

Comment analyser la connectivité écologique des trames vertes ?

Cas d'étude en région méditerranéenne

La théorie des graphes et les travaux de modélisation des déplacements des espèces offrent de nouvelles approches quant à la conservation et la restauration des continuités écologiques des habitats au regard des exigences écologiques des espèces. Le cas de l'écureuil roux en région Provence-Alpes-Côte d'Azur propose un exemple concret et éclairant des progrès et applications de ces outils.



La connectivité écologique est devenue une des préoccupations majeures pour les politiques publiques d'aménagement du territoire et de conservation de la biodiversité pour répondre à la perte et à la fragmentation des habitats naturels engendrées par les pressions anthropiques (artificialisation des terres, intensification des pratiques de gestion...). La connectivité représente le degré selon lequel le paysage facilite ou contraint le mouvement des espèces (gènes, individus) entre taches d'habitats favorables. La politique Trame verte et bleue (TVB) a pour objectif de « rétablir les flux d'espèces de faune et de flore sauvages entre les zones de haute valeur écologique ». Plusieurs guides méthodologiques ont été élaborés et fournissent des recommandations pour bâtir ces réseaux écologiques, avec une volonté affichée de cohérence entre les échelons local (SCoT : schéma de cohésion territoriale), régional (SRCE : schéma régional de cohérence écologique) et national. Pourtant, la mise en œuvre de la TVB en France repose souvent sur des analyses cartographiques assez sommaires (zonage des habitats, zonage de la présence des espèces) et des analyses spatiales simples (méthode d'érosion-dilatation pour la détermination des corridors écologiques). Les méthodes utilisées manquent de reproductibilité et n'intègrent pas assez les concepts d'écologie du paysage. L'enjeu pour la construction des trames est bien de passer d'une simple analyse descriptive du paysage à une analyse fonctionnelle du paysage tenant compte de l'écologie des espèces et de leurs capacités de dispersion. La question centrale pour l'aménagement du territoire peut se formuler ainsi : où doit-on agir de manière efficace au niveau d'un territoire pour maintenir la biodiversité ? Plusieurs points peuvent être abordés :

- quelles taches et corridors sont importants pour la connectivité d'une espèce, c'est-à-dire quelles taches ou corridors faut-il conserver en priorité ?
 - où faut-il modifier le réseau écologique d'une espèce pour améliorer sa connectivité globale (restauration de taches ou de corridors entre taches) ?
 - quels vont être les impacts d'un changement d'occupation du sol ou d'une autre pression sur le réseau écologique d'une espèce (mesures d'aménagement) ?
- Dans cet article, nous présentons des approches récentes d'analyse de la connectivité écologique qui permettent d'aller plus loin que les autres démarches et constituent de véritables outils d'aide à la décision pour les aménageurs et les gestionnaires. Nous présentons ensuite une analyse de connectivité pour l'écureuil roux en région méditerranéenne (photo 1), à l'échelle de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA) et à une échelle locale en contexte très fragmenté.

Analyse de la connectivité écologique : apport de la théorie des graphes

Les méthodes développées pour mesurer la connectivité des habitats peuvent être rattachées à trois grandes catégories : connectivité structurelle, réelle et potentielle.

La connectivité structurelle a pour objet le paysage puisqu'elle repose sur l'analyse des attributs paysagers : la mise à disposition d'images aériennes et satellites, et l'utilisation de systèmes d'information géographique (SIG) de plus en plus élaborés, ont permis d'établir des cartographies et de calculer des données d'habitat spatialement explicites sur de grandes surfaces (ex. : taille des habitats, nombre de taches, taille d'habitat-cœur, longueur de lisières...). La connectivité structurelle est

la plus facile à collecter, mais a un intérêt très limité puisqu'elle ne tient pas compte des caractéristiques et des besoins de l'espèce. La méthode de dilatation-érosion telle qu'exposée dans le Guide 2 du Comité opérationnel Trame verte et bleue (COMOP TVB) peut être considérée comme de la connectivité structurelle, dans le sens où c'est la trame qui est mise en avant plus que les spécificités de l'espèce. Cette méthode raisonne à l'échelle du voisinage de la tache mais pas au niveau du paysage global, et ignore en grande partie l'écologie de l'espèce (qualité de l'habitat, capacité de dispersion).

