les cartes de potentialité en habitat restreinte à la distribution altitudinale pour chacune des six espèces focales sont présentées dans le document « Résultats & Perspectives » – section 3.1.

3.2 Analyse de la favorabilité en habitat (indice F)

Les cartes obtenues précédemment ont permis d'identifier les pixels présentant le plus fort potentiel pour assurer les besoins vitaux des espèces focales. Néanmoins, cette représentation ne permet pas de prendre en compte le contexte spatial autour de chaque pixel considéré comme potentiel. Pour répondre à cet objectif, nous avons conduit une analyse de connectivité *via* une approche par « fenêtre glissante » qui permet d'attribuer une valeur à chaque pixel i , en tenant compte des pixels voisins j (McGarigal & Cushman, 2005). Le rayon de la fenêtre circulaire (r) a été calculée à partir de la superficie du domaine vital journalier comme suit :

$$r = \sqrt{\frac{A}{\pi}}; \text{ avec } A = \text{superficie du domaine vital (en m}^2\text{)}$$

Concrètement, pour chaque fenêtre glissante centrée sur le pixel i , nous avons calculé un indice de favorabilité (F_i) comme suit :

$$F_i = \frac{\sum_{j=1}^n f_j}{n \times f_{max}}$$

Cet indice correspond à la somme de la potentialité des pixels j situés dans la fenêtre circulaire (f_j). Cette valeur est ensuite divisée par la somme maximale théorique des valeurs de potentialité qui peut être atteinte au sein de cette fenêtre – c'est à dire le nombre total de pixels au sein de la fenêtre (n) multiplié par la valeur maximale de potentialité qui peut être attribuée ($f_{max} = 3$). Cette standardisation permet d'obtenir un indice de favorabilité F qui prend des valeurs comprises entre 0 – l'ensemble des pixels présents dans la fenêtre ont une potentialité nulle (coefficient = 0) et 1 – l'ensemble des pixels présents dans la fenêtre ont une potentialité forte (coefficient = 3).

Les cartes de favorabilité d'habitat restreintes à la distribution altitudinale pour chacune des six espèces focales sont présentées dans le document « Résultats & Perspectives » – section 3.2.

3.3 Identification des « Aires à Haute Valeur Ecologique » (AHVE)

A partir de la carte de favorabilité obtenue pour chaque espèce focale, il est alors possible d'identifier des « Aires à Haute Valeur Ecologique » (AHVE) en appliquant un seuil sur l'indice de favorabilité (F). Ce seuil doit permettre d'identifier les zones où la densité de pixels favorables est suffisante pour assurer les besoins vitaux de l'espèce focale à l'échelle de son domaine vital. Cependant, cette valeur n'est pas connue. Par conséquent, dans cette étude, le seuil a été défini arbitrairement de façon à sélectionner 30% des pixels présentant les valeurs de favorabilité les plus élevées. Concrètement, pour chaque espèce focale, nous avons calculé la valeur du 7^e décile de la distribution de l'indice F (70% des données) et sélectionné les pixels dont la valeur est supérieure à ce seuil. A défaut de pouvoir être directement interprété d'un

point de vue écologique, cette méthode de seuillage présente l'intérêt de pouvoir répondre à des besoins en termes de priorisation de gestion. En effet, étant donné que chaque pixel est associé à une surface (ici, $25 \times 25 \text{ m} = 625 \text{ m}^2$), il est possible de définir une valeur seuil permettant de sélectionner un nombre de pixel équivalent à la surface que l'on souhaite mettre en protection.

Les valeurs seuil de l'indice de favorabilité (indice F) et les cartes des Aires à Haute Valeur Ecologique (AHVE) qui en résultent sont présentées dans le document « Résultats & Perspectives » – section 3.3.

4. Modélisation des réseaux écologiques via deux outils complémentaires

La modélisation des réseaux écologiques peut être réalisée en utilisant différents outils numériques qui peuvent être classés en deux grandes catégories selon leur fondement théorique, le niveau d'analyse spatiale ou statistique possible, le nombre de chemins potentiels considéré et la complexité des calculs.

➤ Outils issus de la théorie des graphes

Urban & Keitt (2001) ont posé les concepts d'application de la théorie des graphes à la modélisation de réseaux écologiques et leur caractérisation *via* le calcul de métriques de connectivité. L'idée est de représenter le paysage de façon simplifiée sous la forme de nœuds qui correspondent aux parcelles d'habitat (Aires à Haute Valeur Ecologique) et de liens qui correspondent aux chemins de dispersion potentiels entre ces nœuds. La modélisation des liens peut se faire de manière assez simple sur la base d'une distance euclidienne (distance « à vol d'oiseaux ») ou de façon plus complexe en considérant le paysage comme une mosaïque d'occupation du sol dans laquelle les individus se déplacent plus ou moins facilement selon le coût nécessaire pour effectuer le parcours. Plus précisément, le chemin de moindre coût correspond au lien dont le coût est le plus faible pour l'espèce focale. Ce chemin représente donc le lien de dispersion le plus probable (Rayfield et al., 2010 ; Urban & Keitt, 2001) mais il suppose que les individus ont une bonne connaissance *a priori* du paysage pour choisir le chemin optimal. Par ailleurs, ce type d'approche ne permet pas de prendre en compte l'existence de chemins alternatifs notamment les vastes zones relativement perméables qui peuvent être le siège d'une dispersion plus diffuse à travers le paysage. A partir du graphe paysager, de nombreuses métriques de connectivité peuvent être calculées au niveau du paysage pour mesurer la connectivité globale du réseau, ou au niveau de chaque nœud/liens lorsque l'on cherche à mesurer et comparer leur importance.

