

CIRFE – Cumul d'infrastructures linéaires de transports terrestres et relations écologiques fonctionnelles

LIVRABLE II

MÉTHODES ET RÉSULTATS DU PROGRAMME CIRFE

Sylvain Moulherat,

Catherine de Roince, Jonathan Remon, Yann Le Gallic, Michel Baguette et Jérôme G. Prunier



REMERCIEMENTS

Contributions: Jérémie Cornuau, Lucie Gendron, Klervi Le Floch, Murielle Richard, Aurélien Besnard, Emmanuelle Chevallier, Simon Blanchet.

L'équipe du projet CIRFE remercie les porteurs du Programme ITTECOP pour leur confiance et leur disponibilité.

Nous remercions également les membres du CIL&B pour leur collaboration fructueuse à la mise en œuvre de notre étude économique exploratoire ainsi que pour leur soutien technique quant à la réalisation du terrain aux abords de leurs emprises et leur participation aux réunions d'avancement du projet.

Nous remercions aussi M. Lesigne et M. Autret pour leurs interventions lors de la restitution vulgarisée des résultats de terrain à Limeyrat (nov.2017).

Nous remercions aussi bien évidemment l'ensemble des stagiaires, collègues et amis ayant travaillé sur le projet et sans qui nous n'aurions pas pu faire tout ce travail :

Sur le terrain : M. Guillau, N. Macel, A. Dubois, E. Languille, T. Langer, D. Jacquet, A. Mira, E. Garcia, R. Roudier, A. Bideau, A. Brissaud, E. Chevallier, L. Tillion, M. Sanders, K. Henderson, O. Berggreen, A. Vezerni.

Sur l'analyse et la modélisation : J.-F. Arnoldi, P. Etheimer, L. Anouilh, K. Le Floch.

Nous remercions enfin tous les propriétaires et gestionnaires de parcelles sur lesquelles nous avons réalisé le terrain.

Contenu

Introduction	8
I. Contexte et problématique scientifique et technique	8
1. <i>Enjeux de la fragmentation du paysage sur la biodiversité</i>	8
2. <i>Évolutions des besoins en diagnostics écologiques.....</i>	9
3. <i>Les métriques du fonctionnement des métapopulations</i>	12
II. Objectifs scientifiques de CIRFE	13
1. <i>Applicabilité des outils de diagnostic du fonctionnement des métapopulations dans le cadre opérationnel des ILT.....</i>	13
2. <i>Conditions d'exploitation des outils empiriques.....</i>	13
3. <i>Conditions d'exploitation des outils de modélisation.....</i>	13
III. Les axes scientifiques du programme.....	14
Première partie : Description du programme scientifique	15
I. Présentation du cas d'étude	15
1. <i>Un site rural en situation de cumul d'ILT.....</i>	15
2. <i>Quatre espèces cibles aux écologies contrastées.....</i>	17
a. <i>Les critères de sélection</i>	18
b. <i>Le myrtil (<i>Maniola jurina</i>, Linné 1758)</i>	20
c. <i>La féronie noire (<i>Abax parallelepipedus</i>, Piller & Mitterpacher, 1783)</i>	21
d. <i>L'alyte accoucheur (<i>Alytes obstetricans</i>, Laurenti 1768)</i>	22
e. <i>La couleuvre à collier (<i>Natrix natrix</i>, Linné 1758)</i>	23
II. Déroulement du programme	25
1. <i>Organisation de l'équipe CIRFE</i>	25
2. <i>Planning et tâches du programme.....</i>	26
a. <i>Planning général</i>	26
b. <i>La cartographie de l'occupation du sol.....</i>	26
c. <i>Les relevés de terrain</i>	28
i. <i>Les démarches administratives</i>	28
ii. <i>3 années de suivi de terrain</i>	29
iii. <i>Méthodes de capture, marquage individualisé et de prélèvement génétique</i>	29
d. <i>Les analyses génétiques</i>	32
e. <i>La modélisation</i>	34
i. <i>Sélection des outils de modélisation intégrés dans l'étude</i>	34
ii. <i>Avancement des travaux.....</i>	35
f. <i>L'analyse économique</i>	35
III. Animation scientifique.....	36
Deuxième partie : ANALYSE EMPIRIQUE DES EFFETS DES INFRASTRUCTURES DE TRANSPORT TERRESTRE ET DE LEURS EMPRISES	37

I.	Analyse de la contribution des infrastructures sur les dynamiques d'espèces cibles.....	38
1.	<i>Échantillonnage de génétique du paysage</i>	38
2.	<i>Analyse des données.....</i>	39
3.	<i>Résultats.....</i>	42
a.	Structure génétique des populations	42
b.	Corrélation entre les prédictors retenus par les modèles finaux	44
c.	Régressions linéaires multiples et analyse de commonalité	45
i.	Alyte accoucheur.....	45
ii.	La couleuvre à collier.....	47
iii.	Le myrtil.....	47
iv.	La féronie noire	47
4.	<i>Discussion et conclusions</i>	49
a.	Contribution des ILT a la structure génétique des espèces sur la zone d'étude	49
i.	réseau routier secondaire et de la D6089	49
ii.	Autoroute A89.....	50
iii.	voie ferrée	51
iv.	Gazoduc et ligne électrique.....	51
b.	Apport de la méthode dans le cadre des études portant sur les ILT	52
II.	Dynamique d'une métapopulation de crapauds accoucheurs affectée par la densité du réseau routier	53
1.	<i>Échantillonnage de CMR et génétique du paysage.....</i>	53
a.	Capture-Marquage-Recapture d'alytes accoucheur.....	53
b.	Génétique des populations	53
2.	<i>Analyse des données.....</i>	53
3.	<i>Principaux résultats préliminaires.....</i>	54
III.	Conception d'une méthode d'évaluation du comportement de franchissement des infrastructures linéaires de transport.....	57
1.	<i>Description de la méthode pour l'étude d'une ILT</i>	57
2.	<i>Simulation numérique et évaluation de la fiabilité de la méthode</i>	59
a.	Test de la fiabilité de la méthode par simulation	59
b.	Résultats de simulation	60
3.	<i>Validation de la méthode sur les données du Myrtil.....</i>	61
a.	Obtention de données de suivi CMR	61
b.	Analyse des données de suivi CMR.....	62
c.	comparaison entre les probabilités attendues et les probabilités observées	64
4.	<i>Enseignements sur l'écologie de l'espèce</i>	65
5.	<i>Généralisation de la méthode au cumul d'ILT.....</i>	66
6.	<i>Discussion sur la méthode.....</i>	66
IV.	Valorisations.....	67
1.	<i>Articles scientifiques.....</i>	67
2.	<i>Communications en colloques.....</i>	67
3.	<i>Vulgarisation grand public.....</i>	67
Troisième partie : EXPLOITATION DES OUTILS DE MODÉLISATION POUR EVALUER LES EFFETS DES ILT		68

I.	méthodologie de la comparaison des outils de modélisation.....	70
II.	Caractéristiques techniques et Processus écologiques modélisés	71
1.	<i>type de modélisation et scoring d'ambition.....</i>	71
2.	<i>Description et calcul du niveau d'ambition des outils</i>	71
a.	CircuitScape	71
b.	Coût-déplacement	72
c.	Dilatation-érosion.....	74
d.	Graphab	75
e.	SimOïko.....	77
III.	Gestion du paramétrage	79
1.	<i>Mise en œuvre du paramétrage</i>	79
a.	Score de flexibilité et de mise en oeuvre du paramétrage.....	79
a.	CircuitScape	80
b.	Coût-déplacement	80
c.	Dilatation-érosion.....	80
d.	Graphab	81
e.	SimOïko.....	81
2.	<i>Manipulation des données pour la comparaison des outils.....</i>	83
a.	Calcul des distances de dispersion	83
b.	Calcul des coefficients de friction	84
c.	Calcul des capacités de dispersants.....	86
d.	Paramètres des 3 espèces cibles	87
e.	Paramétrage des outils.....	90
3.	<i>Sensibilité aux données d'occupation du sol.....</i>	91
a.	Méthodologie	92
b.	Comparaison des résultats de déplacements par le Calcul des zones de déplacements préférentiels 95	
c.	Sensibilité des modèles à la résolution spatiale des cartes d'occupation du sol	95
i.	Modifications des caractéristiques structurelles des patchs d'habitat potentiel en lien avec la taille de pixel de rasterisation.....	95
ii.	Sensibilité des modèles à la taille de pixel au cours de la rasterisation.....	97
iii.	Modification de la carte d'occupation du sol en lien avec l'échelle de digitalisation	111
iv.	Sensibilité des outils de modélisation à l'échelle de digitalisation	112
v.	conclusions et conséquences opérationnelles.....	112
d.	Sensibilité des modélisations à la résolution typologique des cartes d'occupation du sol.....	114
i.	Compatibilité de la résolution typologique avec la description des habitats	114
ii.	Impact de la résolution typologique sur les résultats	115
iii.	conclusions et conséquences opérationnelles.....	115
IV.	Exploitation des résultats	115
1.	<i>Métriques calculées et leur exploitation pour les diagnostics écologiques.....</i>	115
a.	Informations portées par les métriques calculées	115
b.	Lien avec les exigences réglementaires.....	118
2.	<i>Divergence/convergence des résultats en lien avec le fonctionnement des espèces.....</i>	118
a.	Méthodologie	118
iv.	Résolutions des résultats	118
v.	Calcul des zones de déplacements préférentiels	118
b.	À l'échelle globale d'un projet.....	119

i.	alyte accoucheur	119
ii.	Myrtil	119
iii.	Féronie noire	121
c.	Sur des secteurs à enjeux	123
3.	<i>Discussion</i>	126
V.	Estimation de la puissance prédictive des outils	127
1.	<i>Comparabilité avec les relevés empiriques</i>	128
a.	Données génétiques	128
b.	Données de trajectométrie.....	130
c.	Données de capture-marquage-recapture	130
2.	<i>Estimation indirecte de l'erreur à partir d'un modèle de référence</i>	133
a.	Comparaison basée sur des métriques de connectivité	133
i.	Méthodes de calcul des métriques de connectivité.....	133
b.	Résultats	135
3.	<i>Discussion</i>	137
VI.	Valorisation	140
1.	<i>Articles scientifiques</i>	140
2.	<i>Communications en colloques</i>	140
	Quatrième partie ANALYSE ÉCONOMIQUE EXPLORATOIRE	142
I.	Étude empirique des pratiques actuelles	143
1.	<i>Compilation des données de dossiers réglementaires</i>	143
2.	<i>Compilation des données de dossiers réglementaires</i>	144
3.	<i>Analyse des données</i>	147
a.	Construction d'indicateurs d'analyse des données :	147
b.	Analyses statistiques des indicateurs :	148
4.	<i>Enseignements sur les pratiques actuelles</i>	149
II.	Apport potentiel de la modélisation	151
1.	<i>Comparaison des coûts de mise en oeuvre</i>	151
2.	<i>Calcul du coût de préparation de l'occupation du sol</i> :	152
3.	<i>Calcul du coût de configuration et d'exécution des outils de modélisation</i> :	152
III.	Principaux éléments de la discussion de l'étude	153
1.	<i>Étude empirique des pratiques actuelles de réalisation des études faune/flore pour les projets d'infrastructure</i>	153
1.	<i>Étude comparative des différents outils de modélisation des connectivités écologiques</i>	154
IV.	Valorisation	156
	Conclusion.....	157
I.	Messages clés du projet, principaux résultats et limites	157

1.	<i>Analyse empirique des effets des ILT</i>	157
2.	<i>Modélisation des métapopulations d'espèces étudiées</i>	157
3.	<i>Analyse économique exploratoire</i>	158
4.	<i>Principales limites du projet</i>	158
II.	Préconisations pour l'action	158
1.	<i>Formation</i>	158
2.	<i>Recherche et transfert de technologies</i>	159
3.	<i>Coévolution des techniques et des pratiques</i>	159
III.	Poursuite du projet	160
	Bibliographie	161

INTRODUCTION

I. CONTEXTE ET PROBLÉMATIQUE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE

1. ENJEUX DE LA FRAGMENTATION DU PAYSAGE SUR LA BIODIVERSITÉ

La modification des habitats naturels et la fragmentation du paysage a des conséquences à différentes échelles allant de l'écosystème (Fahrig 2003, Cardinale et al. 2012, de Mazancourt et al. 2013) aux gènes (Ingvarsson 2001, Baguette et al. 2013a). La fragmentation des habitats modifie le paysage à travers un processus en quatre étapes (Andren 1994, Fahrig 2003) : réduction de la quantité d'habitats disponible, augmentation du nombre de patches d'habitat, réduction de la taille de ces patches et augmentation de leur isolement. Cette altération du paysage a diverses conséquences sur les dynamiques de populations naturelles. La diminution de la taille des patches entraîne une réduction des effectifs populationnels pouvant y vivre entraînant de fait une augmentation du risque d'extinction de ces populations *via* la stochasticité démographique (Legendre et al. 1999, Reed et al. 2002), mais aussi *via* la stochasticité génétique : les petites populations sont plus menacées par les risques liés à la consanguinité (Brook et al. 2002), la perte de variabilité génétique et l'accumulation de mutations (Rowe and Beebee 2003) menant au vortex d'extinction (Gilpin and Soulé 1986, Fagan and Holmes 2006). En augmentant la distance entre les patches, et de fait en augmentant les risques de mortalité durant la dispersion, la fragmentation des habitats réduit les flux d'individus entre les patches d'habitat. Une telle réduction des flux diminue les capacités de recolonisation de patches vides augmentant ainsi le risque d'extinction à l'échelle métapopulationnelle (Hanski 1999). En parallèle, la réduction des flux peut entraîner la différenciation génétique des populations et bloquer le sauvetage génétique des populations consanguines (Ingvarsson 2001, Keller and Waller 2002, Tallmon et al. 2004).

Les infrastructures linéaires de transports et leurs emprises (ILT) sont d'importants éléments structurants du paysage. La structure linéaire des ILT peut avoir une contribution positive *via* l'ouverture de milieu ou la création de corridors biologiques (Tremblay and St Clair 2011, Abbott et al. 2012, Penone et al. 2012, Ruiz-Capillas et al. 2013) (« effet corridor ») ou négative *via* la création de barrières biologiques (« effet barrière »), la destruction d'habitats naturels (Forman and Alexander 1998, Forman 2000) ou la pollution (Bender et al. 1998, Forman and Alexander 1998, Forman 2000, Vistnes et al. 2004, Laurance et al. 2009, Benítez-López et al. 2010). Les ILT modifient les fonctionnements biologiques de l'écosystème (Pringle 2001, Laurance et al. 2009, Bulleri and Chapman 2010, Penone et al. 2012) à l'individu (Halfwerk et al. 2011). La problématique de la biologie de la conservation face aux modifications du paysage et à sa fragmentation est complexe et contextuelle. En effet, des espèces ayant une écologie proche (souvent espèces proches phylogénétiquement) ou une même espèce dans des contextes paysagers différents peuvent présenter des réactions distinctes face à la fragmentation (Baguette et al. 2000, Baguette and Van Dyck 2007, Stevens et al. 2010a, Turlure et al. 2010, Abbott et al. 2012, Frantz et al. 2012). Les ILT offrent l'opportunité de mieux comprendre les effets de la fragmentation sur la biodiversité dans un cadre théorique simple ce qui permet le développement d'outil d'aide à la décision opérationnels dans le cadre de la gestion et de l'aménagement conservatoire des dépendances vertes.

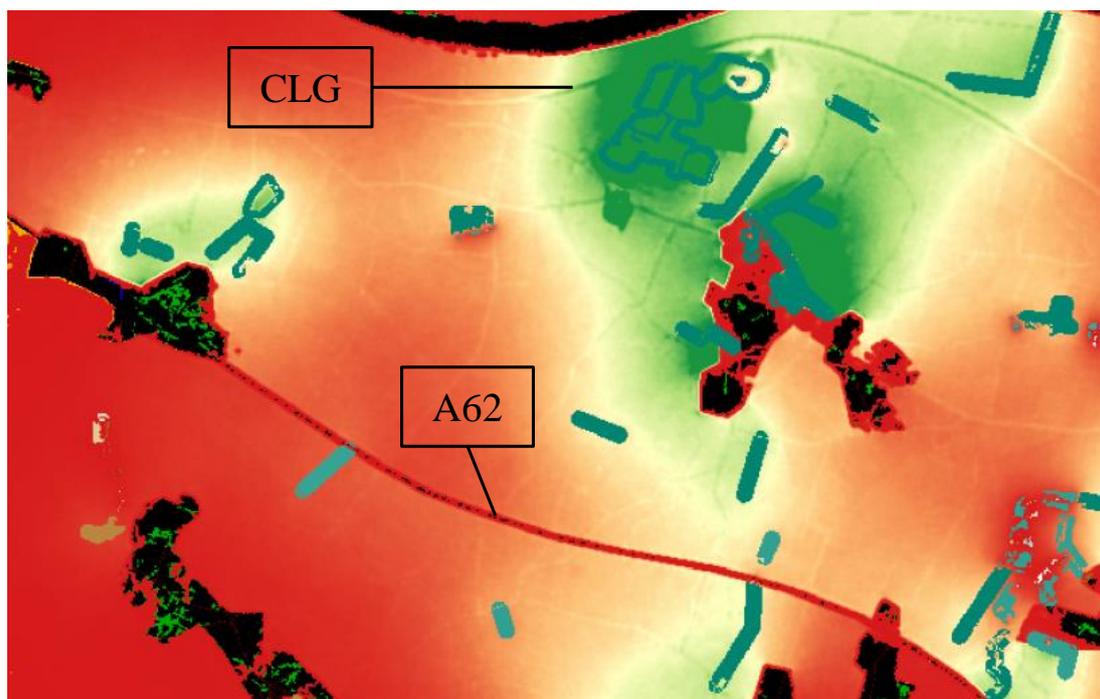


Figure 1: Exemple de cas pour lequel une ILT (le canal latéral à la Garonne (CLG)) constitue un corridor biologique et une seconde infrastructure (l'autoroute A62 (A62)) constitue une barrière aux déplacements du crapaud calamite.

Le gradient de couleurs du rouge au vert représente la fréquentation simulée du site par le crapaud calamite (rouge : 1 passage tous les 10 ans, vert foncé : au moins 10 passages par an). Dans cette étude, aucun a priori n'a été émis quant au fait que l'A62 constitue une barrière aux déplacements de crapauds calamites ou que le canal latéral à la Garonne puisse être assimilé à un corridor biologique sur certains de ses tronçons. Ces qualifications sont issues des résultats de simulation intégrant la structure paysagère et l'interaction entre le crapaud calamite et les différents éléments paysagers.

2. ÉVOLUTIONS DES BESOINS EN DIAGNOSTICS ÉCOLOGIQUES

En réponse aux enjeux de la fragmentation du paysage, le cadre législatif français concernant les études d'impacts en général et de ce fait les ILT a récemment évolué. En effet, le cadre législatif français actuel nécessite d'estimer les effets des infrastructures sur la viabilité des populations (Loi n° 76-629 du 10 juillet 1976 relative à la protection de la nature) en prenant notamment en compte les flux d'individus et de gènes (dispositif « Trame Verte et Bleue » (TVB) (Allag-Dhuisme et al. 2010)) de manière à assurer une non perte nette de biodiversité (Loi pour la reconquête de la biodiversité du 8 août 2016).

Les diagnostics écologiques supports des évaluations environnementales doivent donc aujourd'hui rendre compte du fonctionnement des espèces en métapopulations [définition : un ensemble de populations d'individus d'une espèce séparées spatialement ou temporellement et étant interconnectées par la dispersion (Mc Arthur and Wilson 1967)] et de l'effet que l'aménagement d'une ILT aura sur ce fonctionnement. L'étude de la viabilité des métapopulations

et de leur connectivité nécessite des modifications des pratiques actuelles et de leurs méthodologies. Elle nécessite notamment d' :

- appréhender les impacts à une échelle plus large que la juste proximité de la zone d'étude
- évaluer la connectivité fonctionnelle de la matrice paysagère pour la dispersion des individus entre métapopulations
- évaluer le maintien des effectifs des métapopulations au sein de leurs habitats.

La communauté scientifique a abordé l'étude de viabilité des métapopulations dès les années 30 (Gause 1934) qui a pris son essor à partir des années 60 (Huffaker 1958, Clarke and O'Donald 1964, Levin 1966, Mc Arthur and Wilson 1967). La discipline a alors développé des méthodologies d'étude empirique et de modélisation de plus en plus performantes :

Quelques références pour les études empiriques : (Hunter and Griffiths 1978, Arnason et al. 1979, Brakefield 1982, Pollock 1982, Madsen 1983, White 1983, Gilpin and Soulé 1986, Harris et al. 1987, Berry et al. 1991, McCauley 1991, Lebreton et al. 1992, Andren 1994, Zandt 1994, Christy 1996, Sutcliffe and Thomas 1996, Charrier et al. 1997, Webb and Shine 1997, Caro and O'Doherty 1999, Doebeli and de Jong 1999, Hanski 1999, White and Burnham 1999, Clobert et al. 2001, Ingvarsson 2001, Kendall 2001, Vos et al. 2001, Brook et al. 2002, Keller and Waller 2002, Lebreton and Pradel 2002, Manel et al. 2003, McLoughlin and Messier 2004, Belisle 2005, Cant et al. 2005, Fagan and Holmes 2006, Seddon et al. 2007, Collier et al. 2008, Cote et al. 2008, Grant 2008, Holderegger and Wagner 2008, Lagarde et al. 2008, Richards 2008, Roshier et al. 2008, Rousset 2008, Balkenhol and Waits 2009, Choquet et al. 2009, Kadoya 2009, Andreou and Gozlan 2012, Clobert et al. 2013, Prunier et al. 2014)

Quelques références pour la modélisation : (Leslie 1945, Levin 1966, Akçakaya and Ferson 1990, Boyce 1992, Lacy 1993, Akçakaya 1994, Hamilton and Moller 1995, Legendre and Clobert 1995, Lindenmayer et al. 1995, Ferriere et al. 1996, Brook et al. 1997, Letcher et al. 1998, Bevers and Flather 1999, Brook et al. 1999, Grimm 1999, Burgman and Possingham 2000, Viswanathan et al. 2000, Akçakaya 2001, Caswell 2001, Moilanen and Hanski 2001, Urban and Keitt 2001, Adriaensen et al. 2003, Akçakaya et al. 2003, Calabrese and Fagan 2004, Currat et al. 2004, Dyer and Nason 2004, Grimm et al. 2004, DeAngelis and Mooij 2005, Barraquand and Benhamou 2008, Mc Rae et al. 2008, Moilanen and Kujala 2008, Pe'er and Kramer-Schadt 2008, Barraquand et al. 2009, Saura and Torne 2009, Urban et al. 2009, Landguth and Cushman 2010, Samuel and Jeffrey 2010, Smouse et al. 2010, Spear et al. 2010, Moilanen 2011, Palmer et al. 2011, Pe'er et al. 2011, Evans et al. 2012, Foltete et al. 2012, Hoban et al. 2012, Kukkala and Moilanen 2012, Piou and Prevost 2012, Aben et al. 2014, Bocedi et al. 2014, Jolivet 2014, Moulherat 2014b, Andrello and Manel 2015, Coulon et al. 2015)

Ces travaux restent généralement focalisés sur une espèce, ce qui est limitant dans un cadre opérationnel où l'évaluation environnementale doit apporter un diagnostic multispécifique. Ainsi, Baguette *et al.* (2013a) ont proposé un schéma conceptuel consistant à étudier cette viabilité ainsi que la connectivité de groupes d'espèces réelles ou virtuelles (guildes). Ils « superposent » ensuite les résultats afin d'obtenir une vision globale du fonctionnement métapopulationnel des espèces considérées au sein du paysage choisi (Figure 2).

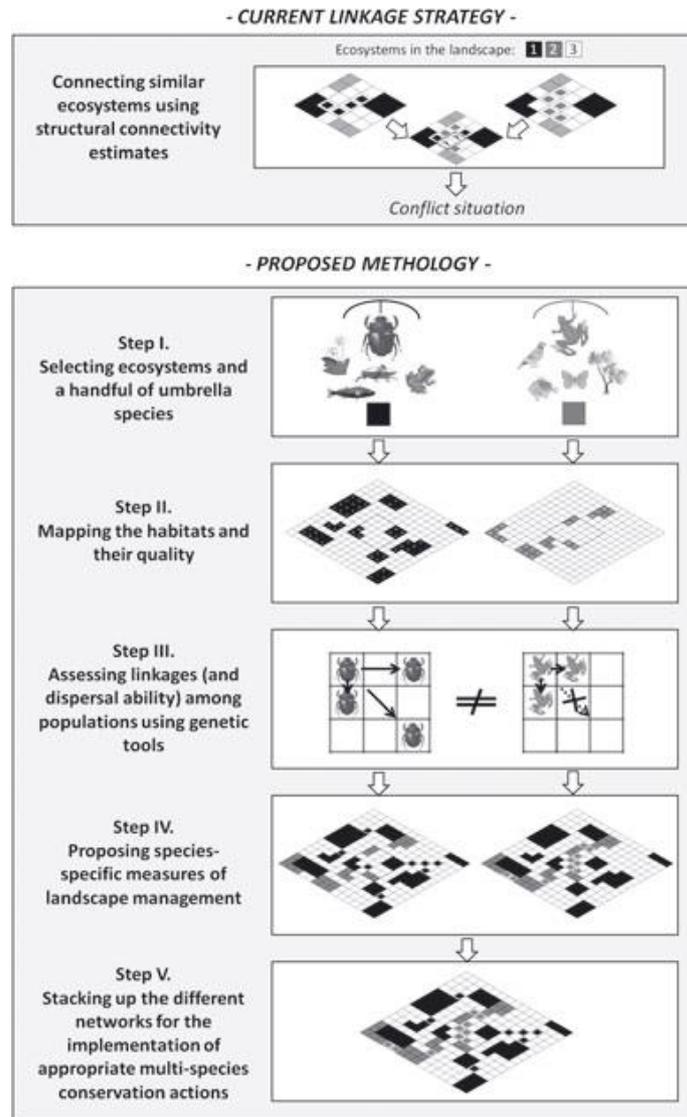


Figure 2 : Comparaison entre les méthodes basées sur le couplage d'estimateurs de connectivité structurelle (Current Linkage Strategy) et la méthodologie proposée par Baguette et al. (2013) de connectivité fonctionnelle.

Il s'agit d'une procédure en 5 étapes menant à la définition d'un réseau écologique fonctionnel multispécifique (Proposed Methodology).

Si ce schéma conceptuel correspond globalement aux approches actuelles appliquées sur le terrain notamment dans le cadre de la prise en compte des TVB dans les schémas de développement territoriaux (SRCE, SCoT, PLU(i),...) (Belmont et al. 2010), les méthodologies qui sont utilisées par ces dernières à chaque étape restent controversées et leurs efficacités restent à évaluer (Henle et al. 2010, Baguette et al. 2013a, Henle et al. 2013).

À cela s'ajoute l'étude des effets cumulés des aménagements. Les ILT sont des infrastructures coûteuses et présentant de très nombreuses contraintes réglementaires et techniques. De fait, il est fréquent que les ILT soient concentrées dans certaines zones géographiques (e.g. vallée du Rhône, vallées alpines,...). Dans de tels cas de figure, l'effet du cumul des ILT sur la viabilité des populations et la connectivité fonctionnelle entre les patches d'habitat est mal connu (Belisle and Clair 2002), reste peu étudié (Amoros and Bornette 2002, Belisle and Clair 2002, Vistnes et al. 2004, Benítez-López et al. 2010) et souffre d'un important biais taxonomique en faveur des grands mammifères et des oiseaux (Benítez-López et al. 2010). Nombre d'ILT en projet (Lignes à grande

vitesse GPSO, LGV Montpellier – Perpignan, LGV Rhin Rhône branche est, nouvelles artères du réseau gazier tel que l'Arc lyonnais entre Saint-Avit (26) et Etrez (01) ou l'artère Val de Saône entre Etrez (01) et Voisines (52), etc) se trouveront dans des situations cumulatives avec des ILT existantes sans que les acteurs de la conception (Maîtres d'ouvrages, Maîtres d'œuvre, bureaux d'étude en écologie, services de l'Etat,...) n'aient de véritables outils pour en appréhender les impacts. Le traitement de cet aspect dans le volet « milieu naturel » des études d'impact, les dossiers Natura 2000 ou les dossiers CNPN est, à ce jour, toujours très superficiel et peu concret. Par ailleurs, une très grande part des projets à venir concernera les mises aux normes, les élargissements (A63, A9, ...) ou autres restaurations d'ILT existantes dans des contextes également cumulatifs.

3. LES MÉTRIQUES DU FONCTIONNEMENT DES MÉTAPOPULATIONS

Étudier le fonctionnement de métapopulations nécessite de :

- 1) Estimer la dynamique démographique des populations au sein des patchs d'habitat
- 2) Estimer la connectivité fonctionnelle des patchs d'habitat en termes de dispersion

Sur ces deux points, les méthodes et outils actuels (inventaires naturalistes, dire d'experts, pièges photos, etc.) limitent les évaluations produites à une analyse qualitative ou semi-quantitative des effets des ILT. Afin de permettre une analyse quantitative du fonctionnement des métapopulations, il est nécessaire d'exploiter des outils basés sur des métriques quantitatives.

En recherche académique, la viabilité d'une population est traitée sur critère de stabilité démographique et sur critère de diversité génétique. Les métriques disponibles concernent la taille des populations, la probabilité d'extinction des populations et l'indice de consanguinité génétique (Fis). La connectivité fonctionnelle, quant à elle, est traitée sur critère de flux d'individus dispersants et sur critère de différenciation génétique entre populations. Les métriques disponibles concernent le nombre d'individus dispersants ou un proxy de ce nombre, et l'indice de différenciation génétique entre populations (Fst).

Trois catégories d'outils sont utilisées pour générer ces métriques quantitatives :

- La génétique du paysage
- La capture-marquage-recapture (CMR)
- La modélisation

Ces méthodes sont communes dans le cadre de la recherche académique qui pousse à ce que les praticiens (bureaux d'études) s'en emparent (Lebreton et al. 1992, Urban and Keitt 2001, Henle et al. 2010, Baguette et al. 2013b, Moulherat 2014b) afin de répondre plus précisément aux attentes législatives. Cependant, des études ayant pour objectif de vérifier l'impact des conditions de leur exploitation sur leur qualité en termes de précision du diagnostic manquent pour valider des méthodologies robustes et opérationnelles d'évaluation environnementale les intégrant. Ce manque constitue un frein majeur à leur diffusion au sein des praticiens et aménageurs des ILT.

II. OBJECTIFS SCIENTIFIQUES DE CIRFE

1. APPLICABILITÉ DES OUTILS DE DIAGNOSTIC DU FONCTIONNEMENT DES MÉTAPOPULATIONS DANS LE CADRE OPÉRATIONNEL DES ILT

L'objectif scientifique du programme CIRFE est d'apporter une meilleure compréhension de l'applicabilité des outils empiriques (CMR et génétique du paysage) et de modélisation de diagnostic du fonctionnement des métapopulations dans le contexte des ILT. En se situant dans une situation de cumul d'ILT et d'étude multispécifique, CIRFE souhaite évaluer la précision de ces outils en conditions opérationnelles et en affiner les méthodologies d'utilisation, et ceci, dans une perspective de leur intégration dans les études environnementales portant sur les ILT. Ces résultats scientifiques ont une portée opérationnelle pour les aménageurs d'ILT et praticiens des évaluations environnementales (bureaux d'études) et sont le support des conclusions et préconisations présentées dans le livrable I.

2. CONDITIONS D'EXPLOITATION DES OUTILS EMPIRIQUES

Les outils empiriques de CMR et de génétique du paysage permettent d'estimer le fonctionnement actuel des métapopulations. Ils peuvent être exploités à différentes étapes du cycle de vie d'une ILT :

- Pour l'évaluation de l'état initial puis de suivi des impacts
- Pour évaluer la contribution de chaque ILT dans un contexte de cumul d'ILT
- Pour appréhender les comportements de franchissement d'une l'ILT ou d'un cumul d'ILT

L'objectif du programme CIRFE est d'appliquer ces outils dans un contexte de cumul d'ILT existantes afin de proposer des méthodologies d'évaluation de la contribution de chaque ILT à la fragmentation du paysage, et d'étude des comportements de franchissement d'une à plusieurs ILT.

3. CONDITIONS D'EXPLOITATION DES OUTILS DE MODÉLISATION

Les outils de modélisation permettent d'estimer le fonctionnement actuel des métapopulations et d'en prévoir le fonctionnement futur après la mise en place d'une ILT. De par leur caractère prospectif, ils peuvent être exploités pour la réalisation de la séquence Éviter-Réduire-Compenser d'une ILT et l'évaluation des impacts cumulés.

L'objectif du programme CIRFE est de comparer différents outils de modélisation disponibles aux praticiens en fonction de :

- L'adéquation des caractéristiques techniques avec les attentes biologiques et réglementaires,
- La mise en œuvre des outils et leur coût associé
- Le formalisme des résultats
- La capacité de quantifier le réalisme de ces outils.

III. LES AXES SCIENTIFIQUES DU PROGRAMME

Dans ce but, le programme CIRFE se base sur trois axes principaux :

- 1) Étude empirique robuste (suivi pluriannuel de populations par Capture Marquage Recapture et génétique des populations) dans un contexte de cumul d'ILT.
- 2) Étude comparative des outils de modélisation disponibles
- 3) Transférabilité au cadre opérationnel à partir des résultats des axes 1 et 2.

TerrOiko, la Station d'Écologie théorique et expérimentale (SETE-CNRS) et SETEC International ont associé leurs compétences pluridisciplinaires pour proposer un projet de recherche de 36 mois qui vise à répondre aux axes 2.1.1 (conditions de développement de la biodiversité sur les infrastructures existantes ou à créer et modernisation des ILT et de leurs emprises), 2.1.2 (effet des procédures administratives sur les conditions de production d'une biodiversité lors de l'expression d'intention d'un projet d'ILT), 2.2 (dynamique de la biodiversité et gestion des ILT), 2.3.1 (reconfiguration des conditions de production ou de modernisation des ILT), 2.3.2 (reformulation des projets paysagers d'ILT) et 2.3.4 (synergie entre ILT pour développer la biodiversité et à quelles conditions) de l'APR ITTECOP 2014.

PREMIERE PARTIE :

DESCRIPTION DU PROGRAMME SCIENTIFIQUE

I. PRÉSENTATION DU CAS D'ÉTUDE

1. UN SITE RURAL EN SITUATION DE CUMUL D'ILT

LES CRITÈRES DE SÉLECTION

Notre objectif est de mettre l'accent sur l'étude des sites présentant un cumul d'ILT de différentes natures. Nous avons donc recherché un site proche d'un paysage idéal structuré par des ILT diverses (transport énergétique, voies ferrées, autoroutes ...) disposées parallèlement sur une distance assez longue pour traverser des milieux variés, mais homogènes d'un point de vue pédoclimatique. Le paysage idéal n'existant pas, nous avons donc priorisé les critères de sélection de façon à optimiser nos chances de répondre clairement aux questions scientifiques que nous nous posons et en particulier, celles liées à l'interaction entre structure du paysage et biodiversité. Ces critères de sélection sont décrits dans le Tableau 1 et sont complémentaires du critère principal à savoir la présence d'un gradient de qualité d'habitat le plus large possible pour les espèces cibles (allant des éléments paysagers les plus défavorables aux espèces cibles comme les autoroutes aux éléments paysagers les plus favorables tels que leurs sites de reproduction), sachant que la fréquentation (routière ou ferroviaire) affecte la qualité du milieu environnant (Forman 2000, Von der Lippe and Kowarik 2007, Eigenbrod et al. 2009, Benítez-López et al. 2010, Halfwerk et al. 2011, Abbott et al. 2012).

Nous avons retenu un site correspondant à tous les critères fixés dans le Tableau 1 : il s'agit d'une région caussenarde au sud-est de Périgueux, dans la région du Périgord Blanc, entre Saint Laurent-du-Manoire et Thénon, en Dordogne.

Tableau 1: Tableau des critères de sélection du site d'étude

Critère	Objectif
Longueur de cumul > 20 km	Section permettant de faire des sous-sites (2-3) suffisamment éloignés pour qu'il n'y ait pas d'échanges entre eux (pseudo-réplicats possibles).
Distance entre les infrastructures > 200 m	Possibilité d'installation de populations des espèces cibles entre les infrastructures.
Répétition suffisante de milieu sur la longueur du site.	Comparaison possible entre les sous-sites (pseudo-réplicats)
Urbanisation limitée	Facilité d'échantillonnage des espèces cibles (tailles de populations importantes)
Cumul d'ILT récent (<10ans)	Assurer que la structuration génétique observée est due au cumul d'ILT et pas à d'autres facteurs
Secteur sud de la France	Possibilité d'études comparatives avec d'autres secteurs biogéographiques français et/ou européens

UN CAS D'ÉTUDE SE SITUANT DANS LE DÉPARTEMENT DE LA DORDOGNE

Le site d'étude se situe en zone rurale sur un plateau calcaire dans le Périgord entre Thénon et St-Laurent-sur-Manoir. Le paysage y est composé de prairies pâturées, de cultures de céréales, de vergers de noyers, de châtaigneraies, de quelques forêts mixtes et de résineux. Le réseau hydraulique est composé du Manoir, petit cours d'eau à sec une grande partie de l'année, d'un réseau de cours d'eau temporaires ainsi que d'un réseau de mares et étangs assez développé. L'altitude est comprise entre 91 et 294 m.

UN CAS D'ÉTUDE TRAVERSÉ PAR 6 INFRASTRUCTURES LINÉAIRES DE TRANSPORT D'ENVERGURE DÉPARTEMENTALE À NATIONALE

Outre le fait de respecter tous les critères fixés, il présente l'avantage d'être traversé par presque toutes les infrastructures de l'appel à projets (Figure 3) :

- La ligne TER entre Périgueux et Brive-la-Gaillarde (voie ferrée non clôturée) est en service depuis le XIXe siècle,
- La route D6089, également entre Périgueux et Brive-la-Gaillarde est un axe de déplacement ancien puisque certaines de ses sections correspondent à une voie romaine, mais son tracé actuel existe depuis le XVIIIe siècle,
- La canalisation GRTGaz entre Périgueux et Brive-la-Gaillarde installée en 1955,
- 2 lignes à Haute Tension du réseau RTE construite en 1962
- Et enfin l'A89, section autoroutière récente (mise en service 2004).

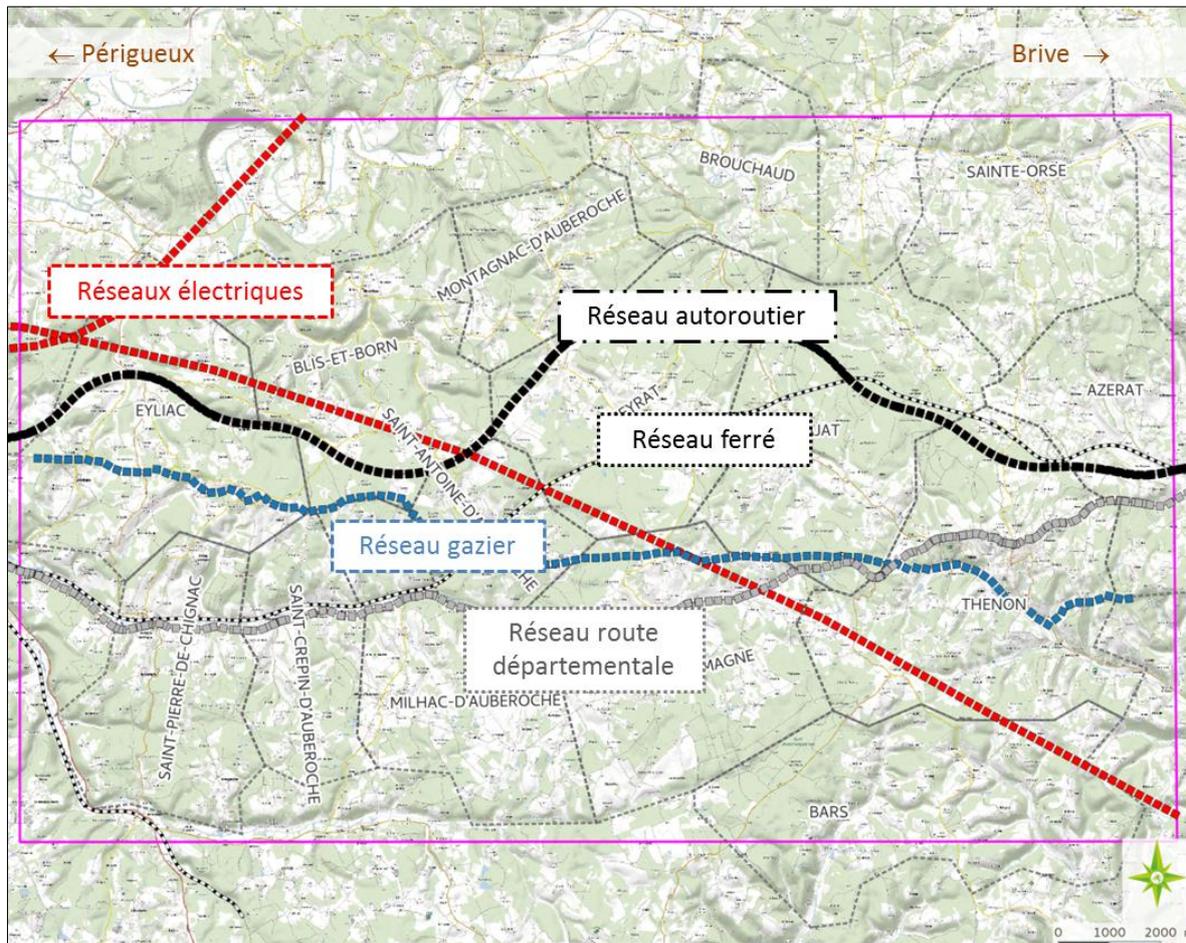


Figure 3: Site d'étude et ses principales infrastructures linéaires de transport terrestre.

L'ensemble de ces ILT, plus ou moins parallèles selon un axe est-ouest, permettent la sélection de sous-sites similaires en raison de la nature de leurs sols et de leurs couverts végétaux. La présence de l'autoroute et de la voie ferrée nous permet de travailler sur des milieux extrêmement contrastés (de très favorables à nos espèces cibles pour les secteurs d'habitats naturels à très défavorables pour le tronçon autoroutier), mais l'analyse exploite aussi les autres infrastructures notamment les deux lignes à haute tension, le gazoduc et l'ensemble du réseau routier.

Cette situation idéale nous permet de travailler explicitement sur quatre des principaux types d'ILT ayant des effets connus et contrastés sur le paysage et la biodiversité au sein d'un même réseau de suivi. Cette particularité nous permet d'intégrer très efficacement l'effet de ces ILT sur la structuration du paysage et leur influence sur le fonctionnement des métapopulations d'espèces cibles (existence d'effet corridor, barrière transversale...).

2. QUATRE ESPÈCES CIBLES AUX ÉCOLOGIES CONTRASTÉES

A. LES CRITÈRES DE SÉLECTION

Pour la réalisation de notre programme, nous avons choisi de travailler sur un nombre limité d'espèces animales. Les espèces choisies sont des espèces parapluies (Caro and O'Doherty 1999, Caro et al. 2005, Baguette et al. 2013a) permettant des comparaisons avec d'autres programmes/études déjà réalisées. Nos espèces cibles ont été choisies suivant les critères listés dans le Tableau 2.

Tableau 2: Critères de sélection des espèces cibles du programme

Critères	Objectif
Large répartition	Comparaison possible avec des études issues d'autres secteurs géographiques et résultats transposables.
Abondance importante	Acquisition d'une quantité de données suffisante pour une analyse robuste
Spécialisation	Les espèces trop ubiquistes n'apporteront que peu d'information sur les problématiques de fonctionnement méta-populationnel et de transparence et un effort accru de collecte de données sera nécessaire pour détecter un éventuel effet du cumul des ILT
Espèces aux capacités de dispersion variables	Obtenir un panel d'espèces varié en termes de mode de dispersion (vol, marche, etc.) et de distance de dispersion.
Moitié des espèces terrestres	Traiter dans un même contexte les espèces terrestres et semi-aquatiques demandant des aménagements particuliers
Facilité de manipulation (capture, marquage...)	Acquisition d'une quantité de données suffisante pour une analyse robuste
Espèces bien documentées avec existence de marqueurs génétiques connus	Concentration du programme sur les effets générés par le cumul d'ILT (pas de ressources à attribuer au développement de marqueurs microsatellites)
Moitié des espèces déjà présentes dans des études comparables	50% : Répétabilité des résultats, comparaisons avec des études préexistantes. 50% : Étude originale permettant de compléter les connaissances lacunaires
Espèce ayant fait l'objet de mesures particulières	Grande quantité de données déjà disponibles. Évaluation de la pertinence et de l'efficacité des mesures réalisées

Les espèces correspondant à ces critères utilisés pour ce programme sont :

- Un papillon, le myrtil
- Un carabe, la féronie noire
- Un crapaud, l'alyte accoucheur
- Un serpent, la couleuvre à collier

Tableau 3: Tableau multicritères des espèces sélectionnées

Critères	Myrtil	Féronie noire	Alyte accoucheur	Couleuvre à collier
Large répartition	Europe	Europe tempérée et du sud	Europe	Europe
Abondance importante	Commune et abondante	Commune et abondante	Oui dans le cas du site d'étude	Commune et abondance variable
Spécialisation	Milieus ouverts	Forêts	Milieus ouverts et anthropisés en présence de mares	Zones humides et cours d'eau
Espèces aux capacités de dispersion variables	Vol 1,5 à 5 km	Marche 48 m	Marche 4 km	Marche 1 km
Moitié des espèces terrestres	Terrestre	Terrestre	Semi-aquatique	Semi-aquatique
Facilité de manipulation (capture, marquage,...)	Forte	Forte	Variable selon l'accès aux sites de reproduction	Moyenne
Espèces bien documentées avec existence de marqueurs génétiques connus	Oui Marqueurs génétiques : (Richard et al. 2015)	Oui Marqueurs génétiques : (Marcus et al. 2013) CMR : (Charrier et al. 1997)	Oui (Tobler et al. 2013, Maia-Carvalho et al. 2014)	Oui CMR et génétique (Wisler et al. 2008, Meister et al. 2010, Ballouard et al. 2013)
Moitié des espèces déjà présentes dans des études comparables	Projet ITTECOP TRANS-FER	Projet ITTECOP TRANS-FER Forte sensibilité à la fragmentation (Burel 1991)	Non	Pas dans le cadre des ILT, mais sensibilité à la fragmentation de son habitat (Bonnet et al. 1999, Meister et al. 2010, Reading et al. 2010)
Espèce ayant fait l'objet de mesures particulières		Déplacement des carabes (Jopp and Reuter 2005,		Suivi à très long terme en forêt de Chizé

		Pichancourt et al. 2006)		(plus de 20 ans)
--	--	-----------------------------	--	---------------------

B. LE MYRTIL (*MANIOLA JURINA*, LINNÉ 1758)



Le myrtil (*meadow brown* en anglais) est un papillon univoltin européen très commun présentant localement de très fortes densités de populations. L'espérance de vie médiane de ce papillon est de 6,55 jours (Bubová et al. 2016) durant la période d'activité allant de juin à septembre (Bubová et al. 2016). Les femelles pondent environ 300 œufs (Grill 2003). Les chenilles se nourrissent principalement de *Poa sp.*, *Agrostis sp.* et *Lolium sp.* (Brakefield 1982, Thomas and Lewington 1991)

L'habitat préférentiel du myrtil est le milieu prairial (Figure 4) qu'il peut quitter pour se réfugier dans des milieux plus fermés pour se protéger des fortes températures estivales (Villemey et al. 2016). La dispersion de ce papillon est assez bien connue (Ouin et al. 2008, Stevens et al. 2013). En effet, différentes études relèvent que la probabilité de disperser d'un individu est de 0,1 (Öckinger and Smith 2007) et que les distances maximales de dispersion peuvent aller de 1,5 à 5 km (Schneider et al. 2003, Öckinger and Smith 2007, Heikkinen et al. 2015). Le myrtil a déjà fait l'objet d'études de génétique du paysage (Villemey et al. 2015, Villemey et al. 2016) et 15 marqueurs microsatellites existent pour cette espèce (Richard et al. 2015).