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

La connectivité potentielle, intermédiaire entre les deux précédentes, combine des attributs paysagers et une information plus limitée sur l'espèce, notamment sa capacité de dispersion. L'analyse de la connectivité potentielle a connu ces dernières années d'importantes avancées grâce au développement d'outils performants et la formalisation de différents concepts. En particulier, la théorie des graphes appliquée à l'écologie du paysage constitue un bon compromis entre nature et quantité des données à intégrer dans la modélisation, temps de calcul et pertinence de l'information fournie en terme de connectivité. L'habitat de l'espèce est représenté par un ensemble de nœuds (les taches d'habitat) qui sont reliés entre eux par des liens représentant la dispersion des individus, le tout constituant un graphe. La vision adoptée est celle d'un réseau d'habitats pour une région donnée dont on cherche à mesurer la connectivité pour une espèce (ou un ensemble d'espèces). La connectivité du paysage dépend en effet de l'espèce considérée, et donc non seulement de la quantité et de la structuration de l'habitat dans le paysage, mais aussi de la capacité de l'espèce à l'utiliser. Pascual-Hortal et Saura (2006) établissent ainsi le concept d'habitat disponible ou atteignable, tenant compte à la fois de la connectivité intra-tache et de la connectivité inter-tache : d'une part, la taille et la qualité intrinsèque de la tache d'habitat contribuent au maintien de la population locale, et d'autre part les liaisons entre les taches d'habitat permettent les échanges d'individus (ou de gènes), l'accès à d'autres ressources et facilitent la dispersion sur une plus longue distance, l'ensemble assurant la viabilité de la population à l'échelle du réseau d'habitats. La mise au point d'un ensemble d'indices rendant compte des propriétés fonctionnelles du réseau, et non plus seulement de ses propriétés topologiques, constitue une avancée méthodologique majeure pour analyser le degré de connectivité écologique d'un paysage (Avon et Bergès, 2013). Ces indices permettent aussi de mesurer les changements de connectivité s'opérant en fonction des pressions anthro-



© N. Sardat (Irstea)

❶ L'Écureuil roux : la destruction et la fragmentation de ses habitats sont les principaux facteurs à l'origine de la diminution de l'effectif des populations en Europe de l'ouest.

piques exercées sur le paysage : changements d'occupation du sol, intensification des pratiques, création d'infrastructures linéaires de transport, changements climatiques... (Gurrutxaga *et al.*, 2011). Un atout essentiel de ces indices réside dans la possibilité d'identifier les taches ou les liens les plus importants pour maintenir ou améliorer la connectivité globale du réseau pour une espèce, ce qui fait qu'ils sont de plus en plus utilisés dans les travaux de conservation et de restauration des réseaux d'habitats. Combinés à d'autres approches existant sous SIG, la démarche constitue un outil d'aide à la décision pour aider les gestionnaires, les aménagistes et les décideurs à orienter les choix d'aménagement du territoire et les mesures de conservation, et cibler les actions à conduire à une échelle plus locale : études écologiques fines, aménagement d'infrastructures, mesures de gestion adaptées.

Connectivité écologique à l'échelle régionale et locale : cas d'une espèce forestière

La forêt représente la première occupation du sol en région PACA. Nous présentons ici une analyse de connectivité appliquée à l'Écureuil roux, qui est un mammifère forestier généraliste : les choix faits dans les différentes étapes de l'analyse de connectivité pour l'Écureuil roux peuvent donc s'appliquer à un ensemble

► d'autres espèces forestières¹. La démarche est construite sur la base de la bibliographie en mettant l'accent sur les articles scientifiques traitant de la connectivité des habitats pour l'écureuil, des effets du paysage environnant et de la codification de la résistance du paysage.

Tout d'abord, les taches d'habitat et la distance entre ces taches sont définies sous SIG. La carte de référence utilisée est la carte d'occupation du sol « ocsol 2006 » (www.crige-paca.org/), qui est une carte dérivée de la couverture Corine Land Cover à une résolution plus fine. L'habitat de l'écureuil est défini à l'échelle de la région PACA comme les taches forêt de plus de 10 ha jusqu'à 2 100 m d'altitude. Une gamme de dispersion est analysée, ce qui a plusieurs avantages :

- tenir compte de la disparité de l'information ou de l'incertitude sur la distance de dispersion,
- recouvrir plusieurs types de dispersion (juvénile ou autre),
- appliquer les résultats aux autres espèces entrant dans la gamme de dispersion,
- analyser les changements de connectivité du réseau selon la distance de dispersion.