Le logiciel libre *Graphab* (Foltête, Clauzel, & Vuidel, 2012) permet à la fois de construire et visualiser les réseaux écologiques sous forme de graphe ainsi que de calculer un grand nombre de métriques de connectivité. Graphab est écrit dans le langage de programmation Java et est facile à interfacer avec les Systèmes d'Information Géographique tel que QGIS.

➤ *Outils issus de la théorie des circuits*

Une approche différente a été développée avec la théorie des circuits. L'idée est de modéliser les chemins de dispersion par analogie avec le passage d'un courant électrique. Ainsi, on modélise un flux de courant qui pourra être interprété comme un flux de dispersion. Concrètement, les liens entre parcelles d'habitat sont modélisés comme des résistances : plus il y a de liens entre deux parcelles plus la résistance effective est faible, car il y a davantage de flux et de redondance entre les chemins (McRae et al., 2008). L'hypothèse sous-jacente est qu'un individu choisit à chaque étape un lien selon sa conductance (perméabilité) au regard de la conductance des autres liens. La théorie du circuit est donc particulièrement adaptée dans le cas où le déplacement des espèces est aléatoire plutôt qu'orienté à longue distance et semble plus à même de rendre compte de la réalité de la dispersion dans des paysages homogènes que la distance de moindre coût.

Le logiciel libre *Circuitscape.jl* (Anantharaman et al., 2019 ; McRae et al., 2008) implémenté dans l'environnement de programmation Julia, est écrit dans le langage de programmation Python. D'abord en tant que logiciel autonome, il est désormais disponible en tant que boîte à outils dans ArcGIS. L'une des principales critiques de l'outil Circuitscape (ainsi que des outils issus de la théorie des graphes) est la nécessité d'identifier des parcelles d'habitat, ce qui peut être délicat dans des paysages relativement homogènes, notamment pour des espèces généralistes. En outre, l'usage de Circuitscape paraît difficile à mettre en œuvre sur de vastes territoires. En effet, la modélisation des flux de courant est réalisée en tenant compte de l'ensemble des pixels de la carte de résistance. La faisabilité de la modélisation dépendra aussi de la résolution de la carte (taille des pixels) car plus celle-ci sera élevée, plus les calculs seront longs (Avon & Bergès, 2012).

Le logiciel libre *Omniscape.jl*, également implémenté dans l'environnement de programmation Julia (Landau et al., 2021) est basé sur une mise en œuvre omnidirectionnelle de l'algorithme utilisé par CircuitScape (McRae et al., 2016). Concrètement au lieu de diriger le flux de courant d'une parcelle à une autre, celui-ci est dirigé vers le pixel central d'une fenêtre glissante. Chaque fenêtre correspond à un sous-ensemble du paysage (dont la taille est définie par l'utilisateur) au sein duquel le flux de courant sera évalué puis compilé de manière additive pour fournir une mesure de « flux cumulé » sur l'ensemble du territoire cible. Ce type de procédure présente l'avantage de réduire considérablement les temps de calcul et rend donc la méthode applicable sur de plus grandes étendues spatiales (Gallo et al., 2019). En outre, Omniscape élimine la nécessité de délimiter des parcelles d'habitat.

Les outils issus de ces deux théories – graphes et circuits – représentent donc des approches pertinentes et complémentaires pour identifier les zones d'intérêt pour la conservation des continuités écologiques au travers de vastes territoires (échelle régionale). Dans les deux cas, ces outils sont basés sur l'estimation de la résistance au déplacement du paysage.

Dans le cadre de cette étude, nous avons utilisé les outils issus de la théorie des graphes (Graphab) pour identifier les AHVE les plus importantes en termes de quantité d'habitat disponible et/ou en tant que relais dans la dispersion. En complément, nous avons mobilisé les outils issus de la théorie des circuits (Omniscape) pour identifier les zones de dispersion les plus importantes et/ou « fragiles » à travers l'ensemble du paysage (zones de passage canalisées et irremplaçables). Les secteurs identifiés grâce à ces deux analyses peuvent être considérés comme prioritaires dans le cadre de la mise en place de mesures de protection.

Données requises

- Carte de favorabilité* / Carte des AHVE* pour chaque espèce focale
- Carte de résistance au déplacement* pour chaque espèce focale
- Distance de dispersion de chaque espèce focale

**La résolution de ces cartes (25 m) a été dégradée à 50 m afin de limiter les temps de calcul nécessaire à la modélisation des réseaux écologiques*

Outils numériques utilisés

- Logiciel R (Package *raster* ; *sf* ; *spatialEco*)
- Logiciel Graphab
- Logiciel Omniscape (Julia)
- Logiciel QGIS

4.1 Estimation de la résistance au déplacement

La résistance représente le coût du déplacement à travers un environnement particulier. Il est le reflet de la volonté d'un organisme de se déplacer, de l'énergie dépensée, du risque de mortalité... Une faible résistance indique une facilité de mouvement (environnement perméable) et une résistance élevée indique une restriction voire une barrière au mouvement (environnement imperméable). Différentes méthodes peuvent être utilisées – seules ou combinées – pour estimer la résistance au déplacement (Zeller et al., 2012). Les méthodes les plus « simples » sont fondées uniquement sur les connaissances de la biologie/écologie de l'espèce focale (recueil d'informations issues de la littérature ou de l'avis des experts). Les méthodes les plus « complexes » nécessitent quant à elles une plus grande quantité de données (modélisation statistique de l'effet de variables environnementales à partir de données empiriques). Le choix de la méthode pour estimer la résistance au déplacement va donc dépendre des données disponibles.