Figure 4: Exemple d'habitat favorable au myrtil dans la zone d'étude

C. LA FÉRONIE NOIRE (*ABAX PARALLELEPIPEDUS*, PILLER & MITTERPACHER, 1783)



La féronie noire est un carabe forestier à l'écologie relativement bien connue (Loreau 1983, Loreau 1987, Charrier et al. 1997, Petit and Burel 1998b). Ce carabe est assez longévif puisque son espérance de vie est supérieure à 2 ans (Chaabane et al. 1997) et son cycle de vie bien décrit (Loreau 1990, Pichancourt et al. 2006). Pichancourt et al. (2006) ont travaillé sur sa dynamique populationnelle à partir des informations démographiques de l'espèce décrites par Loreau (Loreau 1990) et complétées par les informations de fécondité et de survie des œufs grâce aux travaux de Loubère (2010). Cette espèce peut présenter des densités d'individus très importantes allant de 632 à 2000

individus par hectare (Loreau and Nolf 1993, Keller et al. 2004).

La féronie noire est d'une taille comprise entre 18-22 mm, commune en Europe tempérée et du sud. Il s'agit d'un carnivore opportuniste (Loreau 1983) vivant dans la litière forestière supérieure (Loreau 1987). Les haies des milieux agricoles, constituent des sites refuges très importants pour cette espèce (Burel 1991, Charrier et al. 1997, Petit and Burel 1998a, Fournier and Loreau 1999).

Les déplacements de la féronie noire sont assez bien connus et documentés. En effet, cette espèce est strictement inféodée aux milieux forestiers et évite les milieux ouverts tels que les espaces agricoles, les chemins, les routes,... (Burel 1991, Charrier et al. 1997, Keller et al. 2004, Pichancourt et al. 2006). ont déterminé La capacité de cette espèce à se mouvoir dans des milieux sub-optimaux a été étudiée en milieux agricoles (Martin et al. 2001). Nous avons donc dérivé les coefficients de friction de ces résultats et estimé les autres à partir des travaux portant sur les suivis de l'espèce (Charrier et al. 1997, Martin et al. 2001, Pichancourt et al. 2006).



Figure 5: Habitat de la féronie noire sur la zone d'étude

Toutefois, bien que la présence d'une féronie à 15 km de tout massif forestier ait été signalée (Sordello et al. 2013), nous nous sommes appuyés sur la capacité de dispersion maximale de l'espèce à partir des informations de déplacement journalier existantes et attestant de déplacements compris entre 0,6 et 4,88 m.j⁻¹ (Charrier et al. 1997) sur une période d'activité allant

d'avril à octobre (Clavreul 1984). La féronie noire a aussi été une espèce modèle pour des travaux de génétique du paysage et bénéficie de ce fait de 14 marqueurs microsatellites qui ont pu être exploités dans le projet CIRFE (Marcus et al. 2013).

D. L'ALYTE ACCOUCHEUR (*ALYTES OBSTETRICANS, LAURENTI 1768*)



L'alyte accoucheur (*midwife toad* en anglais), est un petit crapaud à l'écologie relativement mal connue (Trochet et al. 2014) qui se caractérise par le fait que le développement des œufs commence en phase terrestre. En effet, chez cette espèce, juste après l'amplexus, le mâle, porte la ponte sur son dos sous la forme d'un chapelet d'œufs (figure à gauche) jusqu'à l'éclosion (Marquez 1996, Lode and Le Jacques 2003). Chaque mâle peut porter plusieurs chapelets d'œufs (Lode and

Le Jacques 2003). La période de reproduction s'étend de mars à septembre, période durant laquelle les mâles attirent les femelles en émettant un chant caractéristique parfois confondu avec le chant du petit duc (*Otus scops*) ([chant alyte accoucheur](#)). Une fois les œufs éclos, les têtards se développent dans des plans d'eau permanents pendant quelques mois à plusieurs années suivant les conditions de température du point d'eau (Trochet et al. 2014). Le taux d'éclosion des œufs est compris entre 0,6 (Lode and Le Jacques 2003) et 0,9 (Reading and Clarke 1988). La probabilité de survie jusqu'à l'âge adulte est estimée à 0,127 (Marquez 1996) et la survie adulte à 0,4 (Trochet et al. 2014).



Figure 6: Carte de répartition de l'alyte accoucheur

L'alyte est assez largement réparti en Europe de l'Ouest (Figure 6). Cette espèce affectionne les milieux ouverts, semi-ouverts, les carrières et la proximité des milieux anthropisés qui lui fournissent des substrats meubles pour creuser ses terriers (Figure 7). Pour cette espèce, les coefficients de frictions associés aux différents milieux rencontrés sur la zone d'étude ont été estimés à dire d'expert en l'absence de données existantes sur le sujet dans la littérature scientifique.



Figure 7: Exemple d'habitat type de l'alyte dans la zone d'étude

Ses populations sont considérées en déclin par l'IUCN, mais cette espèce a le statut d'enjeux de préoccupation mineure (LC) à l'échelle française et de l'ancienne région Aquitaine où ont été effectués les suivis. Il est toutefois inscrit à l'annexe II de la convention de Berne, l'annexe IV de la Directive européenne Habitats Faune Flore (CEE 1992) et est protégé en France, Belgique et au Luxembourg (Lescure and de Massary 2012). D'après Lescure et de Massary (2012), les principales raisons de son déclin sont la disparition des mares de plaines à proximité des villages et le surcreusement des ruisseaux qui réduit la quantité d'habitats de reproduction de l'espèce. L'alyte est aussi particulièrement sensible à la chytridiomycose (*Batrachochytridium dendrobatidis*) (Walker et al. 2010), champignon pathogène probablement responsable du déclin voir de la disparition de très nombreuses espèces d'amphibiens dans le monde (Beebe and Griffiths 2005).

Les mouvements de l'alyte accoucheur sont assez peu documentés et les distances maximales de dispersion enregistrées et publiées jusqu'à présent sont d'environ 500 m. Cette distance semble toutefois discutable en raison des conditions dans lesquelles elles ont été relevées (distance de dispersion de l'ordre de grandeur du site d'étude) ainsi qu'au regard des capacités de dispersion des espèces proches de l'alyte (Trochet et al. 2014). L'alyte a fait l'objet de travaux en génétique du paysage et des marqueurs génétiques ont été développés pour 14 loci microsatellites (Tobler et al. 2013, Maia-Carvalho et al. 2014).

E. LA COULEUVRE À COLLIER (*NATRIX NATRIX*, LINNÉ 1758)



La couleuvre à collier (*grass snake* en anglais) est une couleuvre très commune en Europe (Grimm et al. 2014). Il s'agit d'un serpent non venimeux des milieux humides et aquatiques qui se nourrit principalement d'amphibiens (Gregory and Isaac 2004). La taxonomie de cette espèce a été très récemment revue (Pokrant et al. 2016, Kindler et al. 2017) et le projet CIRFE s'est focalisé sur *Natrix helvetica* qui jusqu'à très récemment était considérée comme une sous-espèce de *Natrix natrix* (Kindler et al. 2017). Cette espèce dont l'espérance de vie se situe autour de 9 ans, est longévive (Madsen 1987) et peut atteindre 28 ans (Grimm et al. 2014). La survie de chaque classe d'âge a été décrite par Madsen (1987). Les femelles de cette espèce pondent de 2 à 50 œufs avec une taille moyenne de ponte à 30 œufs (Grimm et al. 2014) dont 96% éclosent (Meek 2017).

La couleuvre à collier est largement répandue en Europe, Afrique du Nord et Moyen-Orient. Elle a un domaine vital d'environ 40 ha (Wisler et al. 2008) et les densités connues de cette espèce font état de valeurs allant de 4,8 à 52,4 indiv.ha⁻¹ avec une valeur médiane de 28,6 indiv.ha⁻¹ (Sewell et al. 2015) et elle est capable de se déplacer de plus d'un kilomètre en moins d'un mois (Pettersson 2014)

II. DÉROULEMENT DU PROGRAMME

1. ORGANISATION DE L'ÉQUIPE CIRFE

L'équipe CIRFE compte trois partenaires TerrOïko (porteur), la SEEM-CNRS et SETEC International :

1. **TerrOïko** (www.terroiko.fr) est une jeune entreprise universitaire créée en septembre 2012 par Caherine de Roince et Sylvain Moulherat. Issu d'un projet de valorisation de la SEEM-CNRS, l'objectif de TerrOïko est de mettre à la disposition des aménageurs du territoire (généralement *via* les maîtres d'œuvre ou les assistants à maître d'ouvrage) les outils développés par la recherche.
2. **La Station d'Écologie Théorique et Expérimentale du CNRS** à Moulis (SETE-CNRS USR 2936, www.ecoex-moulis.cnrs.fr) est une unité de service et de recherche du CNRS dont les principales thématiques de travail portent sur la compréhension des processus dispersifs et leur implication sur les dynamiques des populations.
3. **SETEC International** (www.setec.fr) est la société spécialisée dans l'ingénierie des transports et des infrastructures du groupe SETEC créé en 1957, un des plus importants groupes d'ingénierie française. Ses domaines d'intervention sont les autoroutes, les lignes ferroviaires, les ports et voies navigables, les aéroports, les aménagements urbains où SETEC international réalise la planification et l'économie des transports, la conception technique des projets et le contrôle des travaux. Impliquée dans une démarche de développement durable (certifiée ISO 14001 et ISO 9001), SETEC dispose d'une équipe de spécialistes (écologues, géographes, agronomes, acousticiens, paysagistes.) dédiée à la protection de l'environnement qui travaille en étroite collaboration avec les équipes techniques afin de minimiser les impacts dès la phase de conception.

Le partenariat avait pour objectif de mettre en relation les praticiens (SETEC International) et la recherche fondamentale du domaine (SETE-CNRS) à l'aide d'un coordinateur (TerrOïko).

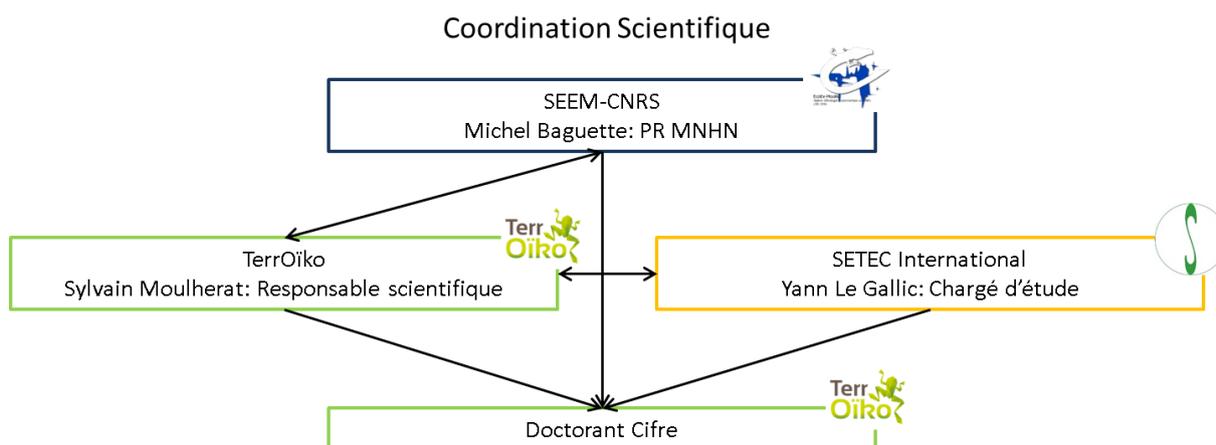


Figure 8: Organisation de l'équipe du programme CIRFE

En supplément des collaborateurs des partenaires affectés au programme CIRFE, plusieurs personnels temporaires ont été recrutés pour le projet :

- TerrOïko a recruté un doctorant *via* le dispositif CIFRE (Convention Industrielle de Formation par la Recherche). La thèse a été codirigée par Michel Baguette (Direction, SETE-CNRS), Jérôme Prunier (Chargé de recherche, SETE-CNRS) et Sylvain Moulherat (TerrOïko).
- Un ingénieur d'étude a été recruté par TerrOïko pour 12 mois
- Deux stagiaires de master 2 sont intervenus dans le projet.

2. PLANNING ET TÂCHES DU PROGRAMME

A. PLANNING GÉNÉRAL

Tableau 4: Tâches et planning du programme CIRFE

Tâche	Partenaire responsable	2015				2016				2017			
		T1	T2	T3	T4	T1	T2	T3	T4	T1	T2	T3	T4
Cartographie de l'occupation du sol	TerrOïko												
Relevés de terrain	TerrOïko												
Analyses génétiques	SETE-CNRS												
Modélisation	TerrOïko												
Analyse économique	Setec International												

B. LA CARTOGRAPHIE DE L'OCCUPATION DU SOL

UN SOCLE DE DONNÉES TRANSVERSAL AU PROGRAMME

La bonne connaissance de l'occupation du sol de la zone d'étude est primordiale dans la mise en œuvre du projet CIRFE. Elle a été utilisée pour :

- Comprendre empiriquement les effets des ILT sur les espèces cibles du projet (partie 2)

En effet, elle intervient dans l'analyse des données des données de génétique (Manel et al. 2003, Manel and Holderegger 2013) et de Capture-Marquage-Recapture (CMR) (Lebreton et al. 1992, Burnham and Anderson 2004).

- Exploiter les outils de modélisation pour leur étude comparative (partie 3)

En effet, elle constitue la donnée principale d'entrée de la plupart des modèles d'évaluation du fonctionnement des métapopulations (Calabrese and Fagan 2004) et de tous les outils de modélisation qui ont été déployés dans le projet CIRFE.

ACQUISITION DES DONNÉES

Cette tâche a été réalisée de 2015 à 2016 par l'ingénieur d'étude (L.Gendron) financé par le programme. Elle a fait intervenir trois étapes :

1) Relevés phytosociologiques

82 quadrats phytosociologiques représentatifs de l'ensemble des milieux naturels de la zone et choisis aléatoirement ont été effectués sur la zone d'étude durant le printemps et l'été 2015. Dans ces quadrats, la caractérisation des milieux naturels se base sur la méthode des espèces déterminantes.

2) Compilation de bases de données

Tous les éléments linéaires (réseaux de transports et hydrauliques) ont été intégrés à l'occupation du sol en réalisant des tampons de 5 m de large autour des couches polygones de la BD TOPO® et de la BD CARTHAGE® de l'Institut Géographique National (IGN). Ces surfaces ont été corrigées quand nécessaire pendant la phase de photo-interprétation (étape 3).

3) Photo-interprétation

Une phase de photo-interprétation a permis de digitaliser l'ensemble des éléments paysagers *a minima* supérieurs à 25 m². Lorsque la photo-interprétation ne permet pas la caractérisation du milieu naturel d'un polygone ainsi digitalisé, les résultats des analyses phytosociologiques ont alors été utilisés pour en extrapoler la nature. Une attention particulière a été apportée à la digitalisation des éléments structurants tels que les haies, clôtures...

TYPOLOGIE ET RÉOLUTION

À son niveau le plus fin, l'occupation du sol est caractérisée à la typologie standard Européenne EUNIS niveau 3 et à une résolution spatiale 1/2000^e. Pour les besoins des analyses des données empiriques et de la modélisation, des conversions de typologie (EUNIS vers Corine Land Cover) des baisses de niveau (Niveau 3 à 1) et des baisses de résolution ont été effectuées. Les versions de la carte d'occupation du sol employées sont détaillées au cours du présent document.



Figure 9 : Extrait de l'occupation du sol de la zone d'étude à la typologie EUNIS 1

C. LES RELEVÉS DE TERRAIN

Au cours du programme CIRFE, différentes méthodes de suivi de populations d'espèces animales ont été déployées. Ainsi, le projet a mis en œuvre des méthodes de génétique du paysage, population (Manel et al. 2003) et individu centrées (Prunier et al. 2013, Prunier et al. 2014) pour comprendre à large échelle les interactions entre la structure du paysage de la zone d'étude et les dynamiques de métapopulations des espèces cibles. Si les outils de génétique du paysage sont puissants pour détecter les mécanismes à moyen et long terme à large échelle, ils le sont moins pour identifier les processus en jeu à fine échelle et sur le temps court. Il est, toutefois, possible de traiter des événements de dispersion à l'échelle d'une génération en réalisant des analyses de parenté. Cette approche demande d'échantillonner la quasi-totalité des populations pour génotyper l'ensemble des reproducteurs, ce qui était exclu dans le cadre des espèces cibles et à l'échelle de la zone d'étude (Stevens et al. 2006b, Rutschmann et al. 2015). C'est pourquoi nous avons complété les suivis de génétique du paysage par des suivis CMR qui nous renseignent sur le fonctionnement fin des dynamiques de populations (Lebreton et al. 1992, Burnham and Anderson 2004).

I. LES DÉMARCHES ADMINISTRATIVES

Pour la réalisation du programme CIRFE, les demandes d'autorisation de capture et de prélèvements ont été adressées à la DREAL Aquitaine qui nous a accordé les autorisations pour nos espèces cibles sur l'ensemble de la durée du projet (ANNEXE AUTORISATION CAPTURE). Des demandes écrites ont aussi été adressées à l'ensemble des propriétaires de parcelles sur

lesquelles les suivis ont été réalisés pour l'ensemble des espèces et les autorisations de piégeage sur les parcelles privées nous ont été retournées (57 propriétaires concernés). Afin de travailler dans les meilleures conditions possibles aux abords des ILT étudiées, les gestionnaires ont été contactés *via* le CIL&B et par contact direct avec M. Chavaren pour ASF. Des fiches signalétiques des dispositifs de capture et de notre véhicule ont été transmises aux gestionnaires avec un résumé du projet. En retour, seuls les relevés aux abords de l'A89 ont nécessité des consignes et formations de sécurité adaptées et réalisées avec les agents d'ASF du secteur de Thenon.

II. 3 ANNÉES DE SUIVI DE TERRAIN

Les relevés de terrain ont été réalisés essentiellement par le doctorant CIFRE affecté au projet (J.Reмон), ponctuellement aidé par l'équipe de TerrOiko. De nombreux stagiaires en biologie/écologie ont participé à ce travail.

Tableau 5: Planning des relevés de terrain par espèce du programme CIRFE

Espèce suivie	2015				2016				2017			
	T1	T2	T3	T4	T1	T2	T3	T4	T1	T2	T3	T4
Alyte accoucheur												
Féronie noire												
Myrtil												
Couleuvre à collier												

III. MÉTHODES DE CAPTURE, MARQUAGE INDIVIDUALISÉ ET DE PRÉLÈVEMENT GÉNÉTIQUE

ALYTE ACCOUCHEUR (ALYTES OBSTETRICANS)

Les alytes accoucheurs ont été capturés de nuit après détection à vue. Chaque individu a été marqué individuellement à l'aide d'un transpondeur passif FDX-B de 7 x 1,35 mm (Loligo Systems, Denmark). Les transpondeurs ont été placés sur le bas du dos (Figure 10). L'ensemble du matériel utilisé pour installer les transpondeurs a été désinfecté à l'alcool et la flamme entre chaque individu. Ceux-ci sont mesurés avec un pied à coulisse électronique, et pesés à l'aide d'un peson d'une précision à 0,05g. Une fois marqués, les mesures réalisées et les échantillons génétiques prélevés, les individus ont été replacés à l'endroit exact où ils ont été capturés le plus rapidement possible afin de limiter le stress de la capture et des manipulations.

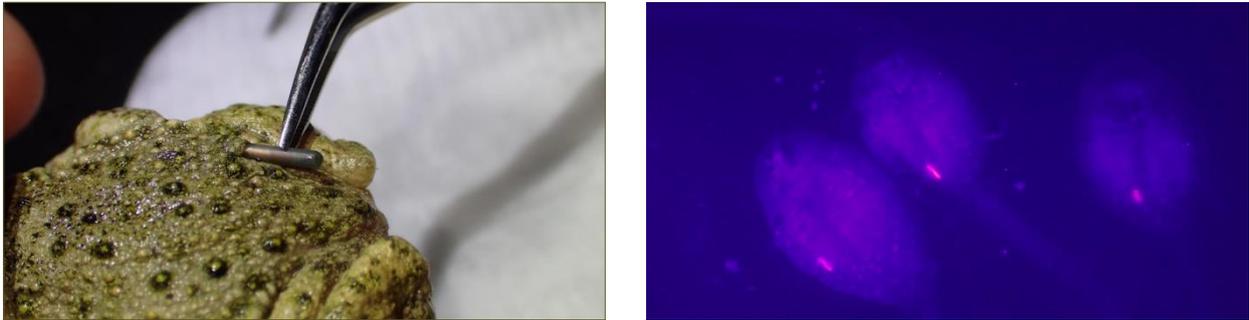


Figure 10: Marquage d'un alyte accoucheur avec un transpondeur passif (à gauche) et têtards d'alyte accoucheur marqués à l'élastomère et éclairés à la lampe à UV (à droite)

Les têtards d'alytes accoucheurs ont été marqués à l'élastomère fluorescent (VIE). Dans ce cas, les individus ne bénéficient pas d'un marquage individuel, mais d'un code couleur permettant d'identifier leur site et date de capture (Figure 10). Cette procédure a été mise en place sur le site 37 bis à titre expérimental afin de voir si comme sur d'autres espèces d'amphibiens, cette méthode résiste à la métamorphose. Une quinzaine d'individus marqués à l'élastomère a été recapturée adulte.

Les prélèvements sur l'alyte sont réalisés par la technique non invasive du swab, technique très couramment utilisée chez les amphibiens (Schmeller et al. 2007, Trochet et al. 2014). Elle consiste à réaliser un prélèvement de cellules buccales en réalisant un frottis à l'aide d'un coton-tige (Figure 11). L'extrémité du coton-tige est alors coupée et conservée dans un tube de 0,5 ml contenant une solution hydroalcoolique à 70%.



Figure 11: Prélèvement ADN sur l'alyte accoucheur

MYRTIL (*MANIOLA JURINA*)

Les myrtils ont été capturés avec des filets à papillons (Figure 12) les journées de météorologie favorable dans les prairies prospectées et suivies à travers l'ensemble de la zone d'étude. Les individus ont été marqués avec un marqueur permanent ultra fin sur la face intérieure de l'aile postérieure gauche (Turlure et al. 2010). Une fois les individus marqués, mesurés, prélevés, ils ont été relâchés à l'endroit exact de leur capture le plus rapidement possible pour limiter les stress de la capture et de la manipulation.



Figure 12: Myrtil marqué

Sur le myrtil, comme chez la plupart des insectes (Legrand et al. 2014, Villemey et al. 2016), les prélèvements ADN sont réalisés en coupant le dernier segment d'une patte de la seconde paire. Ainsi, le dernier segment de la patte droite de la seconde paire a été prélevé sur les myrtils. Cette paire de pattes est la moins handicapante chez les papillons. La patte ainsi prélevée est conservée dans un tube de 0,5 ml contenant une solution hydroalcoolique à 70%.

COULEUVRE À COLLIER (*NATRIX NATRIX*)

Les couleuvres à collier ont été capturées pendant les recherches actives de jour (soir et matin) et de nuit lorsqu'elles chassent. Comme les serpents sont difficiles à détecter et capturer, nous avons déployé 108 abris artificiels (Figure 13) pour faciliter l'échantillonnage (Ballouard et al. 2013). Une fois capturés, les serpents ont été marqués de manière permanente en coupant certaines écailles ventrales (Figure 13) (Brown and Parker 1976).



Figure 13: Plaque piège pour la capture des serpents (à gauche) et marquage –prélèvement d'ADN (à droite)

Ces écailles ventrales coupées pour le marquage ont été conservées comme échantillons génétiques. Elles sont recueillies dans des tubes de 0,5 ml contenant une solution hydroalcoolique à 70%. À l'occasion, des mues ou des individus écrasés ont été trouvés et conservés comme prélèvement génétique. Au cours de cette manipulation, les individus sont sexés, mesurés et pesés.

FÉRONIE NOIRE (ABAX PARALLELEPIPEDUS)

La féronie noire n'a pas fait l'objet de marquage individuel et donc de suivi de CMR.



Figure 14: Prélèvement ADN sur la féronie noire

Les féronies noires ont été capturées à l'aide de pièges Barbers disposés en cercle et espacés de 5 m, relevés tous les matins jusqu'à ce que 30 individus aient été capturés. Une fois capturé, chaque individu est localisé, sexé et pesé. Comme pour le myrtil, les prélèvements ADN sont réalisés en coupant le dernier segment d'une patte de la seconde paire. Pour le projet CIRFE, nous avons systématiquement utilisé celle du côté droit (Figure 14) afin de limiter les prélèvements multiples sur le même individu. La patte ainsi prélevée est conservée dans un tube de 0,5 ml contenant une solution hydroalcoolique à 70%.

D. LES ANALYSES GÉNÉTIQUES

Les travaux de laboratoire ont été menés par le doctorant CIFRE au sein de la SETE-CNRS au cours des hivers 2015 -2016 et 2016-2017. Il a aussi mené les analyses aboutissant au jeu de génotypes sous la supervision de Jérôme Prunier. Elles ont été faites au cours de l'année 2017.

EXTRACTION DE L'ADN

L'extraction de l'ADN de l'ensemble des échantillons a été réalisée avec le kit d'extraction de tissus DNeasy Blood (Qiagen). Avant la digestion enzymatique, chaque patte d'invertébré et les écailles de serpent ont été coupées en 4 à 6 morceaux pour faciliter l'extraction de l'ADN.

AMPLIFICATION DE L'ADN

Pour l'alyte accoucheur et la couleuvre à collier, ce sont 13 (Tobler et al. 2013, Maia-Carvalho et al. 2014) et 14 (Pokrant et al. 2016) loci microsatellites polymorphiques qui ont été amplifiés (ANNEXE TABLEAU MICROSAT). L'amplification a été réalisée dans un volume réactionnel de 10 μ l contenant 2 μ l de multiplex PCR Master Mix, 1,6 μ l de mélange d'amorces (entre 0,13 et 0,25 μ M pour chaque amorce), 5,4 à 5,8 μ l d'eau purifiée et 1 μ l de matrice d'ADN (10-20 $\text{ng}\cdot\mu\text{l}^{-1}$).

Pour le myrtil, ce sont 15 loci microsatellites polymorphiques (Richard et al. 2015) répartis en 3 multiplex (ANNEXE TABLEAU MICROSAT) qui ont été amplifiés à partir d'une solution réactionnelle de 10 μ l, contenant 2 μ l de multiplex PCR Master Mix, 0,7 μ l de mélange d'amorces (entre 0,03 et 0,08 μ M pour chaque amorce), 4,3 μ l d'eau purifiée et 3 μ l de matrice d'ADN (1-10 $\text{ng}\cdot\mu\text{l}^{-1}$).

Ce sont 14 loci microsatellites polymorphiques qui ont été amplifiés à partir de 3 multiplex chez la féronie noire (Marcus et al. 2013) (ANNEXE TABLEAU MICROSAT). L'amplification a été réalisée à partir d'un volume réactionnel de 5 μ l, contenant 1 μ l de multiplex PCR Master Mix, 0,7

µl de mélange d'amorces (entre 0,04 et 0,11 µM pour chaque amorce), 2,3 µl d'eau purifiée et 1 µl de matrice d'ADN (~10 ng.µl⁻¹).

Les PCR (*Polymerase Chain Reaction*) ont été paramétrées comme suit :

- Pour l'alyte accoucheur et la couleuvre à collier : 10 min de dénaturation initiale de l'ADN à 95°C suivies de 30 cycles décomposés en 30 s à 95°C, puis 90 s entre 51 et 60°C (suivant le multiplex) et 30 s à 72°C, l'amplification se terminant par un cycle d'élongation de 5 min à 72°C.
- Pour le myrtil : 10 min de dénaturation initiale de l'ADN à 94°C suivies de 40 cycles décomposés en 30 s à 94°C puis 90 s à 61°C pour les 10 premiers cycles devenant 30 s à 56°C pour les 30 cycles et finissant avec 30 s à 72°C, l'amplification se terminant par un cycle d'élongation de 5 min à 72°C.
- Pour la féronie noire : 10 min de dénaturation initiale de l'ADN à 94°C suivies de 40 cycles décomposés en 30 s à 94°C puis 90 s à 61°C pour les 10 premiers cycles devenant 30 s à 61°C pour les 30 cycles et finissant avec 30 s à 72°C., l'amplification se terminant par un cycle d'élongation de 5 min à 72°C.

GÉNOTYPAGE

Les produits de PCR ont été dilués 10 fois et l'analyse des fragments réalisée sur un ABI 3730 DNA Analyser (Applied Biosystems) avec le marqueur de taille GeneScan-600 LIZ. Le génotypage des individus a alors été réalisé avec GENEMAPPER 5.0 (Applied Biosystems) et l'ensemble des pics confirmés manuellement.

DÉSÉQUILIBRE DE LIAISON ET DÉTECTION DES ALLÈLES NULS

Genepop 4.2 (Rousset 2008) a été utilisé pour détecter les déséquilibres de liaison entre les loci et repérer les déviations par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg (HWE) après correction séquentielle de Bonferroni afin de prendre en compte les relations multiples connexes (Rice 1989). Les allèles nuls ont été identifiés à l'aide de MICROCHECKER 2.2.3 (Van Oosterhout et al. 2004). Des déséquilibres de liaison et des allèles nuls ont été détectés chez différentes espèces suivies. Ainsi, chez l'alyte accoucheur, 13 loci ont pu être conservés pour l'analyse ainsi que 10 pour la couleuvre à collier, 6 pour le myrtil et 10 pour la féronie noire.

INDIVIDUS APPARENTÉS

La présence d'individus apparentés est connue pour surestimer la structuration génétique des populations (Anderson and Dunham 2008). Nous avons donc cherché les relations d'apparentement (plein-frères, ou sœurs, parents enfants) dans nos jeux de données individu centré en utilisant COLONY2 (Jones and Wang 2010). Nous avons utilisé l'approche de pleine vraisemblance basée sur les génotypes multiloci des individus. Pour l'alyte accoucheur, nous avons fait une hypothèse de polygamie et une de polygynie pour la couleuvre à collier. Tous les individus ont été considérés comme des descendants potentiels et aucune hypothèse concernant un génotype parental *a priori* n'a été formulée. Nous avons alors réalisé 3 longues simulations avec différentes graines pour tester la congruence des résultats. Seules les relations présentant une inclusion associée supérieure à 95% ont été considérées comme significatives. Dans chaque groupe d'individus apparentés, nous n'avons alors retenu aléatoirement qu'un seul génotype. Ainsi, ce sont 76 génotypes d'alytes accoucheurs qui ont été écartés de l'analyse. Chez la couleuvre à collier, seuls deux génotypes étaient les mêmes et provenaient probablement du même individu. Un échantillon provenait d'un marquage et l'autre d'une mue collectée à 100 m du point de capture. L'échantillon provenant de la mue a donc été écarté de l'analyse.

CONSTRUCTION DES JEUX DE DONNÉES DE GÉNOTYPES FINAUX

Avec l'approche individu centré, certains sites ont permis de capturer plus de 3 individus. Dans ces cas, nous n'avons retenu aléatoirement que 3 génotypes parmi l'ensemble des génotypes exploitables sur ces sites. Avec l'approche population centrée, seules les populations présentant plus de 15 génotypes exploitables ont été conservées pour l'analyse. Enfin, les génotypes présentant plus de 2 loci avec des valeurs manquantes ont été écartés de l'analyse. Ainsi ce sont 132 génotypes pour l'alyte accoucheur (52 sites), 115 pour la couleuvre à collier (68 sites), 508 pour le myrtil (21 populations) et 848 génotypes (30 populations) pour la féronie noire qui ont pu être exploités dans le projet CIRFE.

E. LA MODÉLISATION

I. SÉLECTION DES OUTILS DE MODÉLISATION INTÉGRÉS DANS L'ÉTUDE

Cette étude se base sur la mise en œuvre de 5 outils de modélisation :

- CircuitScape
- Coût-déplacement
- Dilatation-érosion
- Graphab
- SimOïko

Ces outils de modélisation ont été retenus selon des critères d'opérationnalité (tableau 6) pour les diagnostics portant sur la transparence des ILT (volet « continuités écologiques-Trame Verte et Bleue » ou « caractérisation des effets corridors/barrières ») et/ou portant sur l'effet des ILT en termes de fonctionnement des espèces protégées (volet « dossier CNPN »).

Tableau 6: Critères de sélection des outils de modélisation

Critères	CircuitScape	Coût-déplacement	Dilatation-érosion	Graphab	SimOïko
Accessibilité	Logiciel open source	Via les logiciels SIG	Via les logiciels SIG	Logiciel open source	Logiciel en SaaS
Capacité à simuler des aires d'étude adaptées aux ILT (> 200 km ² ou 20 km linéaire)	oui	oui	oui	oui	oui
Visualisation cartographique des données de déplacements animaliers	oui	oui	oui	oui	oui
Existence d'études ou de démonstrateurs portant sur les ILT	oui	oui	oui	oui	oui
Utilisation en France	oui	oui	oui	oui	oui
Autres outils basés sur des bases théoriques équivalentes	Linkage Mapper	-	-	ConeFor	RangeShifter FunCon

Ainsi, quatre outils de modélisation envisagés pour l'étude ont été écartés :

- FUNCON (Pe'er et al. 2011) : modèle exploité en recherche académique, Il s'est avéré que ce modèle présentait des limites importantes pour un usage opérationnel (restriction dans la taille de la zone d'étude, formalisme des résultats).
- RANGESHIFTER (Bocedi et al. 2014) : modèle exploité en recherche académique très proche de MetaConnect (équipes de développement partenaires au sein des projets européens SCALES et TEN-LAMAS (Pe'er et al. 2011, Bocedi et al. 2014, Moulherat et al. submitted)). Il est conçu pour traiter des changements de répartition des espèces face au réchauffement climatique, et pour cela s'avère inadapté aux études opérationnelles (modélisation à large échelle spatio-temporelle).
- CONEFOR (Saura and Torne 2009) : outil de graphes paysagers open source. Cet outil n'a pas été intégré dans l'étude, car il n'est pas encore exploité en France sur des études portant sur les ILT et ses caractéristiques sont très similaires à celles de Graphab.
- Linkage Mapper (Mc Rae and Kavanagh 2011) : plugin libre apparenté à CircuitScape utilisable sous ArcGIS uniquement. Cet outil n'a pas été retenu pour le volet modélisation de l'étude, car il n'est pas encore exploité en France sur des études portant sur les ILT et ses caractéristiques sont très similaires à celles de CircuitScape et de Graphab.

La présentation et l'utilisation de ces 5 outils de modélisation écologique sont détaillées en partie 3 du présent rapport.

II. AVANCEMENT DES TRAVAUX

Les travaux de modélisation ont été menés par TerrOiko qui a exploité ses serveurs de calcul scientifique. Ils ont débuté en fin de projet à partir de mai 2017 et sont toujours en cours. Le rapport final présentera donc des résultats partiels concernant la sensibilité des modèles à la résolution spatiale et typologique de la carte d'occupation du sol.

F. L'ANALYSE ÉCONOMIQUE

L'analyse économique a été menée début 2017 par Setec International qui a encadré un étudiant de master 2 sur le sujet.

Elle se base sur deux sources de données :

- Des données sur les pratiques actuelles extraites d'études portant sur les ILT extraites des archives des membres du CIL&B et de Setec International
- Des données de coût des outils de modélisation transmises par TerrOiko qui a comptabilisé ses temps humains au cours de la mise en œuvre de ces outils.

III. ANIMATION SCIENTIFIQUE

Le programme CIRFE a fait l'objet d'un suivi scientifique tout au long de son déroulement. Ces réunions avaient pour objet de faire le point d'avancement du programme et de valider les orientations scientifiques et ajustements de protocole entre partenaires en consultant différents chercheurs :

- Réunion de lancement 11 décembre 2014 en présence de Jean Clobert et Fabien Aubret (SETE-CNRS) et Julien Cote (EDB)
- Comité de thèse du 11 septembre 2015 en présence d'Aurélien Besnard (Université de Montpellier),
- Comité de thèse (2) et réunion d'avancement du 29 septembre 2015 en présence de Jérôme Prunier (SETE-CNRS) et Jean Pierron (représentant CIL&B)
- Réunion d'avancement du 31 mars 2016 en présence de Virginie Stevens, Jérôme Prunier et Fabien Aubret (SETE-CNRS) et Jean Pierron (représentant CIL&B)
- Réunion d'avancement du 19 décembre 2016 en présence de Virginie Stevens et Jérôme Prunier (SETE-CNRS) de Stéphanie Pajot et Gaëtan Quesnel (représentant CIL&B)
- Réunion de mars 2017 pour la préparation de la dernière saison de terrain et la préparation de rédaction des articles, livrables et manuscrit de thèse de J. Remon en en présence de J. Prunier (SETE-CNRS).

L'année 2017 a été ponctuée de réunions en comités plus restreints (2-5 personnes) pour la rédaction des articles, du manuscrit de thèse de J. Remon et des livrables du projet.

DEUXIÈME PARTIE : ANALYSE EMPIRIQUE DES EFFETS DES INFRASTRUCTURES DE TRANSPORT TERRESTRE ET DE LEURS EMPRISES

RAPPEL DES OBJECTIFS

Les objectifs de l'étude empirique sont de :

- 1) Améliorer les connaissances empiriques lacunaires sur l'effet paysager du cumul des ILT (Belisle and Clair 2002, Benítez-López et al. 2010) (modification des indices de connectivité structurelle, modification de l'utilisation des espaces par les espèces cibles, cumul des cônes d'influence des ILT, ...).
- 2) Mieux comprendre l'interaction entre espèces cibles et paysage (identification des « effets corridors » et « effets barrières ») pour une bonne implémentation des modèles utilisés dans l'axe 2 du programme (Stevens et al. 2006a, Bergerot et al. 2013, Moulherat 2014a) (modélisation et simulation).
- 3) Constituer une base de données empiriques de terrain qui nous servira de référentiel pour comparer les résultats obtenus par les différentes approches utilisées dans l'axe 2 du programme (modélisation et simulation).
- 4) Développer une méthode empirique d'évaluation des effets des ILT existantes.
- 5) Effectuer des analyses comparatives des résultats empiriques avec ceux obtenus au sein du programme TRANS-FER (Guerrero and Sordello 2013) qui vise à estimer la transparence de voies ferrées dans l'est de la France *via* l'analyse des flux génétiques d'un groupe d'espèces cibles (Myrtil et Féronie noire).

I. ANALYSE DE LA CONTRIBUTION DES INFRASTRUCTURES SUR LES DYNAMIQUES D'ESPÈCES CIBLES

d'après Jonathan Remon, Sylvain Moulherat, Jérémie Cornuau, Lucie Gendron, Murielle Richard, Michel Baguette et Jérôme Prunier “*Multi-species gene flow in a fragmented environment*”, soumis dans *Molecular Ecology*

1. ÉCHANTILLONNAGE DE GÉNÉTIQUE DU PAYSAGE

Tous les échantillons ont été collectés entre avril et septembre en 2015 et 2016 (Figure 15). La couleuvre à collier et l'alyte accoucheur ont été échantillonnés pour répondre aux besoins d'une analyse de génétique des populations individu centrée. Ce type d'échantillonnage est efficace pour les espèces dont les densités sont faibles. Dans ce cas, le nombre de sites de capture est augmenté et seuls 1 à 4 individus sont suffisants par site pour réaliser une analyse robuste (Prunier et al. 2013). La totalité des secteurs favorables du site d'étude a été ainsi prospectée de nuit pour collecter des échantillons d'alytes accoucheurs (ainsi qu'occasionnellement de couleuvres) et de jour pour la couleuvre à collier. Au total, le nombre de génotypes exploités pour cette analyse sont 132 individus pour l'alyte accoucheur, et 115 individus pour la couleuvre à collier.

Les populations de myrtils et de féronies noires ont été échantillonnées en suivant un plan d'échantillonnage population centrée. Les données ont été collectées dans 30 sites répartis sur l'ensemble de la zone d'étude. Sur chacun de ces 30 sites, ce sont 30 individus (15 de chaque sexe dans la mesure du possible) qui ont été échantillonnés (Stevens et al. 2006a).

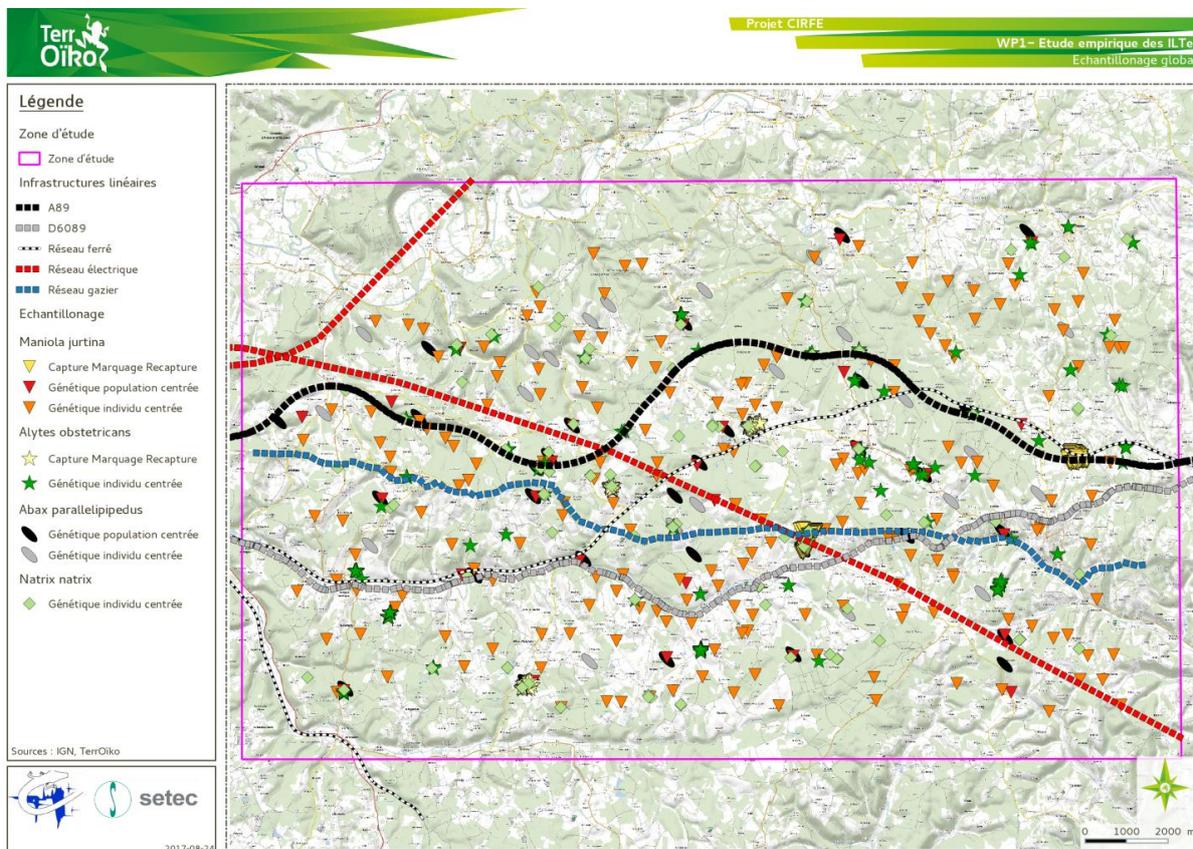


Figure 15: Localisation des échantillons collectés dans le programme CIRFE

2. ANALYSE DES DONNÉES

La méthodologie générale de cet article consiste à exploiter les données de génotypage des quatre espèces suivies sur le terrain. Afin d'identifier si les populations de ces espèces cibles présentent des structures populationnelles distinctes, nous avons procédé à un clustering génétique hiérarchique puis afin de comprendre quels sont les éléments paysagers participants à la structure génétique de ces populations (en particulier les ILT), nous avons réalisé des régressions linéaires multiples en intégrant des prédicteurs paysagers dans l'analyse.