La distance de dispersion de l'écureuil est bien renseignée dans la littérature, et nous avons retenu cinq distances allant de 200 m (déplacements journaliers) à 6 000 m (distance maximale des individus dispersant loin), 700 m étant la médiane de dispersion de l'écureuil. Les liens potentiels entre taches sont donc retenus pour des taches distantes au maximum de 6 000 m. Le paysage en dehors des taches d'habitat n'est pas une simple matrice hostile, mais une mosaïque d'habitats dans laquelle l'espèce disperse plus ou moins facilement. L'espèce atteindra d'autant plus facilement une autre tache que le parcours pour l'atteindre sera court et peu coûteux (reflet de l'énergie dépensée, de la mortalité...). Il est donc préférable de tenir compte d'une distance de coût plutôt que d'une distance euclidienne entre taches. La carte d'habitats est donc convertie en carte de friction en attribuant un coefficient de résistance à chaque type d'habitat, sur la base de la bibliographie. Il est d'autant plus nécessaire de tester différentes valeurs et catégories de friction qu'il y a peu d'études comparatives, mais pour établir statistiquement la performance du codage de la friction, il est préférable de disposer des données de présence de l'espèce. Dans le cas de l'Écureuil roux, une étude de ce type était disponible et nous avons donc adapté les informations fournies par cette étude à la nomenclature « ocsol ». Il en résulte une carte de coût en cinq classes (1, 10, 300, 800, 1 000), où 1 représente l'habitat de l'espèce et 1 000 la friction des zones les plus difficiles à traverser pour l'écureuil (autoroutes, urbain dense...). À partir de cette carte, un calcul de chemin de moindre coût (cmc) est effectué pour connaître la distance de coût entre les taches d'habitat.

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

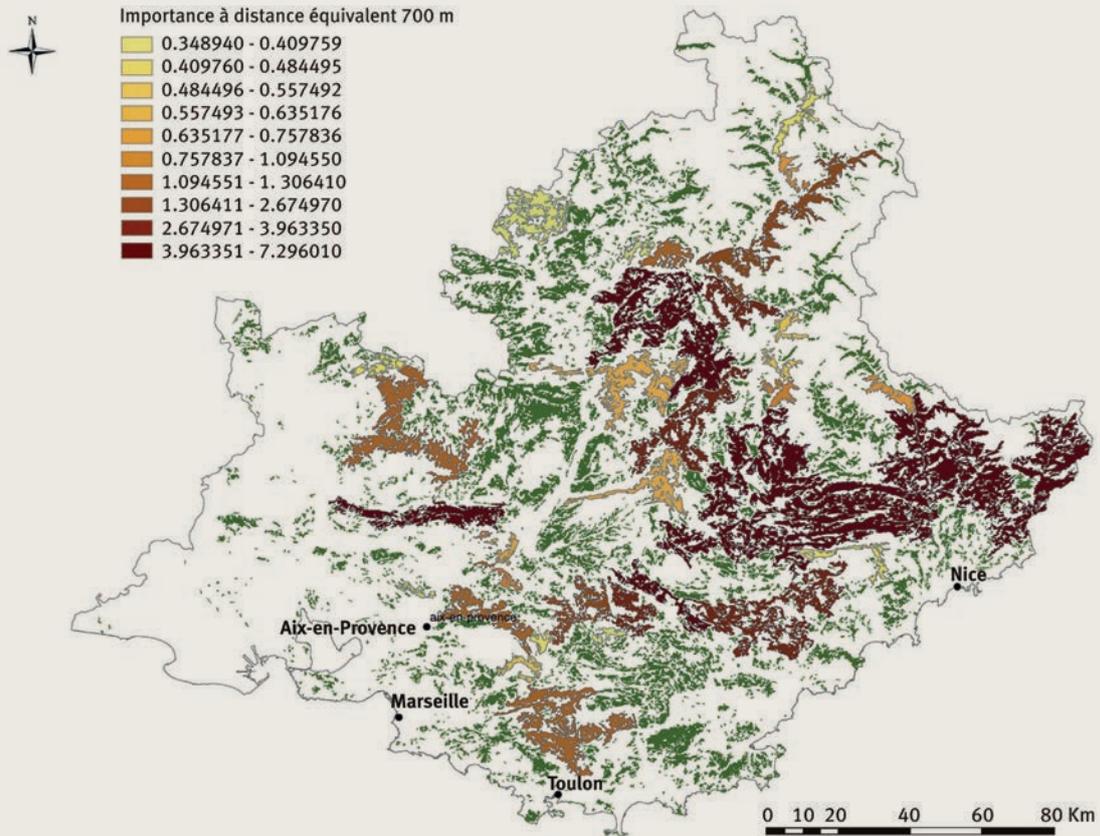
2. Les taches sont caractérisées par leur surface dans cet exemple comme approximation de la qualité de la tache, mais d'autres indices de qualité d'habitat peuvent être employés.