Dans le cadre de cette étude, nous ne disposons pas de données empiriques suffisamment fiables et robustes pour l'ensemble des six espèces focales, ce qui rend difficile l'application des outils de modélisation. Ainsi, nous avons mobilisé une approche « à dire d'expert ».

La stratégie initiale consistait à demander à des experts d'attribuer de façon indépendante, une note comprise entre 0 et 5 à chaque classe d'occupation du sol selon la difficulté supposée pour l'espèce à se déplacer dans ce type d'environnement. Cette approche s'est néanmoins révélée infructueuse. En effet, peu d'experts ont participé à l'évaluation (sur les 25 experts contactés, seuls 4 ont répondu). En outre, parmi ceux qui ont répondu, l'attribution des coefficients était parfois fortement divergente pour une même espèce, soulignant la difficulté à estimer ce paramètre.

Alternativement, nous avons utilisé les coefficients de potentialité en habitat fournis par le CEN PACA (voir section 3.1). Concrètement, les coefficients de friction ont été définis comme l'inverse des coefficients de potentialité. Ainsi, les classes d'occupation du sol considérées comme les plus potentielles sont associées à un coefficient de friction nul et inversement, celles ayant une potentialité nulle sont associées à un coefficient de friction élevé. Parmi les classes d'occupation non potentielles, nous avons souhaité distinguer celles « difficiles à traverser » de celles considérées comme « infranchissables » (barrières) notamment pour les mammifères qui se déplacent par voie terrestre. Il s'agit du réseau routier et ferroviaire ainsi que du réseau hydrique incluant les cours d'eau et plan d'eau. De ce fait, à partir des quatre coefficients de potentialité (0 à 3), cinq coefficients de friction ont été définis (0 à 4). A noter que toutes les classes d'occupation du sol situées en dehors de la distribution altitudinale de l'espèce focale, se sont vu attribuer le coefficient de friction maximale (4).

Ces coefficients de friction (variable qualitative ordinale) ont ensuite été transformés en valeur de résistance (variable quantitative) selon une échelle numérique exponentielle en utilisant l'équation proposée par Keeley et al. (2016) :

$$R = 100 - 99 \times \left(\frac{1 - e^{(-c \times h)}}{1 - e^{(-c)}} \right)$$

La valeur de résistance (R) est calculée pour chaque pixel en fonction d'un coefficient de perméabilité (h) qui correspond à l'inverse du coefficient de friction et d'un facteur (c) qui détermine la forme de la courbe exponentielle. D'après cette équation, en transposant les coefficients de friction (4, 3, 2, 1, 0) en coefficients de perméabilité (0, 1, 2, 3, 4) que nous avons standardisé entre 0 et 1 (0, 0.25, 0.50, 0.75, 1), nous obtenons les valeurs de résistance suivantes (en considérant un facteur $c = 4$) : 1, 4, 13, 36, 100 (Table 2). La valeur de résistance maximale (100) étant attribuée uniquement pour les mammifères terrestres.

Table 2. Relation entre les coefficients de potentialité en habitat, les coefficients de friction, les coefficients de perméabilité bruts et normalisés et les valeurs de résistance calculées sur une échelle exponentielle

POTENTIALITE		FRICTION		PERMEABILITE			RESISTANCE
Signification	Coefficient	Signification	Coefficient	Signification	Coefficient	Coefficient std	Valeurs (échelle exponentielle)
Nulle	0	Très forte (barrière) *	4	Nulle	0	0,00	100 *
		Forte	3	Tres faible	1	0,25	36
Faible	1	Moyenne	2	Faible	2	0,50	13
Moyenne	2	Faible	1	Moyenne	3	0,75	4
Forte	3	Nulle	0	Forte	4	1,00	1

* uniquement pour mammifères terrestres ; Coefficient std (coefficient standardisé entre 0 et 1)

Les cartes de résistance au déplacement restreinte à la distribution altitudinale pour chacune des six espèces focales sont présentées dans le document « Résultats & Perspectives » – section 4.1.

4.2 Evaluation de la connectivité globale et de l'importance des AHVE via Graphab

La mise en œuvre des graphes paysagers via le logiciel libre Graphab comporte plusieurs étapes qui nécessitent d'effectuer de nombreux choix selon l'objectif de l'étude et le niveau de complexité souhaité dans les analyses.

La première étape consiste à identifier les nœuds du graphe qui correspondent aux parcelles d'habitat de l'espèce focale. Dans notre cas, les nœuds sont obtenus directement à partir de la carte des Aires à Haute Valeur Ecologique (voir section 3.3). Ces nœuds étaient définis comme des agrégats de cellules adjacentes par le côté et sommet (8 pixels) et caractérisé par un indicateur de surface – ce qui est le plus classiquement utilisé – puisque le potentiel démographique peut être approximativement assimilé à une valeur proportionnelle à la surface.