CLUSTERING GÉNÉTIQUE HIÉRARCHIQUE ET STRUCTURE GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS

Les jeux de données de génotypage des 4 espèces ont été analysés à l'aide de méthodes de classification hiérarchique bayésienne implémentées dans le logiciel STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al. 2000). Les modèles ont été configurés en prenant en compte le mélange et la corrélation entre les fréquences alléliques. L'information de provenance des individus a été utilisée *a priori* lorsque la structure des données était faible. Nous avons dès lors suivi la procédure d'analyse hiérarchique proposée par Coulon et al. (2008). À chaque niveau hiérarchique de l'analyse, nous avons cherché la valeur optimale de K (nombre de clusters) en la faisant varier entre 1 et 10 et en répétant l'analyse 5 fois par valeur prise par K. Les analyses ont été conduites en considérant une période d'initialisation (*burn-in period*) de 50000 répétitions de Monte Carlo de chaînes de Markov et les 50000 suivantes ont été conservées pour l'analyse. La stabilisation de la valeur α (générée par STRUCTURE) avant la fin de la période d'initialisation a été contrôlée afin d'assurer la convergence du modèle. Dans les cas où la convergence n'a pas été atteinte, les répétitions de Monte Carlo des chaînes de Markov ont été doublées (100000 à l'initialisation et 100000 pour l'analyse). Une fois les analyses conduites avec structure, nous avons utilisé STRUCTURE HARVESTER (Earl and Vonholdt 2012) pour estimer la statistique ΔK , produire les graphes de la vraisemblance (log transformée) des résultats de STRUCTURE au regard de la valeur de K, afin de déterminer la valeur optimale de K. Une fois cette valeur obtenue, nous avons réalisé 20 analyses STRUCTURE avec une période d'initialisation de 200000 répétitions de Monte Carlo de chaînes de Markov et conservé les 200000 suivantes. Nous avons alors conservé les 10 analyses les plus vraisemblables et utilisé CLUMPP (Jakobsson and Rosenberg 2007) pour estimer la Q-value de chaque individu ou population. Dès lors, chaque individu ou population a été assigné au cluster pour lequel sa Q-value était supérieure à 0,6 (Prunier et al. 2017b). Cette procédure a été répétée jusqu'à ce que les jeux de données résiduels ne présentent plus de structure identifiable. Pour chaque niveau hiérarchique, nous avons utilisé les Q-values pour calculer les matrices d'appariement (pair d'individus ou de populations selon l'espèce) des distances génétiques hiérarchiques basées sur l'ascendance (HGD) (Balkenhol et al. 2014, Prunier et al. 2017a)

MÉTRIQUES GÉNÉTIQUES : VARIANCE DE LA STRUCTURATION GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS

Pour chacune des espèces, nous avons calculé deux types de métriques génétiques :

- La distance génétique par le pourcentage de dissimilarité de Bray-Curtis (GD(bc)) (Legendre and Fortin 2010) pour les analyses individu centré (alyte accoucheur et couleuvre à collier) et par la Fst entre les populations (GD(Fst)) pour les analyses population centrée (myrtil et féronie noire).
- La distance génétique hiérarchique basée sur l'ascendance (niveau 1 : HGD1, niveau 2 : HGD2). Bien que les statistiques classiques (% de dissimilarité de BC et FsT) sont performantes pour détecter les effets générés à large échelle et par des éléments surfaciques, elles sont moins efficaces en ce qui concerne l'identification des effets liés

à des structures linéaires (Prunier et al. 2017a). C'est pourquoi nous avons utilisé la distance génétique hiérarchique basée sur l'ascendance (HGD), qui est plus performante pour détecter les effets de structures paysagères locales et linéaires (Prunier et al. 2017a). Les HGD n'ont été calculées que pour les espèces présentant des clusters génétiques différenciés et lorsque plusieurs niveaux hiérarchiques ont été identifiés, les distances HGD1, HGD2,..., HGD i ont été déterminées pour chacun des i niveaux hiérarchiques identifiés.

PRÉDICTEURS DE LA VARIANCE DES MÉTRIQUES GÉNÉTIQUES

Au total, ce sont 13 éléments paysagers (prédicteurs) qui ont été identifiés comme susceptibles d'affecter la structure génétique de nos populations. Chacun de ces prédicteurs se présente sous la forme d'une matrice présentant les caractéristiques de chaque paire d'individu ou population correspondant à chaque prédicteur (connectivité liée au paysage, distance euclidienne,...).

- 6 prédicteurs paysagers relatifs à l'occupation du sol

Les éléments paysagers relatifs à l'occupation du sol ont été définis à partir de l'occupation du sol du projet CIRFE (voir Partie 1 II.2.b). Pour des raisons statistiques (respect des degrés de liberté, Zuur et al. 2009, Prunier et al. 2014), les 49 typologies de milieux naturels ont été regroupées en 6 catégories principales nous servant de prédicteurs : les surfaces en eau, les surfaces de cultures, les forêts, les prairies, les zones urbanisées et les routes. Pour chaque classe, des surfaces de résistance ont été déterminées en projetant la proportion surfacique que la classe représente par pixel de 400 m². Les surfaces de résistance ainsi générées ont été utilisées dans CircuitScape 4.0 (McRae 2006) afin de calculer les distances de résistance (métrique de connectivité) entre chaque paire d'individus ou de populations (Balkenhol et al. 2014, Prunier et al. 2017a).

- 5 prédicteurs relatifs aux ILT

À ces 6 prédicteurs paysagers, ont été ajoutés 5 prédicteurs additionnels pour les ILT de la zone d'étude. Pour chacune de ces ILT, nous avons généré des matrices de paires (individus ou populations) binaires dans lesquels les paires situées du même côté de l'ILT prennent la valeur 0 et 1 si les membres de la paire sont de part et d'autre de l'ILT considérée.

- 1 prédicteur d'isolement par la distance

Le prédicteur indicateur de l'isolement par la distance (IBD) a été obtenu à partir de la distance euclidienne (ED) entre les membres de chaque paire.

- 1 prédicteur relatif au relief

Il a été déterminé par la variation d'altitude entre les membres de chaque paire.

ÉCHELLE SPATIALE DE L'ANALYSE DE COMMONALITÉ

L'échelle spatiale de l'analyse de génétique du paysage peut profondément modifier les résultats (Keller et al. 2013). L'influence locale d'éléments paysagers sur les distances génétiques peut rester inaperçue si l'échelle d'analyse est grande au regard des capacités de dispersion de l'espèce (Anderson et al. 2010). Ainsi, toutes les paires d'individus ou populations n'ont pas été exploitées dans notre analyse. Pour chaque espèce, seules ont été retenues les paires d'individus ou populations pour lesquelles la distance euclidienne est inférieure à un certain seuil. Le seuil a été déterminé tel qu'il corresponde à la distance de voisinage maximisant le R² du modèle complet (incluant tous les prédicteurs) d'une régression linéaire multiple classique. Cette procédure permet de retenir la distance permettant que tous les individus d'un graphe de voisinage soient connectés au réseau (Jombart et al. 2008). Cette distance a été estimée à l'aide de graphes de

Gabriel à l'aide du package *adegenet* (Jombart 2008) sous R 3.3.2 (R Development Core Team 2005).

Les valeurs de distance conservées par cette procédure pour chacune des espèces sont présentées dans le tableau de synthèse (tableau 8). Par exemple, pour les distances génétiques GD (bc) ou GD(Fst), les distances retenues sont :

- 3000 m pour l'alyte accoucheur,
- 2800 m pour la couleuvre à collier,
- 5500 m pour le myrtil,
- 6500 m pour la féronie noire.

RÉGRESSIONS LINÉAIRES MULTIPLES ET ANALYSES DE COMMONALITÉS SUR LES DISTANCES GÉNÉTIQUES

Toutes les distances génétiques de toutes les espèces ont été analysées à l'aide de régressions linéaires multiples à partir de modèles complets comprenant les 13 prédicteurs centrés. Nous avons alors exploré les relations entre les distances génétiques mesurées et les prédicteurs en utilisant des régressions linéaires multiples sur vecteurs plutôt que sur matrices. En effet, cette analyse est plus pertinente dans la mesure où nous ne travaillons pas sur des matrices de distances complètes, mais sur des sous-matrices définies par une distance de voisinage maximale (Smouse et al. 1986, Prunier et al. 2015).

La contribution des prédicteurs à la variance des distances génétiques a été déterminée à l'aide d'analyses de commonalités (AC). L'analyse de commonalité est une procédure de partitionnement de la variance particulièrement efficace pour comprendre la contribution de variables explicatives et la fiabilité des paramètres estimés (poids de β et intervalles de confiances) dans un contexte de multicollinéarité important tel qu'existant dans les jeux de données tel que les notre (voir Prunier et al. 2015 pour les informations détaillées sur l'AC). Dans l'AC, l'effet de chaque prédicteur est décomposé en effet unique (U) et commun (C, partagé avec d'autres prédicteurs). Ainsi, pour un prédicteur donné, la somme de son effet unique et commun correspond à sa contribution totale (T), égale au carré de sa corrélation d'ordre 0 avec la variable à expliquer ($U + C = T = r^2$). La commonalité négative d'une variable dite supprimeur, représente la perte de puissance prédictive des autres prédicteurs lorsque le supprimeur est retiré du modèle. Ainsi, 3 types de supprimeurs peuvent être identifiés (Conger 1974) :

- Un supprimeur classique correspond à un prédicteur dont la contribution unique est totalement contrebalancée par sa contribution commune ($U + C = 0$).
- Un supprimeur réciproque ou supprimeur partiel est un prédicteur dont la contribution commune ne contrebalance que partiellement sa contribution unique ($U + C > 0$).
- Les supprimeurs traversants sont semblables aux supprimeurs partiels, mais dont les signes sont inversés. Ces supprimeurs sont détectés par une inversion des signes entre le coefficient de structure et le poids du coefficient β (Prunier et al. 2017a).

Les prédicteurs faiblement corrélés à la variable à expliquer se comportent comme des supprimeurs classiques et entraînent une distorsion des coefficients de régression (Prunier et al. 2015, Prunier et al. 2017a). Nous avons donc supprimé des modèles, les prédicteurs dont le coefficient de corrélation univarié était faible ($r^2 < 0,1$). Ont aussi été retirés des modèles les prédicteurs non informatifs. Les supprimeurs partiels et traversants ont été supprimés pas à pas jusqu'à ce qu'aucun supprimeur additionnel ne puisse plus être retiré sans que son effet unique soit significatif. Enfin, nous avons supprimé les prédicteurs synergiques des autres prédicteurs

dont la contribution unique était nulle ($U = 0$ et $C > 0$). Les détails de cette sélection de variables sont disponibles en annexe D de l'article soumis dans *Molecular Ecology*.

Dans les modèles simplifiés finaux, nous avons estimé les relations linéaires entre nos prédictors restants pour en tester la multicollinéarité à l'aide de coefficients de corrélation de Pearson r et des facteurs d'inflation de la variance (VIF) (Dormann et al. 2013). Dans la mesure où les données analysées ne sont pas indépendantes les unes des autres, les p-values sont mécaniquement biaisées et n'ont pas été calculées (Legendre and Legendre 1998). À la place, nous avons calculé les intervalles de confiance à 95% de nos coefficients de régression à l'aide d'une procédure de *bootstrap* de 1000 répétitions de l'analyse réalisée sur le jeu de données dont 10% ont été aléatoirement supprimés sans remise à chaque répétition (Prunier et al. 2015). Cet intervalle de confiance a été utilisé pour identifier la significativité de la contribution des prédictors à expliquer la variance des distances génétiques. Ainsi, dès lors que l'intervalle de confiance ne comprend pas 0, le prédictor est considéré comme jouant un rôle significatif à l'explication de la variance des distances génétiques.

Cette procédure a été mise en œuvre pour l'ensemble des distances génétiques déterminées pour chaque espèce et peut être résumée comme suit :

- 1) Définition de la résolution spatiale.
- 2) Mise à l'écart des prédictors jouant le rôle de supprimeurs classiques.
- 3) Analyse de commonalité et mise à l'écart des supprimeurs partiels et traversants.
- 4) Estimation de la colinéarité entre les prédictors restants.
- 5) Estimation des coefficients de régression et de leurs intervalles de confiance issus du modèle final et détermination des contributions uniques des prédictors du modèle final.

Dès lors, un prédictor dont le coefficient de régression β est positif est associé à une augmentation de la distance génétique. C'est-à-dire que ce prédictor réduit le flux génique et joue le rôle de barrière alors qu'un prédictor dont le coefficient de régression β est négatif favorise le flux génique et favorise la dispersion (Prunier et al. 2017a).

L'ensemble de ces analyses ont été réalisées sous R 3.3.2 (R Development Core Team 2005) avec les packages *ecodist* (Goslee and Urban 2007) et *yaht* (Nimon et al. 2008)

3. RÉSULTATS

A. STRUCTURE GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS

L'analyse des résultats pour l'alyte accoucheur montre que la population présente 2 niveaux de structuration génétique. Au premier niveau hiérarchique, un premier cluster (A) est entouré d'un second cluster (B) dont les limites ne semblent pas clairement définies par un quelconque élément paysager (Figure 16). 10 individus n'ont pu être assignés à l'un ou l'autre des clusters (assignements croisés) suggérant la présence d'échanges entre ces clusters. Au second niveau hiérarchique, seul le cluster A est subdivisé en 3 (A1, A2 et A3). À ce niveau, aucune structure paysagère particulière ne semble en mesure d'expliquer le pattern observé et 21 individus n'ont pu être assignés (assignements croisés) suggérant de fréquents échanges entre ces clusters.

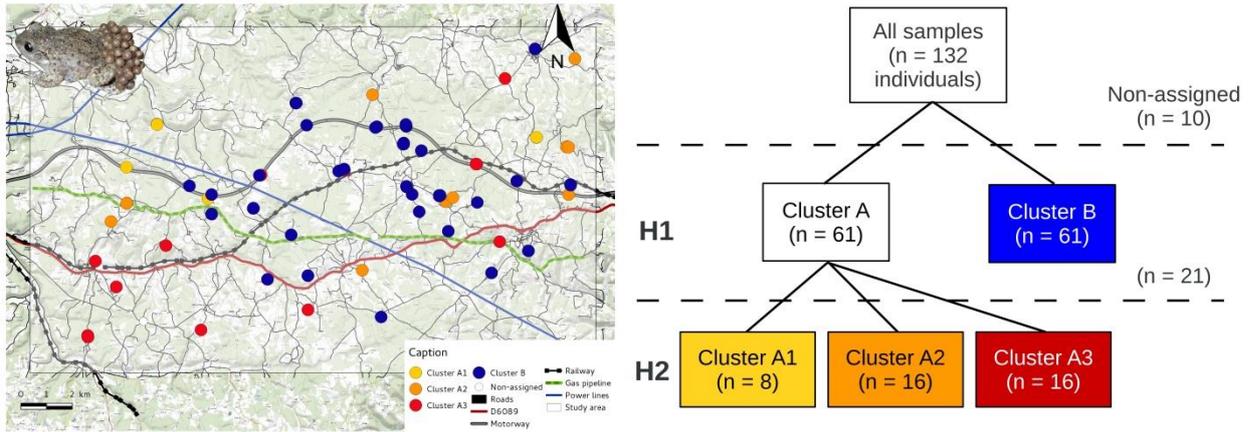


Figure 16: Structure génétique hiérarchique de la population d’alytes accoucheurs suivie dans le projet CIRFE

Les populations de couleuvres à collier et de myrtils ne présentent pas une structure génétique permettant d’établir la présence de clusters génétiques (Figure 17).

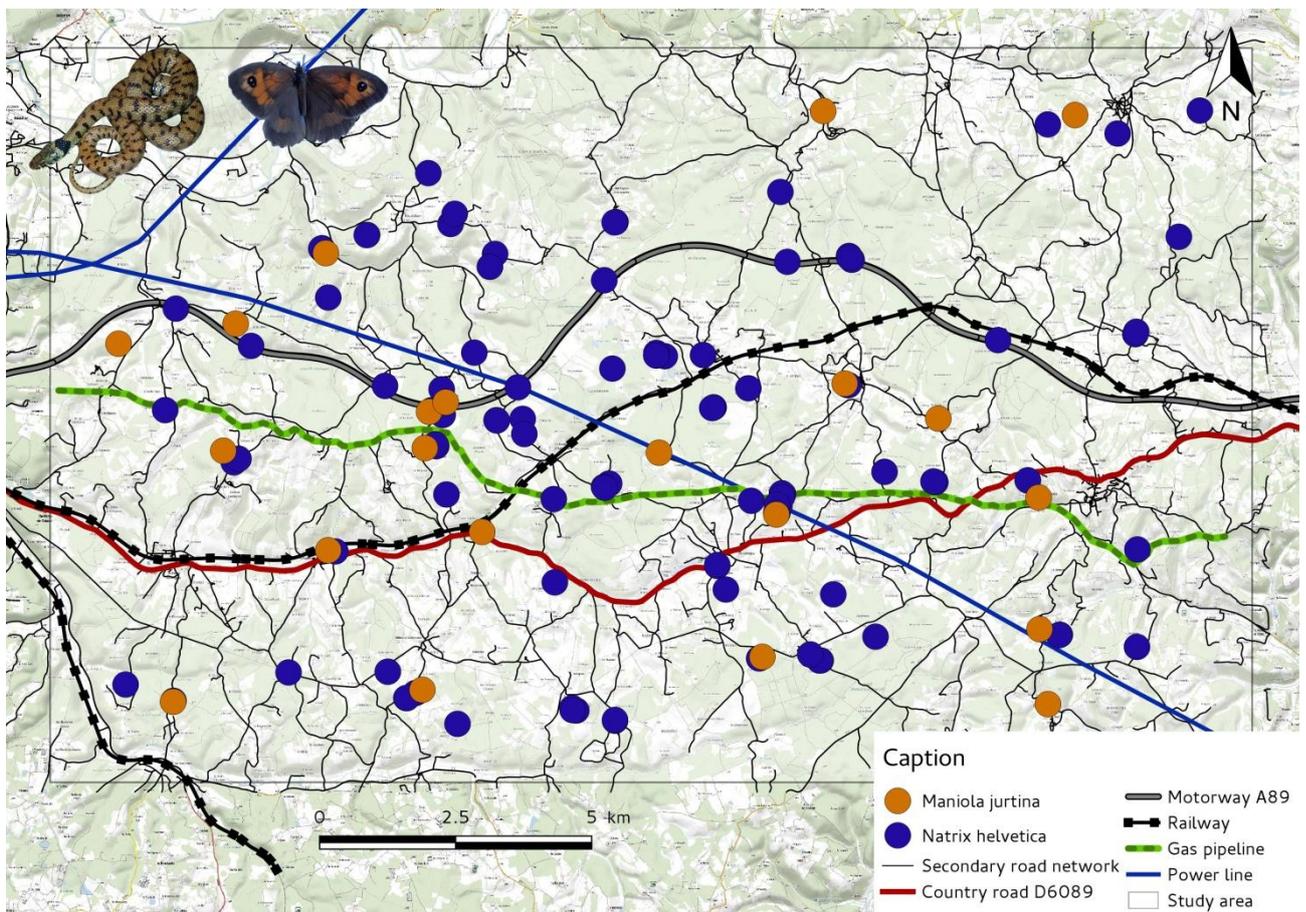


Figure 17: Absence de structure génétique particulière pour les populations de couleuvres à collier et de myrtils sur la zone d’étude du projet CIRFE

Chez la féronie noire, l’analyse hiérarchique de la structure génétique de la population montre que deux niveaux de structuration sont identifiables : 19 populations ont été assignées à un cluster A principalement dans la partie ouest de la zone d’étude et au nord de la D6089. Les autres ont été

assignées à un cluster B qui seul peut être de nouveau séparé au second niveau hiérarchique. À ce second niveau, 5 populations ont été assignées au cluster B1 situé au nord de la D6089 et du gazoduc contre 4 situées au sud de ces deux ILT. Une seule population située entre ces deux infrastructures n'a pu être assignée (assignement croisé) suggérant des échanges avec ces deux clusters (Figure 18).

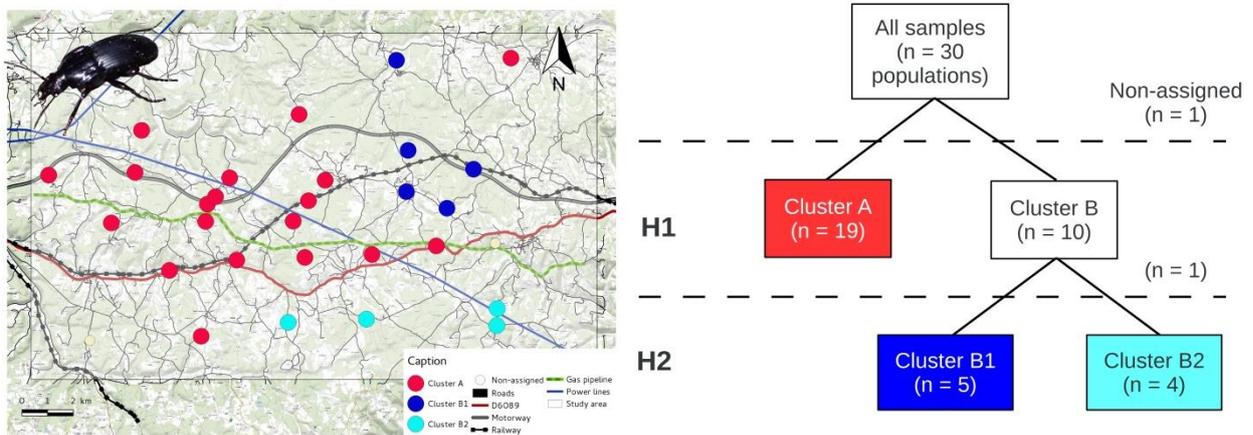


Figure 18: Structure génétique hiérarchique des populations de féronies noires suivies dans le projet CIRFE

B. CORRÉLATION ENTRE LES PRÉDICTEURS RETENUS PAR LES MODÈLES FINAUX

Les coefficients de corrélation de Pearson (Tableau 7) varient de -0,303 à 0,489 et le VIF varie entre 1 et 1,7, ce qui suggère une faible colinéarité entre les prédictors (Dormann et al. 2013) et donc peu de distorsion dans l'estimation des coefficients de régression des prédictors (Prunier et al. 2015).

Tableau 7 : Matrice des coefficients de corrélation de Pearson entre les prédicteurs des modèles finaux.

Pour rappel : [IBD] prédicteur d'isolement par la distance, [HGD1 ou HGD2] distance génétique hiérarchique basée sur l'ascendance niveau 1 et niveau 2, [GD (bc)] pourcentage de dissimilarité de Bray-Curtis, [GD(Fst)] métrique génétique Fst.

Species	DV	Predictor	Pearson's correlation coefficient				VIF
	GD(bc)	Predictor	IBD	Altitude	Woodlands	Roads	1.704
		IBD					1.244
		Altitude	0.427				1.164
		Woodlands	0.304	0.141			1.368
		Roads	0.489	0.308	0.029		1.067
	HGD1	Predictor	Woodlands	Crops	Roads		
		Woodlands					1.063
		Crops	0.045				1.053
		Roads	0.119	0.224			1.071
		Railway	0.220	0.006	0.086		1.055
	HGD2	Predictor	Woodlands	Urban	Roads	D6089	
		Woodlands					1.132
		Urban	-0.303				1.246
		Roads	0.003	0.318			1.142
D6089		-0.112	0.015	0.084		1.041	
<i>Natrix natrix</i> 	GD(bc)	Predictor	Roads	Motorway			
		Roads				1.056	
		Motorway	0.188			1.038	
<i>Maniola jurtina</i> 	GD(Fst)	Predictor	IBD	Woodlands			
		IBD				1.049	
		Woodlands	-0.197			1.111	
<i>Abax parallelepipedus</i> 	GD(Fst)	Predictor	Altitude				
		Altitude				1.001	
		Grasslands	-0.034			1.001	
	HGD1	Predictor	Roads				
		Roads				1.095	
		D6089	0.295			1.095	
	HGD2	Predictor	Altitude	D6089	Motorway		
		Altitude				1.010	
D6089		-0.019			1.071		
		Motorway	0.046	-0.229		1.071	
		Gas pipeline	0.087	0.095	0.090	1.030	

C. RÉGRESSIONS LINÉAIRES MULTIPLES ET ANALYSE DE COMMONALITÉ

I. ALYTE ACCOUCHEUR

À partir des distances basées sur l'index de dissimilarité de Bray-Curtis (bc), la régression linéaire multiple permet d'expliquer 11,8% de la variance (Tableau 8). Cinq prédicteurs expliquent cette variance et tous présentent des coefficients β positifs et jouent donc le rôle de barrière pour le flux génique de l'alyte accoucheur. Les prédicteurs naturels (IBD, altitude et milieux forestiers) ont la plus grande contribution (leurs contributions uniques représentent 67% de la variance expliquée). Le milieu forestier a la plus grande contribution unique ($U = 0,018$) et représente donc la principale barrière pour cette espèce à l'échelle de notre site d'étude. Les 33% de variance expliquée restants sont expliqués à parts égales par le réseau routier secondaire et la D6089

Deuxième partie : Analyse empirique des effets des ILT et leurs emprises

(respectivement $U = 0,009$ et $U = 0,008$), soulignant le rôle de barrière de ces ILT pour l'alyte accoucheur.

À partir des distances HGD1, la régression linéaire multiple explique 10,76% de la variance (Tableau 8). Ce modèle conserve 4 prédicteurs dont les coefficients β sont tous positifs et jouent donc le rôle de barrières. Les zones de cultures ont la plus forte contribution ($U = 0,032$) suivies par le réseau routier secondaire ($U = 0,024$). La voie ferrée présente aussi un effet barrière au regard de la distance HGD1 avec une contribution $U = 0,011$. Dans ce modèle, la forêt présente un effet de barrière dont la contribution unique est de 0,01.

Au second niveau hiérarchique, la part de variance expliquée dans HGD2 est augmentée pour atteindre 20%. Le modèle final retient 5 prédicteurs. Le milieu forestier, le réseau routier secondaire et la D6089 constituent des barrières pour l'alyte accoucheur ($\beta > 0$) alors que les milieux urbains et l'A89 ont tendance à favoriser le flux de gènes de cette espèce ($\beta < 0$). Le milieu urbanisé explique le plus de variance ($U = 0,047$) et l'A89 le moins ($U = 0,014$). Les milieux forestiers, le réseau routier secondaire et la D6089 contribuent à l'explication de la variance de HGD2 dans des proportions similaires (respectivement $U = 0,031$, $U = 0,033$ et $U = 0,037$).

Lorsque les résultats des 3 analyses sont combinés, il apparaît que le flux de gènes chez l'alyte accoucheur sur notre zone d'étude est expliqué principalement par la présence des ILT (47% de la variabilité expliquée). Les éléments naturels et anthropiques du paysage expliquent chacun 26% de la variance expliquée (Figure 19). Avec 90% de la contribution des ILT dus à l'effet barrière du réseau routier secondaire et de la D6089 (pour 82%) ainsi que de la voie ferrée (8%), ce sont ces effets barrières qui contribuent le plus à l'explication de la structure génétique de cette population (Figure 20).

Tableau 8: Tableau de synthèse de l'ensemble des effets des prédicteurs sur les distances génétiques des quatre espèces du projet CIRFE

Pour rappel : [ED] distance euclidienne [HGD1 ou HGD2] distance génétique hiérarchique basée sur l'ascendance niveau 1 et niveau 2 [GD (bc)] pourcentage de dissimilarité de Bray-Curtis, [GD(Fst)] métrique génétique Fst.

DV	Species	Multiple R ²	Distance	Predictor	r	B	CI-inf	CI-sup	U	C	T	% of R ²
GD(bc)	<i>A. obstetricans</i>	11.82%	3000 m	ED	0.283	0.126	0.066	0.198	0.009	0.071	0.080	7.9
				ALTI	0.212	0.098	0.052	0.140	0.008	0.037	0.045	6.5
				Forest	0.190	0.145	0.091	0.191	0.018	0.018	0.036	15.3
				Roads	0.214	0.113	0.062	0.153	0.009	0.037	0.046	7.8
				D6089	0.110	0.091	0.043	0.142	0.008	0.004	0.012	6.6
HGD1	<i>A. obstetricans</i>	10.76%	2400 m	Forest	0.151	0.100	0.037	0.172	0.010	0.013	0.023	8.8
				Crops	0.225	0.185	0.099	0.254	0.032	0.018	0.051	30.1
				Roads	0.221	0.159	0.100	0.203	0.024	0.025	0.049	21.9
				Railway	0.145	0.108	0.048	0.178	0.011	0.010	0.021	10.3
				Urban	0.240	0.188	0.134	0.240	0.031	0.026	0.058	15.7
HGD2	<i>A. obstetricans</i>	19.92%	2500 m	Urban	-0.207	-0.241	-0.276	-0.203	0.047	-0.004	0.043	23.3
				Roads	0.196	0.184	0.134	0.238	0.033	0.006	0.039	16.3
				D6089	0.196	0.196	0.145	0.250	0.037	0.001	0.039	24.3
				Motorway	-0.124	-0.120	-0.159	-0.076	0.014	0.002	0.016	7.0
				Roads	-0.109	-0.125	-0.193	-0.062	0.015	-0.003	0.012	35.6
GD(bc)	<i>N. helvetica</i>	4.15%	2800 m	Motorway	0.125	0.148	0.078	0.221	0.021	-0.005	0.016	50.9
				Railway	-0.106	-0.088	-0.155	-0.022	0.008	0.004	0.011	18.5
				ED	0.209	0.264	0.001	0.490	0.066	-0.023	0.044	33.3
GD(Fst)	<i>M. jurtina</i>	19.91%	5500 m	Forest	0.306	0.315	0.077	0.519	0.089	0.004	0.093	44.8
				Power line	-0.266	-0.180	-0.388	0.046	0.030	0.040	0.071	15.3
				ALTI	0.103	0.121	-0.023	0.251	0.015	-0.004	0.011	5.6
GD(Fst)	<i>A. parallelepipedus</i>	25.87%	6500 m	Meadow	0.494	0.498	0.372	0.610	0.248	-0.004	0.244	95.9
				Roads	0.337	0.262	0.170	0.350	0.063	0.051	0.114	36.4
				D6089	0.331	0.254	0.159	0.338	0.059	0.051	0.110	34.1
HGD1	<i>A. parallelepipedus</i>	17.22%	18500 m	ALTI	0.230	0.223	0.056	0.397	0.049	0.004	0.053	18.4
				D6089	0.393	0.350	0.184	0.500	0.114	0.040	0.154	42.7
				Motorway	-0.163	-0.114	-0.273	0.041	0.012	0.015	0.027	4.5
				Gas pipeline	0.268	0.225	0.070	0.368	0.049	0.022	0.071	18.4
				HGD2	<i>A. parallelepipedus</i>	26.76%	4500 m					

II. LA COULEUVRE À COLLIER

La régression linéaire multiple réalisée pour la couleuvre à collier (bc) n'explique qu'une petite part de la variance (4,15%) (Tableau 8 **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Pour cette espèce c'est l'A89 qui a la plus grande contribution ($U = 0,021$) en tant que barrière ($\beta > 0$) alors que le réseau routier secondaire ($U = 0,015$) et la voie ferrée ont tous deux tendances à favoriser la dispersion de l'espèce ($\beta < 0$).

La totalité de la variance expliquée pour cette espèce est due à la contribution d'ILT avec des effets contrastés suivant le type d'ILT. L'A89 contribue pour 50% à l'explication de la variabilité enregistrée sur bc en exerçant un effet de barrière alors que le réseau secondaire et la voie ferrée contribuent respectivement à 34% et 17% de cette variance en facilitant la dispersion de la couleuvre (Figure 20).

III. LE MYRTIL

La régression linéaire multiple réalisée sur les Fst du myrtil permet d'en expliquer 20% de la variance (Tableau 8). Seuls l'IBD, les milieux forestiers et les lignes électriques sont conservés dans le modèle final. L'intervalle de confiance de l'effet des lignes électriques comprend 0 attestant la non-significativité de ce prédicteur à l'explication de la variance des Fst enregistrées chez le myrtil. Ainsi, seuls des prédicteurs naturels (IBD : $U = 0,066$ et milieux forestiers : $U = 0,089$) expliquent la variance des distances génétiques du myrtil sur notre zone d'étude.

IV. LA FÉRONIE NOIRE

L'analyse de la variance des distances basées sur la Fst de la féronie noire permet d'en expliquer 26% (Tableau 8). Seuls 2 prédicteurs permettent cette explication : l'altitude et les milieux prairiaux. Toutefois, l'altitude n'est pas significative (intervalle de confiance incluant 0). Ainsi, la variance expliquée par ce modèle est entièrement due aux milieux prairiaux qui jouent un rôle de barrière ($U = 0,248$, $\beta > 0$).

Lorsque la variance est analysée sur HGD1, c'est 17% de cette variance qui est expliquée par la régression linéaire multiple. Le modèle ne conserve que 2 prédicteurs jouant le rôle de barrières ($\beta > 0$) : le réseau routier secondaire ($U = 0,063$) et la D6089 ($U = 0,059$).

Avec la distance génétique HGD2, la régression linéaire multiple permet d'expliquer 27% de la variance (Tableau 8). Quatre prédicteurs sont conservés dans ce modèle, mais l'effet de l'autoroute n'est pas significatif. Les 3 prédicteurs restants ont tous des paramètres $\beta > 0$ et jouent donc le rôle de barrière pour la féronie noire. La contribution principale est due à la D6089 ($U = 0,114$) suggérant un fort effet barrière de cette ILT. Le gazoduc et l'altitude constituent aussi des barrières avec des contributions uniques de 0,049

La synthèse de ces modèles linéaires montre que pour la féronie noire, 49% de la variance expliquée l'est par la présence d'ILT qui jouent toutes un rôle de barrière et que les 51% restant sont expliqués par des prédicteurs naturels (Figure 19).

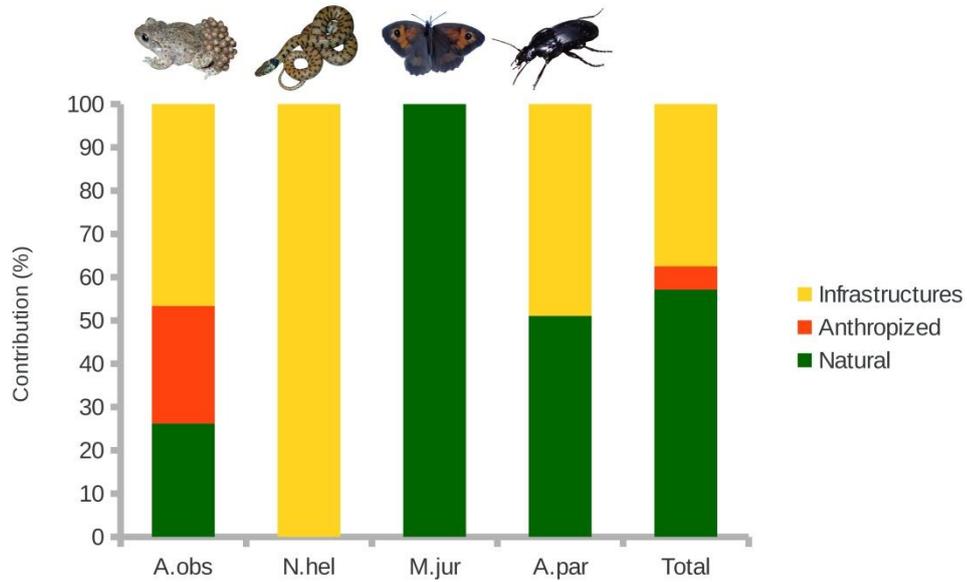


Figure 19: Contribution par catégorie des prédicteurs expliquant la structuration génétique entre individus ou populations des quatre espèces suivies

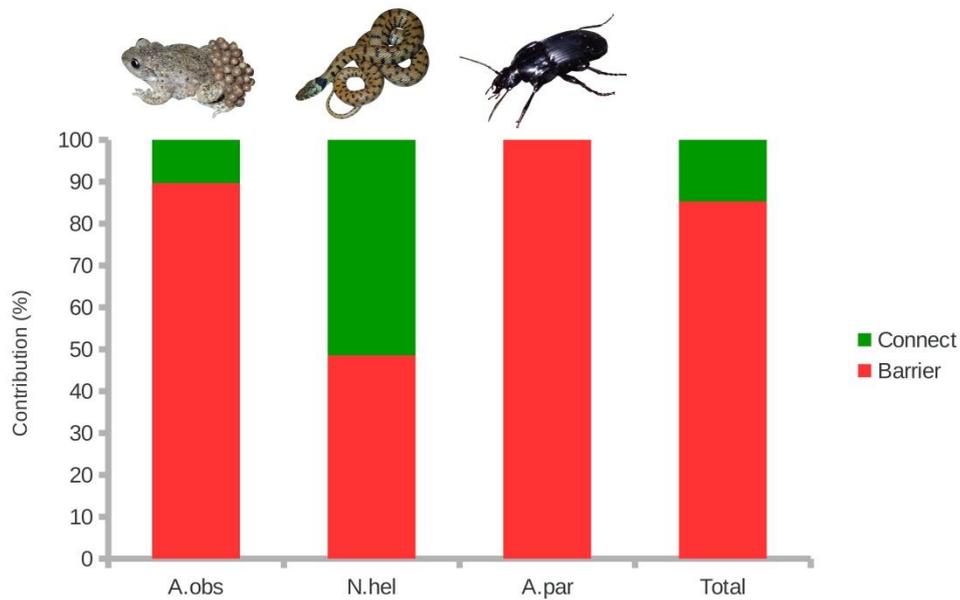


Figure 20: Contribution du cumul des ILT à la structuration génétique des populations des espèces suivies

4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

A. CONTRIBUTION DES ILT A LA STRUCTURE GÉNÉTIQUE DES ESPÈCES SUR LA ZONE D'ÉTUDE

Nos travaux ont montré que, de manière générale, les ILT sont des éléments paysagers ayant une contribution majeure à la structuration génétique des populations animales. Cette contribution est généralement favorable à l'augmentation de la consanguinité des populations *via* la réduction des flux de gènes entre populations. Toutefois, nous avons aussi pu montrer la complexité de la gestion des effets des ILT dans la mesure où suivant, ces effets sont variables selon l'espèce, l'infrastructure, le contexte paysager et socioculturel considérés. Ils sont parfois synergiques, parfois antagonistes, mais jamais convergents entre les espèces.

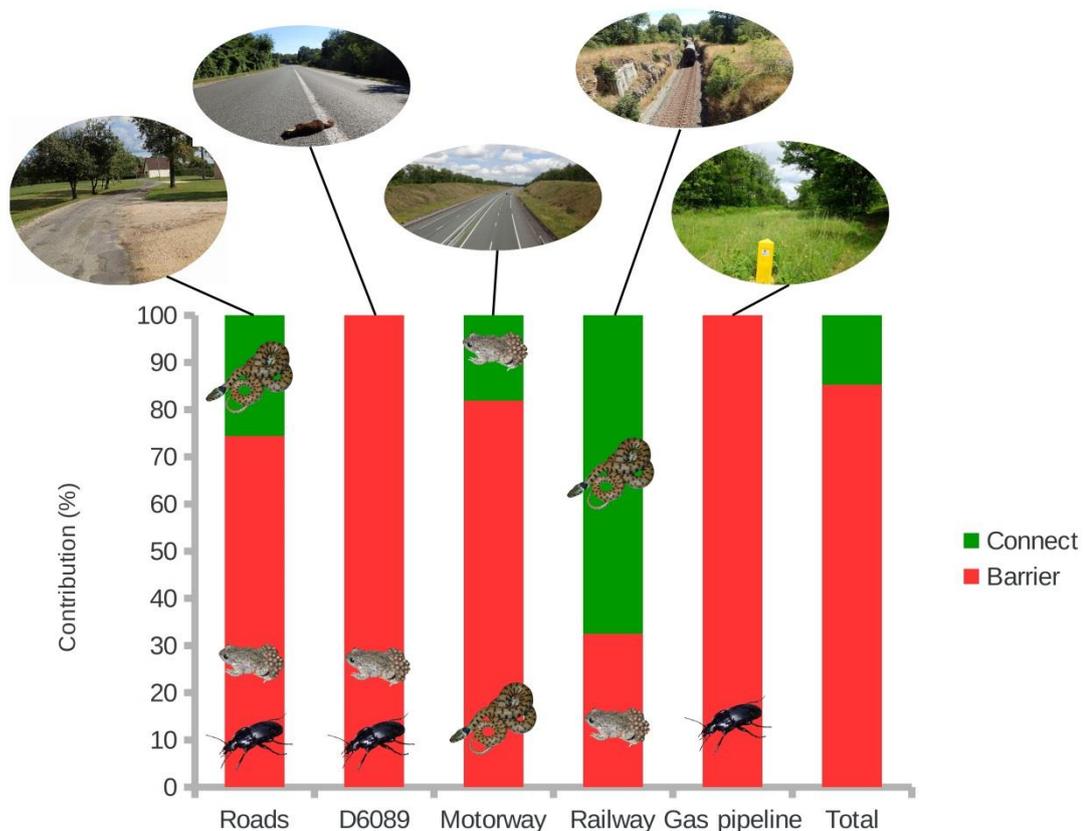


Figure 21: Contribution globale des ILT à la structuration génétique des populations suivies

I. RÉSEAU ROUTIER SECONDAIRE ET DE LA D6089

À l'exception du myrtil, toutes les populations suivies sont influencées par les 3500 km de réseau routier secondaire de la zone d'étude. Dans la plupart des cas, ce réseau joue le rôle de barrière (Figure 21) et constitue l'ILT la plus structurante.

Le réseau secondaire joue le rôle de barrière quelle que soit la distance génétique considérée chez l'alyte accoucheur ce qui corrobore les résultats obtenus par Garcia-Gonzalez et al (2012), en Espagne qui avait déjà montré à l'aide d'outils moléculaires, que l'ensemble du réseau routier, y compris les petites routes secondaires, constituait un obstacle au flux génique de cette espèce. Chez les amphibiens, les routes sont suspectées de générer des barrières au déplacement des

individus principalement en raison des risques d'écrasement (Forman and Alexander 1998, Hels and Buchwald 2001, Beebee 2013). Les amphibiens sont particulièrement vulnérables au risque d'écrasement pendant la période de migration saisonnière entre les sites de refuges hivernaux et les sites aquatiques de reproduction. Ce risque est renforcé par leurs capacités motrices limitées (Trochet et al. 2014). Ces travaux montrent une fois de plus la sensibilité de ce groupe taxonomique à la présence d'un réseau routier secondaire dense et plaident pour la mise en place d'aménagements adaptés lors des travaux de requalification de ce réseau (Beebee 2013).

Les routes sont connues pour être responsables de la mort de nombreux reptiles et de nombreux serpents en particulier (Rosen and Lowe 1994). En effet, les serpents affectionnent la surface des routes qui leur offre un excellent substrat de thermorégulation, mais augmente le risque d'écrasement (Rosen and Lowe 1994) pouvant mener à une réduction du flux génique (Clark et al. 2010). Dans le projet CIRFE, nous avons pu mettre en évidence que la couleuvre à collier bénéficie du réseau routier secondaire. Cet effet du réseau secondaire peut s'expliquer par l'écologie particulière des serpents du genre *Natrix* qui sont des serpents de milieux humides se nourrissant d'amphibiens et/ou de poissons (Grimm et al. 2014). Le réseau de fossés longeant les routes est susceptible de constituer des habitats favorables riches en proies pour ces espèces et formant ainsi des continuités d'habitats très favorables (Matos et al. 2012) et favorables au flux de gènes d'amphibiens (Johansson et al. 2005). Il semble donc que sur notre zone d'étude, le gain apporté par le réseau de fossés et de milieux humides favorables aux couleuvres à collier soit supérieur aux pertes engendrées par les écrasements en thermorégulation résultant en un bilan favorable pour le flux de gènes de l'espèce.

La féronie noire est une espèce particulièrement inféodée aux milieux forestiers pour laquelle chemins, routes, champs... constituent des milieux défavorables qu'elle évite (Burel 1991, Charrier et al. 1997, Petit and Burel 1998a, b, Martin et al. 2001, Pichancourt et al. 2006). Dans le projet CIRFE, nous avons pu confirmer les travaux de Keller et al. (2004) qui a pu montrer que les routes constituaient des barrières pour le flux de gène de cette espèce et des carabes en général (Keller and Largiader 2003). Comme pour les milieux ouverts (Petit and Burel 1998b), la féronie noire semble adopter un comportement d'évitement des routes (Holderegger and Di Giulio 2010) qui, reporté sur l'ensemble de la longueur du réseau routier, peut constituer une barrière au flux de gènes de l'espèce très importante.

II. AUTOROUTE A89

L'autoroute A89 n'a été mise en service que récemment (2004). À ce titre, il est attendu que ses effets sur les populations animales soient encore difficiles à détecter à l'aide d'outils moléculaires et cette difficulté devrait être d'autant plus grande que l'espérance de vie de l'espèce étudiée est longue (Cushman and Landguth 2010, Epps and Keyghobadi 2015). Toutefois Yu et al. (2017) ont pu détecter l'effet d'ILT âgée seulement de 10 ans. Ici, nous avons pu détecter des effets significatifs de cette infrastructure sur les populations d'alytes accoucheurs (espérance de vie 3-4 ans (Trochet et al. 2014)) et de couleuvres à collier (espérance de vie d'une dizaine d'années (Grimm et al. 2014)). Bien que présentant un effet non significatif, l'autoroute a aussi fait partie des prédicteurs explicatifs de la structuration génétique de la population de féronie noire dont l'espérance de vie est comprise entre 2 et 3 ans (Loreau and Nolf 1993). La détection de ces effets malgré la « jeunesse » de cette autoroute, laisse penser que ces effets sont particulièrement structurants ce qui mène à une intégration très rapide du signal dans la structure génétique des populations étudiées.

En général, les autoroutes constituent des barrières pour les amphibiens (Van Buskirk 2012). Mais dans certaines conditions, elles peuvent aussi constituer des milieux favorables à ces espèces. En effet, les emprises autoroutières peuvent présenter des habitats qui leur sont favorables. Les bassins de rétention en particulier peuvent constituer des sites de reproduction

très favorables aux amphibiens (Veenbaas and Brandjes 1999) et favoriser leurs déplacements (Prunier et al. 2014). Dans notre cas de figure, l'A89 occupe une position particulière par rapport au relief de la zone d'étude. Cette position particulière en limite de cause implique qu'il existe de très nombreux déblais et remblais particulièrement affectés par les alytes accoucheurs. De plus, la présence régulière de bassins de rétention leur offre des sites de reproduction favorables et relativement protégés (pas de risque d'empoisonnement du point d'eau). Enfin, l'autoroute traverse les massifs forestiers de la zone et génère ainsi avec ses dépendances, un corridor pour l'alyte accoucheur à travers le milieu forestier qui lui est défavorable. C'est donc la conjonction entre l'écologie particulière de l'alyte accoucheur et la structure elle aussi particulièrement favorable pour l'espèce dans le contexte paysager de l'étude qui explique l'effet corridor généré par l'A89 sur l'alyte accoucheur.

La dispersion de la couleuvre à collier est réduite par la présence de l'autoroute. Sur la zone d'étude, la chaussée semble difficilement accessible pour cette espèce (grillage à maille fine, grandes dépendances présentant des pentes fortes et sèches,...) et l'autoroute bénéficie de nombreux ouvrages de rétablissements hydrauliques. On pourrait donc s'attendre à ce que les couleuvres puissent la traverser. Toutefois, comme Clark et al. (2010), les résultats de nos travaux montrent que l'autoroute constitue une barrière importante pour cette espèce. L'une des hypothèses permettant d'expliquer cet effet barrière réside dans le comportement de thermorégulation de l'espèce pour lequel des passages d'au moins 50 m dépourvus d'abris et de lumière ne sont que très peu empruntés (Rodriguez et al. 1996, Woltz et al. 2008) voir évités (Baxter-Gilbert et al. 2015a).

III. VOIE FERRÉE

À l'échelle de notre zone d'étude, la voie ferrée n'affecte que de manière limitée la structure génétique des populations suivies et seuls l'alyte accoucheur et la couleuvre à collier sont concernés. Ce résultat corrobore les résultats du programme ITTECOP TRANSFER qui ne trouvait pas d'effet barrière de la voie ferrée sur le myrtil, la féronie noire et la salamandre tachetée.