Ensuite, les taches² et les liens cmc sont injectés dans le logiciel Conefor pour réaliser l'analyse de la connectivité du réseau, selon les différentes distances de dispersion (www.conefor.org/). L'analyse calcule un indice global de connectivité pour le réseau et la contribution de chaque tache à la connectivité du réseau. La contribution de chaque tache est calculée comme la différence relative entre la valeur de l'indice global de connectivité avec la tache et la valeur de l'indice sans la tache. Dans cette analyse, nous avons calculé l'indice intégral de connectivité IIC (Pascual-Hortal et Saura, 2006). La comparaison des résultats pour les cinq distances de dispersion permet de conclure que pour une distance de coût équivalente à 200 m, les taches charnières pour la connectivité globale du réseau sont reliées, et que pour une distance de coût équivalente à 700 m, les chemins commencent à devenir redondants. Le flux d'individus est maximal à partir de 700 m et stagne au-delà de 1 000 m. La contribution de chaque tache pour la connectivité du réseau permet de hiérarchiser les enjeux de conservation et les zones de conflits futurs en cas de changements d'usage des sols ou d'intensification de l'anthropisation. La figure 1 illustre les 50 taches les plus importantes à l'échelle de la région en termes d'éléments connecteurs pour l'espèce, considérant la distance de dispersion de 700 m : ces taches d'habitats assurent la majorité des déplacements des individus au sein du réseau d'habitat, ce qui permet le maintien des flux entre populations sur le long terme, alors que d'autres zones apparaissent comme peu reliées au réseau d'habitat (à l'ouest notamment). L'analyse montre aussi que les taches importantes pour assurer ce rôle connecteur peuvent être de faible surface : c'est le cas par exemple des taches servant de relais entre les massifs du Lubéron et de la Sainte Victoire (figure 1). Par la suite, l'analyse du réseau d'habitat sera croisée avec une modélisation du développement urbain prévisible dans les vingt prochaines années, afin d'évaluer les changements de connectivité attribuables à l'urbanisation et hiérarchiser les priorités d'action à venir pour en atténuer les impacts (arbitrage d'usages, aménagement à revoir, préservation d'éléments connecteurs).

Une analyse à une échelle plus locale permet d'identifier plus finement les zones d'habitat restant isolées du reste du réseau et les éléments charnières permettant le maintien des flux d'individus entre populations. En reprenant l'exemple de l'Écureuil roux, nous avons étudié l'état de la connectivité sur une partie ouest de la région PACA, identifiée comme ayant un faible niveau de connectivité à l'échelle régionale : cette zone concerne notamment le parc naturel régional des Alpilles et le sud du parc naturel régional du Lubéron, et dispose d'un plus faible couvert forestier que le reste de la région, de larges plaines agricoles et urbanisées, et de nombreuses infrastructures à fort impact sur les déplacements d'espèces (ligne grande vitesse, autoroutes, lit et canal de la Durance). Pour une distance de coût équivalente à 700 m, les taches d'habitats du parc naturel régional des Alpilles apparaissent isolées (figure 2). Les populations des Alpilles ne seraient en contact avec d'autres populations importantes, sud du Lubéron et plaine de Lambesc, que par des individus dispersant à longue distance, c'est-à-dire à une distance équivalente à 4 000 m. Ceci représente donc une assez faible probabilité de contact, d'autant que pour