La deuxième étape consiste à modéliser les liens représentant les chemins de déplacement potentiels entre les nœuds du graphe. Cette modélisation nécessite de faire des choix concernant la topologie du graphe et la pondération des liens. Concernant la topologie, il existe deux grandes possibilités – soit tous les liens entre tous les nœuds sont pris en compte, ce qui correspond à une topologie dite complète ; soit seuls les liens formant un graphe planaire minimal sont pris en compte, n'autorisant pas la superposition de liens. Dans cette étude, nous avons choisi une topologie planaire qui peut être vue comme une approximation de la topologie complète ce qui présente l'avantage de réduire les temps de calcul (Galpern et al., 2011). La pondération des liens consiste à leur attribuer une valeur d'impédance qui représente le coût de déplacement entre deux parcelles, exprimée en distance euclidienne ou en distance de moindre coût. Dans cette étude, nous avons choisi d'utiliser de pondérer les liens en fonction

des valeurs de résistance au déplacement (voir section précédente 4.1). Une fois les liens potentiels définis, il reste à finaliser le graphe en choisissant quels sont les liens « valides », c'est-à-dire ceux où l'on considère que le parcours est réalisable par l'espèce. Pour cela, nous avons créé un graphe seuillé en ne considérant que les liens dont le poids est inférieur ou égal à un seuil représentant la distance de dispersion de l'espèce focale. Etant donné que l'impédance est exprimée en coût de résistance, la distance est exprimée en coût cumulé. Il est alors nécessaire de convertir la distance métrique (appelée *DistM*) en distance de coût cumulés (appelée *DistC*). Cette approximation peut être obtenue directement dans Graphab, en représentant tous les liens selon une double échelle logarithmique ($\log \text{DistC} - \log \text{DistM}$). La distance de coût cumulé équivalente à la distance métrique seuil (ici, la distance de dispersion moyenne/médiane) peut alors être obtenue à partir de l'équation suivante :

$$\text{DistC} = e^{\text{intercept} + \text{pente} * \log(\text{DistM})}$$

Le graphe obtenu peut être visualisé en version topologique (nœuds et liens) ou en version réaliste (parcelles d'habitat et chemins).

La troisième étape consiste à caractériser les propriétés du graphe *via* des métriques de connectivité qui peuvent être calculées à différents niveaux (Galpern et al., 2011) :

- Globale : les métriques caractérisent le graphe entier ;
- Par composante : les métriques caractérisent la connectivité interne de sous-graphes qui correspondent à un ensemble de parcelles d'habitat connectées entre elles (méta-parcelles) ;
- Locale : les métriques caractérisent la connectivité de chaque élément du graphe – nœud ou lien.

Pour chacun de ces niveaux de calcul, trois familles de métriques sont disponibles :

- Les métriques surfaciques qui sont fondées en priorité sur un critère de surface ;
- Les métriques topologiques qui reposent, directement sur les propriétés du graphe
- Les métriques pondérées qui sont fondées sur la distance de dispersion de l'espèce focale et de la capacité d'accueil des parcelles d'habitat.

Dans le cadre de cette étude, nous avons calculé des métriques surfaciques et topologiques par composante ainsi qu'une métrique globale pondérée permettant de caractériser la connectivité globale du réseau écologique pour chaque espèce focale. En outre, nous avons utilisé une métrique locale pondérée via un mode de calcul spécifique supprimant de façon itérative chaque élément du graphe permettant ainsi d'évaluer l'importance de chaque nœud au sein du réseau.

➤ **Métriques topologiques et surfaciques par composante**

Les métriques retenues dans cette étude correspondent au nombre de composantes (métrique topologique), à la taille moyenne des composantes ainsi que la taille de la plus grande composante (métriques surfaciques).

➤ **Métriques pondérée globale (PC)**

La métrique retenue est la probabilité de connectivité (PC ; Saura & Pascual-Hortal, 2007) qui équivaut à la probabilité que deux individus tirés au hasard dans le paysage parviennent à entrer en contact. Elle est calculée comme la somme des produits de la capacité d'accueil de tous les couples de nœuds pondérés par leur probabilité d'interaction, divisée par le carré de la superficie du territoire cible, selon l'équation suivante :

$$PC = \frac{1}{A^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i a_j e^{-\alpha d_{ij}}$$

Avec (A) qui représente la superficie du territoire cible, (a_i) et (a_j) qui correspondent respectivement à la capacité d'accueil (superficie) des nœuds i et j , (d) qui représente la distance entre le couple de nœuds i et j (exprimé en distance-coût) et enfin le paramètre (α) qui représente la décroissance de la courbe traduisant à quel point la probabilité d'interaction diminue en fonction de la distance. Pour chaque couple de nœuds, le chemin du graphe utilisé est celui qui maximise la probabilité de déplacement ($e^{-\alpha d_{ij}}$) c'est-à-dire celui qui minimise la distance-coût entre les nœuds i et j .

➤ **Métriques pondérée locale (delta-PC)**

A partir de cette métrique globale, il est possible de qualifier l'importance de chaque nœud en utilisant la méthode de retrait itératif ; on parle alors de « delta-métrique ». Concrètement, la métrique globale est calculée à l'état initial (PC), puis un nœud est retiré du graphe et la métrique globale est recalculée (PC'). La différence entre les deux valeurs (delta-PC) est implémentée dans le nœuds retiré, traduisant la perte de connectivité engendrée si cet élément disparaissait du paysage. Ce calcul est ensuite appliqué à chacun des nœuds, permettant ainsi de les hiérarchiser en fonction de leur contribution à la connectivité globale. Les nœuds ayant les plus fortes valeurs de dPC correspondent aux éléments qui, s'ils disparaissaient, entraîneraient une forte diminution de la connectivité globale en déconnectant une partie du réseau. A noter que ces métriques peuvent également être calculées pour chaque lien du graphe.