Les voies ferrées sont généralement particulièrement fragmentantes pour les amphibiens (Reh et al. 1990, Bartoszek and Greenwald 2009) probablement en raison du fort risque d'écrasement qu'elles représentent (Borda-de-Agua et al. 2017) pouvant aller jusqu'à 47% des collisions enregistrées (Heske 2015). Étant donné le faible trafic de la ligne étudiée (~10 trains.j⁻¹), il semble peu probable que le risque de collision seul soit la raison de l'effet barrière que nous avons détecté. Budzik et Budzik (2014) ont montré qu'en raison de leurs capacités locomotrices terrestres limitées, les amphibiens peuvent rencontrer d'importantes difficultés à traverser les voies. La combinaison de ces deux facteurs semble être la raison de l'effet barrière de notre voie ferrée malgré son faible trafic.

La ligne Brive-la-Gaillarde Périgueux favorise le flux de gènes de la couleuvre à collier. Les reptiles constituent le groupe taxonomique le moins impacté par les risques de collisions avec les trains (Borda-de-Agua et al. 2017). De plus, la structure de la voie ainsi que les emprises constituent des habitats prisés des reptiles (Graitson 2006, Stoll 2013). Ainsi même les voies avec un trafic important présentent une grande diversité de reptiles et peuvent constituer des corridors pour ces espèces (Graitson 2006) permettant d'expliquer l'effet favorable de la voie ferrée sur le flux de gènes de la couleuvre à collier.

IV. GAZODUC ET LIGNE ÉLECTRIQUE

Le gazoduc et les lignes électriques sont les ILT les moins structurantes de la génétique des populations suivies. Nous n'avons détecté d'effet que pour le gazoduc qui se comporte comme une

barrière au flux de gène de la féronie noire uniquement. La féronie noire est une espèce très inféodée au milieu forestier. Ainsi les tranchées que constituent les gazoducs et les lignes électriques sont susceptibles de constituer des barrières à leurs déplacements (Petit and Burel 1998a). Toutefois, sur la zone d'étude, la gestion de ces tranchées est différente entre les gazoducs et les lignes électriques. Dans le cas du gazoduc, le couvert végétal est généralement de la prairie (Figure 22 gauche), milieu évité par la féronie noire (Petit and Burel 1998a). Dans le cas des lignes électriques, la gestion est généralement faite par gyro-broyage avec des fréquences plus faibles. Ainsi, le couvert végétal est plus proche du couvert forestier ou de celui de friches (Figure 22 droite) et ne semble de ce fait, pas constituer un obstacle pour la féronie noire sur la zone d'étude.



Figure 22: Couvert végétal d'une tranchée de gazoduc (à gauche) et d'une tranchée de ligne électrique (à droite)

En conclusion, les résultats de CIRFE confirment la nécessité d'une approche multispécifique. En effet, ces travaux mettent en exergue l'importance de travailler sur des espèces à l'écologie très diversifiée afin de saisir au mieux la diversité des effets des ILT et d'en limiter les impacts dans un souci de *No Net Loss* concernant la biodiversité. À la lumière des travaux réalisés dans CIRFE, un guide d'aide à la décision sur le choix des espèces est proposé dans le livrable I.

B. APPORT DE LA MÉTHODE DANS LE CADRE DES ÉTUDES PORTANT SUR LES ILT

L'approche multispécifique et multi-ILT que nous avons utilisée dans CIRFE est novatrice. Les résultats obtenus valident l'intérêt d'exploiter cette méthode basée sur les outils de génétique du paysage pour déterminer les effets barrières ou corridors des ILT et de leur cumul.

Premièrement, les indicateurs de distance génétique permettent d'appréhender les effets des ILT de manière quantitative et ce, sur une large échelle. Ils sont comparables dans le temps (de l'état initial au suivi d'efficacité de mesures de réduction ou d'accompagnement), ce qui permet un suivi du projet d'ILT standardisé et quantifié. Ces indicateurs répondent ainsi pleinement aux exigences de la séquence ERC en termes de détermination des effets barrières ou corridors des ILT.

Deuxièmement, l'outil moléculaire permet de détecter finement les effets des ILT individuels et leurs interactions (effets cumulés) dans un contexte paysager complexe. En effet, il serait vain de traiter une ILT hors de son contexte paysager sur une échelle de plusieurs kilomètres linéaires. Les analyses statistiques réussissent à identifier à la fois les effets de manière globale (figure 19) pour estimer l'effet du cumul d'ILT par rapport aux autres composantes du paysage et de manière individuelle pour déterminer la contribution de chaque ILT aux effets barrières ou corridors pour les espèces (figure 21).

Troisièmement, outre le fait que cette méthode serve aux diagnostics écologiques pour des espèces à enjeux, l'approche multispécifique qui a consisté à combiner les résultats de plusieurs espèces répond concrètement aux exigences de diagnostic « Trame Verte et Bleue » ou de continuités écologiques portant sur la biodiversité ordinaire. Les résultats de CIRFE nous

enseignent que le choix des espèces « parapluies » est un point de vigilance dans la mise en œuvre de cette approche.

Enfin, il apparaît possible d'exploiter cette méthode de diagnostic des effets barrière ou corridors en situation de cumul de manière opérationnelle. En effet, l'approche individu centré limite le coût de mise en œuvre de cette méthode par rapport aux approches classiques population centrée. Dans notre cas, l'approche individu centré a permis d'analyser une zone de 315 km² en situation de cumul d'ILT pour une centaine d'individus génotypés. Sous conditions d'existence des marqueurs génétiques, il peut devenir envisageable d'exploiter ce type de méthode dans le cadre de diagnostics écologiques et du suivi d'efficacité de mesures R et C.

II. DYNAMIQUE D'UNE MÉTAPOPULATION DE CRAPAUDS ACCOUCHEURS AFFECTÉE PAR LA DENSITÉ DU RÉSEAU ROUTIER

Les travaux présentés dans cette partie ont été menés sur des données de CMR et de génétique du paysage afin de croiser leurs résultats et identifier si la structure du paysage affecte les traits d'histoire de vie de l'alyte accoucheur et si ce lien est supporté par une structuration génétique spécifique. En d'autres termes, dans cette section nous essayons d'établir si la fragmentation du paysage par le réseau routier affecte la survie de cette espèce et si cette affectation de la survie est associée à une augmentation de la consanguinité.

1. ÉCHANTILLONNAGE DE CMR ET GÉNÉTIQUE DU PAYSAGE

A. CAPTURE-MARQUAGE-RECAPTURE D'ALYTES ACCOUCHEUR

Trois populations d'alytes accoucheur (sites nommés « 107 », « 114 » et « 37 bis ») ont été suivies en CMR (voir partie I II.2.c) en utilisant un protocole dit de *Robust design* (Pollock 1982). Ce protocole consiste à décomposer les sessions de capture en sessions primaires entre lesquelles les populations sont considérées ouvertes (recrutement, mortalité, flux d'individus non négligeables) et diviser ces sessions primaires en sessions secondaires pendant lesquelles, la population est supposée close (pas d'interactions de la population avec l'extérieur). Le schéma de capture mis en œuvre pour l'alyte accoucheur est un schéma dans lequel, les sessions de captures primaires sont réalisées 3 fois par an (avril, juin et août) pendant les 3 années du projet (2015, 2016, 2017) et où chacune de ces sessions est formée de 3 nuits de capture consécutives durant lesquelles l'ensemble des sites sont prospectés. Les individus capturés sont mesurés et pesés. De plus, pour les mâles portant des œufs, le nombre d'œufs a été dénombré.

B. GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS

Les données des 9 populations sont des sous-échantillons des données de génétique du paysage présentées dans la section précédente.

2. ANALYSE DES DONNÉES

Les histoires de capture de chaque individu ont été construites en caractérisant les rencontres par des 1 et les absences par des 0. Ces histoires de capture ont été analysées avec un modèle de

séniorité de Pradel (Pradel 1996) qui permet d'estimer à l'échelle de la population, la survie, la capturabilité, le recrutement et la taille de la population. Un premier modèle simple a été mis en œuvre pour estimer l'ensemble de ces paramètres. Les tailles de population ainsi estimées seront d'ailleurs comparées aux tailles de population estimées par modélisation (voir partie 3 V.1.c). Une nouvelle série de modèles comprenant les co-variables individuelles, IMC (indice de condition corporelle défini comme les résidus de la régression de la taille (SVL) par la masse (BM) log transformés) et le niveau d'hétérozygotie sur la survie, la taille de population, la séniorité et la capturabilité sont en cours d'analyse. Ces modèles ont été implémentés dans MARK (White and Burnham 1999) à l'aide du package RMark (Laake 2013). La sélection de modèles a été effectuée sur critère d'AICc (Burnham and Anderson 2002). Tous les modèles dont $\Delta AICc < 2$ par rapport au meilleur modèle ont été conservés en vue de mettre en œuvre une procédure de moyennement de modèles pondérés par leurs poids d'AICc (White et al. 2001). La qualité de l'adéquation modèle de CMR aux données (GOF : *Goodness Of Fit*) a été contrôlée en réalisant une analyse préliminaire des sessions secondaires avec des modèles de Cormack-Joly-Seber (CJS) pour lequel il existe une procédure adaptée et implémentée dans le programme RELEASE (Burnham et al. 1987). La GOF a donc été testée avec les tests 2 et 3 de RELEASE et un test global mis en œuvre avec U-CARE (Choquet et al. 2009). Les résultats sont présentés sous la forme moyenne \pm erreur standard.

GENEPOP (Rousset 2008) a été utilisé pour estimer les tailles de populations efficaces, l'hétérozygotie observée (H_o), l'hétérozygotie attendue (H_e), et le coefficient de consanguinité (Fis) à partir des données génétiques. La richesse allélique (RA) et la richesse allélique privée (PA) ont été estimées avec ADZE 1.0 (Szpiech et al. 2008) et STRUCTURE (Pritchard et al. 2000) pour déterminer la structure génétique de la population (approche population centrée) avec le protocole présenté section 2.I.2 de l'Analyse empirique des ILT.

3. PRINCIPAUX RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES

L'ensemble des tests de la GOF sur les modèles de CSJ ne présentent pas de déviations significatives (toutes $p > 0,94$).

La population la plus importante en 2015 était la 37 bis (160 ± 15 individus), mais cette population a vu sa taille décroître drastiquement entre 2015 et 2017 (67 ± 7 individus en 2016 puis 29 ± 4 en 2017). La population 107, a aussi vu sa population décliner légèrement entre 2015 et 2017 en passant de 64 ± 9 à 34 ± 4 individus. La population 118 a vu sa taille rester relativement constante oscillant entre 110 ± 13 et 128 ± 11 individus (Figure 23).

Les survies estimées sont différentes d'un site à l'autre et constantes au fil du temps. Elles sont ainsi estimées entre $0,28 \pm 0,04$ sur le site 37 bis, de $0,36 \pm 0,06$ sur le site 107 (Figure 23).

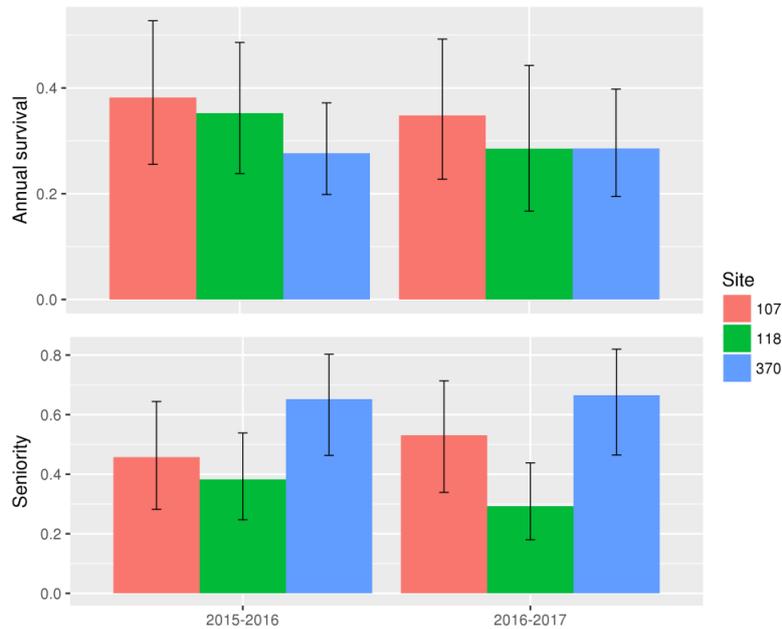


Figure 23: Évolution des tailles de populations d'alytes accoucheurs et de leurs survies sur les sites 107, 118 et 37 bis (370)

Les tailles de pontes portées par les mâles sont hétérogènes et varient de 19 à 130 œufs avec une moyenne $51,4 \pm 2,8$ œufs. L'année 2016 se distingue par des tailles de pontes significativement plus importantes que les années 2015 et 2017 (Test de Student, tous $p < 0,001$).

Les résultats de génétique du paysage population centrée montrent 3 clusters génétiques différenciés (Figure 24). Les résultats sont comparables à ceux de la partie 2.1.3 de l'analyse empirique des effets des ILT. Dans cette analyse, la population 37 bis semble complètement isolée du reste de la métapopulation, ce qui pourrait expliquer le patron de réduction de taille observé.

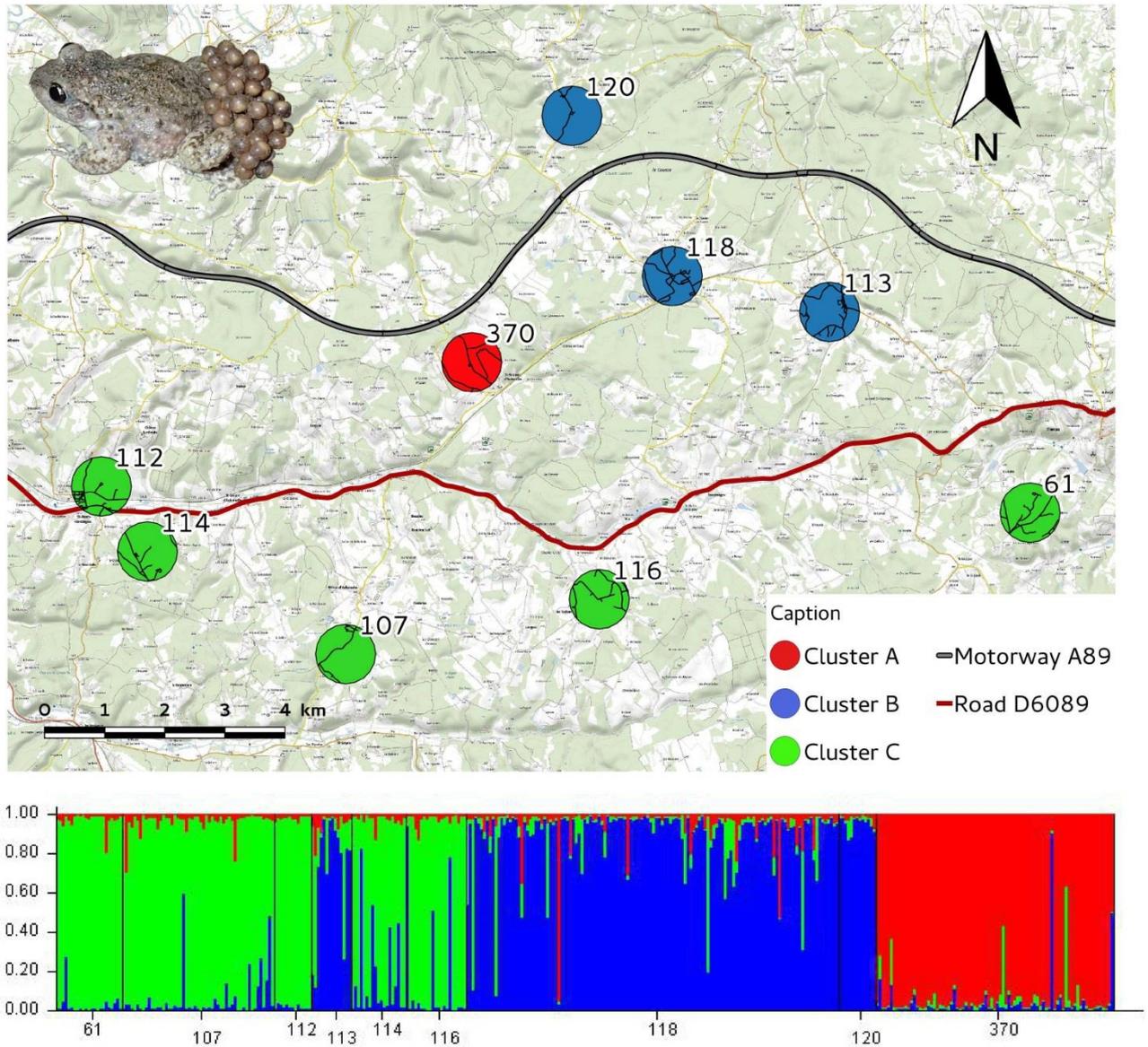


Figure 24: Représentation des populations avec le réseau routier compris dans leur voisinage (500 m). Chaque couleur correspond à un cluster génétique différencié et l'ensemble des assignements des individus analysés pour chaque population est représenté sur la bande de la partie basse de la figure.

III. CONCEPTION D'UNE MÉTHODE D'ÉVALUATION DU COMPORTEMENT DE FRANCHISSEMENT DES INFRASTRUCTURES LINÉAIRES DE TRANSPORT

D'après l'article de Remon J., Chevallier E., Prunier J.G., Baguette M., et Moulherat S. (2018)
Estimating the permeability of linear infrastructures using recapture data, **Landscape ecology**
(vol.33 issue 10)

1. DESCRIPTION DE LA MÉTHODE POUR L'ÉTUDE D'UNE ILT

Pépino et al. (2012) ont développé une méthode s'appuyant sur des suivis de CMR pour estimer la perméabilité des ouvrages de rétablissement hydraulique autoroutiers adaptée aux poissons. Toutefois, cette méthode, basée sur les kernels de dispersion, n'est actuellement développée que pour les systèmes de cours d'eau généralement considérés unidimensionnels (Pépino et al. 2012, Pépino et al. 2016). Les cours d'eau n'abritent qu'une partie de la biodiversité et de telles méthodes sont encore manquantes pour traiter les espèces terrestres.

L'objectif de CIRFE a été d'étendre au milieu terrestre la méthode d'estimation des effets barrières proposée par Pépino et al. (2012) en cours d'eau. Nous avons donc développé une méthode générale simple qui permet d'évaluer empiriquement l'effet barrière d'une structure linéaire dans un paysage.

PREMIÈRE ÉTAPE : SUIVI D'ÉVÉNEMENTS DE TRAVERSEE DE L'ILT PAR CMR

La première étape de la méthode consiste à réaliser un suivi CMR de l'espèce cible afin de collecter des informations de traversée de ILT étudiée. Idéalement, l'ILT est au centre de la zone d'étude et les individus suivis se situent de part et d'autre de l'ILT. Les sessions de capture doivent être suffisamment proches dans le temps pour obtenir un nombre important de distances de recapture. De plus, la zone d'étude doit être assez large pour détecter les événements de dispersion longue distance. Durant le suivi, les deux côtés de l'infrastructure doivent être équitablement suivis et les individus identifiés comme ayant traversé ou non l'ILT à chaque recapture.

DEUXIÈME ÉTAPE : AJUSTER LE KERNEL DE DISPERSION

La seconde étape permet d'évaluer la distribution des distances de déplacement (kernel de dispersion) de l'espèce étudiée. Le kernel de dispersion est un indicateur de dispersion calculé comme étant l'inverse de la proportion cumulée d'individus s'étant déplacés sur une distance donnée. Les kernels de dispersion sont obtenus en modélisant des fonctions mathématiques sur les données de terrain. Ils sont communément utilisés pour comparer les capacités de dispersion de différentes espèces (Stevens et al. 2010b). Dans notre méthode, le kernel de dispersion est utilisé comme proxy des capacités de dispersion des individus suivis. Ce kernel de dispersion peut être défini par CMR (idéalement sur un site sans ILT), mais peut aussi être extrait de la littérature.

TROISIÈME ÉTAPE : CALCULER DES PROBABILITÉS DE TRAVERSER L'ILT THÉORIQUES

Une fois les données de terrain collectées, la troisième étape consiste à déterminer le kernel de dispersion théorique de l'espèce suivie. Les kernels de dispersion sont généralement ajustés à partir d'une large gamme de distributions théoriques parmi lesquelles, les fonctions log-normal (Skarpaas et al. 2005), leptokurtique (Pépin et al. 2012), exponentielle négative et puissance inverse (Hill et al. 1996) sont les plus couramment utilisées. Une fois que la meilleure distribution est déterminée et ajustée sur les données, pour chaque individu recapturé, la probabilité théorique P_{cross} qu'un individu traverse l'ILT étudiée est calculée ainsi que la probabilité théorique P_{stay} qu'un individu reste du même côté de l'ILT entre deux captures. Les probabilités P_{cross} et P_{stay} sont calculées comme si l'ILT était parfaitement perméable pour l'espèce étudiée (modèle neutre)(Figure 25). Ces probabilités théoriques sont calculées à partir de la distance orthogonale entre le point de capture et l'ILT. Plus le point de capture initial est loin de l'ILT, moins l'individu a de chance de la traverser. La probabilité $P_{(d)}$ pour un individu capturé en un point C d'être recapturé à une distance d est intégrée à la géométrie du site d'étude (**Erreur ! Source du r envoi introuvable.**). À partir du point C et du kernel de dispersion, le site d'étude est divisé en différentes zones : A1 (surface du même côté de l'ILT), A2 (surface dans l'emprise de l'ILT) et A3 (surface de l'autre côté de l'ILT). L'individu peut être recapturé en A3 avec une probabilité P_{cross} ou en A1 avec une probabilité P_{stay} . A2 est l'emprise de l'ILT étudiée dans laquelle, l'individu a une probabilité P_{LTI} de se situer au moment de la recapture mais qui peut être inaccessible pendant le suivi CMR (voie ferrée, autoroute,...).

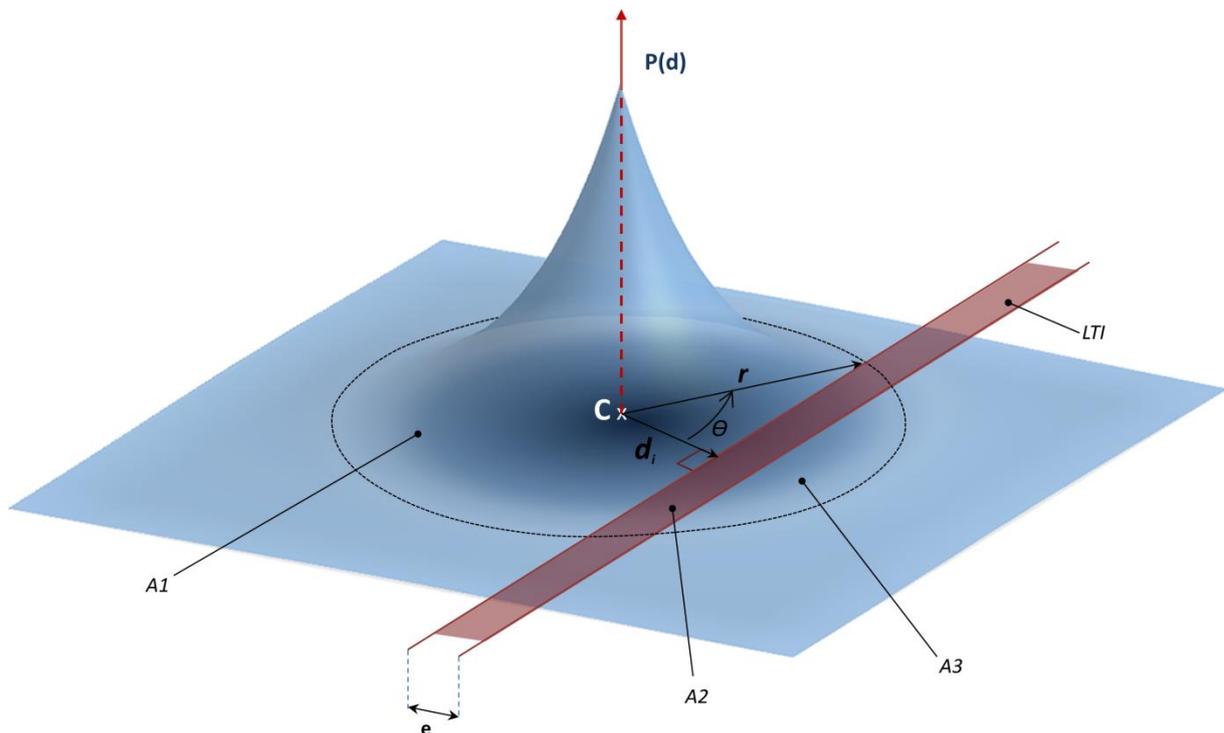


Figure 25: Représentation tridimensionnelle du schéma conceptuel de fonctionnement de la méthode d'estimation de l'effet barrière d'une structure paysagère linéaire ici une ILT. Les données empiriques sont utilisées pour définir le kernel de dispersion ($P_{(d)}$), représentant la probabilité d'observer un individu à une distance d connaissant son point de départ C. Pour un individu i , plus la distance orthogonale (d_i) entre C et l'ILT est grande et plus la largeur e de l'ILT est grande, moins l'individu a de chances de traverser l'ILT. La distance r et l'angle ϑ sont utilisés pour calculer les surfaces A1 et A3, permettant de

calculer les probabilités de traverser (P_{cross}) ou non (P_{stay}) l'ILT (d'après Remon et al. soumis).

QUATRIÈME ÉTAPE : CONFRONTER LES PROBABILITÉS DE TRAVERSER L'ILT THÉORIQUES ET OBSERVÉES

La dernière étape de la méthode cherche à déterminer si l'ILT présente un effet barrière pour l'espèce étudiée. Pour ce faire, P_{cross} est comparé aux données empiriques obtenues dans l'étape 1). Les probabilités de traverser (succès) et de rester (échec) correspondent à un événement de Bernoulli avec un nombre d'essais lié au nombre d'individus recapturés sur le site d'étude. Le ratio des succès sur le nombre d'individus recapturés est comparé à la moyenne attendue des probabilités théoriques de traverser (P_{cross}) à l'aide d'un test binomial exact. De plus, des Odds Ratios sont calculés pour prendre en compte les effets de taille d'échantillon et rendre les comparaisons possibles entre sites et espèces.

2. SIMULATION NUMÉRIQUE ET ÉVALUATION DE LA FIABILITÉ DE LA MÉTHODE

A. TEST DE LA FIABILITÉ DE LA MÉTHODE PAR SIMULATION

Pour tester la fiabilité de notre méthode, nous avons réalisé une étude par simulation numérique. Nous avons simulé un site d'étude de 1000 m x 650 m coupé en son milieu par une ILT dans lequel 1000 points de captures d'individus ont été placés aléatoirement. Les points situés sur l'ILT ont été retirés de la suite de la procédure. Chaque individu s'est alors vu aléatoirement attribuer une direction et une distance de déplacement. La distance de déplacement a été obtenue à partir d'un kernel de dispersion présentant la forme d'une fonction exponentielle négative (FEN) dont le paramètre $1/\alpha$ correspond à la distance moyenne de dispersion de l'espèce et en utilisant une méthode de transformation inverse d'échantillonnage (Devroye 1986). Nous avons utilisé la NEF car elle correspond à la forme de distribution des distances de déplacement d'un grand nombre d'espèces (Palomares et al. 2001, Byrne et al. 2014) et elle est largement utilisée pour les papillons (Hill et al. 1996, Fric and Konvicka 2007). La destination finale des individus a été enregistrée. Les individus sortant de la zone d'étude ont été retirés de la suite de l'analyse. Nous avons enregistré si l'individu avait traversé ou non l'ILT et appliqué notre méthode pour calculer les moyennes de probabilité de rester ou traverser l'ILT sur l'ensemble de individus restant dans l'analyse.

Ce schéma de simulation a été appliqué à trois scénarios de paysages présentant un gradient d'intensité de l'effet barrière de l'ILT : pas d'effet (modèle neutre), un effet faible et un effet fort. Le fort effet barrière a été simulé en appliquant un coût de traversée de l'ILT équivalent à deux fois la capacité moyenne de déplacement de l'espèce ($2/\alpha$). À titre d'exemple, pour un kernel de dispersion en FEN, présentant une distance moyenne de dispersion ($1/\alpha$) de 20 m, la distance finale d'un individu capable de faire 100 m et traversant l'ILT est réduite de 40 m. Ainsi, la distance parcourable tombe à 60 m, limitant potentiellement le nombre d'individus en mesure de traverser réellement l'ILT. L'effet de barrière faible a été défini comme générant un coût de $0,5/\alpha$ et le modèle neutre sans coût.

Pour chaque scénario, 5000 simulations ont été réalisées. Pour chaque simulation, nous avons régénéré aléatoirement les 1000 sites de captures initiales, la distance moyenne de dispersion ($1/\alpha$) ainsi que la largeur de l'ILT. Le paramètre α a été tiré aléatoirement dans une distribution uniforme allant de 0,002 (distance moyenne de dispersion de 500 m) à 0,1 (distance moyenne de dispersion de 10 m). La largeur de l'ILT a elle aussi été tirée aléatoirement dans une distribution

uniforme allant de 5 à 50 m. Ainsi, le ratio entre la largeur de l'infrastructure et la distance moyenne de dispersion est inférieur à 1,5.

Pour chaque simulation, nous avons comparé la probabilité moyenne attendue de traverser de l'ILT avec le nombre de traversées réellement enregistrées pour déterminer l'importance (effet de taille) et la fiabilité (intervalle de confiance à 95%) de l'effet barrière. Nous avons tout d'abord calculé l'importance de l'effet sous la forme d'un Odd-ratio log transformé (Borenstein et al. 2009) tel que :

$$\log OR = \ln \left(\frac{obs}{N - obs} \times \frac{N - pth \times N}{pth \times N} \right)$$

Où N est le nombre total d'individus capturés, obs le nombre d'évènements de traversée de l'ILT enregistré et pth la probabilité moyenne théorique de traverser de l'ILT. Nous avons dès lors approximé la variance de l'effet barrière telle que :

$$V = \frac{1}{obs} + \frac{1}{N - obs} + \frac{1}{pth \times N} + \frac{1}{N - pth \times N}$$

Et finalement l'intervalle de confiance est défini comme :

$$CI = \log OR \pm 1,96\sqrt{V}$$

B. RÉSULTATS DE SIMULATION

Pour les résultats obtenus lorsque l'ILT est considérée perméable, notre méthode n'a détecté aucun effet barrière (Figure 26). La méthode ne génère donc pas de « faux » effets barrières lorsqu'ils n'existent pas.

Les données simulées ont révélé que notre méthode est capable de détecter des effets de barrières lorsque les ratios (largeur de l'ILT / distance moyenne de dispersion) sont faibles. De petits ratios signifient que la largeur de l'ILT est réduite au regard des capacités de déplacement de l'espèce étudiée. À partir de l'intervalle de confiance à 95%, nous avons pu déterminer que lorsque l'ILT a un effet barrière qualifié de fort, notre méthode est en mesure de détecter cet effet jusqu'à un ratio de 0,7. Ceci signifie que pour une ILT de 50 m de large, l'effet barrière peut être identifié pour toute espèce dont la distance moyenne de dispersion est d'au moins 70 m.

Lorsque l'ILT a été considérée comme ne jouant qu'un rôle de barrière faible, les résultats sont similaires à ceux obtenus pour un effet barrière fort mais dans ce cas, l'effet ne peut être détecté que pour des ratios inférieurs à 0,27. C'est-à-dire que pour une barrière de 50 m de large, ce ratio nécessite que les espèces étudiées soient en mesure de se déplacer en moyenne de plus de 200 m pour pouvoir détecter un effet de l'ILT (Figure 26).

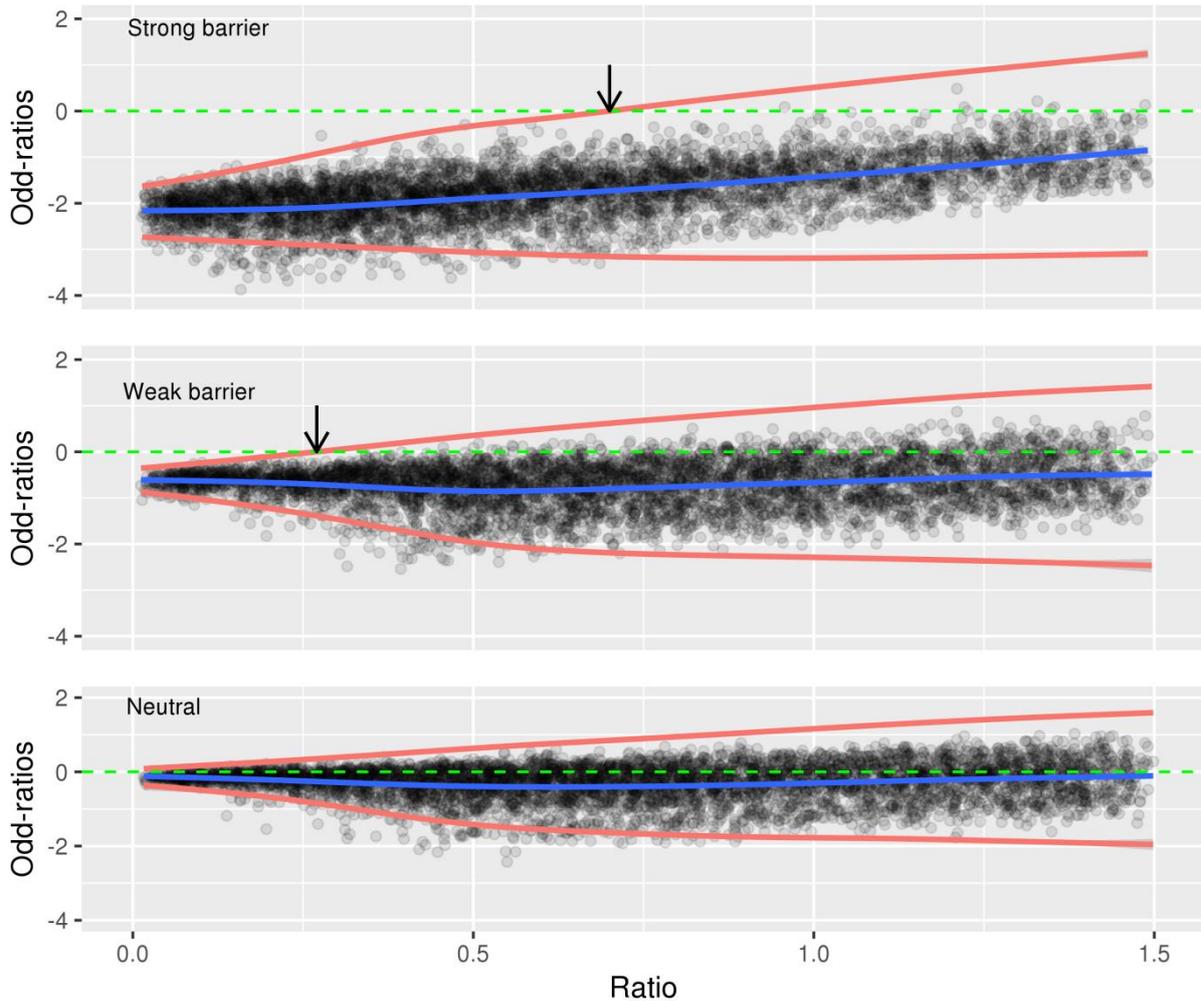


Figure 26: Résultats Odd-ratios (log transformés) en fonction des ratios de largeur d'ILT sur la distance moyenne de dispersion des 5000 simulations réalisées sur chacun des scénarios décrits d'effet barrière de l'ILT. La ligne bleue représente l'importance de l'effet barrière de l'ILT (Odd-ratio log transformé) et les lignes rouges la fiabilité de cet effet (intervalle de confiance à 95%). La méthode ne permet de détecter un effet barrière que pour les valeurs de ratio pour lesquelles la ligne pointillée verte est en dehors de l'intervalle de confiance à 95% (valeur indiquée par la flèche).

3. VALIDATION DE LA MÉTHODE SUR LES DONNÉES DU MYRTIL

A. OBTENTION DE DONNEES DE SUIVI CMR

Au sein de la zone d'étude, deux sous-sites ont été sélectionnés (Figure 27). Le site A (9,7 ha) est traversé par une ligne à haute tension (20,8 m d'emprise) et un gazoduc (13,2 m d'emprise). Le site B (11,9 ha) est quant à lui traversé par l'autoroute A89 (50,6 m d'emprise) et une voie ferrée à faible trafic (8,2 m d'emprise). Les formes des sites A et B ont été contraintes par la présence d'habitats défavorables (cultures intensives) alentours dans lesquels les myrtils ne peuvent être suivis (risque de détérioration des cultures). Les deux sites sont séparés entre eux de 6,7 km. Les sites ont été choisis pour l'homogénéité de leurs habitats ainsi que l'implantation des ILT qui dans chacun des cas, sont parallèles et assez proches l'une de l'autre. Sur ces sites, le ratio de largeur

des ILTs sur la distance moyenne de dispersion du myrtil, varie de 0,06 pour la voie ferrée à 0,4 pour l'autoroute ce qui nous assure d'être en mesure de détecter d'éventuels effets de barrières.

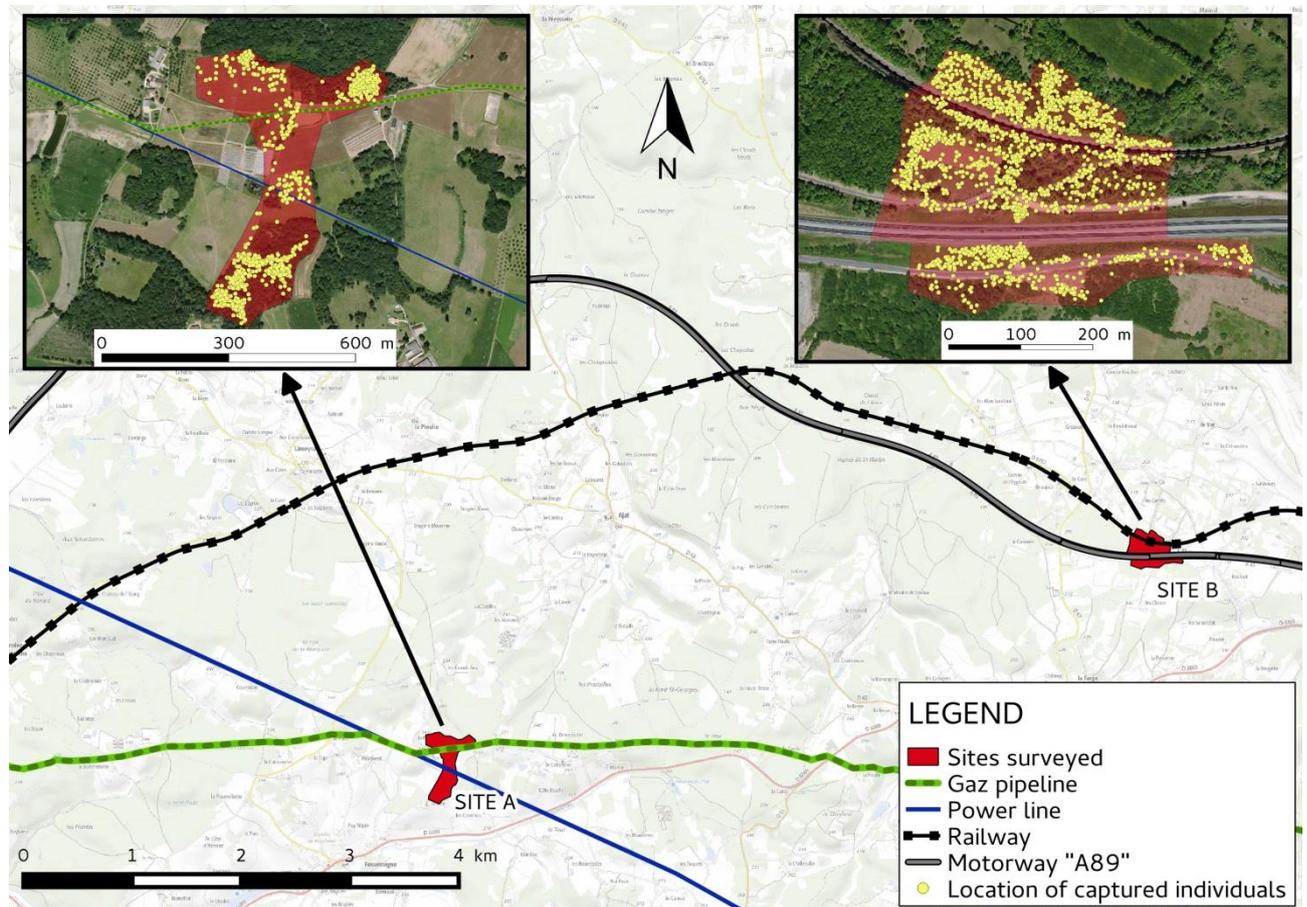


Figure 27: Sites d'études du myrtil par Capture-Marquage-Recapture

La mobilité des myrtils a été étudiée en réalisant un suivi CMR sur le site A pendant l'été 2015 et l'été 2016 pour le site B. Les captures ont été réalisées en arpentant aléatoirement les sites d'études entre 9h00 et 18h00 et en capturant le plus d'individus possibles. Les sessions de capture ont été réalisées en suivant un *robust design* (Pollock 1982). Ainsi les sites ont été suivis pendant 3 jours consécutifs (sessions secondaires) toutes les 2 semaines (sessions primaires). Au total, le site A a bénéficié de 12 jours de suivi et le B, 18.

Les papillons ont été capturés avec des filets à papillon, sexés et marqués individuellement avec un marqueur permanent fin sous l'aile arrière gauche. Leurs dates et heures de capture sont alors enregistrées ainsi que les coordonnées GPS (Garmin, Etrex20, USA) de leurs sites de capture (Figure 27). Pour chaque site, chaque côté des ILTs a été suivi avec la même pression d'observation.

B. ANALYSE DES DONNÉES DE SUIVI CMR

À partir des localisations de capture des individus, la distance parcourue entre deux captures d'un même individu ainsi que la distance euclidienne entre cette localisation et les ILTs du site ont été déterminées et les événements de traversée d'ILT identifiés. Lors de captures multiples du même individu dans une journée, seul, le premier point a été conservé pour analyse afin d'éviter d'enregistrer les comportements spécifiques de déplacement longue distance parfois consécutifs

à une capture (Turlure et al. 2011). Des éléments extérieurs à notre système expérimental, tel que le vent sont susceptibles d'affecter les choix de directions empruntées par les papillons pendant leurs déplacements (Stevens et al. 2010b). Nous avons donc réalisé sur chaque site des tests angulaires de Rayleigh qui ont montré que les choix de directions étaient aléatoires sur le site A (Test de Rayleigh = 0,054, $p = 0,74$) et préférentiellement selon un axe est-ouest sur le site B (Test de Rayleigh pour une direction donnée = 0,14, $p = 0,006$).

Sur chaque site, les données de capture ont permis de déterminer les kernels de dispersion du myrtil. Les fonctions exponentielle négative (FEN : $P_{(d)} = \beta e^{-\alpha d}$) et puissance inverse (FPI : $P_{(d)} = \alpha d^\beta$) qui sont les plus communes pour modéliser les kernels de dispersion chez les papillons (Pollock 1982) ont été testées (Hill et al. 1996). Les résultats ont montré que pour les deux sites, la FEN (site A, $R^2=0,91$ et site B, $R^2=0,98$) est plus performante que la FPI (site A, $R^2=0,84$ et site B, $R^2=0,69$). Les distances de déplacement moyennes enregistrées sont de 116 m sur le site A et 64 m sur le B. Il est probable que la présence des ILT sur les sites d'étude mène à une sous-estimation de cette distance sur le site B en particulier. En effet, la littérature scientifique sur cette espèce montre qu'elle est en mesure de se déplacer en moyenne entre 39 m et 428 m (Brakefield 1982, Munguira and Thomas 1992, Lörtscher et al. 1997, Merckx and Van Dyck 2002, Valtonen and Saarinen 2005, Grill et al. 2006, Öckinger and Smith 2007, Ouin et al. 2008). Sur l'ensemble des études, la distance moyenne de dispersion estimée pour le myrtil est de 127 m ce qui correspond à une valeur de $\alpha = 0,0079$. C'est cette valeur, extraite de la littérature que nous avons utilisée pour définir le kernel de dispersion du myrtil et calculer les probabilités de traversée des ILT (P_{cross}). Comme montré sur la figure 25, la probabilité P_{cross} de recapturer un individu en A3 (i-e capturé en C et ayant traversé l'ILT) correspond à calculer le volume sous la courbe $P_{(d)}$ et couvrant la surface A3. Ainsi,

$$P_{cross} = \gamma \int_{-\frac{\pi}{2}}^{\frac{\pi}{2}} \int_{d_i+e}^{\infty} P_{(d)} d^2 dr \cdot d\theta$$

où d_i la distance la plus courte entre le point de capture C et l'ILT étudiée, θ l'angle entre d_i et r ; où r est le rayon rejoignant l'ILT à la limite d'extension du kernel, et e la largeur de l'ILT. P_{cross} est une probabilité et donc bornée entre 0 et 1, alors que la FEN est définie sur \mathbb{R}^* . Le paramètre d'ajustement γ assure la projection de \mathbb{R}^* dans $[0,1]$. La valeur de γ a été déterminée en considérant le cas particulier où $d_i + e = 0$, où $P_{cross} = 0,5$, nous permettant de déduire que $\gamma = \frac{\alpha}{2\beta\pi}$.

En conséquence,

$$P_{cross} = \frac{1}{2\pi} \int_{-\frac{\pi}{2}}^{\frac{\pi}{2}} e^{-\alpha \frac{d_i+e}{\cos\theta}} d\theta$$

Dans le cas de figure dans lequel la surface A2 est inaccessible, la probabilité de traversée est corrigée (CP_{cross}) en prenant en compte la surface inaccessible à l'échantillonnage :

$$CP_{cross} = \frac{P_{cross}}{1 - P_{LTI}}$$

Pour ce faire, nous estimons la probabilité qu'un individu se situe dans la zone inaccessible (P_{LTI}) :

$$P_{LTI} = 1 - (P_{cross} + P_{stay})$$

où P_{stay} est la probabilité qu'un individu capturé en C soit recapturé en $A1$ (i-e sans avoir traversé l'ILT) et correspond donc au volume sous la courbe $P_{(d)}$ couvrant la surface $A1$ qui s'estime grâce à l'équation suivante :

$$P_{stay} = 1 - \gamma \int_{-\frac{\pi}{2}}^{\frac{\pi}{2}} \int_{d_i}^{\infty} P_{(d)} d^2 dr. d\theta$$

soit,

$$P_{stay} = 1 - \frac{1}{2\pi} \int_{-\frac{\pi}{2}}^{\frac{\pi}{2}} e^{-\alpha \frac{d_i}{\cos \theta}} d\theta$$

C. COMPARAISON ENTRE LES PROBABILITÉS ATTENDUES ET LES PROBABILITÉS OBSERVÉES

Pour chaque site et chaque ILT, les probabilités de traverser des ILT attendues sous l'hypothèse de neutralité de l'ILT (P_{cross}) ont été comparées aux données observées pendant les suivis.