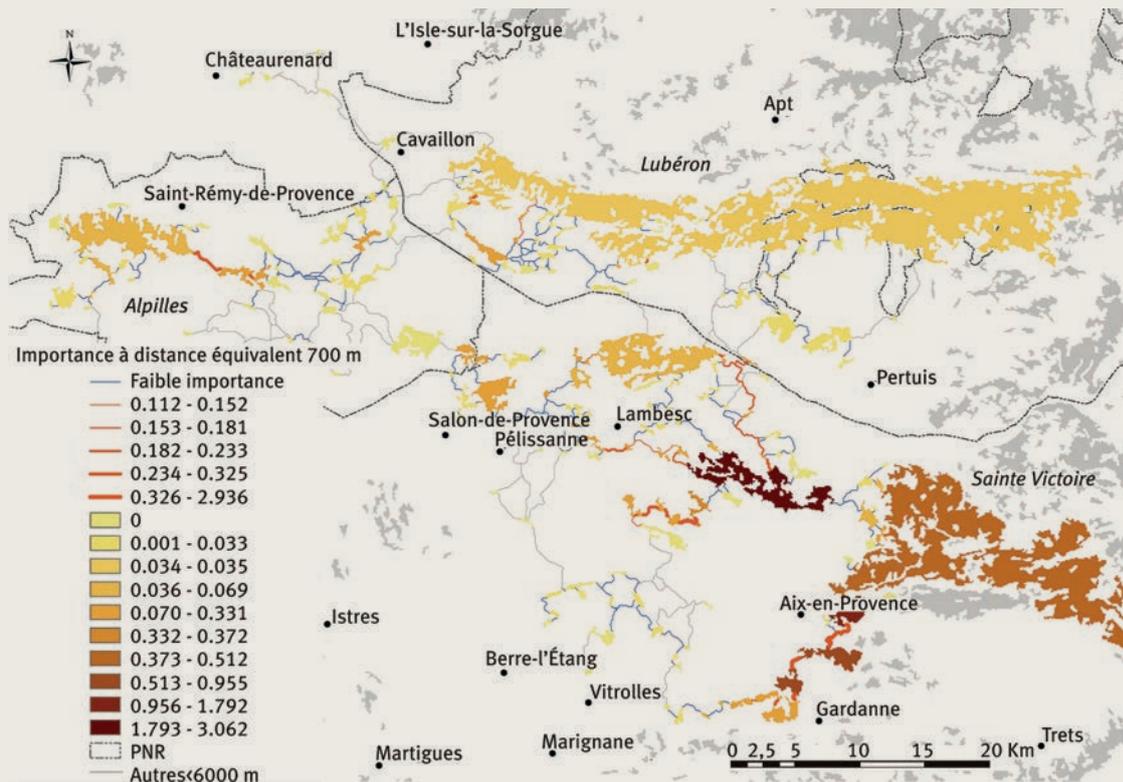
❶ Analyse de la connectivité potentielle pour l'Écureuil roux à l'échelle de la région PACA.

La carte illustre les 50 taches d'habitat les plus importantes (dégradé de marron) pour assurer les déplacements des individus à travers le réseau d'habitats sur le long terme (en vert, les autres taches forêt), considérant une distance de coût équivalent à 700 m.



❷ Analyse à une échelle plus locale : connectivité potentielle des Alpilles au sud du Lubéron et à la plaine de Lambesc.