Le delta-PC (dPC), peut être décomposé en trois fractions :

- dPC_{area} ($dPCa$) traduit la variation de PC induit par la perte surfacique suite à la suppression du nœud. La valeur dépend donc uniquement de l'attribut du nœud.

- *dPCflux* (*dPCf*) traduit la variation induit par la perte des interactions entre le nœud cible et les autres nœuds. La valeur dépend à la fois de l'attribut du nœud (surface) et de sa position spatiale au sein du réseau.
- *dPCconnector* (*dPCc*) traduit la variation induit par la modification des chemins reliant les autres nœuds et passant initialement par le nœud cible. La valeur dépend donc uniquement de sa position spatiale au sein du réseau.

Ces trois fractions permettent d'évaluer les différents types de contribution à la connectivité que peut avoir un nœud : la contribution à la connectivité intra-nœud, c'est-à-dire la capacité d'habitat (*dPCa*) ; la contribution aux flux inter-nœuds, c'est-à-dire la capacité d'émettre ou recevoir des individus (*dPCf*) ; la contribution comme relais dans la dispersion, c'est-à-dire le rôle de « pas japonais » (*dPCc*).

*Les valeurs des métriques topologiques et surfaciques, de la métrique PC globale ainsi que les cartes de connectivité représentant les delta-métriques (*dPCintra* et *dPCconnector*) pour chacune des six espèces focales sont présentées dans le document « Résultats & Perspectives » – section 4.2.*

4.3 Modélisation des flux de dispersion via Omniscape

La modélisation des flux de dispersion a été réalisée *via* Omniscape qui utilise l'algorithme Circuitscape, mais au lieu d'évaluer le flux entre deux parcelles d'habitat, celui-ci est dirigé vers le pixel central d'une fenêtre glissante. Le courant circule donc des pixels « sources » localisés à l'intérieur de la fenêtre glissante (pixels « émetteurs » d'individus) vers ce pixel central (pixel « récepteur » d'individus) qui est mis à la masse. La quantité totale de courant injecté est égale à l'intensité du pixel central (équivalent ici à sa valeur de favorabilité) et est répartie entre tous les autres pixels sources proportionnellement à leur propre valeur de favorabilité (**Figure 5**). Cette procédure est répétée pour chaque pixel « source ». Les cartes de flux résultantes sont additionnées afin d'obtenir une carte de flux cumulé (FC) sur l'ensemble du territoire cible (Gallo et al., 2019).

La mise en œuvre de l'algorithme Omniscape repose donc sur trois paramètres :

- L'intensité des pixels « sources » (*S*) qui représente la quantité relative de courant à injecter dans le pixel central. Ces pixels sont identifiés à partir de la carte de favorabilité (indice *F*) en considérant uniquement ceux dont la valeur est supérieure au seuil utilisé pour identifier les AHVE (voir sections 3.2 et 3.3)
- La valeur de résistance des pixels (*R*) qui représente la difficulté de déplacement (voir section 4.1)
- Le rayon de la fenêtre glissante (*D*) centrée sur le pixel focal, défini ici selon la distance de dispersion de l'espèce focale (voir section 2.2)

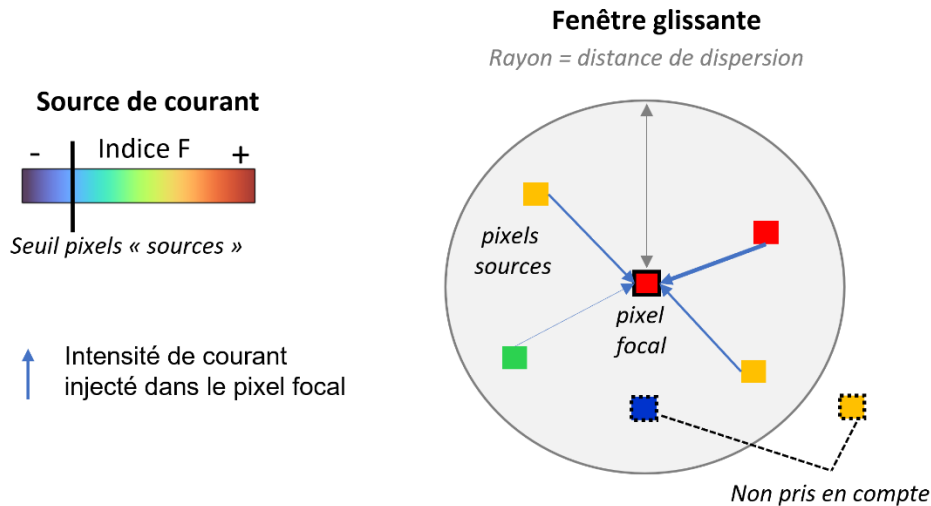


Figure 5. Représentation schématique du fonctionnement de l'algorithme Omniscap

Le flux de dispersion modélisé est donc le produit de deux facteurs : la quantité d'habitat plus ou moins favorable au sein de la fenêtre circulaire et la configuration des chemins de dispersion potentiels défini selon les valeurs de résistance (McRae et al., 2016).

Les cartes de flux de dispersion (flux cumulé; FC) pour chacune des six espèces focales sont présentées dans le document « Résultats & Perspectives » – section 4.3.