Sur le site A, les déplacements des papillons ne sont pas affectés par les ILT. 8 papillons ont effectivement traversé le gazoduc là où 12 étaient attendus. Bien qu'inférieur à l'attendu, le nombre de traversées n'est pas significativement inférieur à l'attendu et le gazoduc ne constitue donc pas une barrière pour cette espèce (logOR = -0,96 [95% CI -1,41 ; 0,48], test binomial, $p = 0,28$). Concernant la ligne à haute tension, le nombre de traversées réalisées (11) est supérieur à l'attendu (6) mais cette différence n'est pas non plus significative (logOR = 0,64 [95% CI -0,37 ; 1,66], test binomial, $p = 0,065$) (Figure 28).

Sur le site B, nous avons pu mettre en évidence un fort effet barrière de l'autoroute (logOR = -1,80 [95% CI -2,79 ; -0,81], test binomial, $p < 0,0001$). En effet, sans effet de barrière, 24 individus traversants étaient attendus alors que seuls 5 ont effectivement été observés suite à une traversée. Sur ce même site, 35 traversées étaient attendues pour la voie ferrée et 29 ont été observées ce qui atteste d'une absence d'effet barrière de la part de cette infrastructure (logOR = -0,32 [95% CI -0,86 ; 0,23], test binomial, $p = 0,22$) (Figure 28).

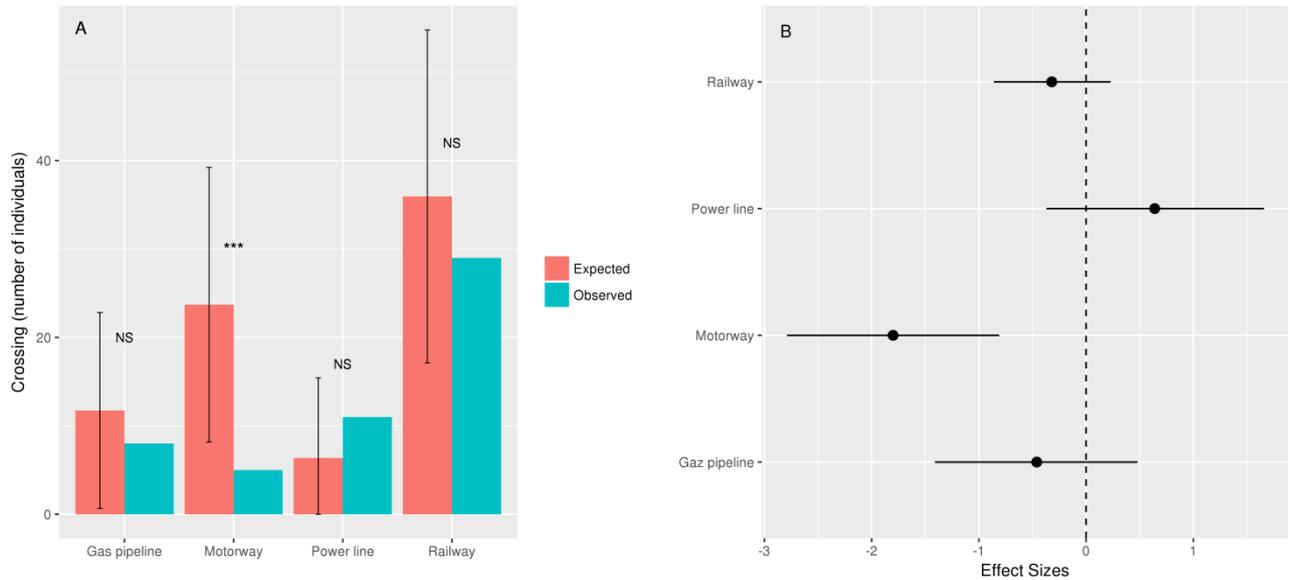


Figure 28: Résultats de comparaison entre les probabilités de traverser une ILT théoriques et celles observées lors des suivis CMR (panneau A) et évaluation des effets de barrière associés (logOR ± intervalle de confiance à 95%) (Panneau B). Résultats de comparaison entre les probabilités de traverser une ILT théoriques et celles observées lors des suivis CMR (panneau A) et évaluation des effets de barrière associés (logOR ± intervalle de confiance à 95%) (Panneau B).

4. ENSEIGNEMENTS SUR L'ÉCOLOGIE DE L'ESPÈCE

L'utilisation de la méthode d'évaluation des effets barrières des ILT sur le myrtil a montré que seule l'autoroute avait un effet barrière significatif. Cet effet barrière peut s'expliquer le fait que les papillons sont susceptibles d'éviter l'infrastructure. Les comportements d'évitement des infrastructures par les papillons ont déjà été observés dans des études précédentes (Munguira and Thomas 1992, Polic et al. 2014). Les papillons sont en mesure de percevoir le danger que constitue l'autoroute et leurs déplacements sont susceptibles d'être modifiés par des structures paysagères (Dover and Settele 2009). Le comportement d'évitement peut aussi être attribué aux caractéristiques physiques de l'autoroute et de ses abords (bruit, température, turbulences aériennes,...), qui repoussent les individus. Nous avons pu nous même observer au cours de l'étude des comportements de papillons faisant demi-tours aux abords de l'autoroute. De plus, certains papillons peuvent être tués en traversant l'autoroute suite à des collisions avec les véhicules. Les road-kills sont connus pour largement affecter les papillons (Baxter-Gilbert et al. 2015b, Skórka et al. 2015) et plus largement participer au déclin à large échelle des invertébrés (Hallmann et al. 2017).

Nous avons montré que les papillons sur le site B suivant préférentiellement un axe est-ouest. Or dans la région, le vent dominant vient de l'ouest, nord-ouest. Ainsi, le vent faible de la région ne semble pas être la raison de cet axe de déplacement référentiel. Au contraire, les ILT du site B sont orientées suivant un axe est-ouest et l'explication de cette direction préférentielle de déplacement semble pouvoir s'expliquer comme une conséquence de l'effet barrière fort détecté pour l'autoroute.

Comme Vandavelde et al. (Vandavelde et al. 2012), nous n'avons pas mis en évidence d'effet barrière de la voie ferrée sur le myrtil La même conclusion s'impose sur les ILT du site A où ni le

gazoduc ni la ligne à haute tension ne génèrent d'effet barrière. Ces derniers résultats sont en accord avec nos attentes dans la mesure où ces deux ILT génèrent des emprises composées de milieux ouverts similaires aux habitats du myrtil et qui leur sont donc favorables (Lampinen et al. 2015).

5. GÉNÉRALISATION DE LA MÉTHODE AU CUMUL D'ILT

Le jeu de données de suivi de CMR sur myrtil dans le cadre du programme ne permettait pas de tester la méthode sur un cumul d'ILT mais le calcul est facilement généralisable. En effet, la méthode décrite ci-dessus peut être appliquée directement aux cas de jumelage d'ILT pour en estimer l'effet barrière, des développements complémentaires sont en cours pour pouvoir traiter l'estimation de l'effet barrière d'ILT en condition de cumul.

6. DISCUSSION SUR LA MÉTHODE

La méthode proposée ici constitue une manière simple d'estimer la perméabilité d'ILT sur une large gamme d'espèces terrestres et constitue une extension efficace de la méthode développée par Pépino et al, (2012, 2016) en cours d'eau. Nous avons de plus pu quantifier les limites d'application de la méthode en soulignant qu'au-dessus d'un ratio largeur de l'ILT sur distance moyenne de dispersion de 0,7, l'effet barrière ne serait plus détectable par la méthode. Ainsi, le choix des espèces à étudier doit se faire en lien avec la largeur de l'ILT étudiée. Toutefois, avec une limite de détectabilité pour un ratio de 0,7, seules les plus grandes ILT (autoroutes supérieures à 2 x 2 voies et/ou à très larges emprises) risquent de voir le nombre d'espèces étudiables restreint par cette limite.

Dans cette étude, le seuil de 0,7 qui a été calculé sur l'hypothèse d'un effet barrière fort en se basant sur une réduction des capacités de déplacement de $2/\alpha$. Toutefois, une analyse de scénarios plus diversifiés des intensités d'effet barrière des ILT permettrait d'affiner les conditions optimales d'utilisation de cette méthode.

Dans cet article, nous nous sommes focalisés sur des structures linéaires anthropiques que sont les ILT, mais d'autres structures linéaires telles que les haies par exemple pourraient être étudiées avec cette même méthode. En effet, certaines espèces de carabes par exemple sont susceptibles de jouer un rôle d'auxiliaire des cultures mais les milieux fermés constitutifs des haies jouent le rôle de barrières (Boreau de Roince et al. 2012). Ainsi, au-delà des applications en biologie de la conservation, cette méthode pourrait être utilisée pour aménager les abords de parcelles agricoles.

À ce stade du projet nous n'avons finalisé la méthode que pour détecter des effets de barrière. Toutefois, les ILT sont susceptibles d'avoir des effets divers sur les déplacements animaliers et une généralisation de la méthode pour l'appliquer à la détection d'autres effets est en cours.

IV. VALORISATIONS

1. ARTICLES SCIENTIFIQUES

Ce premier volet du projet CIRFE a donné lieu à la production de la thèse de Jonathan Remon (doctorant CIFRE), de 3 articles scientifiques (2 soumis et 1 en cours de finalisation) et 3 autres articles devraient être produits grâce à ces mêmes données mais ne sont pour le moment qu'à l'état d'ébauche

2. COMMUNICATIONS EN COLLOQUES

Le volet Analyse empirique des effets des ILT a donné lieu à plusieurs interventions dans des colloques nationaux et internationaux :

En 2015 :

- Suivi génétique et CMR de de la couleuvre à collier et de l'alyte accoucheur à travers un cumul d'infrastructures linéaires de transport en Dordogne. Jonathan Remon, Jérémie Cornuau, Michel Baguette et Sylvain Moulherat. Colloque de la Société Herpéthologique de France. Toulouse (France).

En 2016 :

- Functional connectivity of biodiversity across an accumulation of large-scale transportation infrastructures in the South-West of France. Jonathan Remon, Emmanuelle Chevallier et Sylvain Moulherat. Colloque IENE 2016. Lyon (France).

En 2017:

- Genetic structure of *Natrix natrix* and *Alytes obstetricans* across five large-scale transportation infrastructures. Jonathan Remon, Sylvain Moulherat, Simon Blanchet, Michel Baguette et Jérôme Prunier. Colloque SEH 2017. Salzburg (Autriche).
- Are transportation infrastructures a barrier to movements? Jonathan Remon, Emmanuelle Chevallier, Michel Baguette et Sylvain Moulherat. Colloque Ecology & Behaviour. Chizé (France).

En 2018:

- Multi-species gene flow across several large-scale transportation infrastructures. Jonathan Remon, Sylvain Moulherat, Jérémie Cornuau, Lucie Gendron, Murielle Richard, Michel Baguette et Jérôme Prunier. Colloque IENE 2018. Eindhoven (Pays-Bas). Soumis.

3. VULGARISATION GRAND PUBLIC

Une soirée de vulgarisation des résultats de terrain du projet CIRFE s'est déroulée à la mairie de Limeyrat (site de capture d'Alytes n°118) en présence de Yannick Autret (MTES) et Jean-François Lesigne (CIL&B) suivie d'une reconstitution d'une session de CMR sur l'alyte accoucheur.

TROISIÈME PARTIE : EXPLOITATION DES OUTILS DE MODÉLISATION POUR EVALUER LES EFFETS DES ILT

RAPPEL DES OBJECTIFS

Identifier les effets potentiels d'un projet d'aménagement consiste à prévoir d'une part, l'effet de cet aménagement sur la viabilité des populations, et d'autre part, sur la fonctionnalité de la connectivité *via* les modifications paysagères induites par l'aménagement (identification des « effets corridors » et « effets barrières »). À ces fins, l'exploitation des outils de modélisation permet d'intégrer, à large échelle, l'effet de l'aménagement envisagé et tend à se généraliser au sein des praticiens (bureaux d'études, etc). En effet, la modélisation a une portée prédictive, comparative et itérative qui assure une mise en œuvre pertinente de la séquence ERC telle que présentée dans la doctrine nationale.

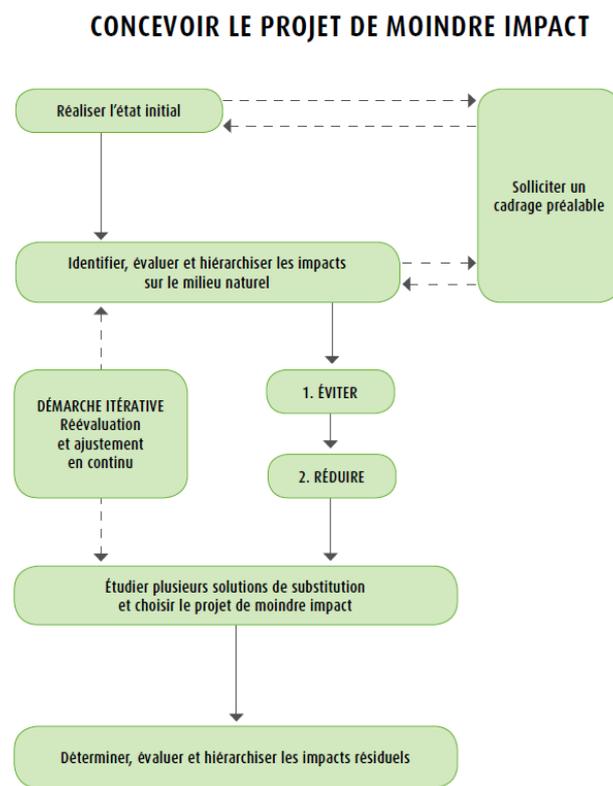


Figure 29: Extrait des lignes directrices nationales pour la séquence ERC

L'article L110-1 du code de l'environnement modifié par la loi sur la reconquête de la biodiversité et des paysages (8 août 2016) confirme la séquence Éviter-réduire-Compenser à laquelle elle ajoute l'obligation de non perte nette de biodiversité :

« LE PRINCIPE D’ACTION PRÉVENTIVE ET DE CORRECTION, PAR PRIORITÉ À LA SOURCE, DES ATTEINTES À L’ENVIRONNEMENT, EN UTILISANT LES MEILLEURES TECHNIQUES DISPONIBLES À UN COÛT ÉCONOMIQUEMENT ACCEPTABLE. CE PRINCIPE IMPLIQUE D’ÉVITER LES ATTEINTES À LA BIODIVERSITÉ ET AUX SERVICES QU’ELLE FOURNIT ; À DÉFAUT, D’EN RÉDUIRE LA PORTÉE ; ENFIN, EN DERNIER LIEU, DE COMPENSER LES ATTEINTES QUI N’ONT PU ÊTRE ÉVITÉES NI RÉDUITES, EN TENANT COMPTE DES ESPÈCES, DES HABITATS NATURELS ET DES FONCTIONS ÉCOLOGIQUES AFFECTÉES ;

CE PRINCIPE DOIT VISER UN OBJECTIF D’ABSENCE DE PERTE NETTE DE BIODIVERSITÉ, VOIRE TENDRE VERS UN GAIN DE BIODIVERSITÉ ; »

Comme le précise la loi, l’évaluation des atteintes sur la biodiversité porte sur les espèces, les habitats naturels et les fonctions écologiques. Actuellement, les praticiens peuvent utiliser des outils de modélisation pour évaluer :

- La fonctionnalité des connectivités écologiques

La notion de connectivité ou réseau écologique concerne l’existence d’un maillage de réservoirs d’habitats naturels au sein desquels les espèces qui leur sont inféodées sont en capacité de réaliser leur cycle de vie, et qui sont connectés par dispersion par la présence de structures paysagères favorables aux déplacements animaliers. On évalue la fonctionnalité de ce réseau par rapport à sa gamme et sa diversité d’espèces capables de réaliser leur cycle de vie et de disperser en son sein. Il s’agit fondamentalement d’une approche multispécifique de type « biodiversité ordinaire » ;

- L’état de conservation des espèces

L’évaluation de l’état de conservation des espèces se définit dans l’article 1er de la directive « Habitats, faune, flore » 92/43/CEE comme « effet de l’ensemble des influences qui, agissant sur l’espèce, peuvent affecter à long terme la répartition et l’importance de ses populations sur le territoire visé à l’article 2 (territoire européen des États membres où le traité s’applique) ». Cette évaluation est axée sur la biodiversité patrimoniale et soumise à statut de protection, dans une approche monospécifique. Dans les travaux scientifiques, ce type d’évaluation est identifié comme une analyse de la viabilité de l’espèce.

Dans le cadre des études réglementaires, les questions relatives à la protection des espèces et des habitats relèvent généralement des domaines de la précision et du réalisme (Sayagh et al. 2014). En conséquence, on peut s’attendre à ce que la pertinence des modèles en termes de précision et de réalisme évolue en fonction de la phase projet durant laquelle ils sont mis en œuvre et leur niveau de complexité (Calabrese et Fagan (2004)). Or, les modèles ont parfois été appliqués très (trop ?) rapidement, sans avoir été testés et analysés suffisamment au préalable. Les expériences de validation des modèles auraient été reléguées après la réalisation d’analyses de sensibilité et d’erreur (Grimm 1999). Il est alors d’autant plus difficile de choisir un modèle. Les critères de sélection reposent finalement surtout sur des questions de flexibilité, de facilité d’utilisation et de vitesse, plus que d’efficacité réelle (Hoban et al. 2012).

Or, si concernant l’étude de la viabilité, nombres de modèles académiques ont été confrontés à des données réelles et ont démontré leur efficacité (Lindenmayer et al. 1995, Ferriere et al. 1996,

Brook et al. 1999, Legendre et al. 1999, Burgman and Possingham 2000, Reed et al. 2002, Pe'er et al. 2013, Moulherat 2014b, Moulherat et al. submitted), les études similaires concernant la connectivité sont beaucoup plus rares (Kadoya 2009, Cushman and Landguth 2010, Pe'er et al. 2011, Coulon et al. 2015) et controversées (Grimm et al. 2004, Moilanen 2011, Foltete et al. 2012, Pe'er et al. 2013) et leurs capacités prédictives n'ont pas été comparées (Pe'er et al. 2013, Gunton et al. 2016).

Le programme CIRFE a ainsi pour objectif de comparer 5 outils de modélisation exploités dans des études d'évaluation de la fonctionnalité des connectivités écologiques et d'état de conservation des espèces portant sur les ILT :

- CircuitScape
- Coût-déplacement
- Dilatation-érosion
- Graphab
- SimOiko

Les critères de sélection de ces outils sont présentés en partie 1. Section II.2.e. Ces travaux servent à la construction d'un guide d'aide à la décision pour les aménageurs et praticiens présenté dans le livrable I.

I. MÉTHODOLOGIE DE LA COMPARAISON DES OUTILS DE MODÉLISATION

La méthodologie générale de travail de ce chapitre consiste à utiliser l'ensemble des modèles sélectionnés dans des conditions opérationnelles similaires et comparables entre elles. C'est-à-dire que les modèles ont été mis en œuvre en utilisant la même occupation du sol, les mêmes interactions espèces-paysages (patches d'habitats et coefficients de friction), les mêmes configurations des traits d'histoire de vie (survie, fécondité, domaine vital, capacités de dispersion) tirées de la littérature scientifique et parfois complétées par des avis d'experts naturalistes. Ainsi, nous nous sommes placés dans des conditions expérimentales dans lesquelles seuls les outils de modélisation et leurs besoins respectifs de paramétrage varient.

Pour chaque modélisation réalisée, nous avons collecté différentes informations sur leur mise en œuvre permettant d'alimenter les travaux de l'analyse économique exploratoire (quatrième partie). Ces informations reportées dans l'Annexe 6 détaillent les temps de mise en œuvre pour chaque phase de modélisation (préparation des données, configuration du modèle, analyse des résultats, etc), les temps de calculs et la puissance des machines nécessaires,...) autant d'éléments nous permettant d'estimer les coûts – bénéfiques de la mise en œuvre des différents modèles.

La comparaison des outils a été structurée en 4 étapes :

1) Caractéristiques techniques et processus écologiques modélisés

Il s'agit d'apporter une description compréhensible pour les aménageurs et praticiens leur permettant d'appréhender les types de modélisation intégrés dans ces outils et leurs différences.

2) Gestion du paramétrage

L'objectif est de souligner les enjeux méthodologiques associés au paramétrage et donc des compétences associées pour leur mise en œuvre. Il s'agit aussi d'étudier la sensibilité des outils aux résolutions spatiale et typologique de l'occupation du sol qui conditionne fortement le coût de la mise en œuvre de la modélisation.

3) Exploitation des résultats en vue de réaliser un diagnostic écologique

Les résultats de modélisation sont exploités en vue de réaliser un diagnostic écologique. La comparaison portera tout d’abord sur la portée informative des métriques calculées par ces outils de modélisation. La comparaison détaillera ensuite les convergences et divergences de résultats sur la zone et les espèces cibles de l’étude et leur implication dans les décisions opérationnelles sur le projet d’ILT.

4) Estimation de la puissance prédictive

Le réalisme et la précision d’un outil de modélisation est un critère essentiel à son exploitation opérationnelle. Il s’agit de déterminer de quelle manière le calcul de l’erreur des outils de modélisation est possible à partir de données de terrain.

Il est à noter que les outils de modélisation sont présentés selon un ordre alphabétique, et que la comparaison réalisée dans le cadre du programme CIRFE n’a pas pour objectif d’aboutir à une classification de ces outils.

II. CARACTÉRISTIQUES TECHNIQUES ET PROCESSUS ÉCOLOGIQUES MODÉLISÉS

1. TYPE DE MODÉLISATION ET SCORING D’AMBITION

Les 5 outils de modélisation reposent sur des théories mathématiques qui ont été décrites ainsi que leurs hypothèses écologiques sous-jacentes. Afin de comparer les outils de modélisation entre eux, un score de niveau d’ambition des modèles a été construit pour rendre compte de leurs caractéristiques techniques de manière synthétique. Ces scores se répartissent selon trois catégories de processus écologiques :

- La modélisation de la dynamique de populations
- La modélisation de la dispersion
- La modélisation des flux génétiques

Pour chacune de ces catégories, le score d’ambition comptabilise le nombre de processus écologiques différents modélisés dans les outils.

2. DESCRIPTION ET CALCUL DU NIVEAU D’AMBITION DES OUTILS

Le tableau récapitulatif est présenté dans le livrable I.

A. CIRCUITSCAPE

TYPE DE MODÉLISATION

CircuitScape est un logiciel libre qui utilise la théorie des circuits électriques. Cette théorie suppose que chaque pixel de la carte est un nœud du graphe et que chaque nœud est relié à ses voisins par une arête représentée par une résistance électrique. Ainsi, les sources électriques (patches d’habitat potentiel) sont reliées aux masses (dans notre cas, patches d’habitat potentiel) en passant par l’ensemble des chemins possibles et l’intensité du courant émis par la source est réduite par la quantité de résistances traversées avant de rejoindre la masse (McRae 2006). Ce n’est que récemment que cette approche a été adaptée à l’étude du fonctionnement des

métapopulations (McRae 2006, Mc Rae et al. 2008). CircuitScape se focalise principalement sur la détection des secteurs préférentiels de déplacement des espèces et peut prendre en compte une information sur la taille des populations émettrices (sources de courant) à travers la configuration de l'intensité du courant fournie par chacune d'elles.

HYPOTHÈSES ÉCOLOGIQUES SOUS-JACENTES

Cette modélisation considère que la taille de population est invariante au cours du temps et est proportionnelle à la surface du patch d'habitat. Elle suppose que les individus dispersent proportionnellement à la taille de la population et diffusent dans le milieu selon la résistance de celui-ci à leur déplacement (friction). Les individus n'ont pas de distance maximale de dispersion, ils peuvent potentiellement se déplacer à l'infini (si la perméabilité du milieu le permet). CircuitScape, est assez fréquemment utilisé en écologie du paysage, biologie de la conservation ou plus récemment en génétique du paysage.

SCORE D'AMBITION

Cet outil modélise la dynamique de populations avec un paramètre de taille de population, la dispersion avec deux composantes (l'interaction avec le milieu (coefficient de friction ou de perméabilité), un comportement de dispersion en circuit électrique) et enfin la génétique avec un processus de flux génique.

	Théorie de modélisation	Dynamique de populations		Dispersion		Structure génétique		Niveau d'ambition
		Score	Processus modélisés	Score	Processus modélisés	Score	Processus modélisés	
CircuitScape	Modèle de circuit électrique	1	Taille de population proportionnelle à la taille du patch	2	interaction avec le milieu comportement de dispersion en circuit	1	Flux électrique assimilable au flux génique	4

B. COÛT-DÉPLACEMENT

TYPE DE MODÉLISATION

Cette méthode de modélisation peut être réalisée avec la plupart des outils de SIG qui ont des outils intégrés de simulation des coûts-déplacements. La méthode de coût-déplacement s'inspire des modèles physiques de percolation. On peut ainsi faire l'analogie entre les patches d'habitats et une source d'eau qui se répandrait à travers des substrats plus ou moins perméables pouvant être assimilables aux différents habitats naturels (matrice paysagère). Cette analogie sert aussi à définir, en écologie du paysage, la capacité d'une espèce à traverser un milieu naturel en attribuant à chaque type de milieu naturel un coefficient de perméabilité ou coefficient de friction ou encore coefficient de rugosité.

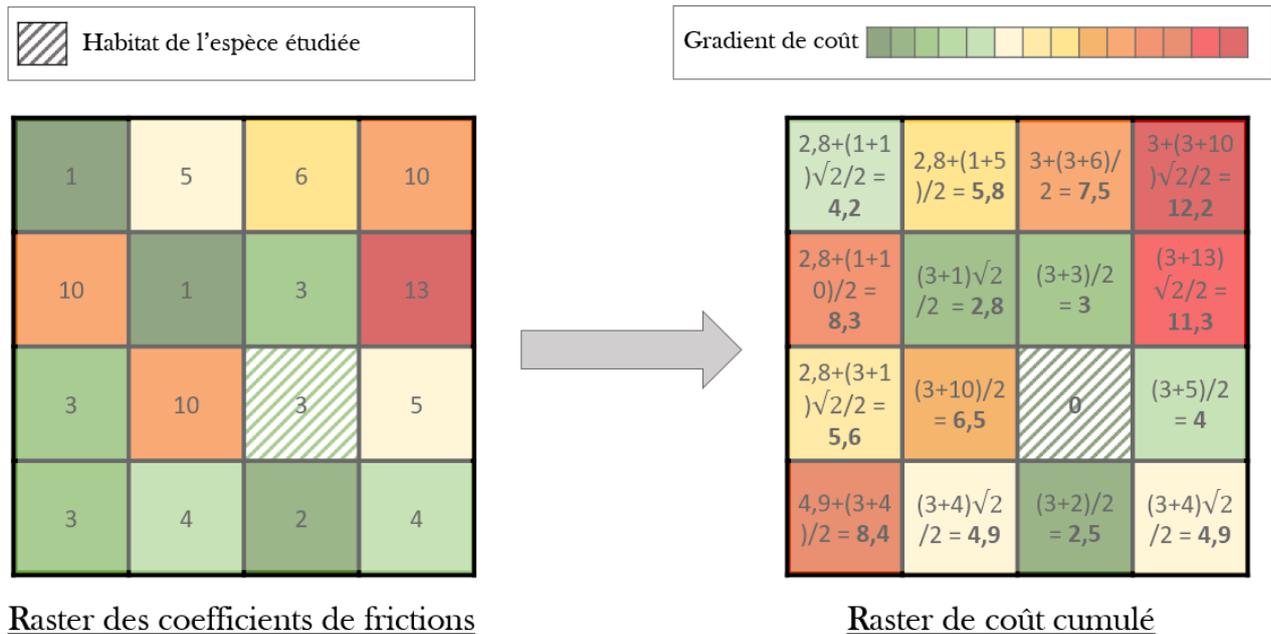


Figure 30: Exemple de calcul de coût de déplacement à partir du pixel d'habitat potentiel hachuré en vert selon la méthode de coût-déplacement

HYPOTHÈSES ÉCOLOGIQUES SOUS-JACENTES

Cette méthode de modélisation suppose qu'à partir des patches d'habitat potentiel, les individus dispersent sans distinction de leur environnement jusqu'à épuisement de leur capacité de dispersion donnée sous forme de jauge énergétique proportionnelle à la distance maximale de dispersion ou jusqu'à atteindre un autre patch d'habitat potentiel (Bullock et al. 2012). Ce modèle de dispersion suppose que les individus dispersants se déplacent de manière aléatoire dans le paysage et qu'ils sont capables de se déplacer plus ou moins loin en fonction de la perméabilité des milieux qu'ils traversent. Ainsi, cette méthode de calcul des capacités de déplacement vise à mettre en lumière, les zones de la carte potentiellement atteignables par des espèces quittant leurs patches d'habitat potentiel et se déplaçant de manière aléatoire. En France, cette méthode a été utilisée pour l'élaboration de six SRCE (Centre de Ressources Trame Verte et Bleue 2017), elle est aussi fréquemment utilisée dans les études opérationnelles pour l'élaboration de SCoT, PLU(i), et parfois en études d'impact.

SCORE D'AMBITION

Cette méthode modélise uniquement la dispersion avec deux composantes : l'interaction avec le milieu (coefficient de friction ou de perméabilité) et la distance de dispersion.

	Théorie de modélisation	Dynamique de populations		Dispersion		Structure génétique		Niveau d'ambition
		Score	Processus modélisés	Score	Processus modélisés	Score	Processus modélisés	
Coût-déplacement	Modèle de percolation	0	Absence de notion	2	Utilisation d'une distance de dispersion et d'une interaction avec le milieu	0	Absence de notion	2

C. DILATATION-ÉROSION

TYPE DE MODÉLISATION

La méthode dite de dilatation-érosion peut être réalisée à partir de tous les logiciels SIG. Elle repose sur la théorie de la morphologie mathématique qui fait varier la structure d'un objet ou image selon des transformations choisies. Deux transformations mathématiques sont réalisées (Figure 31) : une dilatation puis une érosion. En complément, une étape de prise en compte des obstacles finalise la modélisation.

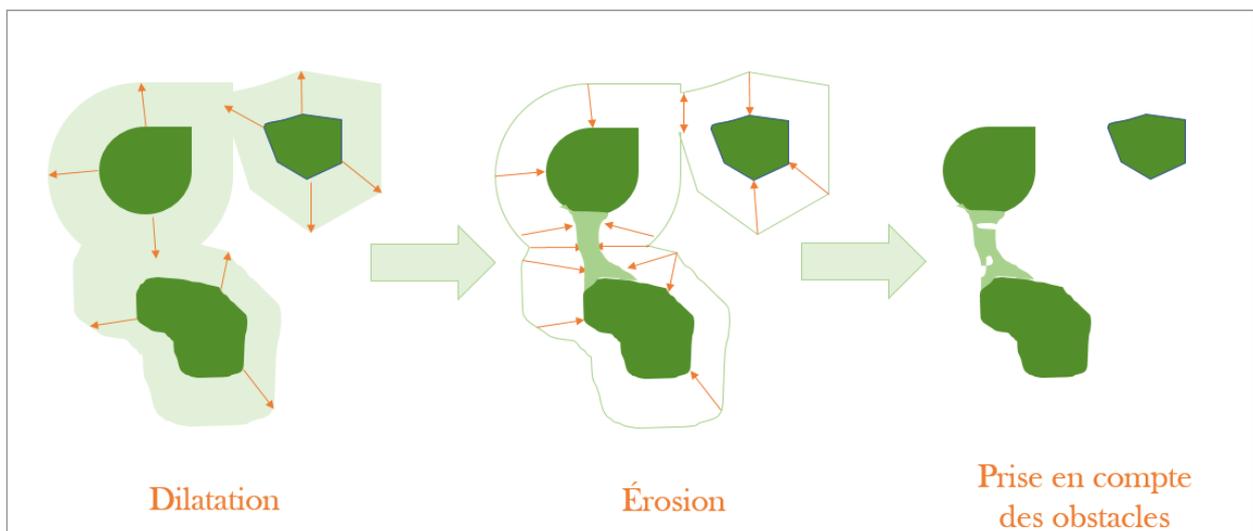


Figure 31: Fonctionnement de la mise en œuvre du modèle de dilatation-érosion

Ainsi, sur les logiciels de SIG, des tampons d'un rayon égal à la distance de dispersion sont réalisés autour des patches d'habitat potentiel. Ces tampons sont alors fusionnés puis des tampons intérieurs de même rayon réalisés sur le résultat de fusion. Une fois ces étapes réalisées des

corridors se dessinent entre les patches d’habitats potentiels et les éléments considérés comme infranchissables servent à découper les corridors ainsi produits.

HYPOTHÈSES ÉCOLOGIQUES SOUS-JACENTES

D’un point de vue écologique, cette méthode repose sur l’hypothèse qu’à partir des patches d’habitat potentiel, les individus sont capables de se déplacer à une certaine distance, donnée par la distance maximale de dispersion. Ainsi, la méthode de dilution-érosion suppose que chaque patch d’habitat potentiel est en mesure d’émettre des individus dispersants et que ces individus sont capables de réaliser leur distance de dispersion maximale quel que soit le type de milieu naturel traversé. En France cette méthode de modélisation a été utilisée pour la réalisation de huit SRCE (Centre de Ressources Trame Verte et Bleue 2017), d’étude de la Trame Verte et Bleue (TVB) de Parcs Naturels Régionaux.

SCORE D’AMBITION

En conclusion, cette méthode de modélisation repose sur la théorie de morphologie mathématique (traitement de l’image) et le seul processus écologique pris en compte est la distance de dispersion (tableau ci-dessous) :

	Théorie de modélisation	Dynamique de populations		Dispersion		Structure génétique		Niveau d’ambition
		Score	Processus modélisés	Score	Processus modélisés	Score	Processus modélisés	
Dilatation-érosion	Modèle de morphologie mathématique	0	Absence de notion	1	Utilisation d’une distance de dispersion	0	Absence de notion	1

D. GRAPHAB

TYPE DE MODÉLISATION

Graphab 2.0 est un logiciel libre développé par le laboratoire THEMA (Foltete et al. 2012) ayant bénéficié de l’appui du programme ITTECOP. Ce logiciel a pour but d’exploiter la théorie mathématique des graphes (Euler 1741) dans le cadre de l’analyse du fonctionnement des réseaux écologiques (Urban and Keitt 2001). Ainsi, la métapopulation analysée est représentée par des nœuds correspondants aux patches d’habitat potentiel et des arêtes représentant les échanges entre les patches d’habitat potentiel. Les nœuds se voient attribuer des importances en fonction de leur surface (estimation par défaut qui peut être modifiée et renseignée manuellement avec des tailles de populations lorsqu’elles sont connues par exemple). Le poids d’une arête est quant à lui estimé en calculant le chemin de moindre coût (LCP pour *Least Cost Path*) entre deux patches d’habitat potentiel. Une fois le fonctionnement de la métapopulation modélisé sous la forme d’un graphe paysager, Graphab met à disposition de l’utilisateur divers outils d’analyse du fonctionnement du graphe généré (Foltete et al. 2012). Une fois le LCP déterminé, l’arête du graphe peut être configurée sous Graphab soit pour représenter la longueur du chemin (nombre de pixels traversés), soit le coût cumulé du chemin (somme des coûts de traversée de chaque pixel rencontré sur le chemin).

Il est important de noter que Graphab dans le cadre du projet CIRFE a été exploité comme en tant qu'outil de modélisation du fonctionnement des métapopulations basé sur des déplacements de type Chemin de moindre coût (LCP). Le projet CIRFE n'a pas engagé de réflexion sur les autres fonctionnalités de ce logiciel notamment l'ajustement du graphe en fonction de données d'inventaires.

HYPOTHÈSES ÉCOLOGIQUES SOUS-JACENTES

La modélisation considère que la taille de population (soit proportionnelle à la taille du patch soit informée manuellement par l'utilisateur) est invariante au cours du temps et que le flux de dispersants qui en émane est proportionnelle à celle-ci. Le calcul de LCP pour estimer la connectivité entre deux patches d'habitat potentiel est une méthode courante en écologie et génétique du paysage (Moilanen and Hanski 2001, Urban and Keitt 2001, Moilanen and Nieminen 2002, Kindlmann and Burel 2008, Kadoya 2009, Foltete et al. 2012, Milanese et al. 2017b, Simpkins et al. 2017). Elle suppose que l'individu dispersant a une parfaite connaissance de l'ensemble de la matrice paysagère dans laquelle il se déplace et qu'il a connaissance de son point d'arrivée au moment où il entame sa dispersion. Dès lors, l'individu va emprunter le chemin le moins coûteux en termes d'énergie pour rejoindre sa destination. L'utilisation de LCP a contribué à l'élaboration d'une dizaine de SRCE (Centre de Ressources Trame Verte et Bleue 2017) et que cette méthode d'identification de corridors écologiques est largement utilisée (souvent en complément de la méthode de coût-déplacement) dans les études de planification territoriale en France mais aussi en Europe. Le logiciel Graphab a été utilisé dans des études opérationnelles de planification territoriale (PLU(i), SCoT), de requalification d'ILT, d'étude d'impact ou de gestion conservatoire.

SCORE D'AMBITION

Cette méthode prend en compte la dynamique de populations avec un paramètre de taille de population et modélise la dispersion avec trois composantes : l'interaction avec le milieu (coefficient de friction ou de perméabilité), un comportement de dispersion en chemin de moindre coût et la distance de dispersion.

	Théorie de modélisation	Dynamique de populations		Dispersion		Structure génétique		Niveau d'ambition
		Score	Processus modélisés	Score	Processus modélisés	Score	Processus modélisés	
Graphab	Modèle de graphes paysagers	1	Taille de population directement liée à la taille du patch	3	Utilisation d'une distance de dispersion, d'une interaction avec le milieu et d'un comportement de dispersion (chemin de moindre coût)	0	Absence de notion	4

E. SIMOÏKO

TYPE DE MODÉLISATION

SimOïko est un logiciel payant disponible en SaaS (Software as a Service) développé par l'entreprise TerrOïko à partir du modèle académique MetaConnect (Moulherat 2014b). Il s'agit d'un modèle mécanistique stochastique individu centré et spatialement explicite développé au sein du programme européen SCALES (Henle et al. 2009) par la SETE CNRS. Il se classe dans la catégorie des modèles multi-agents. Dans sa conception, MetaConnect simule le comportement des espèces durant leur existence et se divise en trois blocs principaux permettant de simuler et de suivre une dynamique de métapopulation telle qu'elle est étudiée sur le terrain. Ainsi, les trois blocs principaux sont :

- 1) Un simulateur de dynamique de populations. À partir du cycle de vie des espèces cibles et de leurs traits d'histoire de vie, SimOïko simule la vie des individus un par un à travers leur accession à différentes classes d'âge (croissance), le mode d'appariement (reproduction), les interactions intra-spécifiques (compétition),...
- 2) Un simulateur des déplacements d'individus. Ce bloc du modèle permet de configurer la fraction de la population dispersante, son mode de dispersion, de configurer les capacités de dispersion et les interactions espèce/milieu en déplacement. Différents algorithmes de dispersion sont disponibles et SimOïko est en mesure de simuler des marches aléatoires, des LCP (algorithme exacte de Dijkstra ou euristique A*) et intègre le Stochastic Movement Simulator SMS (Palmer et al. 2011). Il est aussi possible de configurer la dispersion à partir de données externes issues de CMR ou de génétique du paysage (Moulherat 2013b).
- 3) Un simulateur de transmission génétique qui permet de suivre l'information génétique portée par chaque individu et brassée pendant les phases de reproduction. En effet, le nombre de loci suivis pendant la simulation est configurable ainsi que le nombre d'allèles par locus. Les loci sont supposés indépendants et la transmission des gènes mendélienne (Moulherat 2014b, Moulherat et al. submitted).

L'ensemble du modèle est stochastique, c'est-à-dire que la variabilité spatio-temporelle et inter-individuelle des processus démographiques, dispersifs et génétiques est simulée et que pour les mêmes conditions initiales de simulation, les résultats varient et ne sont pas toujours prédictibles (Box and Jenkins 1976, Abarbanel 1996, Mandelbrot 1997, Doebeli and de Jong 1999, Calsbeek et al. 2002). Une simulation complète se compose donc de différentes trajectoires de dynamique de métapopulations (50 répétitions indépendantes dans le cadre de CIRFE) elle-même réalisées sur des périodes de 50 ans dans le cadre de ces travaux. Une telle procédure permet d'identifier la tendance moyenne de la trajectoire de la métapopulation ainsi que d'estimer la gamme de variation dans laquelle elle est susceptible d'évoluer (Metropolis and Ulam 1949). Chaque bloc principal du modèle a fait l'objet de validations par comparaison avec d'autres résultats de modèles comparables et des données issues d'études de terrain (Moulherat 2014b).

HYPOTHÈSES ÉCOLOGIQUES SOUS-JACENTES

SimOïko simule la vie des individus de l'espèce étudiée au sein du paysage dans lequel elle évolue et selon le cycle de vie typique de l'espèce. La modélisation repose sur la dynamique démographique de l'espèce afin de pouvoir calculer le nombre d'individus dispersants qui résultent de la compétition intraspécifique dans le patch d'habitat. La modélisation de la dynamique démographique décrit explicitement chaque classe d'âge, leur reproduction, leur

survie, leur recrutement. Plusieurs comportements de reproduction sont modélisés en fonction de l'écologie de l'espèce (mono-polygamie, etc) et leur fécondité. Plusieurs comportements de dispersion sont aussi modélisés en fonction de l'écologie de l'espèce. Il est possible de baser la modélisation sur une hypothèse de marche aléatoire, de chemin de moindre-coût ou de SMS (Probabilité de prendre un chemin inversement proportionnelle au coût local dans la distance de perception du milieu), etc. Les individus dispersent selon le comportement de dispersion retenu, les coefficients de perméabilité (friction) des habitats et leur distance maximale de dispersion. MetaConnect a été utilisé dans différents travaux de recherche théorique (Moulherat 2014b, Moulherat et al. submitted), de recherche appliquée (Gunton et al. 2016) et opérationnelle (Moulherat 2013a, b, Moulherat 2017). De par le transfert opéré par TerrOïko, la version commerciale SimOïko de MetaConnect est aujourd'hui utilisée dans des études opérationnelles de planification territoriale (PLU(i), SCoT), de requalification d'ILT, d'étude d'impact ou de gestion conservatoire.

SCORE D'AMBITION

Les processus écologiques modélisés sont pour la dynamique de populations (cycle complet explicite et configurable (3) + système de reproduction (6) + compétition implicite (intégration qualité du milieu) (3) + stochasticité), pour la dispersion (distance de dispersion + interaction avec le milieu + 7 différents comportements de déplacements (DD ,CMR ,Euclid, RW, CRW, SMS, LCP(A*+dijskra))), pour la structure génétique (transmission mendeleienne + mutation).

	Théorie de modélisation	Dynamique de populations		Dispersion		Structure génétique		Niveau d'ambition
		Score	Processus modélisés	Score	Processus modélisés	Score	Processus modélisés	
SimOïko	Modèle multi-agents	13	Dynamique complète configurable (cycle complet explicite et configurable, reproduction, compétition implicite avec intégration qualité du milieu et stochasticité)	10	Utilisation d'une distance de dispersion, d'une interaction avec le milieu et de différents comportements de déplacements	2	Transmission mendélienne et mutation	25

III. GESTION DU PARAMÉTRAGE

1. MISE EN ŒUVRE DU PARAMÉTRAGE

A. SCORE DE FLEXIBILITÉ ET DE MISE EN ŒUVRE DU PARAMÉTRAGE

Dans un cadre opérationnel, les outils de modélisation sont exploités par des praticiens non spécialistes de la modélisation du fonctionnement des métapopulations et de leurs déplacements. L'objectif de cette partie de l'étude comparative est de rendre compte de la flexibilité des outils et des procédures de mise en œuvre, en termes de paramètres à renseigner et d'étapes de configuration.

La flexibilité d'un outil de modélisation est un facteur apprécié par les praticiens car elle permet de l'adapter selon les diagnostics écologiques, les sites et les espèces étudiées. En revanche, elle peut être aussi source d'erreurs et donc de perte de qualité si l'outil est mal maîtrisé. La flexibilité de l'outil a été jugée sur 3 critères :

- Possibilité de réaliser le paramétrage par le praticien
- Documentation et formation disponibles sur la méthodologie de paramétrage
- Nombre de choix de configuration possibles

Il est à noter que ne sont comptés ici que les choix de configuration proposés par le logiciel. Ainsi, les choix méthodologiques liés au calcul des coefficients de friction et à la définition des patches d'habitats ne sont pas pris en compte.

La procédure de mise en œuvre du paramétrage est à la fois liée au score d'ambition du modèle mais aussi au nombre de manipulations et de renseignements de données nécessaires à la configuration de l'outil. La complexité de la procédure a un impact sur les compétences nécessaires à son utilisateur et sur son coût d'utilisation (voir Analyse économique en quatrième partie). La procédure de mise en œuvre du paramétrage a été jugée sur 4 critères :

- Nombre de transformation de paramètres biologiques.

La modélisation nécessite de transformer un paramètre biologique en un paramètre physique équivalent (par exemple : un flux d'individus en courant électrique).

- Nombre de champs cartographiques à renseigner

La modélisation nécessite de fournir à l'outil des paramètres en lien avec la cartographie d'occupation du sol. Dans le cadre de nos outils, il s'agit des coefficients de friction et/ou des patches d'habitats.

- Nombre de paramètres sur l'espèce à renseigner
- Nombre d'étape de manipulation et de configuration

Il s'agit de comptabiliser les étapes de manipulation (rasterisation, etc) et de configuration (renseigner les paramètres) nécessaires à l'obtention des résultats.

Les résultats de ces indicateurs sont présentés dans le tableau 9.

A. CIRCUITSCAPE

FLEXIBILITÉ

CircuitScape est un logiciel libre exploitable directement par le praticien. Il existe un manuel utilisateur téléchargeable. L'utilisateur a deux choix méthodologiques possibles :

- 1) Exploiter la résistance ou la conductance pour la modélisation du circuit
- 2) Spécifier la méthode de modélisation : pairwise, advanced, et one to all

MISE EN OEUVRE

L'analogie entre les flux d'individus et le courant électrique nécessite une transformation de paramètres biologiques en paramètres physiques, ce qui peut rendre l'appropriation par les écologues difficiles. Il est nécessaire de renseigner deux champs cartographiques : la résistance de chaque pixel de la carte (coefficients de friction) et la localisation des sources et des masses (patches d'habitats). La densité d'individus dans les patches d'habitats est à renseigner sous forme de source de courant électrique. Enfin, 3 étapes de manipulation et de configuration sont à réaliser :

- 1) Renseigner les champs de coefficients de friction (résistance) et de patches d'habitats
- 2) Rastériser ces deux couches
- 3) Configurer le logiciel

B. COÛT-DÉPLACEMENT

FLEXIBILITÉ

La modélisation de coût-déplacement est configurable dans un logiciel SIG par le praticien. Il n'existe pas à notre connaissance de manuel d'utilisation et de formation sur cette méthode. L'utilisateur n'a pas de choix méthodologique possible sur la configuration de la modélisation.