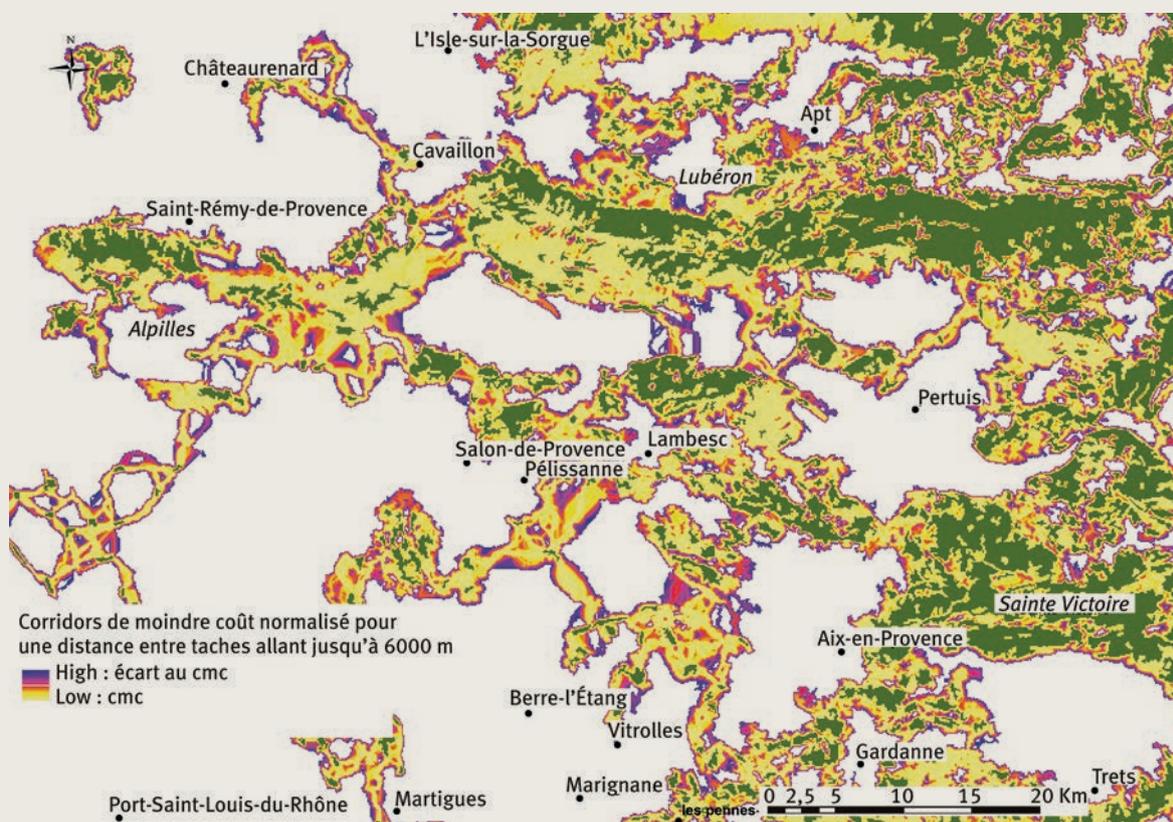
La carte montre l'importance des taches d'habitat (les plus importantes sont les plus foncées) et des liens (les plus importants sont en orange et épais) comme éléments connecteurs assurant les déplacements des individus considérant une distance de coût équivalent la médiane de dispersion (en bleu et gris figurent les liens de faible importance et de plus de 700 m, respectivement).



▶ rejoindre le Lubéron au plus court, l'espèce doit franchir l'autoroute, la ligne grande vitesse et la Durance. Seuls 2% des taches d'habitats et 2% des liens assurent à eux seuls les connections majeures pour le réseau à la distance équivalente à 700 m (taches les plus foncées et liens les plus épais sur la figure 2). Cette analyse permet de mettre en lumière les éléments charnières pour assurer la dispersion à travers le réseau « local » dont la perte augmenterait de manière très importante l'isolement des populations. Pour autant, l'interprétation doit toujours tenir compte de l'ensemble des résultats : à l'est de la zone d'étude, un lien bifide apparaît comme moins important que les autres alors qu'il relie une tache d'habitat dont l'analyse souligne l'importance (massif de la Sainte Victoire). Un lien ressort comme d'autant plus important qu'il est le chemin unique menant à la tache. Le rôle de connecteur joué par cette tache elle-même met toutefois en exergue cette zone du paysage ; de plus

cette tache est aussi parmi les cinquante taches les plus importantes pour maintenir la connectivité à l'échelle régionale (figure 1). Les connections entre le massif de la Sainte Victoire et Le Lubéron peuvent aussi s'établir par la zone située à l'est, ce que ne peut montrer l'analyse à l'échelle locale si elle n'incorpore pas cette partie. La fenêtre d'analyse est une question récurrente en écologie du paysage, et apparaît primordiale pour les questions de connectivité. Il n'y a pas forcément d'échelle *a priori* meilleure qu'une autre : la question posée doit aider à déterminer l'échelle d'analyse, et un aller-retour entre enjeux locaux et enjeux à plus large échelle permet de mieux comprendre l'implication des choix qui sont faits. En outre, plutôt qu'un chemin unique, il est important d'identifier les corridors de dispersion favorables entre les taches, ce qui correspond davantage aux déplacements réels de l'espèce et permet de mieux concevoir les plans d'aménagement ou de conservation (figure 3).