5. Etablissement d'un diagnostic multi-espèces des continuités écologiques

Cette étude s'insère dans un projet multi-partenarial dont l'objectif est de préfigurer une stratégie macrorégionale pour le maintien et la restauration des continuités écologiques à l'échelle de l'Arc Alpin occidental. Dans ce contexte, il apparaît important de synthétiser les résultats obtenus pour chaque espèce focale afin d'établir un diagnostic multi-espèces des continuités écologiques sur le territoire cible – c'est-à-dire d'obtenir une carte « consensus » permettant d'identifier les zones particulièrement favorables en termes d'habitat ainsi que les principales zones de dispersion communes à plusieurs espèces. A cette fin, les cartes des AHVE et des flux de dispersion obtenues indépendamment pour chaque espèce focale peuvent être superposées pour spatialiser un réseau écologique multi-espèces (Cushman et al., 2013).

Données

- Cartes des Aires à Haute Valeur Ecologique (AHVE) pour chaque espèce focale
- Cartes de flux de dispersion (FC) pour chaque espèce focale

Outils numériques

- Logiciel R (Packages *raster*; *sf*; *PMCMRplus*; *corr*; *corrplot*; *spatialEco*)

5.1 Carte consensus des AHVE

Les pixels des cartes représentant les AHVE sont codés de façon binaire – 1 pour les AHVE et 0 pour les autres pixels considérés comme insuffisamment favorables. Le diagnostic multi-espèces a donc été effectué simplement en superposant les cartes obtenues pour chaque espèce et en comptabilisant, pour chaque pixel, le nombre de fois où il a été défini comme un pixel constitutif d'une AHVE. Les pixels de cette carte consensus peuvent donc prendre théoriquement des valeurs comprises entre 6 (pixel identifié comme une AHVE pour l'ensemble des espèces focales) à 0 (pixel identifié comme une AHVE pour aucune des espèces focales).

La carte consensus des AHVE est présentée dans le document « Résultats & Perspectives » – section 5.1.

5.2 Carte consensus des flux de dispersion

Les pixels des cartes de flux de dispersion (flux cumulé ; FC) correspondent à des valeurs continues. Le diagnostic multi-espèces peut alors être réalisé en effectuant des opérations sur les valeurs des pixels. Dans cette perspective, il est important au préalable de standardiser ces valeurs afin de les rendre comparables entre elles. Cette standardisation a été effectuée par centrage-réduction – c'est à dire en soustrayant la valeur de chaque pixel par la valeur moyenne obtenue à partir de l'ensemble des pixels de la carte et en la divisant par l'écart-type – selon l'équation suivante :

$$FC'_p = \frac{FC_{p,i} - \overline{FC_p}}{\sigma FC_p}$$

Avec $(FC_{p,i})$ qui correspond à la valeur de flux du pixel i pour l'espèce p et $(\overline{FC_p})$, (σFC_p) qui correspondent respectivement à la moyenne et l'écart-type des valeurs de flux de l'ensemble des pixels de la carte obtenue pour l'espèce p . Cette procédure permet de rendre toutes les valeurs (indifféremment de leur distribution) en unités comparables, en corrigeant la position centrale (0) et l'étendue (1).

Ensuite, à partir de ces cartes de flux standardisé, pour chaque pixel, nous avons calculé la moyenne (\overline{FC}) et l'écart-type associé (σFC) des valeurs de flux obtenus pour l'ensemble des espèces focales, comme suit :

$$\overline{FC} = \frac{1}{n} \sum_{p=1}^n FC'_p$$

$$\sigma FC = \frac{1}{n} \sqrt{\sum_{p=1}^n (FC'_p - \overline{FC})^2}$$

Avec (n) qui correspond au nombre d'espèces inclus dans l'opération.

Les pixels caractérisés par une moyenne élevée (> 9^e décile) et par un faible écart-type (< 3^e décile) peuvent être considérés comme des zones de dispersion privilégiées pour un grand nombre d'espèces.

Dans cette étude un nombre restreint d'espèces a été sélectionné de façon à représenter au mieux la diversité d'un pool d'espèces plus large en termes de besoins écologiques, de mode/capacité de dispersion ou encore de distribution altitudinale (voir section 2). Dans ce cas, un diagnostic intégrant l'ensemble des six espèces focales n'apparaît pas pertinent et pourrait se révéler peu informatif.

Il convient donc d'identifier les différences et similitudes potentielles entre les réseaux écologiques modélisés indépendamment pour chacune des espèces focales afin de procéder à des regroupements judicieux. Dans cet objectif, nous avons effectué une analyse de corrélation non paramétrique (corrélation des rangs de Spearman) des valeurs de flux entre toutes les paires d'espèces focales. Deux espèces sont susceptibles de partager les mêmes zones de dispersion si les valeurs de courant sont fortement corrélées. Au contraire, deux espèces sont susceptibles d'avoir des préférences opposées et des schémas de dispersion à travers le paysage différents si les valeurs de courant sont corrélées négativement.

Les groupes d'espèces identifiés à partir des analyses de corrélation ainsi que la carte consensus qui en résulte (moyenne des valeurs de flux de dispersion) sont présentées dans le document « Résultats & Perspectives » – section 5.2. Les zones de dispersion privilégiées qui sont communes aux espèces d'un même groupe (moyenne des valeurs de flux élevé et écart-type faible) sont identifiées uniquement sur la carte synthétique des continuités écologiques (livrable 4).