MISE EN OEUVRE

Il est nécessaire de renseigner deux champs cartographiques : les coefficients de friction et la localisation des patches d'habitats. La distance de dispersion est à renseigner. Enfin, 3 étapes de manipulation et de configuration sont à réaliser :

- 1) Renseigner les champs de coefficients de friction et de patches d'habitats
- 2) Rastériser ces deux couches
- 3) Configurer le logiciel

C. DILATATION-ÉROSION

FLEXIBILITÉ

La modélisation de dilatation-érosion est configurable dans le logiciel SIG par le praticien. Il n'existe pas à notre connaissance de manuel d'utilisation et de formation sur cette méthode. L'utilisateur n'a pas de choix méthodologique possible sur la configuration de la modélisation.

MISE EN OEUVRE

Il est nécessaire de renseigner un champ cartographique : la localisation des patches d'habitats. La distance de dispersion est à renseigner. Enfin, 3 étapes de manipulation et configuration sont à réaliser

- 1) Renseigner les patches d'habitats
- 2) Configurer la dilatation-érosion
- 3) Enlever les obstacles des corridors identifiés

D. GRAPHAB

FLEXIBILITÉ

Graphab est un logiciel libre exploitable directement par le praticien. Il existe un manuel utilisateur téléchargeable et des formations. L'utilisateur a 6 choix méthodologiques possibles :

- La connexité des taches,
- La surface minimale des taches,
- La topologie du graphe (planaire/complet) ;
- Le type de distance (euclidien, résistance paysagère, coût complexe issu d'une combinaison externe, pondération supplémentaire par la pente) ,
- Le type de graphe (non seuillé ; seuillé ; arbre couvrant minimal),
- Les métriques de connectivité.

MISE EN OEUVRE

Il est nécessaire de renseigner deux champs cartographiques : les coefficients de friction et la localisation des patches d'habitats. La distance de dispersion (à transformer en distance de coût) et la densité d'individus dans les patches d'habitats est à renseigner. Enfin, 5 à 6 étapes de manipulation et de configuration sont à réaliser :

- 1) Renseigner les champs de coefficients de friction et de patches d'habitats
- 2) Rastériser ces deux couches
- 3) Paramétrer le graphe
- 4) Réaliser le calcul de seuil par régression
- 5) Choisir les métriques de connectivités
- 6) Configurer l'interpolation (optionnelle)

E. SIMOÏKO

FLEXIBILITÉ

SimOïko est un logiciel payant et accessible via une plateforme web. L'utilisateur y dépose ses données d'occupation du sol et choisit les espèces à simuler. Le praticien ne configure pas l'outil, la configuration étant automatisée à partir d'une base de données. En conséquence, il n'existe pas de choix méthodologique possible par l'utilisateur. Il existe un manuel utilisateur et des formations sur cet outil.

MISE EN OEUVRE

Malgré la complexité de la modélisation, l'automatisation de la configuration du logiciel à partir d'une base de données, dégage l'utilisateur de la mise en œuvre paramétrage de l'outil de modélisation.

Tableau 9: Tableau récapitulatif des scores de flexibilité et de complexité du paramétrage des outils de modélisation

	CircuitScape	Coût-déplacement	Dilatation-érosion	Graphab	SimOïko
Flexibilité du paramétrage					
Réalisation du paramétrage	praticien	praticien	praticien	praticien	automatisé
Existence d'un manuel utilisateur et/ou formation	oui	non	non	oui	oui
Nombre de choix méthodologiques à réaliser	2	0	0	6	0
Score de flexibilité	moyenne	faible	faible	forte	standardisée
Mise en œuvre du paramétrage					
Nombre de transformation des paramètres biologiques	2	0	0	1	0
Nombre de champs cartographique à renseigner	2	2	1	2	0
Nombre de paramètres sur l'espèce à renseigner	1	1	1	2	0
Nombre d'étape de manipulation et configuration	3	3	3	5	0
Score de mise en œuvre du paramétrage	8	6	5	10	0

2. MANIPULATION DES DONNÉES POUR LA COMPARAISON DES OUTILS

Le programme CIRFE a pour objet de traiter les résultats des différents outils de modélisation dans un cadre d'expérimentation comparable. À ces fins, plusieurs manipulations des valeurs de paramètres ont été nécessaires selon les spécificités techniques de ces outils.

A. CALCUL DES DISTANCES DE DISPERSION

Les distances de dispersion maximales ont été extraites de données bibliographiques sur les espèces cibles. Ces données ne font généralement pas état des milieux traversés par les individus au cours de la mesure. En l'absence de ces informations, nous avons posé comme hypothèse que ces distances maximales de dispersion observées empiriquement étaient obtenues dans des conditions optimales de dispersion (c'est-à-dire dans le milieu naturel présentant le coefficient de friction le plus faible). Cette hypothèse sous-estime potentiellement la distance maximale réelle, ce qui dans un cadre opérationnel, est recommandé afin de ne pas sous-estimer les impacts de l'ILT en conséquence. De plus, cette hypothèse de travail n'a pas d'incidence sur la comparaison des outils de modélisation entre eux.

CIRCUITSCAPE

Ce logiciel n'exploite pas de distance de dispersion.

COÛT-DÉPLACEMENT

La distance maximale de dispersion de l'espèce est transformée en une jauge de déplacement parfois assimilée à une jauge d'énergie. Nous avons calculé la jauge de déplacement grâce aux propriétés des mouvements browniens qui nous permettent de dire que quel que soit le nombre de dimensions de l'espace de travail, la distance moyenne de déplacement d'un individu en marche aléatoire est égale à la racine carrée de la jauge de déplacement exprimée en pixel.

DILATATION-EROSION

La distance maximale de dispersion est exploitée directement dans la modélisation.

GRAPHAB

La distance de dispersion est transformée par le logiciel sous forme d'un coût cumulé selon la procédure décrite p.8 du manuel utilisateur.

SIMOIKO

La distance maximale a été transformée en un nombre maximal de pixels traversables avec la même méthode que celle du coût déplacement. Néanmoins, du fait de la nature différente de la courbe de consommation énergétique, la valeur est transformée selon un multiple différent pour les deux logiciels. Pour le coût déplacement, le coût unitaire énergétique minimal est de 252, tandis que pour SimOïko, il est de 1. Ainsi, les valeurs maximales paramétrées sont différentes.

B. CALCUL DES COEFFICIENTS DE FRICTION

La perméabilité des milieux aux déplacements a été tirée soit de la littérature scientifique soit recueillie auprès d'experts. Pour chaque milieu, ceux-ci sont amenés à donner un pourcentage de réduction de la distance maximale de dispersion si l'espèce devait traverser uniquement celui-ci.

Afin d'assurer la comparabilité entre les résultats de modélisation, les coefficients de friction ont été configurés pour représenter les mêmes contraintes au déplacement des animaux modélisés quel que soit l'outil de modélisation utilisé. Ainsi, les coefficients paramétrés dans les outils sont considérés similaires à partir du moment où ils représentent la même réduction de la distance maximale de dispersion de l'espèce. C'est selon ce principe que les coefficients de friction ont été calculés.

DILATATION-ÉROSION

Pour le projet CIRFE, ont été considérés comme infranchissable tous les milieux dont le coefficient de friction réduit la distance maximale de dispersion de l'espèce cible d'au moins 90%.

SIMOIKO

La modélisation de l'effet des coefficients de friction sur les capacités de déplacement des espèces n'est pas linéaire dans SimOïko mais est définie par une fonction sigmoïdale ($CF \in [1; 10]$ ou le coefficient 1 représente une absence de difficulté à traverser le milieu et 10 un milieu infranchissable) (figure 32). Les coefficients de friction représentent un taux de réduction des capacités de déplacement des individus simulés par rapport à leurs capacités dans le milieu de référence le plus favorable ($CF = 1$). Ainsi, quelle que soit l'espèce simulée, les coefficients de friction représentent toujours un taux de réduction et sont indépendants de la distance maximale parcourable par l'espèce.

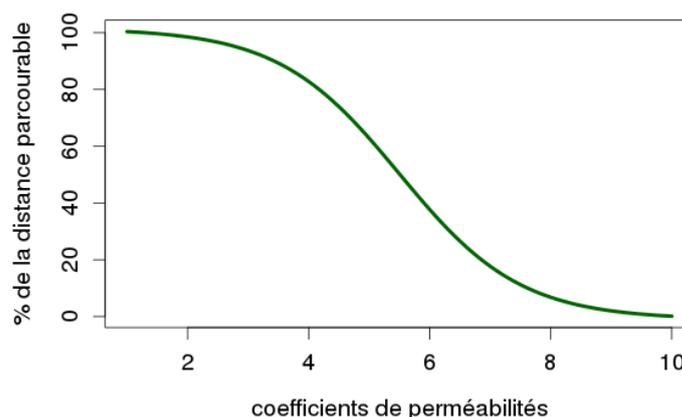


Figure 32: Répartition des coefficients de friction / perméabilité utilisés dans SimOïko en fonction de la réduction de capacité de déplacement qu'ils représentent.

COÛT-DÉPLACEMENT, CIRSUITSCAPE ET GRAPHAB

Les trois outils de modélisation coût-déplacement, CirsuitScape et Graphab exploitent les mêmes coefficients de friction.

Afin de pouvoir répondre aux exigences de la modélisation coût-déplacement (extension Grass sous Qgis), les coefficients de friction doivent être des nombres entiers naturels positif ($CF \in \mathbb{N}^*$) et un milieu deux fois plus difficile à traverser qu'un autre pour une espèce doit avoir un coefficient de friction du double de celui-ci.

L'exemple ci-dessous (Tableau 10) est tiré du cas de l'alyte accoucheur pour une taille de pixel de 5x5m :

La distance maximale de dispersion de l'espèce est de 4 km correspondant à 113 300 pixels (soit un coût cumulé de 28551600) de 5x5m en marche aléatoire dans le milieu le plus favorable (soit la capacité de dispersion maximale).

$$(1) D_{max}(0\%) = 113\,300$$

Ensuite, on calcule la distance de dispersion maximale pour chaque réduction de capacité de dispersion de la manière suivante :

$$(2) D_{max}(-20\%) = D_{max}(0\%) - D_{max}(0\%) \cdot 0.2 = 90\,640$$

Lorsque toutes les distances maximales de dispersion réduites sont calculées, le plus petit multiple commun de l'ensemble de ces distances est calculé :

$$(3) \text{ppcm}[d_{mx}(0\%), D_{max}(-100\%)] = 28551600$$

Enfin les coefficients de friction sont donnés par :

$$(4) CF(-20\%) = \text{ppcm} / D_{max}(-20\%)$$

De cette manière, l'espèce dépense la même quantité d'énergie quel que soit le milieu considéré.

$$CF(-20\%) \times D_{max}(-20\%) = CF(0\%) \times D_{max}(0\%)$$

Tableau 10: Distances maximales de dispersion et coefficients de friction en fonction de la réduction de la capacité de dispersion de l'alyte accoucheur

Réduction de la capacité de dispersion	Distance maximale de dispersion réduite (en pixels)	Coefficients de friction pour Coût-déplacement, Graphab et CircuitScape	Coefficients de friction calculés pour SimOïko
0%	113300	252	1
10%	101970	280	2,71
20%	90640	315	4,24
30%	79310	360	5,59
50%	56650	504	7,75
80%	22660	1260	9,64
100%	1	28551600	10

Il existe des éléments ponctuels strictement infranchissables pour des raisons de capacités locomotrices. Par exemple les cours d'eau pour une féronie : il n'y a aucune possibilité de franchissement. Nous leur avons donc attribué une valeur égale à leur capacité totale de déplacement (en coût cumulé) afin d'être certain que ces éléments soient strictement infranchissables quel que soit le modèle mis en œuvre. Un coefficient de 10 traité dans SimOïko a exactement le même effet d'infranchissabilité du pixel (Moulherat, 2014).

C. CALCUL DES CAPACITÉS DE DISPERSANTS

SIMOÏKO

SimOïko, évalue le nombre d'individus dispersant à partir d'un patch en réalisant un tirage aléatoire correspondant à un évènement de Bernouilli de probabilité p_d correspondant à la probabilité de disperser de chaque individu en âge de disperser.

GRAPHAB

La capacité (C_i) des patchs à fournir des dispersants a été définie telle que :

$$C_i = A_i K f_{disp} p_d$$

où A_i est la surface du patch i , K la capacité de charge du milieu pour l'espèce étudiée par unité de surface, f_{disp} la fraction d'individus de la population totale en âge de disperser et p_d la probabilité de disperser. f_{disp} est obtenue en calculant la structure d'âge stable de la population modélisée (Leslie 1945).

NB : Le paramétrage par défaut de GRAPHAB calcule les capacités des dispersants de manière proportionnelle à la taille des patchs d'habitats.

D. PARAMÈTRES DES 3 ESPÈCES CIBLES

La description des espèces et la bibliographie associée sont présentées en partie 1.I.2. La couleuvre à collier n'a pas fait l'objet de simulations (hors programme CIRFE).

Pour rappel, CircuitScape n'intègre pas de valeur de distance de dispersion dans son paramétrage (cf. partie III.II.2)

MYRTIL

Tableau 11: Tableau récapitulatif du cycle de vie et des paramètres démographiques de myrtils

Cycle de vie						
Paramètre	Sexe ratio	Fécondité	Survie oeufs	Taux de croissance	Taux dispersion	Distance dispersion (jauge énergie pixel 5 x 5 m)
Symbole	σ	F	s_o	$g(N)$	p_{disp}	D_{max}
Valeur	1:1	300	0,0084	Beverton-Holt	0,117	Dilatation-érosion : 5km SimOiko : 250 000 Coût-déplacement : 63 000 000 Graphab : 492 356
Habitats potentiels (code Eunis) :						
E.1 Pelouses sèches						
E.2 Prairies mesiques						
E.2.1 Pâturages permanents mésotrophes et prairies post-pâturages						
E.2.2 Prairies de fauche de basse et moyenne altitude						
E.2.65 Pelouses de petites surfaces						

FÉRONIE NOIRE

Tableau 12: Tableau récapitulatif du cycle de vie et des paramètres démographiques de féronies noires

Cycle de vie						
Paramètre	Sexe ratio	Fécondité	Survies	Taux de croissance	Taux dispersion	Distance dispersion (jauge énergie pixel 5 x 5 m)
Symbole	σ	F	Œufs: s_o , Larves: s_l , Jeunes: s_j , Adultes: s_a	$g(N)$	p_{disp}	D_{max}
Valeur	1:1	15	0,19 0,5 0,45 0,45	Beverton-Holt	0,05	Dilatation -érosion : 48m SimOiko : 17 Coût-déplacement : 6120 Graphab : 96
Habitats potentiels (code Eunis) :						
G.1. Forêts de feuillus						
G.4. Forêts mixtes						

ALYTE ACCOUCHEUR

Tableau 13: Tableau récapitulatif du cycle de vie et des paramètres démographiques d'alytes accoucheurs

Cycle de vie						
Paramètre	Sexe ratio	Fécondité	Survies	Taux de croissance	Taux dispersion	Distance dispersion (jauge énergie pixel 5 x 5 m)
Symbole	σ	F	Œufs: s_o , Jeunes: s_j , Adultes: s_a	$g(N)$	p_{disp}	D_{max}
Valeur	1:1	39,5	0,09 0,4 0,4	Beverton-Holt	0,1	Dilatation-érosion : 4 km SimOïko : 113 300 Coût-déplacement : 28 551 600 Graphab : 228 546
Habitats potentiels (code Eunis) :						
C.1 Eaux dormantes						

E. PARAMÉTRAGE DES OUTILS

Comme vu précédemment, des choix méthodologiques de paramétrage doivent être effectués pour certains outils. Ne sont donc pas concernés la modélisation de dilatation-érosion ni de coût-déplacement.

CIRCUITSCAPE

CircuitScape a été paramétré en conductance. L'intensité du courant des sources a été configurée sur la valeur par défaut. Ainsi, chaque pixel de patch d'habitat potentiel, émet un courant unitaire de 1V. À l'échelle d'un patch d'habitat potentiel, cette approche est similaire à celle employée avec Graphab en chemin de moindre coût dans la mesure où la capacité d'un patch est proportionnelle à sa surface.

GRAPHAB

Graphab a été configuré avec 8 connexités. Dans un premier temps le graphe complet non seuillé a été créé. Comme SimOiko et CircuitScape réalisent les déplacements à partir des bords de patches d'habitat, les distances intra-tâches (p7. du guide utilisateur) ont été exclues du graphe. Graphab a été configuré pour ne conserver que les chemins de moindre coût (LCP) ne passant pas par des patches d'habitat potentiel intermédiaire. C'est-à-dire que si pour aller du patch A au patch B, le LCP passe par un patch C, les arrêtes A-C et B-C sont conservées dans le graphe final mais l'arrête AB est ignorée (sauf si atteignable directement). À partir de la régression DistM-Dist sur le jeu de lien du graphe complet, la valeur de seuil du graphe seuillé a été calculée en coût-cumulé (cf. calcul de la distance de dispersion voir A.). Le graphe seuillé a été recalculé avec cette valeur conformément aux préconisations de Clauzel et al. (2016). Deux métriques ont été exploitées pour l'interpolation : FPC pour sa signification biologique (flux d'individus) et CF pour sa similarité avec la métrique de CircuitScape.

Tableau 14: Description de la métrique FPC (extrait adapté de Clauzel et al. (Clauzel et al. 2016))

Probabilité de Connectivité de Flux (FPC)		
	Formule	Signification
Niveau local	$FPC_i = \frac{1}{A^2} \sum_{j=1}^n a_i^\beta a_j^\beta e^{-\alpha d_{ij}}$	Somme des produits de la capacité du patch d'habitat potentiel focal avec tous les autres patches, pondérés par leur probabilité d'interaction, divisée par le carré de la surface de la zone d'étude.
Valeurs	$FPC_i \in [0; 1]$	
Commentaire	Pour chaque couple de patches d'habitat potentiel, le chemin du graphe utilisé est celui qui maximise $e^{-\alpha d}$, c'est-à-dire celui qui minimise la distance d (ou le coût) entre les tâches i et j.	

SIMOIKO

SimOïko a été paramétré selon les cycles de vie décrits pour chaque espèce. L'algorithme de dispersion exploité est le Stochastic Movement Simulator (SMS). La compétition intra-patch a été configurée selon le modèle de Beverton-Holt. L'algorithme de dynamique génétique a été activé. Le nombre de microsattellites a été fixé à 10 par espèce et chaque locus microsattelite a été configuré pour présenter 10 allèles. Un taux de mutation peut être configuré dans SimOïko mais au regard des échelles temporelles auxquelles nous travaillons dans CIRFE (quelques dizaines d'années), nous avons fait le choix de réaliser les simulations sans prise en compte d'éventuelles mutations (Prunier et al. 2014, mais voir Yu et al. 2017)

3. SENSIBILITÉ AUX DONNÉES D'OCCUPATION DU SOL

La sensibilité de la modélisation aux données d'occupation du sol est une problématique opérationnelle pour les praticiens et aménageurs en raison des coûts d'acquisition ou de traitement qu'elles représentent. Il s'agit aussi de la seule donnée d'entrée commune à l'ensemble des outils.

Nous avons donc réalisé une analyse de sensibilité des résultats à deux facteurs déterminants de l'occupation du sol (Milanesi et al. 2017a, Simpkins et al. 2017) : la résolution typologique (précision de la description des milieux) et la résolution spatiale (précision du pixel de rasterisation et de l'échelle de digitalisation des milieux). En effet, d'après les travaux de Simpkins et al. (2017), la qualité de la description du paysage est un facteur assez important de variation des résultats de modélisation. Les effets de ce facteur sont toutefois, dans le cadre de ses travaux portant sur les chemins de moindre coût, difficilement prédictibles. De même, la question de l'échelle à laquelle on définit le paysage est récurrente (Belmont et al. 2010, Henle et al. 2010). La résolution choisie pour une étude va impacter les estimateurs de connectivité au niveau de la structure paysagère : certaines barrières ou corridors physiques peuvent devenir perméables ou disparaître avec une réduction de la résolution (Figure 33) et altérer significativement l'estimation de la connectivité (Milanesi et al. 2017b, Simpkins et al. 2017). Pour des modèles intégrant les capacités de perception des individus (Vuilleumier and Perrin 2006, Pe'er and Kramer-Schadt 2008, Barraquand et al. 2009, Palmer et al. 2011, Baguette et al. 2013a), le niveau de résolution risque d'affecter le cône d'influence réel d'une ILT et il convient de quantifier l'impact de l'erreur commise alors dans l'estimation des indices de connectivité (Halfwerk et al. 2011, Abbott et al. 2012)

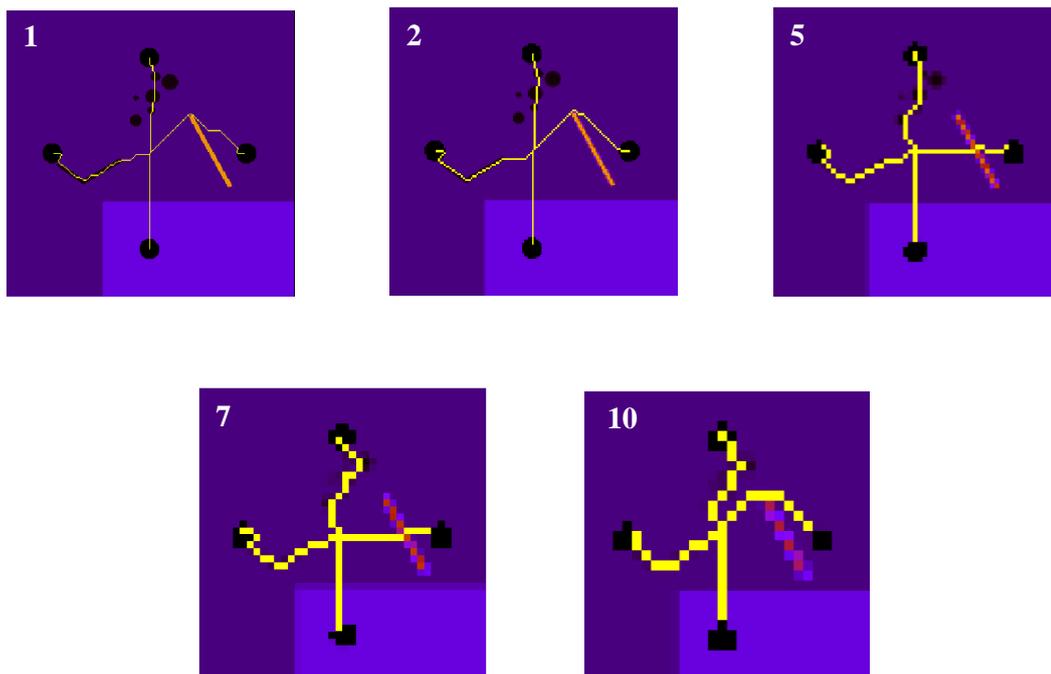


Figure 33: Évolution des déplacements d'une espèce fictive en lien avec la résolution du pixel dans l'arène expérimentale dérivée de Chardon et al. (2003).

Du violet foncé au rouge, les coefficients de friction du milieu augmentent indiquant la difficulté croissante de l'espèce à traverser ces cellules de la carte. En jaune, les trajectoires de moindre coût estimées à l'aide de l'algorithme de Dijkstra sont présentées. Le changement de résolution de la carte (agglomération de respectivement 2, 5, 7, et 10 cellules) modifie considérablement le résultat de la trajectoire de moindre coût et ce de manière imprévisible (Baguette et al. 2012a).

NOTA BENE

À ce jour, la sensibilité des modèles aux données d'entrée est toujours en cours d'évaluation. En effet, dans la mesure où les modélisations réalisées avec SimOiko et Graphab durent plusieurs semaines, le jeu de données complet n'est pas encore finalisé et son état d'avancement est présenté dans l'Annexe 8.

A. MÉTHODOLOGIE

RÉSOLUTION TYPOLOGIQUE

L'ensemble des outils ont été utilisés pour les différentes espèces cibles avec des gradients de précision de typologie standard d'occupation du sol. À partir de l'occupation du sol réalisée par photo-interprétation et inventaires phyto-sociologiques, réalisée avec la typologie européenne EUNIS, nous avons dégradé cette information fine en ne conservant que les niveaux 2 (occupations du sol dites EUNIS2 par la suite) puis 1 (EUNIS1). Toutefois la typologie EUNIS n'est pas encore très répandue dans les études règlementaires et la typologie CORINE LAND COVER (CLC) reste une typologie standard très utilisée. Nous avons donc converti les données en typologie EUNIS vers la typologie CLC et dégradé l'information de manière similaire à la procédure décrite pour la typologie EUNIS (CLC2 puis CLC1) (Figure 34).



Figure 34: Exemple des différents niveaux de précision utilisés pour le code EUNIS G1.2 : Forêts riveraines mixtes des plaines inondables et forêts galeries mixtes.

Le niveau EUNIS 2 correspond à G1 « Forêt de feuillus de caducifoliées », le niveau EUNIS 1 correspond à G1 « Forêt de feuillus de caducifoliées », le niveau EUNIS 1 correspond à G « Bois de forêts et autres habitats boisés »

RÉSOLUTION SPATIALE

Le choix méthodologique que doit faire le praticien concernant la résolution spatiale porte à la fois au moment de la digitalisation (choix de l'échelle de photo-interprétation) et au moment de la rasterisation (choix de la taille du pixel). Ainsi, dans le programme CIRFE, cette résolution spatiale a été dégradée de deux manières distinctes. Premièrement nous avons utilisé deux échelles de digitalisation différentes. Nous avons utilisé d'une part l'occupation du sol fine au 1/200^{ème} réalisée pour le programme et d'autre part le CORINE LAND COVER en accès libre sur le site <http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/clc/fichiers/> du MTES (dénommée CLC large par la suite) dont la résolution spatiale de digitalisation est au 1/100 000^{ème} (Figure 35). Deuxièmement, nous avons réalisé une analyse de sensibilité des modèles à la taille des pixels du raster selon un gradient de 5 résolutions différentes de rasterisation (à l'exception de la méthode de dilatation-érosion qui exploite un format vectoriel) : 2x2 m, 5x5 m, 10x10 m, 20x20 m, et 100x100 m.

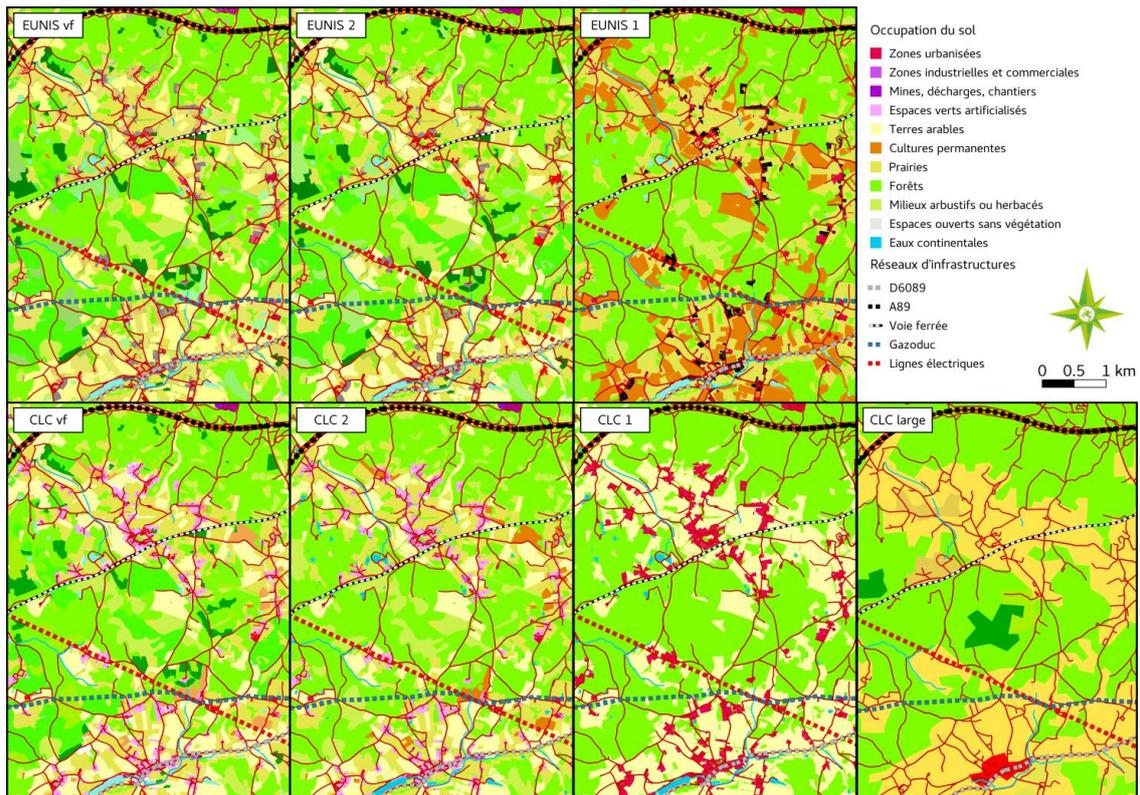


Figure 35 : Extraits des occupations du sol en CORINE LAND COVER au 1/100 000ème et de l'occupation du sol réalisée dans le projet au 1/200ème illustrant les différences de niveaux de détail.

Au-delà des structures paysagères telles que les infrastructures linéaires (figure 35), modifier la résolution spatiale (taille des pixels) d'une carte d'occupation du sol peut impacter trois caractéristiques structurelles des patches d'habitat potentiel des espèces que nous étudions :

- La proportion de la surface en habitat potentiel
- La densité de polygones d'habitat potentiel (nombre de polygones par hectare)
- La géométrie et compacité des polygones d'habitat potentiel
- La fragmentation (agrégation) de l'habitat potentiel

Pour rendre compte de ces modifications nous avons utilisé le logiciel Fragstat qui permet de calculer des indices de structure paysagère : L'indice FRAC_MN pour la géométrie, PLADJ pour la compacité, l'indice d'agrégation LSI pour la fragmentation.

AVANCEMENT DE LA MODÉLISATION

- Résolution spatiale

La modélisation concernant l'effet de l'échelle de digitalisation est disponible pour le myrtil à la résolution 5x5m pour CircuitScape, coût-déplacement, dilatation-érosion.

Pour les 3 espèces (alyte accoucheur, myrtil et féronie noire), nous avons exploité la carte d'occupation du sol EUNISvf (résolution initiale 5 x 5) dont nous avons progressivement augmenté la taille des pixels (10 x 10 m, 20 x 20 m et 100 x 100 m). Pour chaque résolution spatiale, les zones de déplacements préférentiels (méthode de calcul présentée en partie 3.IV.2) et les métriques de connectivité de Graphab (PC, FPC et CF, voir partie 3.IV.1) ont été déterminées.

Lorsque cela a été possible, des résolutions de 2 x 2 m ont aussi été modélisées (Coût-déplacement, Graphab et SimOïko).

- Résolution typologique :

Une première analyse de l'impact de la résolution typologique a été menée sur la définition des habitats. À l'heure actuelle, les résultats de modélisation ne sont pas encore disponibles.

B. COMPARAISON DES RÉSULTATS DE DÉPLACEMENTS

Les outils de modélisation fournissant des résultats de déplacements animaliers non comparables directement, des zones de déplacements préférentiels ont été calculées à partir des résultats obtenus.

Le gradient des zones de déplacements préférentiels est basé sur la distribution des quantiles :

- 0-5% (couleur bleue) : cette classe correspond à 5% des déplacements les plus fréquents obtenus par la modélisation
- 10%-5% (couleur verte) : cette classe correspond aux déplacements entre les 5% et les 10% les plus fréquents
- 15%-10% (couleur jaune) : cette classe correspond aux déplacements entre les 10% et les 15% les plus fréquents
- 20%-15% (couleur orange) : cette classe correspond aux déplacements entre les 15% et les 20% les plus fréquents
- 25%-20% (couleur rouge) : cette classe correspond aux déplacements entre les 20% et les 25% les plus fréquents

Pour plus de clarté, les autres niveaux de fréquence de déplacements, c'est-à-dire en dessous du seuil des 25%, ne sont pas représentés sur ces cartes comparatives.

C. SENSIBILITÉ DES MODÈLES À LA RÉOLUTION SPATIALE DES CARTES D'OCCUPATION DU SOL

I. MODIFICATIONS DES CARACTÉRISTIQUES STRUCTURELLES DES PATCHS D'HABITAT POTENTIEL EN LIEN AVEC LA TAILLE DE PIXEL DE RASTÉRISATION

Les résultats de la couleuvre à collier sont intégrés dans cette analyse afin de rendre compte de l'impact de la résolution spatiale sur des habitats linéaires, l'habitat potentiel de cette espèce étant composé essentiellement de cours d'eau.

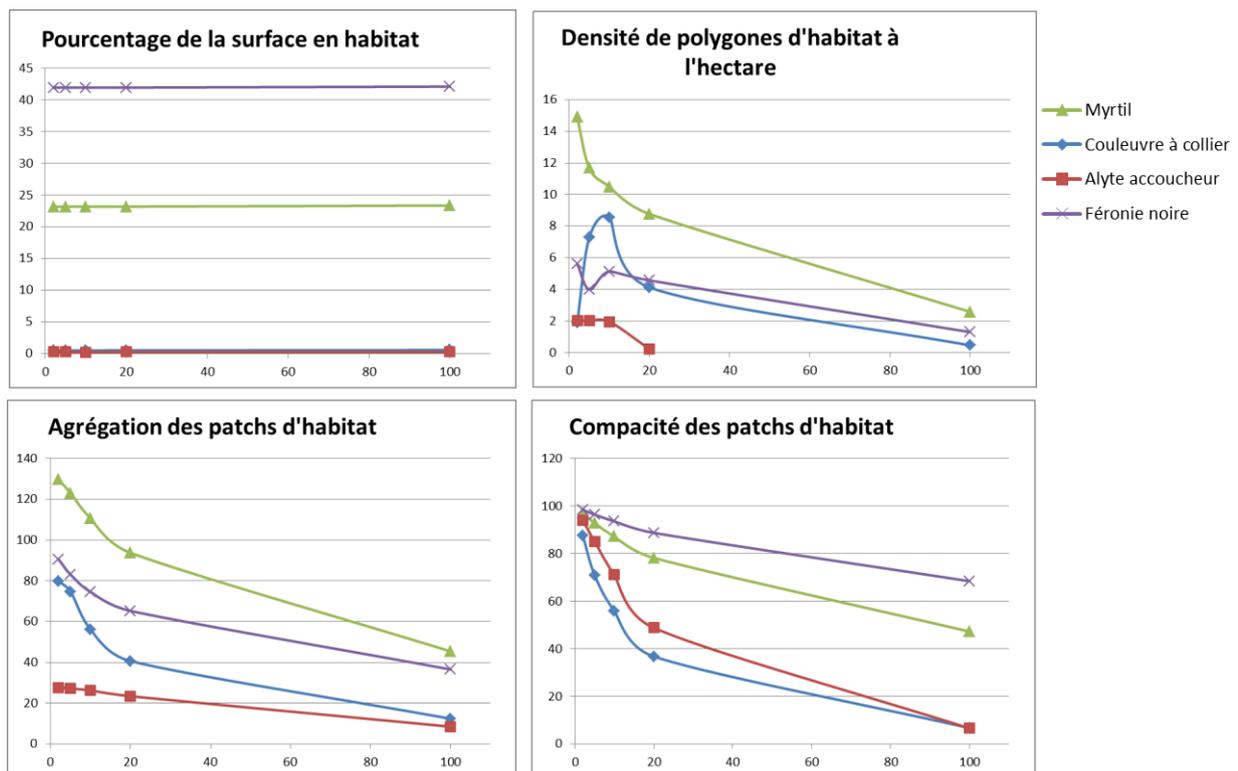


Figure 36: Évolution des caractéristiques structurales des patches d'habitat potentiel en fonction de la taille de pixel

Le comportement des caractéristiques structurales des patches d'habitat potentiel en fonction de la résolution spatiale est assez proche entre les espèces (Figure 36).

Le pourcentage d'habitats reste constant pour toutes les espèces à l'exception de l'alyte accoucheur. Pour cette espèce, les patches d'habitat potentiel sont assez rares dans le paysage (2 polygones.ha⁻¹ pour les résolutions allant de 2 x 2 m à 10 x 10 m) et se raréfient avec la réduction de résolution (1,6 polygones.ha⁻¹ pour une résolution de 20 x 20 m puis 0,2 polygones.ha⁻¹ pour la résolution 100 x 100m). Cela s'explique par le fait que les mares, qui représentent une majeure partie de l'habitat potentiel de l'alyte, forment des polygones de petites surfaces ponctuelles qui disparaissent lorsque la taille pixel de rasterisation augmente.

La densité de polygones à l'hectare présente un comportement non prévisible avec l'augmentation de la taille de pixel même si la tendance à 100x100m est toujours à la forte diminution.

La fragmentation du paysage (donnée par un indice d'agrégation) augmente pour toutes les espèces mais les pentes sont différentes entre elles. L'habitat forestier de la féronie noire, représentant une surface importante de la zone d'étude (plus de 40%) se retrouve le moins impacté par la pixellisation.

La tendance est similaire pour la compacité des patches d'habitat. Par contre la diminution est plus drastique pour la couleuvre à collier et pour l'alyte accoucheur. Les raisons en sont différentes. Pour l'alyte accoucheur, la compacité diminue parce que les mares, habitat de forme généralement compacte, sont exclues de l'analyse par la baisse de la résolution spatiale. Pour la couleuvre à collier, qui a un habitat potentiel de forme linéaire (cours d'eau), la compacité chute logiquement avec la diminution de la résolution spatiale. Cette observation serait d'ailleurs généralisable à l'ensemble des infrastructures linéaires de transport.

II. SENSIBILITÉ DES MODÈLES À LA TAILLE DE PIXEL AU COURS DE LA RASTÉRISATION

ALYTE ACCOUCHEUR

Les résultats de modélisation obtenus pour le crapaud accoucheur montrent (Figure 37) qu'avec SimOïko, les grands patrons d'exploitation de la matrice paysagère sont conservés jusqu'à la résolution de 20 x 20 m. Pour la résolution de 100 x 100 m, l'axe principal le long de la D6089 identifié à toutes les résolutions est conservé ainsi que le noyau de déplacement du sud-ouest de Limeyrat. La structure de la liaison entre ces deux ensembles est par contre affaiblie. Le réseau de l'ouest de la zone d'étude se déstructure en 2 sous-réseaux dont le noyau principal se décale à l'ouest par rapport à sa localisation identifiée avec une résolution spatiale de 5 x 5 m et le second se situe dans un secteur légèrement plus à l'est identifié comme faiblement exploité aux autres résolutions. De manière similaire, la partie la plus à l'ouest de l'axe longeant la D6089 n'est plus identifiée comme fréquemment utilisée au profit d'un nouveau noyau de fréquentation plus à l'ouest.

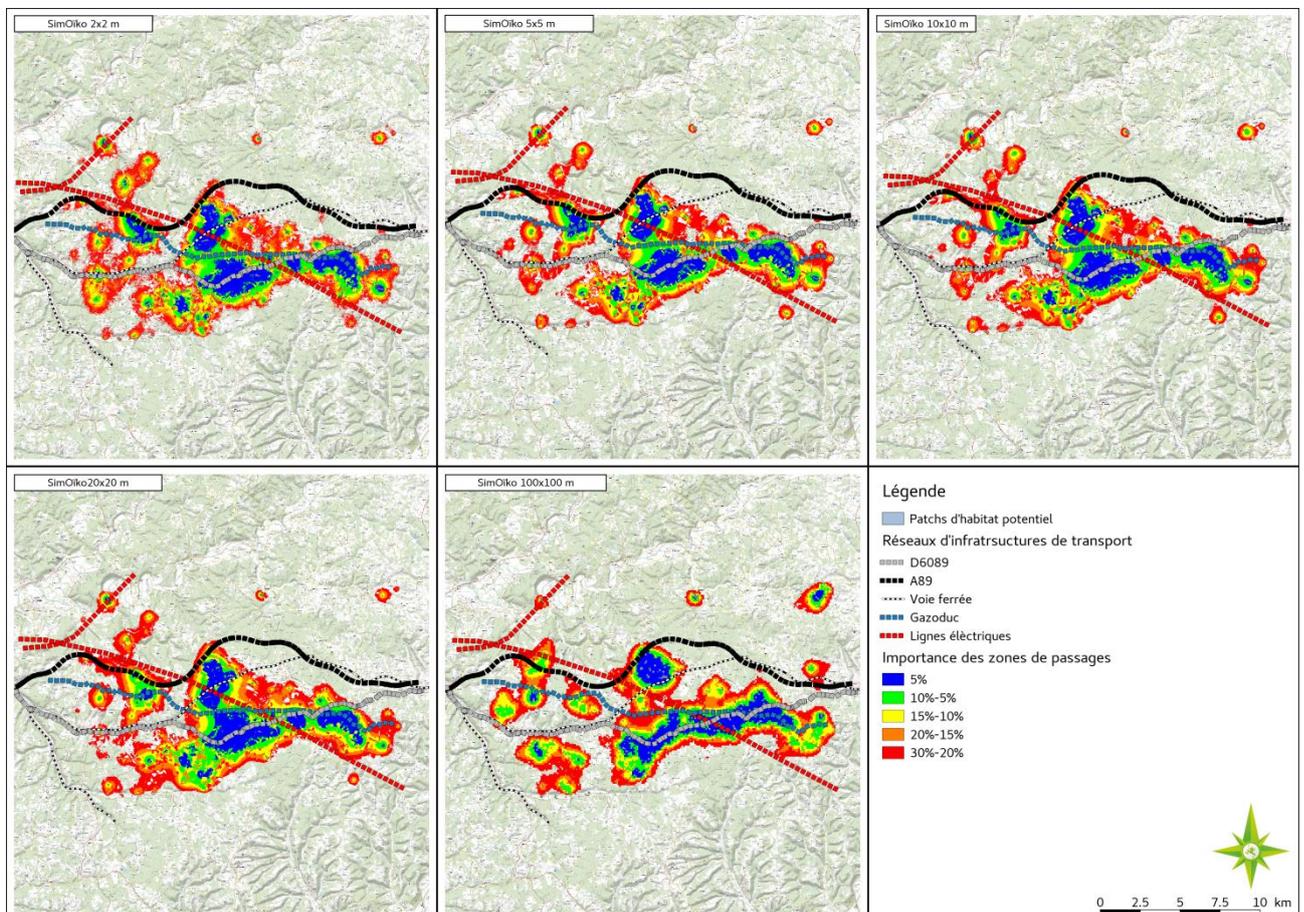


Figure 37 : Évolution des patrons d'exploitation de la matrice paysagère par l'Alyte accoucheur simulés avec SimOïko sur des cartes de résolution décroissante (taille du pixel en mètres)

La métrique PCm reste constante pour les résolutions allant de 5 x 5 m à 20 x 20 m (respectivement $3,05 \cdot 10^{-14}$, $3,02 \cdot 10^{-14}$, $3,13 \cdot 10^{-14}$ u.a.) puis chute drastiquement pour la résolution 100 x 100 m ($PCm_{100 \times 100} = 1,76 \cdot 10^{-14}$ u.a.). FPCm n'est pas différente entre les résultats obtenus avec des pixels de 5 x 5 m et 10 x 10 m (test de comparaison de moyenne non paramétrique de Wilcoxon Mann-Whitney : $W = 199210$, $p = 0,76$) puis augmente significativement entre les résultats obtenus avec des pixels de 10 x 10 m et 20 x 20 m ($W = 137800$, $p < 0,001$) puis entre 20

x 20 m et 100 x 100 m ($W = 10406$, $p < 0,001$). La métrique CFc calculée par Graphab à partir d'informations issues du modèle multi-agents, est très sensible aux modifications de résolution et présente un comportement erratique ($\chi^2 = 227,36$, ddl = 4, $p < 0,001$). En effet, pour les résultats obtenus avec des pixels de 5 x 5 m et 10 x 10 m voient leurs valeurs baisser ($W = 229650$, $p < 0,001$) puis augmenter pour les résultats obtenus avec des résolutions de 20 x 20 m ($W = 138300$, $p < 0,001$) puis baisser de nouveau pour des tailles de pixels de 100 x 100 m ($W = 36315$, $p < 0,001$).

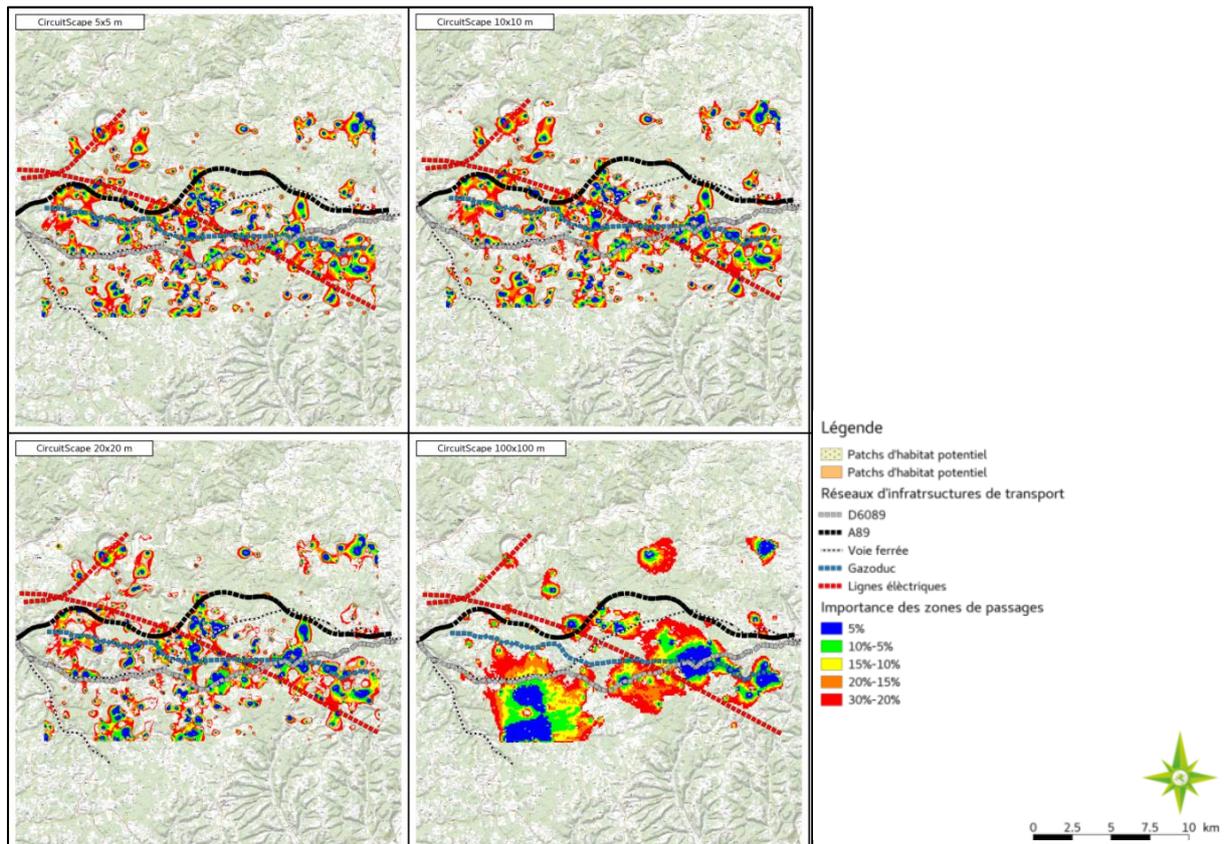


Figure 38: Évolution des patrons d'exploitation de la matrice paysagère par l'Alyte accoucheurs simulés avec CircuitScape sur des cartes de résolution décroissante (taille du pixel en mètres)

CircuitScape ne peut pas travailler avec des cartes d'occupation du sol présentant une résolution de pixel de 2 x 2 m dans notre cas de figure. La Figure 38 montre que l'exploitation de la matrice paysagère simulée pour l'alyte accoucheur est très conservée pour les résolutions allant de 5 x 5 m à 20 x 20 m. Lorsque l'occupation du sol est générée avec des pixels de 100 x 100 m, le patron d'exploitation de la matrice paysagère est totalement remodelé par rapport au patron observé avec des pixels de 5 x 5 m.