③ Corridors entre taches d'habitat (en vert) prenant en compte la difficulté à la dispersion de l'Écureuil roux. La carte illustre les zones favorables à la dispersion par rapport au chemin optimal entre deux taches d'habitat (en jaune clair) et les zones difficiles à traverser (violet et bleu).



Conclusions

Aménager la perméabilité pour les espèces d'une infrastructure telle l'autoroute, aménager la perméabilité d'une zone d'agriculture intensive et urbanisée entre deux massifs forestiers, ou encore maintenir ou aménager les grands couloirs de dispersion à l'échelle régionale, n'implique pas tout à fait la même démarche bien que les mêmes outils puissent être utilisés. Le choix des espèces, la connaissance et les données dont on dispose, l'enjeu de développement du territoire et l'enjeu de conservation des espèces sont les éléments clés qui vont déterminer la construction de la démarche. Les outils récents d'analyse de connectivité tels que la théorie des graphes permettent de réaliser des études objectives et répétables et constituent une aide précieuse à la prise de décisions : ils devraient être tout autant utilisés pour établir le réseau d'habitats d'espèces (photo ②) que pour aménager les infrastructures et le territoire. Ces outils permettent aussi de comparer l'importance de la quantité des habitats et de leur structure dans le paysage selon les capacités de dispersion des espèces : les choix de gestion doivent s'orienter vers la conservation et la restauration des habitats pour des espèces dispersant peu. Pour les espèces se dispersant sur de plus grandes distances, la méthode permet de comparer des scénarios privilégiant les habitats et des scénarios privilégiant les corridors. ■



② L'Écureuil roux habite principalement les forêts de conifères, feuillus et mixtes, ainsi que les bois, bocage et parcs urbains.

1 LES PROJETS

Une partie des activités de l'unité de recherche EMAX (Écosystèmes méditerranéens et risques) traite des questions d'écologie du paysage et de la conservation de la biodiversité. Les questions de fragmentation des habitats et de la TVB sont notamment traitées dans deux projets où nous sommes responsables des diagnostics de connectivité :

- le projet Alterbio PACA (2012-2015) réunit scientifiques d'Irstea et de l'Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie marine et continentale (www.imbe.fr/) et deux bureaux d'études (G2C Environnement, www.g2c.fr/ et ECOMED, www.ecomed.fr/) pour mettre au point une démarche de diagnostic de la connectivité écologique transférable à ces bureaux d'études ;
- le projet DIACOFOR (2012-2014) se focalise sur les habitats forestiers et s'intéresse à la robustesse des outils d'analyse de connectivité, notamment en abordant les changements d'échelles.

Les auteurs

Catherine AVON, Laurent BERGÈS et Philip ROCHE

Irstea – UR EMAX
Écosystèmes méditerranéens et risques
3275 Route Cézanne – CS 40061 F-13182
Aix-en-Provence – France

✉ catherine.avon@irstea.fr

✉ laurent.berges@irstea.fr

✉ philip.roche@irstea.fr

EN SAVOIR PLUS...

📖 AVON, C., BERGÈS, L., 2013, *Outils pour l'analyse de la connectivité des habitats*, Projet Diacofor, Convention Irstea-MEDDE DEB (2012-2014), 32 p.

📖 BERGÈS, L., ROCHE, P., AVON, C., 2010, Corridors écologiques et conservation de la biodiversité, intérêts et limites pour la mise en place de la Trame verte et bleue, *Sciences Eaux et Territoires*, vol. 3, p. 34-39.

📖 GURRUTXAGA, M., RUBIO, L., SAURA, S., 2011, Key connectors in protected forest area networks and the impact of highways: A transnational case study from the Cantabrian Range to the Western Alps (SW Europe), *Landscape and Urban Planning*, vol. 101, p. 310-320.

📖 PASCUAL-HORTAL, L., SAURA, S., 2006, Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation, *Landscape Ecology*, vol. 21, p. 959-967.