A noter que nous n'avons pas créé de carte consensus des métriques de connectivité caractérisant les AHVE obtenues *via* Graphab. En effet, les graphes paysagers étant constitués de nœuds et de liens propres à chaque espèce, les valeurs de connectivité locale ne pouvaient pas être combinées directement pour réaliser le diagnostic multi-espèces. En effet, il est nécessaire au préalable de passer d'une représentation « discrète » à une représentation « continue », ce qui peut être effectué *via* une interpolation spatiale des valeurs de connectivité calculées pour chaque nœud, en suivant la méthode proposée par Foltête, Clauzel, Vuidel, et al. (2012). Cette procédure peut être réalisée directement dans Graphab (voir par exemple Sahraoui et al., 2017) mais des développements méthodologiques supplémentaires sont nécessaires pour rendre cette stratégie plus opérationnelle. En outre, elle requiert une grande capacité numérique et les essais réalisés dans le cadre de ce projet se sont révélés infructueux en raison de temps de calcul trop longs.

6. Validation des cartes de potentialité et favorabilité en habitat pour chaque espèce focale

Le cadre méthodologique proposé dans cette étude repose sur une analyse de connectivité « potentielle ». Cela signifie que les modèles, même les plus complexes, ne peuvent tenir compte de l'ensemble des facteurs agissant sur la sélection d'habitat par l'espèce focale et sa capacité à se déplacer dans le paysage. Dans ce contexte, il est donc important d'évaluer l'efficacité des modèles à discriminer les zones de dispersion réelles et théoriques car des résultats non validés pourraient aboutir à des décisions de gestion inefficaces (Laliberté & St-Laurent, 2020). Nous avons donc réalisé une validation « préliminaire » des cartes de potentialité et de favorabilité en habitat à partir de données empiriques.

Données

- Coordonnées GPS des observations (données de présence) extraites de la plateforme SILENE pour chaque espèce focale
- Carte de potentialité en habitat pour chaque espèce focale
- Carte de favorabilité en habitat pour chaque espèce focale

Outils numériques

- Logiciel R (Packages *rgeos* ; *spThin* ; *CoordinateCleaner* pour le nettoyage des données de présence & Packages *raster* ; *sp* pour la procédure de validation)

Concrètement, cette validation a été effectuée à partir de données de présence extraites de la plateforme SILENE. Seules les observations effectuées entre 2000 et 2021 au sein des trois départements cibles (Hautes-Alpes, Alpes-de-Haute-Provence et Alpes-Maritimes) ont été sélectionnées. Un « nettoyage » des données a ensuite été effectué grâce aux métadonnées disponibles notamment pour éliminer les observations dont la localisation est imprécise (c'est-à-dire > 25m) ; éliminer les observations dont le nombre d'individus paraît suspect ; éliminer les observations issues *a priori* d'un échantillonnage systématique (données régulièrement espacées) ... Ces données « nettoyées » ont ensuite été intersectées avec la carte de potentialité et la carte de favorabilité obtenue pour chaque espèce focale.

- La validation de la carte de potentialité a été effectuée par examen visuel de la localisation des observations auquel nous avons associé le calcul d'un indicateur, à savoir le nombre d'observations localisées au sein des pixels « potentiels » en distinguant les niveaux de potentialité « faible » (coefficient = 1), « moyenne » (coefficient = 2) et « forte » (coefficient = 3).
- La validation de la carte de favorabilité a été effectuée par examen visuel de la localisation des observations auquel nous avons associé le calcul d'un indicateur, à savoir la moyenne \pm écart-type des valeurs de l'indice de favorabilité (F) associées à chacune des observations.

Les cartes de validation de la potentialité et favorabilité en habitat sont présentées dans le document « Résultats & Perspectives » – section 6.

BIBLIOGRAPHIE

- Albert, C., & Chaurand, J. (2018). Comment choisir les espèces pour identifier des réseaux écologiques cohérents entre les niveaux administratifs et les niveaux biologiques ? *Sciences Eaux & Territoires*, 25, 26–31.
- Anantharaman, R., Hall, K., Shah, V. B., & Edelman, A. (2019). Circuitscape in Julia: High Performance Connectivity Modelling to Support Conservation Decisions. *Proceedings of JuliaCon*, 1(1), 1-6.
- Avon, C., & Bergès, L. (2012). *Outils pour l'analyse de la connectivité des habitats*. In Projet J Diacofor-Convention cadre Irstea-MEDDE DEB (2012-2014)
- Burt, W. H. (1943). Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *Journal of Mammalogy*, 24(3), 346–352.
- Calabrese, J. M., & Fagan, W. F. (2004). A Comparison-Shopper's Guide to Connectivity Metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(10), 529–536.
- Cushman, S. A., McRae, B., Adriaensen, F., Beier, P., Shirley, M., & Zeller, K. (2013). Biological corridors and connectivity. In D. W. Macdonald & K. J. Willis (Eds.), *Key topics in conservation biology* 2, 384–404. John Wiley & Sons, Ltd.
- Foltête, J.-C., Clauzel, C., & Vuidel, G. (2012). A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. *Environmental Modelling & Software*, 38, 316–327.
<https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2012.07.002>
- Foltête, J.-C., Clauzel, C., Vuidel, G., & Tournant, P. (2012). Integrating graph-based connectivity metrics into species distribution models. *Landscape Ecology*, 27(4), 557–569. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9709-4>
- Gallo, J. A., Butts, E. C., Miewald, T. A., & Foster, K. A. (2019). *Comparing and Combining Omniscape and Linkage Mapper Connectivity Analyses in Western Washington*. Conservation Biology Institute. Corvallis, OR. 34 pp. <https://doi.org/https://doi.org/10.6084/m9.figshare.8120924>
- Galpern, P., Manseau, M., & Fall, A. (2011). Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation*, 144(1), 44–55. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.002>
- Girvetz, E. H., & Greco, S. E. (2007). How to define a patch: a spatial model for hierarchically delineating organism-specific habitat patches. *Landscape Ecology*, 22(8), 1131–1142. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9104-8>
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Keeley, A. T. H., Beier, P., & Gagnon, J. W. (2016). Estimating landscape resistance from habitat suitability: effects of data source and nonlinearities. *Landscape Ecology*, 31(9), 2151–2162. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0387-5>