La métrique CF, calculée par Graphab peut être transposée au fonctionnement en théorie des circuits de CircuitScape qui ne calcule pas ce type de métrique (voir partie 3.IV.1). CF est en moyenne plus basse lorsque la résolution de l'occupation du sol est de 5 x 5 m que lorsqu'elle est de 10 x 10 m ($W = 229990$, $p < 0,001$). Entre les résultats obtenus pour des résolutions de 10 x 10

m et 20 x 20 m, aucune différence significative n'est détectée ($W = 163910$, $p = 0,42$) et une nouvelle baisse est détectée pour la résolution à 100 x 100 m ($W = 36315$, $p < 0,001$) (Figure 39).

Graphab présente un patron d'exploitation de la matrice paysagère pour l'alyte accoucheur similaire pour les résolutions allant de 5 x 5 m à 20 x 20 m (Figure 39). Lorsque l'occupation du sol est décrite avec des pixels de 100 x 100 m, l'interpolation de la métrique FPC avec Graphab, conserve les noyaux autour de Fossemagne et au sud-ouest de Limeyrat comme secteurs de déplacements préférentiels des alytes accoucheurs. La liaison entre ces deux noyaux, dont l'importance relative décroît marginalement entre les résolutions 5 x 5 m (5% des zones les plus fréquentées) à 20 x 20, (5-10% des zones les plus fréquentées) est encore réduite pour rejoindre la classe des 10-15% des zones les plus fréquentées. L'axe de déplacements préférentiels longeant la D6089 est fragmenté et s'interrompt dans la zone où le gazoduc et la D6089 sont les plus proches. Enfin au nord, le réseau de mares identifié comme appartenant à un petit nodule d'intérêt modéré (15-30% des zones les plus fréquentées) jusqu'à 20x20m, est identifié comme un noyau de déplacements préférentiels au même titre que le secteur de Fossemagne et du sud-ouest de Limeyrat en 100x100m.

La métrique PC reste constante pour les résolutions allant de 5 x 5 m à 20 x 20 m (respectivement $4,57.10^{-14}$, $4,53.10^{-14}$, $4,65.10^{-14}$ u.a.) puis augmente pour la résolution 100 x 100 m ($5,43.10^{-14}$ u.a.). Entre des résolutions de 5 x 5 m et 10 x 10 m, aucune différence significative n'est identifiable ($W = 197800$, $p = 0,60$). FPC augmente ensuite pour les résolutions de 20 x 20 m ($W = 129890$, $p < 0,001$) et 100 x 100 m ($W = 1027$, $p < 0,001$) (Figure 40).

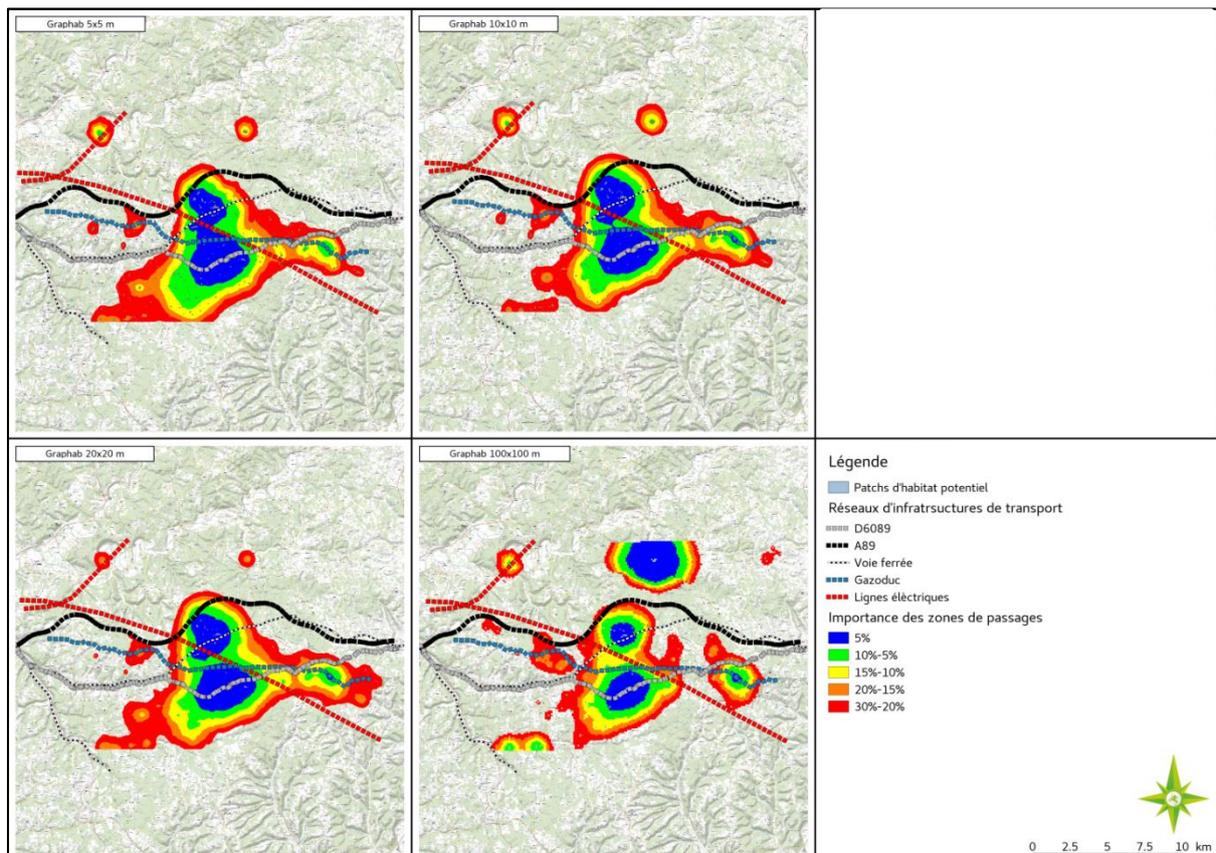


Figure 39: Évolution des patrons d'exploitation de la matrice paysagère par l'Alyte accoucheurs simulés avec Graphab sur des cartes de résolution décroissante (taille du pixel en mètres)

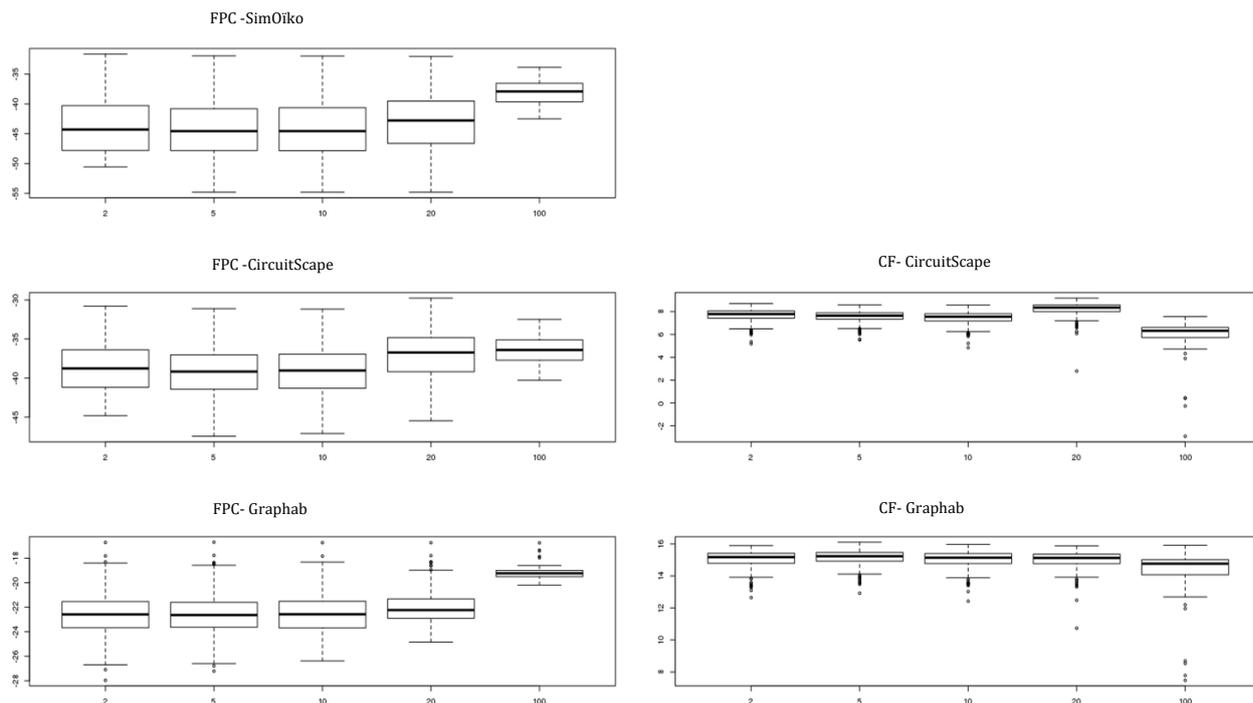


Figure 40: Évolution des métriques de connectivité estimées pour l'alyte accoucheur en fonction de la résolution de l'occupation du sol utilisée (taille des pixels en mètres)

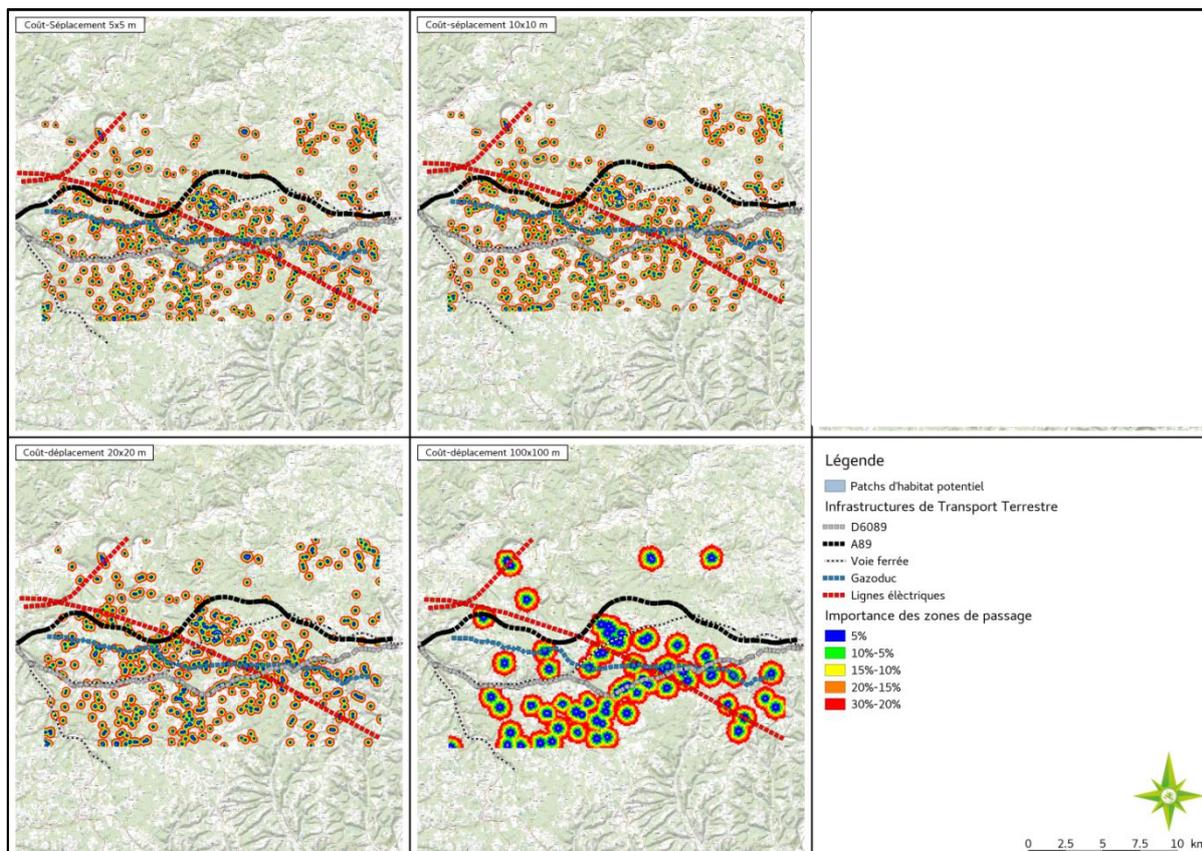


Figure 41: Évolution des patrons d'exploitation de la matrice paysagère pour l'Alyte accoucheur simulés par coût-déplacement sur des cartes de résolution décroissante (taille du pixel en mètres)

Les modélisations de l'exploitation de la matrice paysagère par les alytes accoucheurs en utilisant le modèle de coût déplacement (Figure 41) présentent le même patron d'exploitation que les occupations du sol soient réalisées avec des pixels de 5 x 5 m, 10 x 10 m ou 20 x 20 m. Comme avec les autres modèles utilisés, seul le patron détecté pour une résolution utilisant des pixels de 100 x 100 m est différent de celui obtenu aux résolutions plus fines.

MYRTIL

La Figure 42, montre que les grands patrons de déplacements du myrtil sont conservés avec la mise en œuvre de SimOiko, quelle que soit la résolution de l'occupation du sol utilisée. Seule la précision des secteurs de passages préférentiels est altérée par l'utilisation de pixels de plus en plus grands. Le modèle multi-agents est donc assez peu sensible à la modification de la résolution de ses cartes d'entrées d'occupation du sol pour le myrtil.

En raison de limitations techniques, les métriques PCm, FPCm, FPCc et CFc ne sont pas calculables pour le myrtil.



Figure 42 : Évolution des patrons d'exploitation de la matrice paysagère pour le myrtil simulés avec SimOiko sur des cartes de résolution décroissante (taille du pixel en mètres)

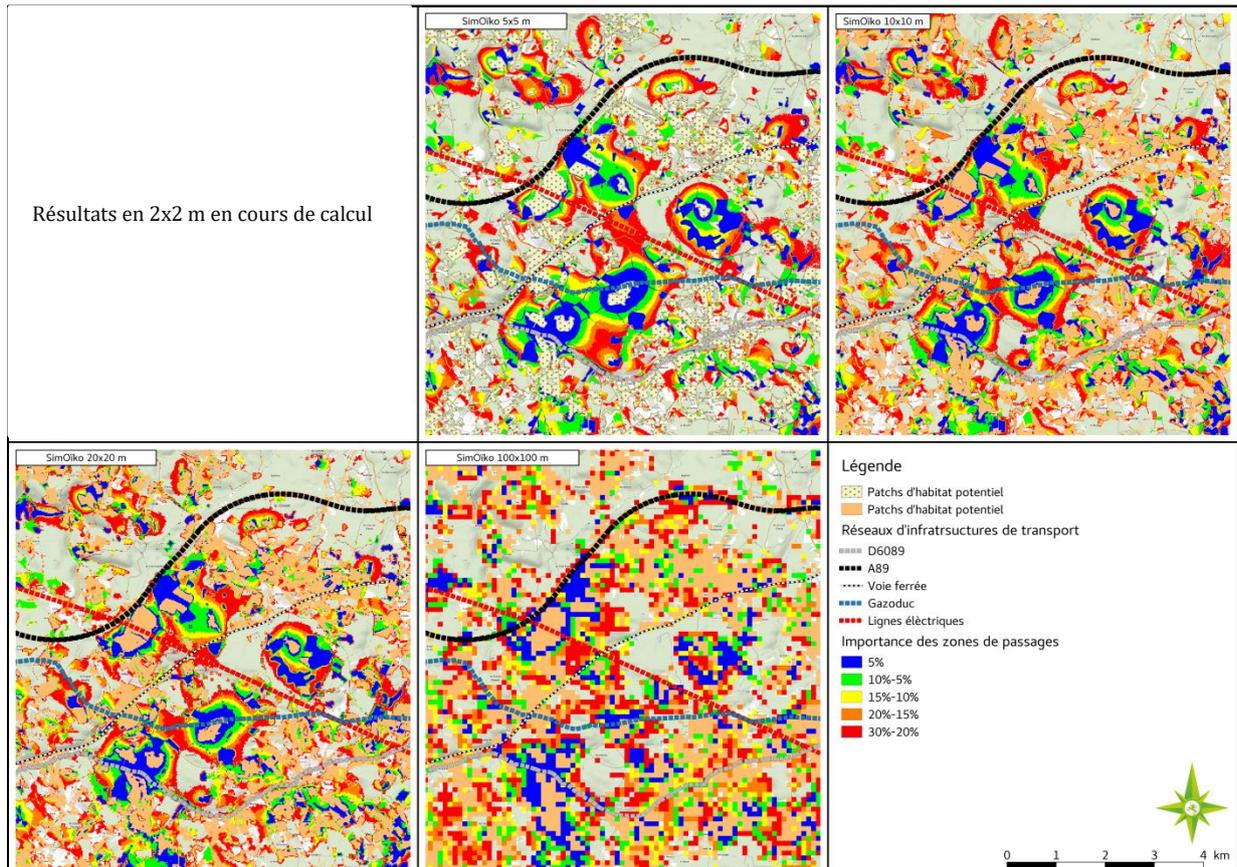


Figure 43: Zoom d'un extrait de la Figure 42

CircuitScope localise des zones de déplacements préférentiels dans les interstices des prairies favorables au myrtil. Avec la baisse de résolution spatiale, les zones de passages préférentiels conservent un patron similaire pour les résolutions allant de 5 x 5 m à 20 x 20 m. Lorsque la résolution est réduite à des pixels de 100 x 100 m, un corridor principal suivant un axe nord-sud tend à concentrer les zones de passages préférentiels (Figure 44).

La métrique CF varie en fonction de la résolution utilisée ($\chi^2 = 8529$, $ddl = 4$, $p < 0,001$). Cette métrique augmente significativement pour le myrtil avec la réduction de la résolution de l'occupation du sol (toutes $p < 0,001$).

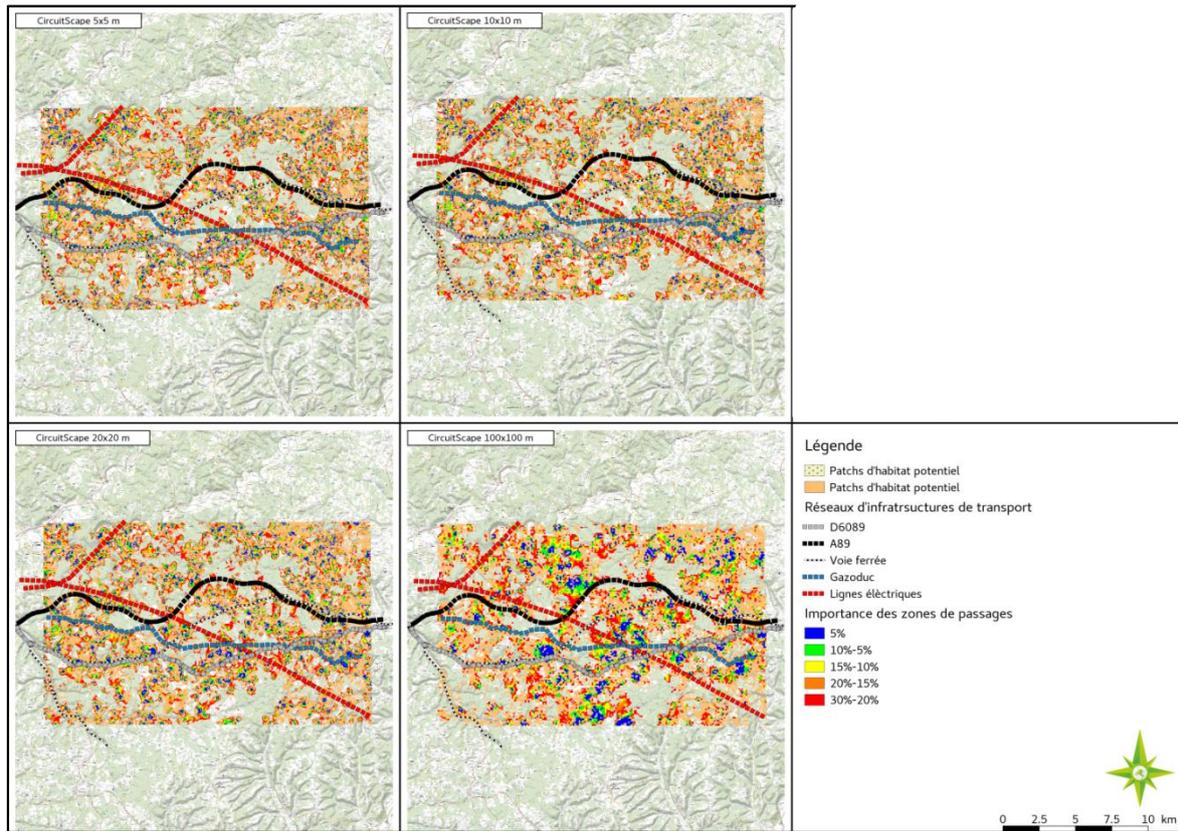


Figure 44: Évolution des patrons d'exploitation de la matrice paysagère pour le myrtil simulés avec CircuitScape sur des cartes de résolution décroissante (taille du pixel en mètres)

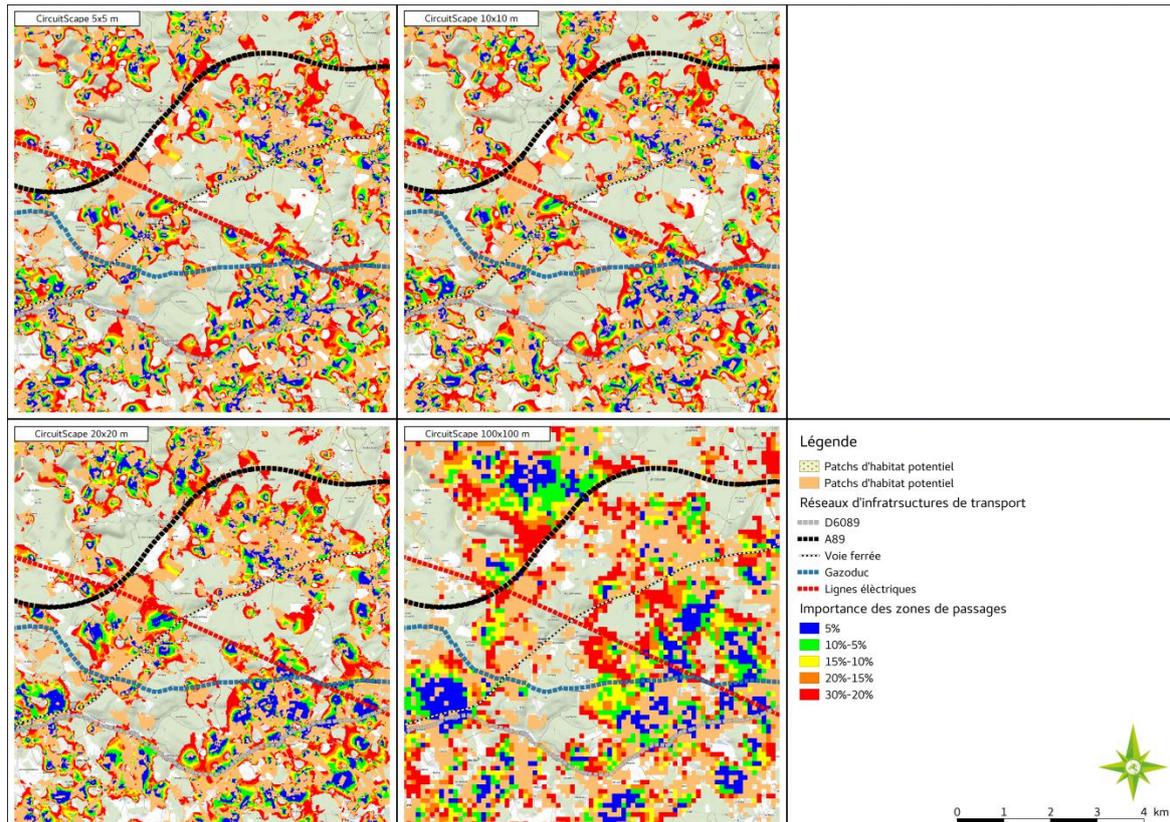


Figure 45: Zoom d'un extrait de la Figure 44

L'interpolation de la métrique FPC avec Graphab présente un patron général constant pour les résolutions allant de 5 x 5 m à 20 x 20 m. Lorsque la résolution des pixels atteint 100 x 100, le noyau de déplacement le plus à l'ouest de la zone d'étude perd de son importance relative au profit du grand corridor joignant ce noyau au tiers est de la zone d'étude qui concentre la plus grande partie des déplacements ainsi modélisés (Figure 46).

La métrique FPC n'est pas significativement différente entre les résolutions 5 x 5 m et 10 x 10 m ($W = 6122200, p = 0,25$) puis augmente entre les résolutions 10 x 10 m et 20 x 20 m ($W = 4498400, p = 0,006$) et diminue entre les résolutions 20 x 20 m et 100 x 100 m ($W = 1467300, p < 0,001$)(Figure 47).

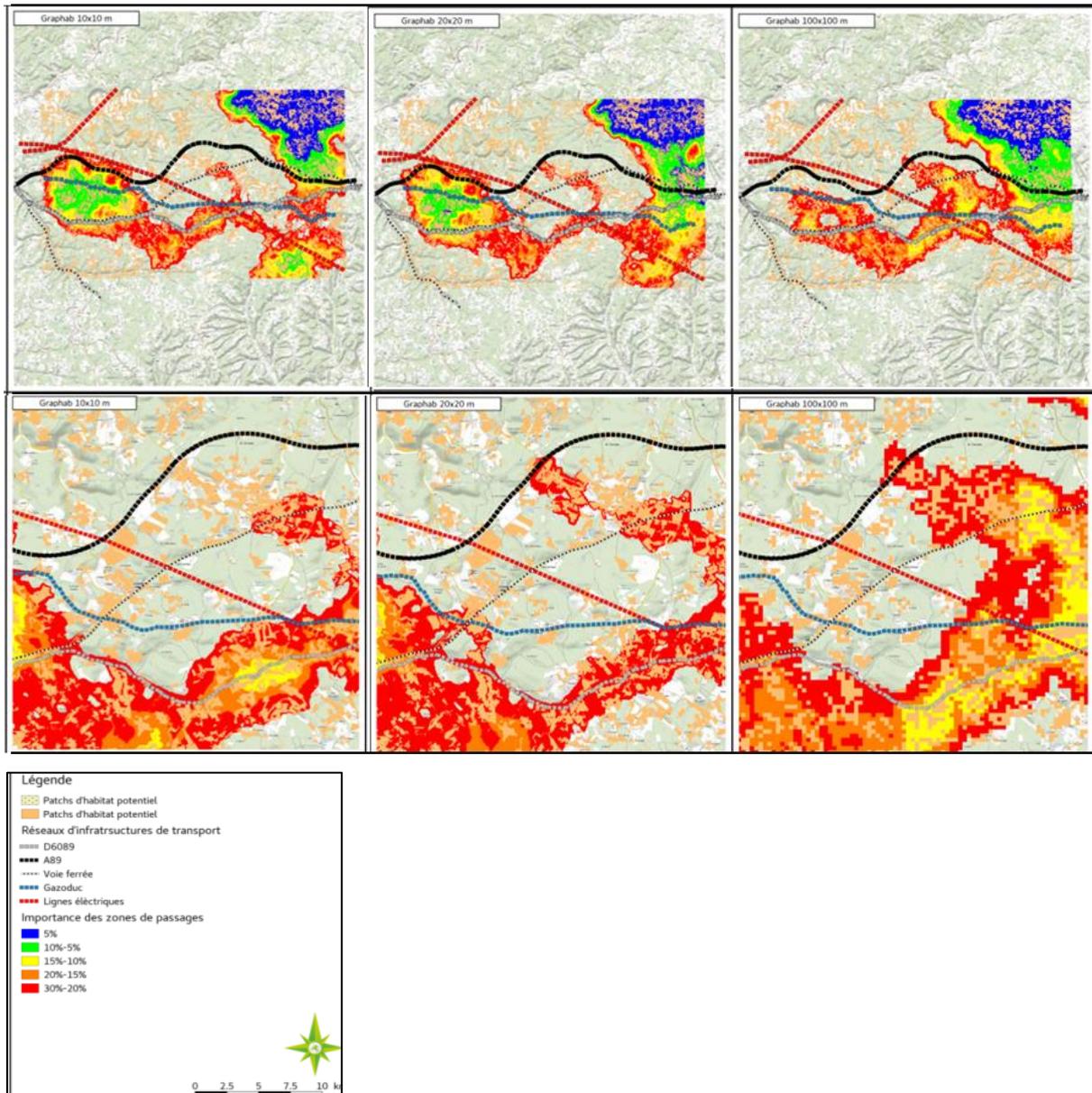


Figure 46 : Évolution des patrons d'exploitation de la matrice paysagère pour le myrtil simulés avec Graphab sur des cartes de résolution décroissante (taille du pixel en mètres) à l'échelle globale (3 cadres de haut) et sur un zoom (3 cadres bas).

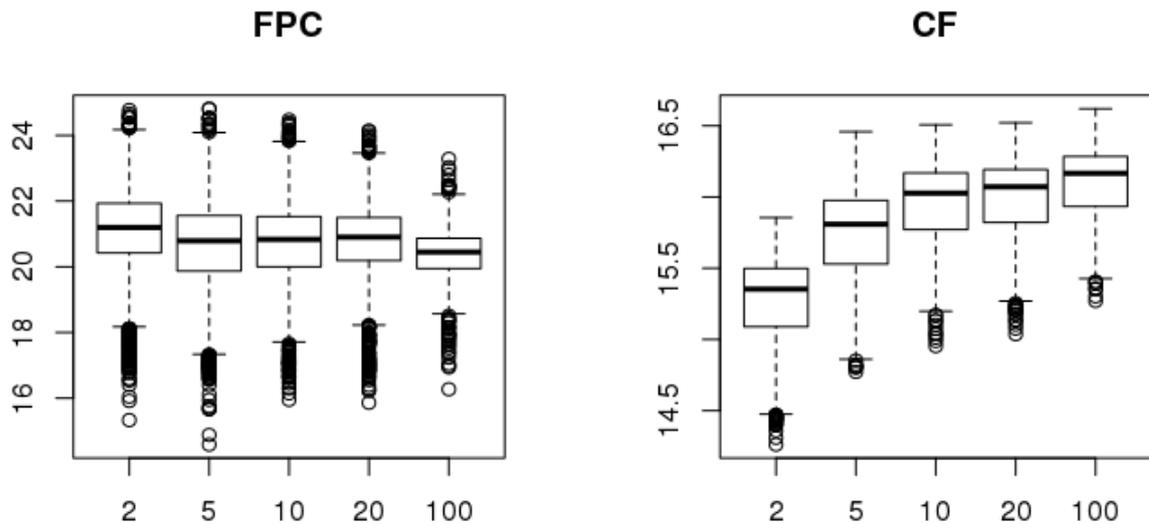


Figure 47: Evolution des métriques FPC et CF estimées pour le myrtil avec Graphab sur des cartes de résolution décroissante (taille du pixel en mètres)

L'algorithme de coût déplacement est très peu sensible à la réduction de résolution quant à la localisation des zones de passages préférentiels (Figure 48). Seule la réduction de résolution à des pixels de 100 x 100 m entraîne une modification identifiable des patrons de localisation des zones de déplacements préférentiels.

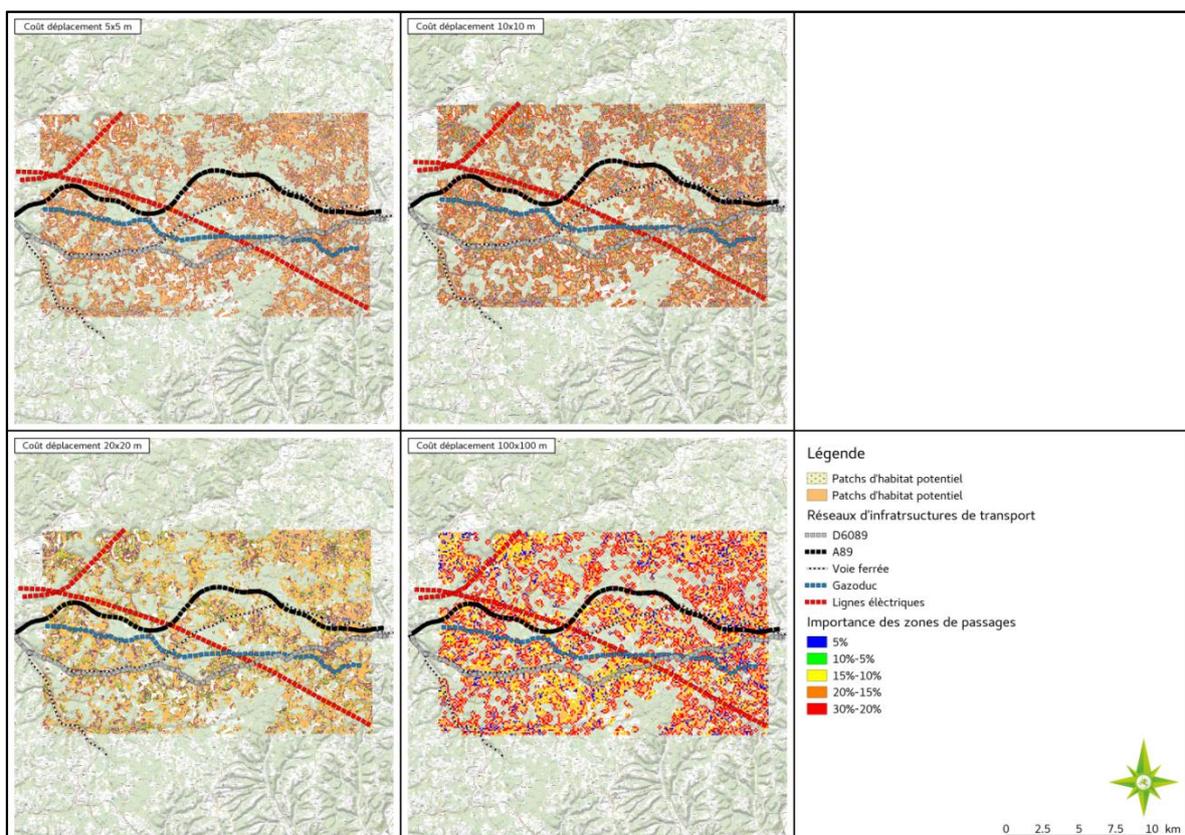


Figure 48: Évolution des patrons d'exploitation de la matrice paysagère pour le myrtil simulés par coût-déplacement sur des cartes de résolution décroissante (taille du pixel en mètres)

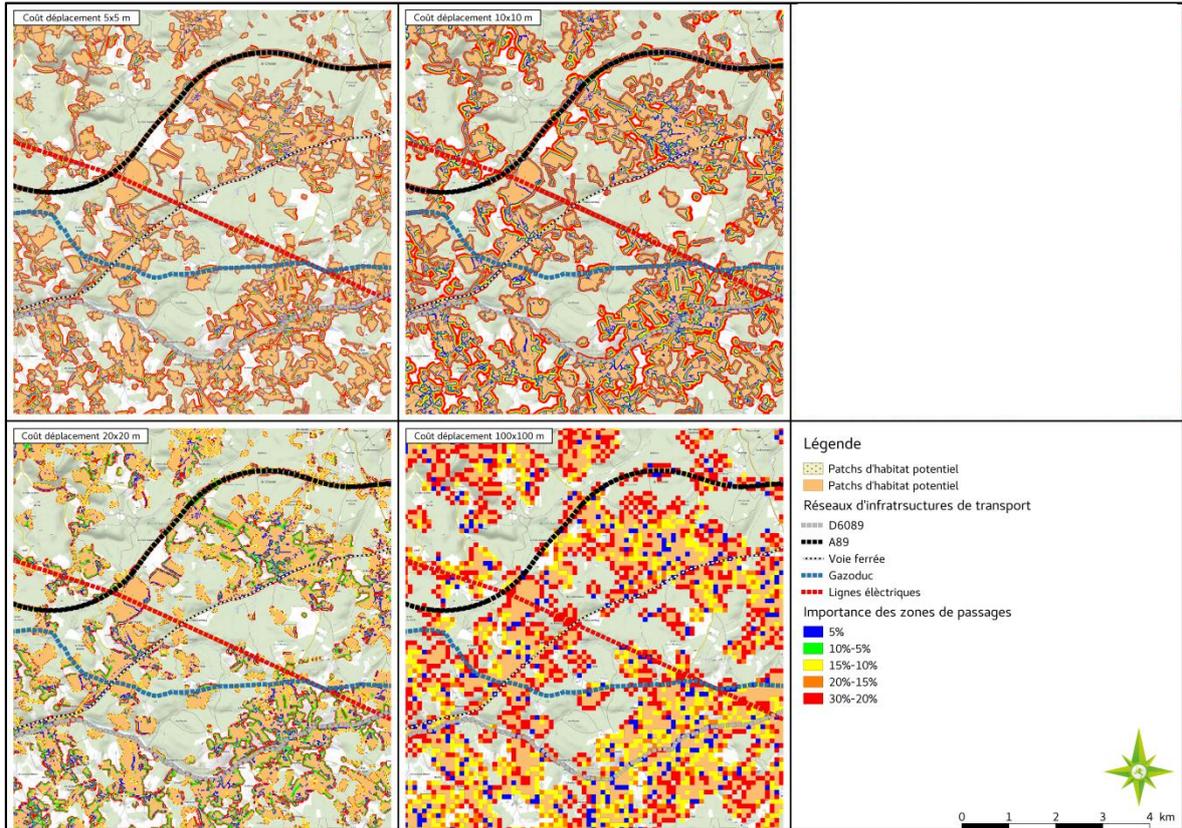


Figure 49: Zoom extrait de la figure 48

FÉRONIE NOIRE

Les résultats de modélisation pour la féronie noire ne sont disponibles pour SimOïko que pour la résolution 5 x 5 m. Il en va de même pour les interpolations réalisées avec Graphab pour les résolutions inférieures à 10 x 10 m en raison des temps de calcul. Pour les résolutions 2 x 2 m à 10 x 10 m, CircuitScape n'est pas en mesure de réaliser la modélisation. Enfin, pour la résolution 100 x 100 m, Graphab n'est pas en mesure de réaliser le seuillage du graphe (nombre de lien trop faible pour réaliser la régression décrite pour le calcul de la distance de dispersion partie 3 III.2.a) (voir Annexe 8).

Lorsque les déplacements de la féronie noire sont modélisés avec CircuitScape, les zones de déplacements les plus probables se trouvent dans des secteurs au-delà des possibilités d'accessibilité de l'espèce (Figure 50). Il apparait que la pixellisation accentue ce phénomène. La métrique CF, calculée avec Graphab, atteste d'une réduction continue avec la résolution utilisée (toutes $p < 0,001$ pour les résolutions allant de 5 x 5 m à 20 x 20 m).

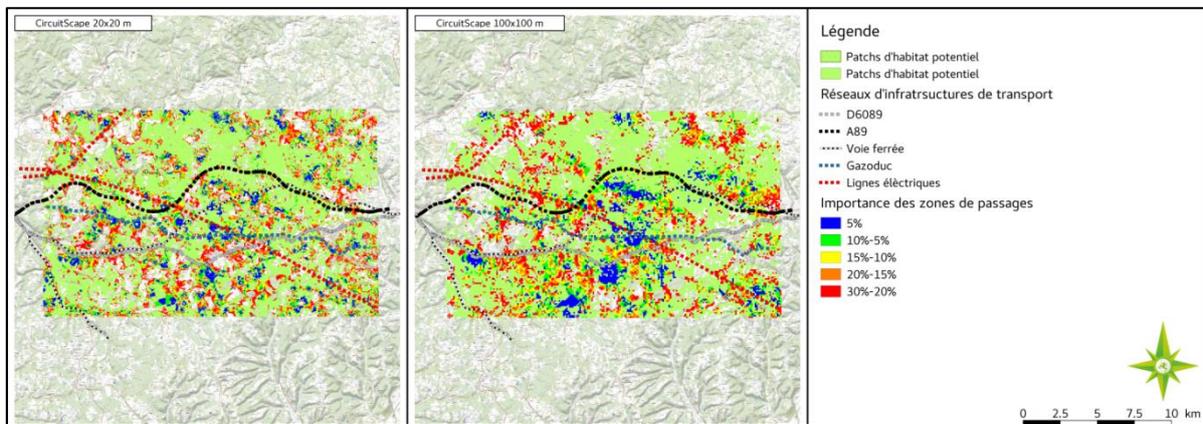


Figure 50: Évolution des patrons d'exploitation de la matrice paysagère pour la féronie noire simulés avec CircuitScape sur des cartes de résolution décroissante (taille du pixel en mètres)

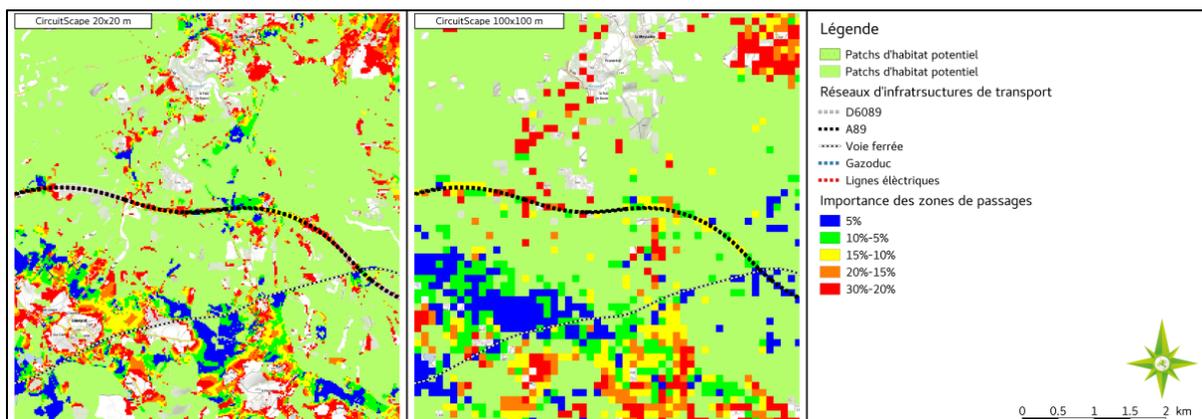


Figure 51: Zoom d'un extrait de la Figure 50

L'interpolation de la métrique FPC réalisée avec Graphab pour la féronie noire, montre qu'entre les résolutions 10 x 10 m et 20 x 20 m, les modifications du patron d'exploitation de la matrice paysagère semblent marginales. Comme la métrique CF, la métrique FPC atteste d'une réduction continue de la connectivité pour la féronie noire avec la baisse de résolution (toutes $p < 0,001$ pour les résolutions allant de 5 x 5 m à 20 x 20 m comparées par paire).

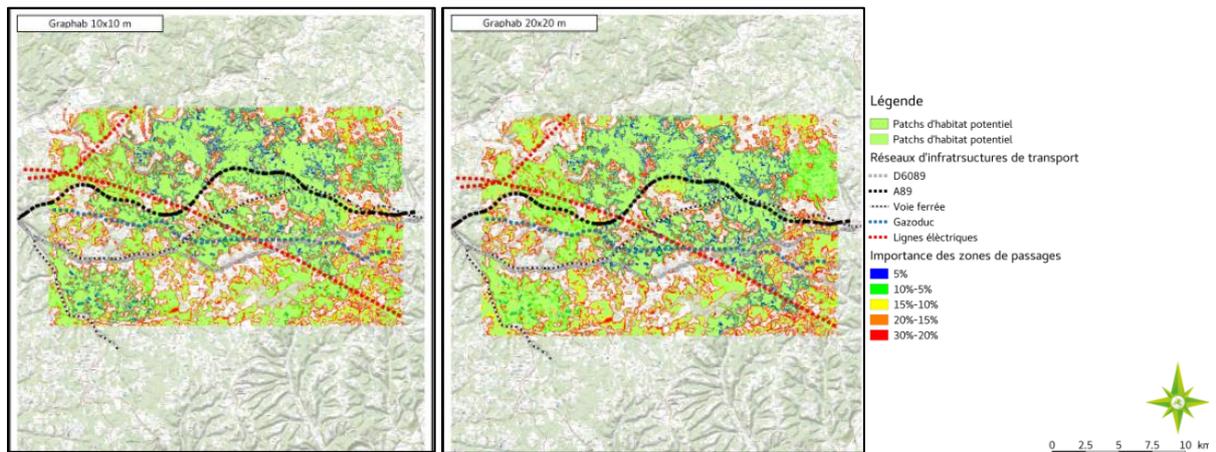


Figure 52: Évolution des patrons d'exploitation de la matrice paysagère pour la féronie noire simulés avec Graphab sur des cartes de résolution décroissante (taille du pixel en mètres).