- Laliberté, J., & St-Laurent, M.-H. (2020). Validation of functional connectivity modeling: The Achilles' heel of landscape connectivity mapping. *Landscape and Urban Planning*, 202, 103878. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103878>
- Landau, V., Shah, V., Anantharaman, R., & Hall, K. (2021). Omniscap.jl: Software to compute omnidirectional landscape connectivity. *Journal of Open Source Software*, 6(57), 2829. <https://doi.org/10.21105/joss.02829>
- McGarigal, K., & Cushman, S. A. (2005). The gradient concept of landscape structure. In *Issues and Perspectives in Landscape Ecology* (pp. 112–119). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CB09780511614415.013>
- McRae, B. H., Dickson, B. G., Keitt, T. H., & Shah, V. B. (2008). Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*, 89(10), 2712–2724.
- McRae, B. H., Popper, K., Jones, A., Schindel, M., Buttrick, S., Hall, K., Unnasch, R. S., & Platt, J. (2016). *Conserving Nature's Stage: Mapping Omnidirectional Connectivity for Resilient Terrestrial Landscapes in the Pacific Northwest*. The Nature Conservancy, Portland Oregon. 47 pp. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4158.6166>
- Meurant, M., Gonzalez, A., Doxa, A., & Albert, C. H. (2018). Selecting surrogate species for connectivity conservation. *Biological Conservation*, 227, 326–334. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.09.028>
- Mimet, A., Clauzel, C., & Foltête, J.-C. (2016). Locating wildlife crossings for multispecies connectivity across linear infrastructures. *Landscape Ecology*, 31(9), 1955–1973. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0373-y>
- Myhrvold, N. P., Baldrige, E., Chan, B., Sivam, D., Freeman, D. L., & Morgan Ernest, S. K. (2015). An amniote life-history database to perform comparative analyses with birds, mammals, and reptiles : Ecological Archives E096-269. *Ecology*, 96(11), 3109. <http://esapubs.org/archive>
- Opdam, P., Steingröver, E., & 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. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2005.02.015>
- Opdam, P., & Wascher, D. (2004). Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation*, 117(3), 285–297. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.12.008>
- Rayfield, B., Fortin, M.-J., & Fall, A. (2010). The sensitivity of least-cost habitat graphs to relative cost surface values. *Landscape Ecology*, 25(4), 519–532. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9436-7>
- Rhodes, J. R., McAlpine, C. A., Lunney, D., & Possingham, H. P. (2005). A spatially explicit habitat selection model incorporating home range behavior. *Ecology*, 86(5), 1199–1205.
- Sahraoui, Y., Foltête, J.-C., & Clauzel, C. (2017). A multi-species approach for assessing the impact of land-cover changes on landscape connectivity. *Landscape Ecology*, 32(9), 1819–1835. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0551-6>
- Saura, S., & Pascual-Hortal, L. (2007). A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to

a case study. *Landscape and Urban Planning*, 83(2–3), 91–103.

<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2007.03.005>

- Sordello, R., Conruyt-Rogéon, G., Merlet F., Houard X. & Touroult, J. (2013). *Synthèses bibliographiques sur les traits de vie de 39 espèces proposées pour la cohérence nationale de la Trame verte et bleue relatifs à leurs déplacements et besoins de continuité écologique*. Muséum national d'histoire naturelle (MNHN) - Service du Patrimoine naturel (SPN) & Office pour les insectes et leur environnement (Opie). 20 pages + 39 fiches
- Sutherland, G. D., Harestad, A. S., Price, K., & Lertzman, K. P. (2000). Scaling of Natal Dispersal Distances in Terrestrial Birds and Mammals. *Ecology*, 4(1).
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G. (1993). Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos*, 68(3), 571–573.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., & With, K. A. (2006). Landscape connectivity: a return to the basics. In K. R. Crooks & M. Sanjayan (Eds.) *Connectivity conservation*, 29–43. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CB09780511754821>
- Tranchant, Y., Bence, S., Brosse, L., Marchand, MA., & Renet, J. (2015). *Fiches synthétiques relatives aux traits de vie des espèces animales de cohérence nationale TVB retenues en Provence-Alpes-Côte d'Azur*. Conservatoire d'espaces naturels PACA, Aqua-Logiq et Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement PACA, Aix-en-Provence, 248 p.
- Urban, D. L., & Keitt, T. (2001). Landscape Connectivity: A Graph-Theoretic Perspective. *Ecology*, 82(5), 1205–1218.
- Wiens, J. A., Hayward, G. D., Holthausen, R. S., & Wisdom, M. J. (2008). Using Surrogate Species and Groups for Conservation Planning and Management. *BioScience*, 58(3), 241–252. <https://doi.org/10.1641/B580310>
- Zeller, K. A., McGarigal, K., & Whiteley, A. R. (2012). Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology*, 27(6), 777–797. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9737-0>
- Zetterberg, A., Mörtberg, U. M., & Balfors, B. (2010). Making graph theory operational for landscape ecological assessments, planning, and design. *Landscape and Urban Planning*, 95(4), 181–191. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.01.002>