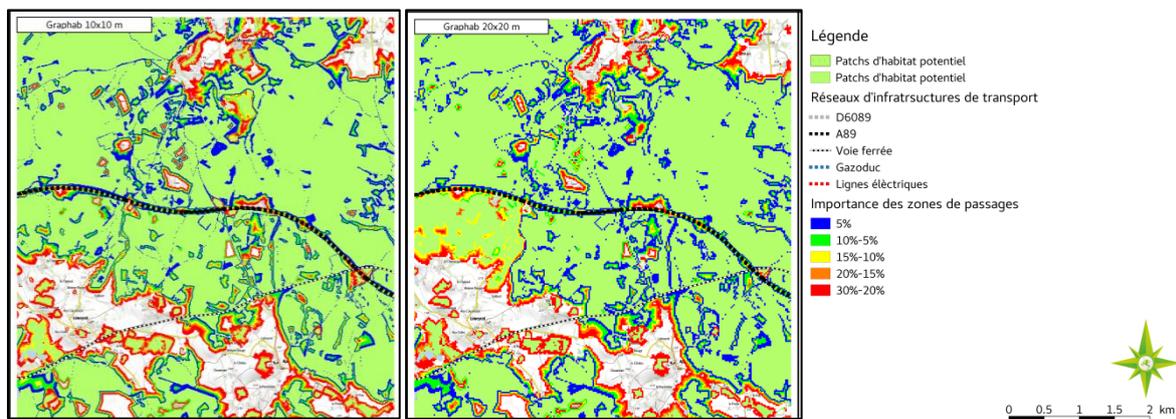


Figure 53: Zoom d'un de la Figure 52

Avec le modèle de coût-déplacement, les zones de passages préférentiels de la féronie noire restent cantonnées aux lisières forestières quelle que soit la résolution utilisée. Ces secteurs se restreignent aux lisières à l'interface avec les milieux qui leurs sont les moins défavorables lorsque la résolution de l'occupation du sol atteint 20 x 20 m pour ne plus présenter de solutions lorsque la résolution passe à 100 x 100 m.

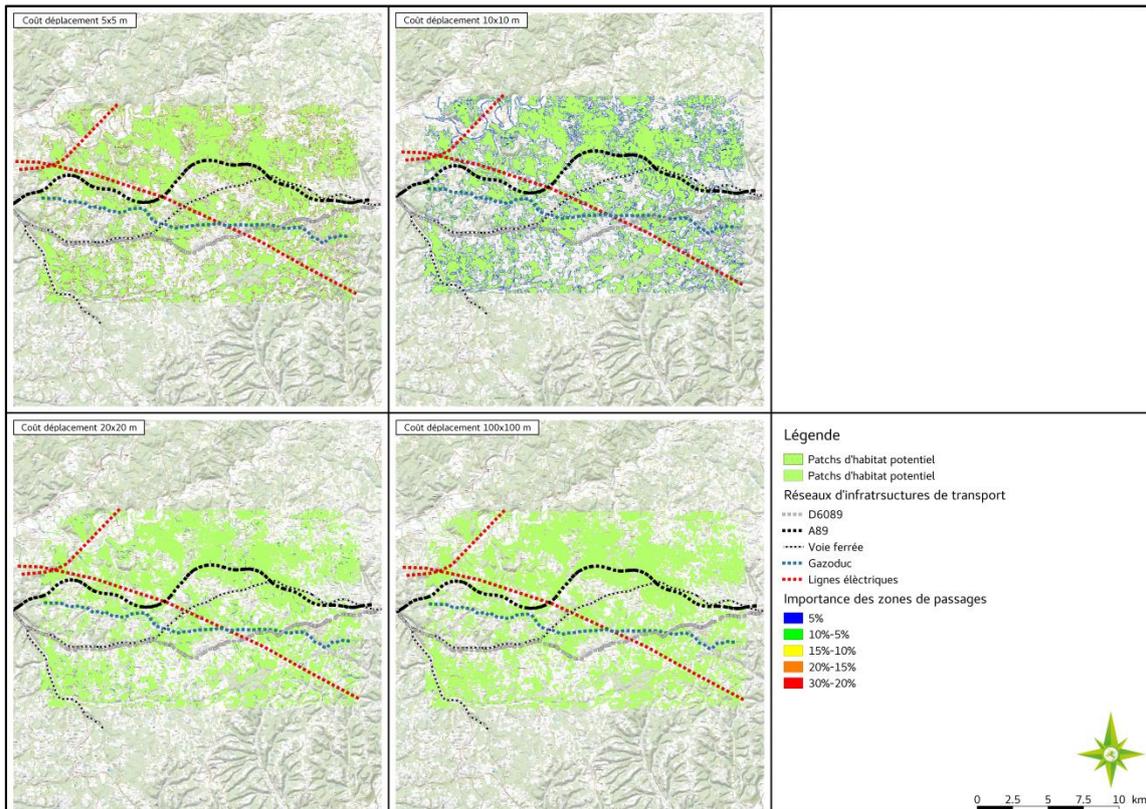


Figure 54: Évolution des patrons d'exploitation de la matrice paysagère pour la féronie noire simulés par coût-déplacement sur des cartes de résolution décroissante (taille du pixel en mètres).

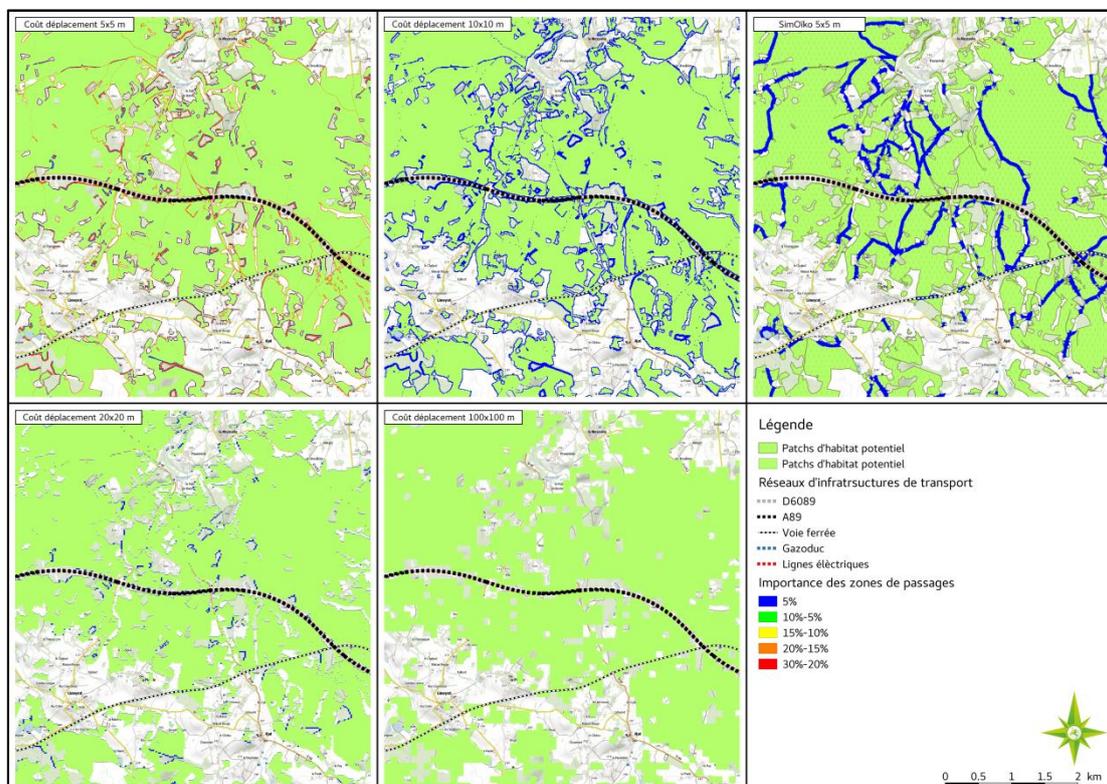


Figure 55: Zoom d'un extrait de la Figure 54

III. MODIFICATION DE LA CARTE D'OCCUPATION DU SOL EN LIEN AVEC L'ÉCHELLE DE DIGITALISATION

L'échelle de digitalisation de l'occupation du sol a un impact fort sur le coût de l'acquisition des données d'occupation du sol (voir analyse économique). Nous avons comparé deux échelles de digitalisation pour une même typologie (Corine Land Cover) à 1/100 000^e (CLC_{Large}) et à 1/2000^e (CLC_{vf}).

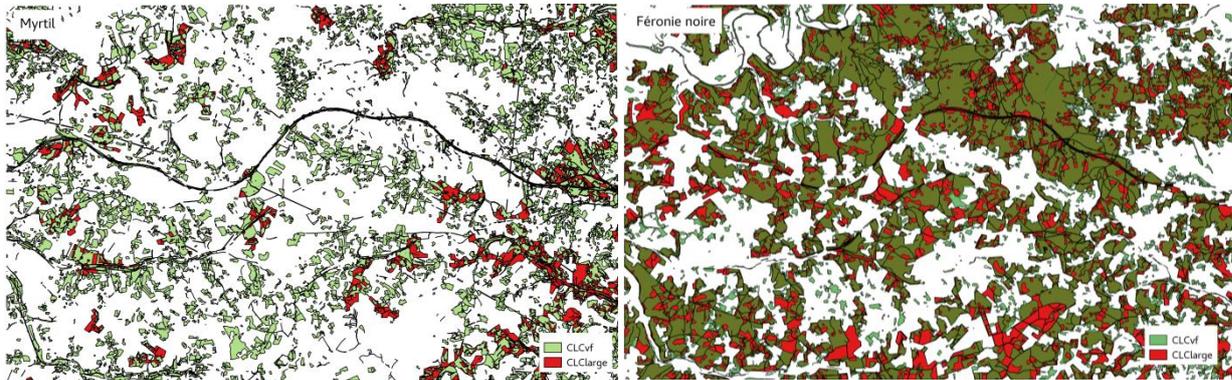
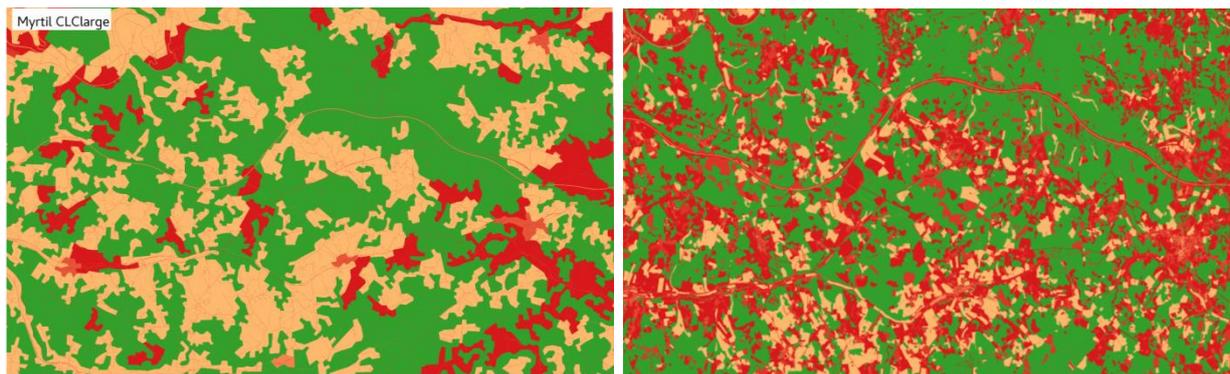


Figure 56: Modification des patches d'habitat potentiel du myrtil et de la féronie noire entre une échelle de digitalisation au 1/100 000^e (CLC_{Large}) et au 1/2000^e (CLC_{vf}).

L'effet de l'échelle de digitalisation sur la définition des patches d'habitats est beaucoup plus important pour le myrtil que pour la féronie noire (Figure 56). La féronie noire a un habitat forestier qui sur la zone d'étude couvre des îlots de grande surface. Une photo-interprétation à large échelle permet donc de localiser une partie importante de ces habitats. En revanche, le myrtil a un habitat prairial, qui se compose d'îlots de plus petites surfaces. Ainsi, avec une échelle de digitalisation large, ces habitats ne sont pas individualisés et sont placés dans des classes composites de type « aires agricoles hétérogènes » (2.4 du CLC).



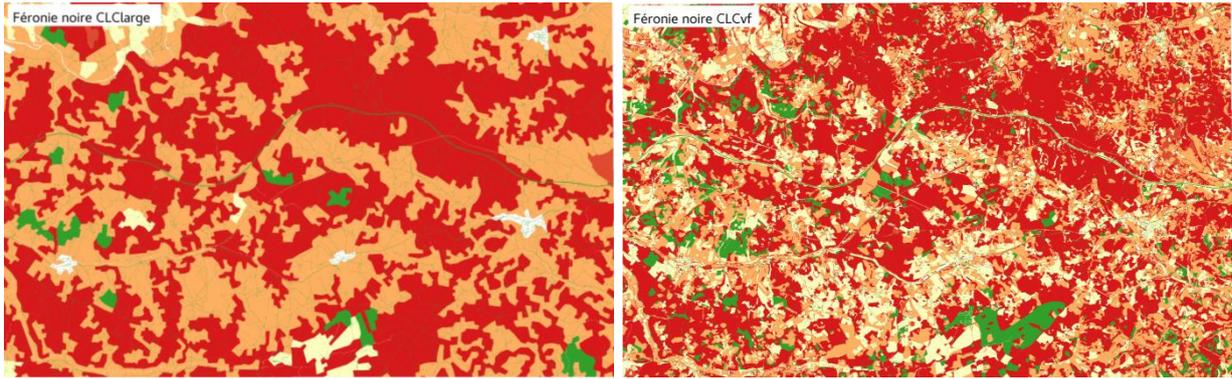


Figure 57: Modification des coefficients de friction du myrtil et de la féronie noire entre une échelle de digitalisation au 1/100 000^e (CLC_{Large}) et au 1/2000^e (CLC_{vf}).

La même observation est faite concernant les coefficients de friction (Figure 57), en particulier au niveau des ILT. En effet, la cartographie des dépendances de celles-ci est fortement modifiée par l'échelle de digitalisation.

IV. SENSIBILITÉ DES OUTILS DE MODÉLISATION À L'ÉCHELLE DE DIGITALISATION

Les résultats ne sont pas encore disponibles (modélisations en cours).

V. CONCLUSIONS ET CONSÉQUENCES OPÉRATIONNELLES

TAILLE DU PIXEL AU COURS DE LA RASTÉRISATION

Tous les modèles et toutes les métriques utilisés ne sont pas aussi sensibles à la modification de la résolution spatiale de l'occupation du sol (Tableau 15). CircuitScape est le plus sensible puis vient SimOiko et Graphab. La modélisation réalisée par coût-déplacement est probablement la moins sensible à la modification de résolution tandis que la modélisation par dilatation-érosion n'est pas impactée par ce paramètre puisqu'elle exploite uniquement des couches vectorielles. La métrique CF semble se comporter de manière assez prédictible face à la modification de la résolution de l'occupation du sol. Elle semble présenter un comportement monotone lorsque la résolution est réduite. Au contraire, la métrique FPC présente un comportement difficilement prédictible et peut augmenter avec la réduction de la résolution puis diminuer avec la réduction suivante. L'utilisation de la métrique CF semble donc à privilégier par rapport à FPC lorsque des travaux sont conduits à différentes échelles et avec des résolutions spatiales différentes.

Tableau 15: Score de sensibilité des outils de modélisation à la taille du pixel au cours de la rastérisation

	Dilatation-érosion	CircuitScope	Coût-déplacement	Graphab	SimOïko
Conservation des métriques de connectivités	aucune	Faible	Non concerné	Moyenne	Faible
Robustesse des axes principaux de déplacement	inchangé	Faible	Assez forte	Moyenne	Forte
Justification	La modélisation n'utilise pas de couches rasters.	Les métriques de connectivité évoluent fortement. Les axes principaux de déplacement sont altérés pour les 3 espèces étudiées.	Les données fournies par le logiciel ne permettent pas de calculer de métriques de connectivité. Les axes de déplacement sont généralement conservés. Néanmoins, si la pixellisation touche la densité des habitats, ces axes peuvent être altérés.	Les métriques de connectivité évoluent. Les axes principaux de déplacement sont conservés mais la hiérarchisation en termes de trafic est parfois fortement altérée.	Les métriques de connectivités évoluent fortement. Les axes principaux sont conservés et garde la même hiérarchisation en termes de trafic
Score de sensibilité à la pixellisation	insensible	forte	faible	moyenne	moyenne

Pour l'ensemble des espèces du programme CIRFE, les outils de modélisation présentent tous une relative stabilité dans leurs prédictions lorsque la taille des pixels utilisés passe de 5 x 5 m à 20 x 20 m. Lorsque les pixels ont une taille de 100 x 100 m, ceux-ci présentent des patrons d'exploitation de la matrice paysagère assez différents de ceux obtenus pour les résolutions plus fines.

Dans le cas de l'alyte accoucheur, qui est probablement le plus représentatif des processus mis en jeu, l'explication de cet écart important s'explique simplement par la perte importante du nombre de patches d'habitat potentiel différenciables avec des pixels de 100 x 100 m. En effet, cette espèce ayant généralement pour habitat de reproduction de petits points d'eau d'une taille comprise entre 25 et 400 m², les patches d'habitat sont majoritairement conservés jusqu'à la résolution de pixel de 20 x 20 m pour laquelle un pixel a une surface de 400 m². Des 651 patches d'habitat potentiel différenciables en 5 x 5 m, seuls 122 le sont avec des pixels de 100 x 100 m. De ce fait, les

déplacements se restructurent autour de cette modification de la répartition des patches expliquant ainsi les écarts observés. D’une manière générale, la résolution utilisant des pixels de 100 x 100 m modifie la représentation structurelle du paysage de manière importante ce qui réduit largement le réalisme des modélisations.

Pour la féronie noire, qui ne peut pas se déplacer sur des distances supérieures à 48 m, la résolution de l’occupation du sol à 100 x 100 m devrait faire perdre la quasi-totalité de l’information portant sur l’exploitation de la matrice paysagère lors des déplacements. En effet, les résultats obtenus pour des résolutions faibles identifient des zones de passages préférentiels de cette espèce dans des zones qu’elle ne peut pas rejoindre du fait de son écologie (Ruckelshaus et al. 1997, Wiegand et al. 1999, Clobert et al. 2001, Vuilleumier and Perrin 2006, Moilanen 2011, Pe'er et al. 2011, Sawyer et al. 2011, Clobert et al. 2013). Utiliser de telles approches pour la mise en œuvre d’opérations de rétablissement de continuités ou de stratégies de gestion ou de travaux à visée conservatoire pour des espèces à pouvoir dispersant faible risque de mener à la conception d’aménagements inefficaces.

Ainsi, il est donc primordial pour les études opérationnelles d’adapter la résolution de travail à l’écologie des espèces ciblées (Baguette et al. 2013b). D’après nos résultats se limitant à trois espèces mais aux écologies très diversifiées et aux capacités de déplacements très contrastées, l’utilisation d’occupations du sol dont les pixels auraient une taille supérieure à 10 m de côté risquerait d’altérer significativement le réalisme des résultats quel que soit l’outil de modélisation utilisé.

D. SENSIBILITÉ DES MODÉLISATIONS À LA RÉOLUTION TYPOLOGIQUE DES CARTES D'OCCUPATION DU SOL

I. COMPATIBILITÉ DE LA RÉOLUTION TYPOLOGIQUE AVEC LA DESCRIPTION DES HABITATS

Une première approche a consisté à vérifier si le niveau typologique utilisé pour caractériser l’occupation du sol permettait de décrire les habitats des 4 espèces du programme CIRFE. Le tableau 16 présente les résultats.

Tableau 16: Compatibilité du niveau typologique de l'occupation du sol et de la modélisation

	Myrtil	Alyte accoucheur	Couleuvre à collier	Féronie noire
CLC Large	Compatible	Incompatible	Compatible	Compatible
CLC 1	Incompatible	Incompatible	Compatible	Incompatible
EUNIS 1	Compatible	Incompatible	Compatible	Compatible
CLC 2	Incompatible	Incompatible	Compatible	Incompatible
EUNIS 2	Compatible	Compatible	Compatible	Compatible
CLC VF	Compatible	Compatible	Compatible	Compatible
EUNIS VF	Compatible	Compatible	Compatible	Compatible

Ceux-ci indiquent que la sensibilité des outils de modélisation à la résolution typologique dépend des espèces et de la nomenclature utilisée. Par exemple, la couleuvre à collier n’est pas sensible au niveau typologique utilisé tandis que l’alyte accoucheur est fortement impacté, son habitat

constitué de mares n'étant pas décrit correctement au niveau 1 de la typologie Corine Land Cover et Eunis. Par ailleurs, dans le cas du myrtil et de la féronie noire, la nomenclature Corine Land Cover ne possède pas de classe décrivant correctement les habitats de ces deux espèces.

II. IMPACT DE LA RÉOLUTION TYPOLOGIQUE SUR LES RÉSULTATS

Les résultats ne sont pas encore disponibles du fait des temps de calcul.

III. CONCLUSIONS ET CONSÉQUENCES OPÉRATIONNELLES

La finesse typologique conditionne la possibilité de réalisation d'un diagnostic écologique par modélisation. Lorsque les espèces à intégrer dans l'étude sont connues en amont du travail cartographique, il est possible de définir le niveau typologique nécessaire pour la modélisation. Dans le cas contraire, il est prudent de se baser a minima sur le niveau 3. Nos résultats plaident pour l'utilisation préférentielle de la nomenclature Eunis pour la réalisation d'une cartographie de l'occupation du sol adaptée à la modélisation. Néanmoins, ce constat est basé sur 4 espèces, ce travail devrait être étendu à un panel plus large d'espèces pour conclure définitivement.

IV. EXPLOITATION DES RÉSULTATS

1. MÉTRIQUES CALCULÉES ET LEUR EXPLOITATION POUR LES DIAGNOSTICS ÉCOLOGIQUES

A. INFORMATIONS PORTÉES PAR LES MÉTRIQUES CALCULÉES

DILATATION-ÉROSION

La modélisation par dilatation-érosion fournit un résultat qualitatif sur la dispersion des espèces au sein d'un territoire. Il s'agit d'une carte localisant des zones de passages entre patchs d'habitat potentiel accessibles ou non par la modélisation.

CIRCUITSCAPE

En fin de modélisation, CircuitScape fournit une carte de l'intensité des courants (CF) dans la matrice paysagère. Ce résultat constitue un proxy quantitatif des passages d'individus entre populations renseignant sur la dispersion des espèces au sein d'un territoire.

COÛT-DÉPLACEMENT

La modélisation par coût-déplacement fournit un résultat quantitatif sous forme d'un proxy de fréquence de passage entre patchs d'habitat potentiel.

GRAPHAB

Graphab calcule 20 métriques reflétant différents aspects de la connectivité du paysage pour les espèces étudiées et documentées dans le manuel utilisateur (Clauzel et al. 2016). Néanmoins, 3 d'entre elles ont un sens biologique correspondant à l'étude de la dispersion des espèces et sont utilisées comme telles par les utilisateurs de Graphab. Les interpolations de ces métriques permettent de visualiser des proxy des passages d'individus entre populations et constituent des résultats quantitatifs sur la dispersion des espèces au sein d'un territoire.

Dans le cadre du programme CIRFE, nous nous sommes concentrés sur les 3 métriques de dispersion pour estimer la connectivité (PC, FPC, et CF) et sur l'interpolation de la métrique de probabilité de connectivité de flux (FPC, Tableau 17) pour sa pertinence à représenter les secteurs de passages préférentiels des espèces cibles.

Tableau 17: Description de la métrique FPC (extrait adapté de Clauzel et al. 2016)

Probabilité de Connectivité de Flux (FPC)		
	Formule	Signification
Niveau local	$FPC_i = \frac{1}{A^2} \sum_{j=1}^n a_i^\beta a_j^\beta e^{-\alpha d_{ij}}$	Somme des produits de la capacité du patch d'habitat potentiel focal avec tous les autres patches, pondérés par leur probabilité d'interaction, divisée par le carré de la surface de la zone d'étude.
Valeurs	$FPC_i \in [0; 1]$	
Commentaire	Pour chaque couple de patches d'habitat potentiel, le chemin du graphe utilisé est celui qui maximise $e^{-\alpha d}$, c'est-à-dire celui qui minimise la distance d (ou le coût) entre les tâches i et j.	

SIMOÏKO

L'objectif premier de SimOïko est d'être une plateforme de modélisation permettant de réaliser des études de viabilité de populations (PVA) animales et végétales (Henle et al. 2009, Gunton et al. 2016).

Le simulateur fournit dès lors différentes informations sur les dynamiques populationnelles, les déplacements des individus et la génétique de la population (sorties détaillées dans Moulherat (2014b) :

- 1) Pour la dynamique de population : les tailles de populations pour chaque classe d'âge et patch d'habitat potentiel et pour chaque pas de temps. Les probabilités d'extinction/recolonisation pour chaque pas de temps et chaque patch d'habitat potentiel. La taille de la métapopulation est aussi estimée à chaque pas de temps. La probabilité d'extinction totale est estimée en fin de simulation.
- 2) Pour les déplacements d'individus : le nombre d'individus allant d'un patch d'habitat potentiel à l'ensemble des patches d'habitat potentiel existants dans le paysage et la carte de fréquentation du paysage. Cette carte est produite pendant les phases de dispersion de la simulation. Dans la configuration utilisée dans le projet CIRFE, à chaque fois qu'un individu quitte un patch d'habitat potentiel et parvient à en rejoindre un nouveau, le chemin par lequel il est passé est enregistré et la carte de fréquentation correspond au comptage de ces différents passages.
- 3) Pour la génétique du paysage : pour chaque patch d'habitat potentiel et chaque pas de temps, les fréquences alléliques de chaque allèle sont enregistrées, ainsi que la Fst du patch d'habitat potentiel par rapport à l'ensemble de la métapopulation et

l'hétérozygotie observée (H_o) qui reflète le niveau de consanguinité du patch. En fin de simulation, 30 individus choisis aléatoirement dans les patches d'habitat potentiel sont utilisés pour réaliser un échantillonnage génétique virtuel permettant d'analyser les données simulées de la même manière que les données de terrain (voir partie 2 section I.3. de l'analyse empirique des effets des ILT). Des fichiers d'analyse adaptés au logiciel STRUCTURE (Pritchard et al. 2000) sont générés automatiquement par SimOïko.

Tableau 18: Tableau récapitulatif des métriques calculées par les outils de modélisation par catégorie de processus écologique

	Dynamique démographique		Dispersion		Structure génétique	
	Nombre de résultats	Nature des résultats	Nombre de résultats	Nature des résultats	Nombre de résultats	Nature des résultats
Dilatation-érosion	0	-	1	qualitatif	0	-
CircuitScape	0	-	1	quantitatif	0	-
Coût-déplacement	0	-	1	quantitatif	0	-
Graphab	0	-	>10	quantitatifs	0	-
SimOïko	4	quantitatifs	2	quantitatifs	6	quantitatifs

B. LIEN AVEC LES EXIGENCES RÉGLEMENTAIRES

Les métriques calculées par les outils de modélisation apportent des informations exploitables pour la réalisation de diagnostics écologiques (Tableau 19).

Tableau 19: Informations des modélisations potentiellement exploitables pour les études réglementaires

Informations pouvant être nécessaires pour le diagnostic écologique au regard des textes réglementaires							
	Dynamique démographique			Dispersion		Structure génétique	
	Effectifs des populations	Stabilité des populations	Colonisation d'habitats	Zones de passage entre populations	Nombre d'individus dispersants entre populations	Isolement génétique	Consanguinité
Fonctionnalité des connectivités écologiques		X		X	X	X	
État de conservation des espèces	X	X	X	X	X	X	X
Résultats des modélisations potentiellement exploitables les diagnostics écologiques							
Dilatation-érosion				X			
CircuitScape				X	X		
Coût-déplacement				X			
Graphab				X	X		
SimOïko	X	X	X	X	X	X	X

2. DIVERGENCE/CONVERGENCE DES RÉSULTATS EN LIEN AVEC LE FONCTIONNEMENT DES ESPÈCES

A. MÉTHODOLOGIE

I. RÉOLUTIONS DES RÉSULTATS

Pour cette section, les résultats de modélisation correspondent à la carte d'occupation du sol digitalisée au 1/2000^e et à la typologie EUNIS affinée au 3^e niveau autant que possible (voir partie 1 II.2b). La taille de pixel de rasterisation est au 5x5m.

II. COMPARAISON DES RÉSULTATS DE DÉPLACEMENTS

Les outils de modélisation fournissant des métriques non comparables directement, les zones de déplacements préférentiels a été calculées tels que décrit dans la partie III 3.B ont été calculées à partir des résultats obtenus.

B. À L'ÉCHELLE GLOBALE D'UN PROJET

I. ALYTE ACCOUCHEUR

La Figure 58 montre que pour l'alyte accoucheur, les zones de déplacements préférentiels de l'espèce sont localisées de manière très différentes en fonction du modèle utilisé. La modélisation de dilatation-érosion, laisse penser que l'alyte est en mesure de se déplacer sans contrainte sur l'ensemble de la zone d'étude alors que le modèle de coût-déplacement, concentre les flux d'individus les plus importants dans la proche périphérie des patches d'habitat potentiel et les distribue un peu partout sur la carte. Les résultats de CircuitScape, Graphab et SimOïko divergent de ces deux modélisations. SimOïko suggère la présence d'un premier axe de déplacement très important au sud de la D6089, un second au sud-ouest du site 118 (Limeyrat) et la présence de deux sous-réseaux, l'un à l'ouest du site 37 bis et le second alentour du site 107 (Moto-cross). Graphab obtient le même axe principal mais évalue les deux sous réseaux d'importance moindre en termes de passages. CircuitScape produit un résultat intermédiaire entre les résultats produits par la méthode de coût-déplacement et les résultats produits par Graphab et SimOïko.

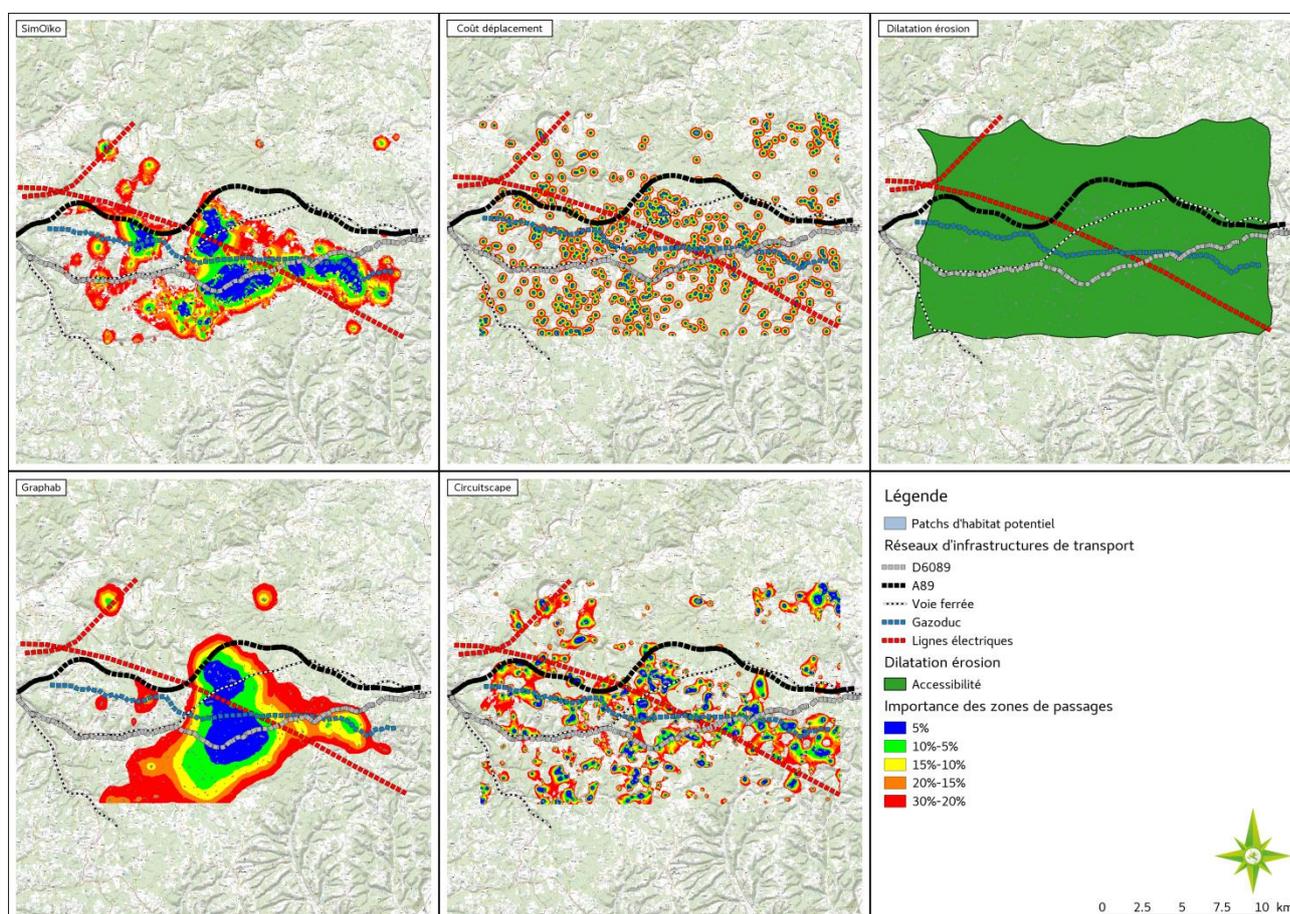


Figure 58: Comparaison des zones de déplacements préférentiels de l'alyte accoucheur modélisées par les différents outils déployés dans CIRFE

II. MYRTIL

Sur la zone d'étude, le myrtil a de très grandes zones d'habitat favorable bien distribuées sur l'ensemble de zone d'étude. D'après le modèle de dilatation-érosion, le myrtil aurait accès à la totalité de la zone d'étude. Comme pour le modèle dilatation-érosion, l'ensemble des modèles

semble attester que le myrtil est en mesure de se déplacer partout sur la zone d'étude. Par contre, en ce qui concerne la localisation des zones de déplacements préférentiels, les résultats sont très différents. CircuitScape identifie de très nombreuses zones de passages préférentiels qui sont plutôt concentrées dans les interstices des patches d'habitat favorable. Graphab identifie de grands noyaux de déplacements à l'est et à l'ouest reliés par un grand corridor longeant l'axe de la D6089. SimOiko, quant à lui, identifie plusieurs zones de déplacements préférentiels concentrées dans des milieux ouverts situés entre les patches d'habitat favorable. (Figure 59) Enfin, pour le modèle de coût-déplacement, les zones de passages préférentiels constituent des cordons concentriques autour des patches d'habitat favorable (Figure 60).

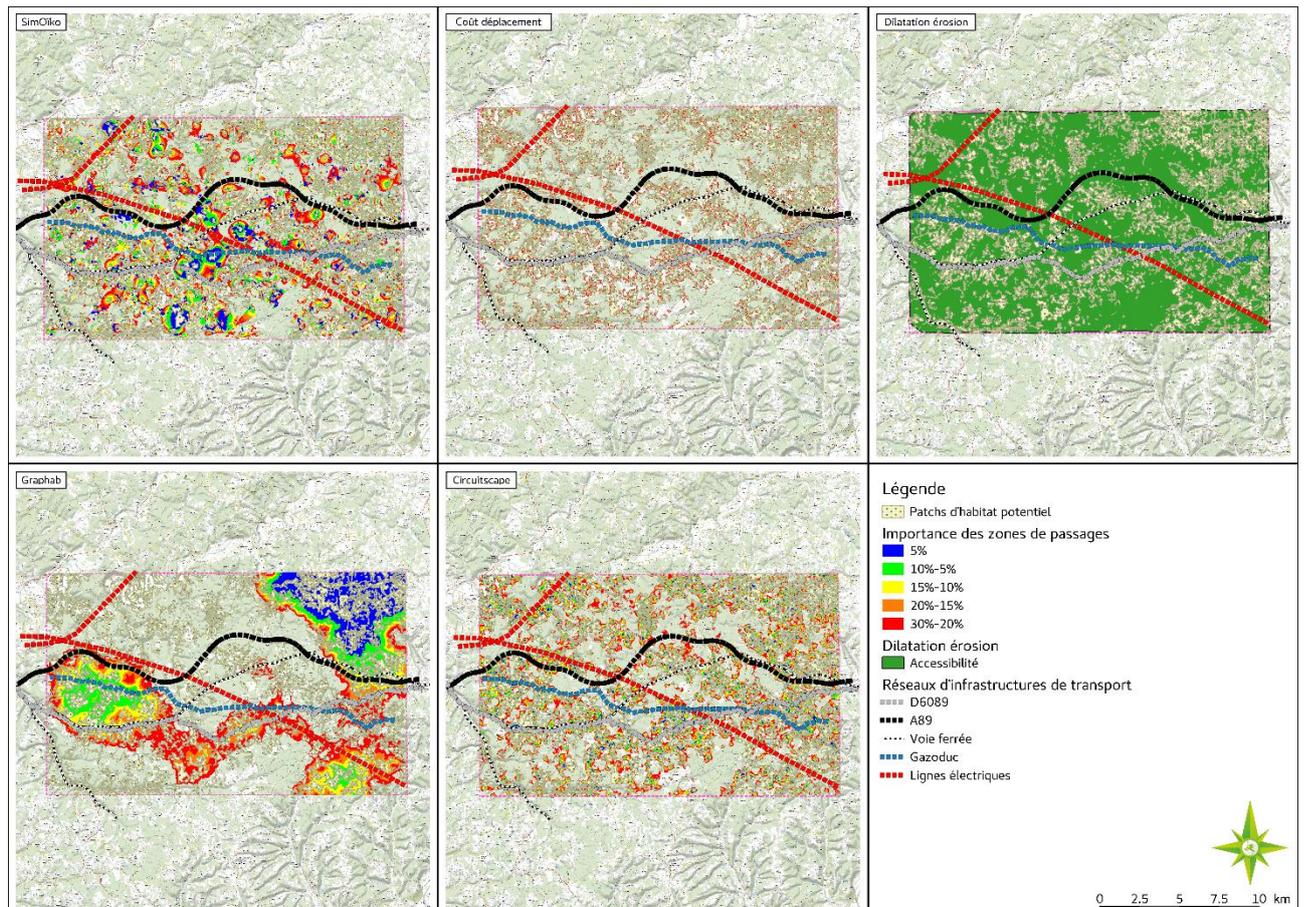


Figure 59 : : Comparaison des zones de déplacements préférentiels du myrtil modélisées par les différents outils déployés dans CIRFE

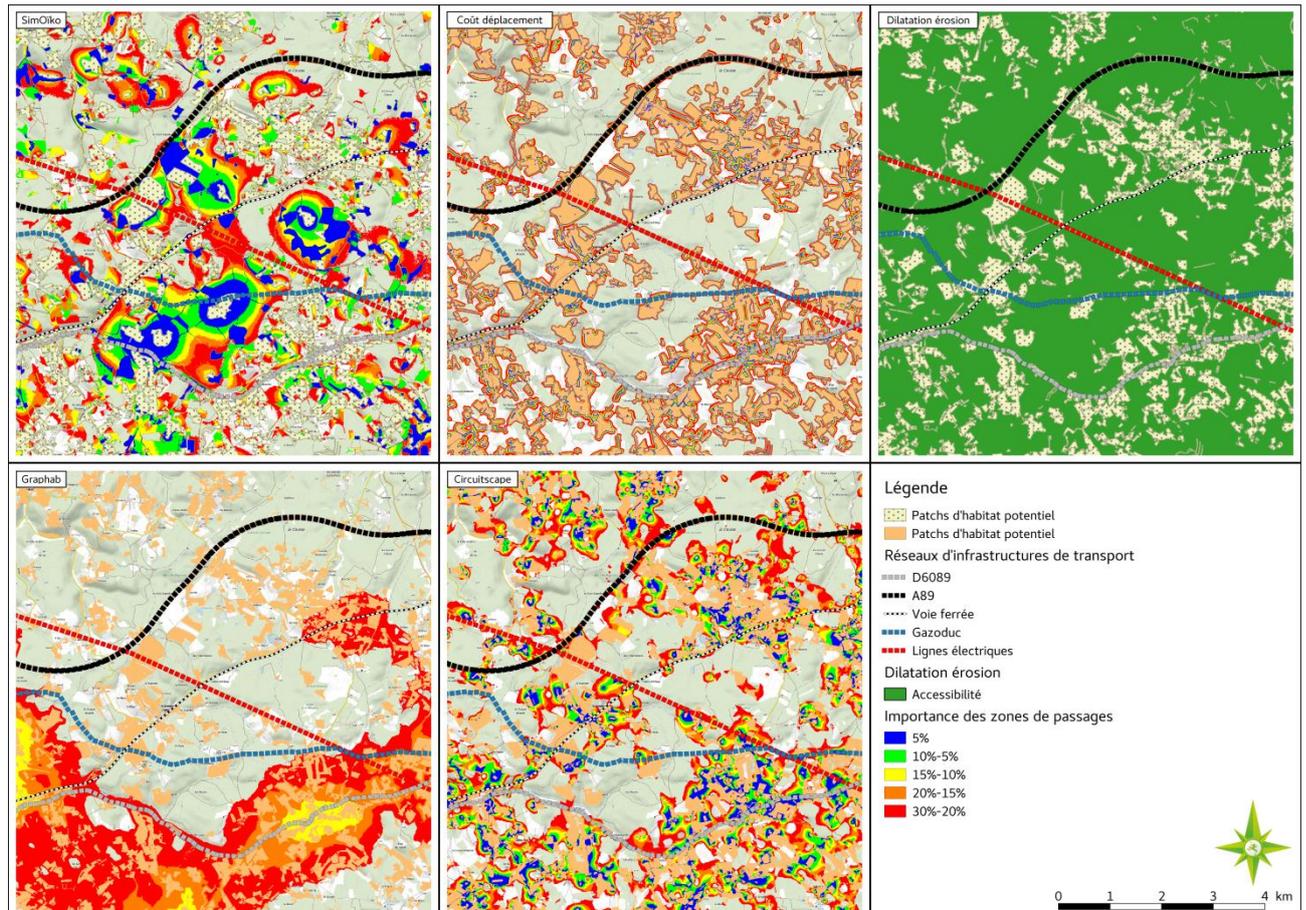


Figure 60: Comparaison des zones de déplacements préférés du myrtil modélisées par les différents outils déployés dans CIRFE

III. FÉRONIE NOIRE

Comme pour le myrtil, la féronie noire voit son habitat potentiel représenter de grandes surfaces assez bien réparties sur l'ensemble de la zone d'étude. Cette espèce a des capacités de dispersion très limitées d'après les données que nous avons pu collecter dans la littérature. Le modèle de dilatation-érosion identifie de nombreuses zones de passages ponctuelles dès lors que deux massifs forestiers ne sont séparés que par un élément paysager de moins de 50 m de large (Figure 61). Avec ce scénario de modélisation, CircuitScape ne converge pas et n'est donc pas en mesure de proposer de zones de passages préférés. Graphab quant à lui identifie des passages préférés dans les interstices des milieux forestiers essentiellement au nord de l'A89. Les résultats SimOiko montrent que moins de 5% de la surface hors patch d'habitat potentiel est exploitable pendant les phases de dispersion de l'espèce et que ces zones de passages préférés sont restreintes essentiellement à des zones de fragmentation forestière (chemins d'exploitation, coupes forestières,...). Le modèle de coût-déplacement, comme pour les autres espèces, identifie les zones de déplacements préférés comme des couronnes autour des patchs d'habitat potentiel. Toutefois, comme la féronie noire présente de très faibles capacités de dispersion, les zones les plus favorables sont localisées en marge des habitats potentiels dans des milieux naturels proches (landes, garrigues,...).

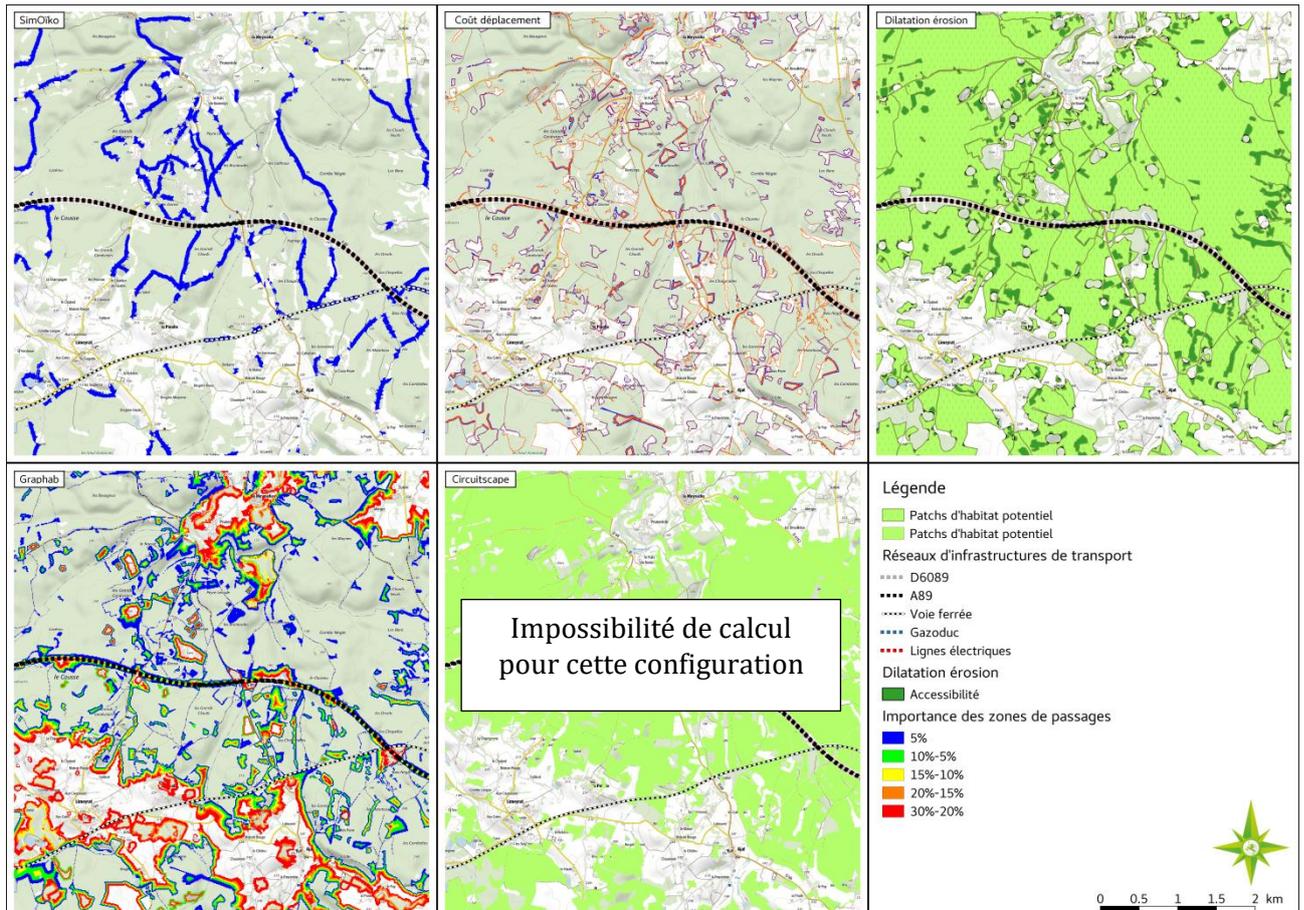


Figure 61: Comparaison des zones de déplacements préférés de la féronie noire modélisées par les différents modèles déployés dans CIRFE.

CircuitScape ne parvient pas à réaliser l'analyse à cette échelle de travail pour cette espèce.

C. SUR DES SECTEURS À ENJEUX

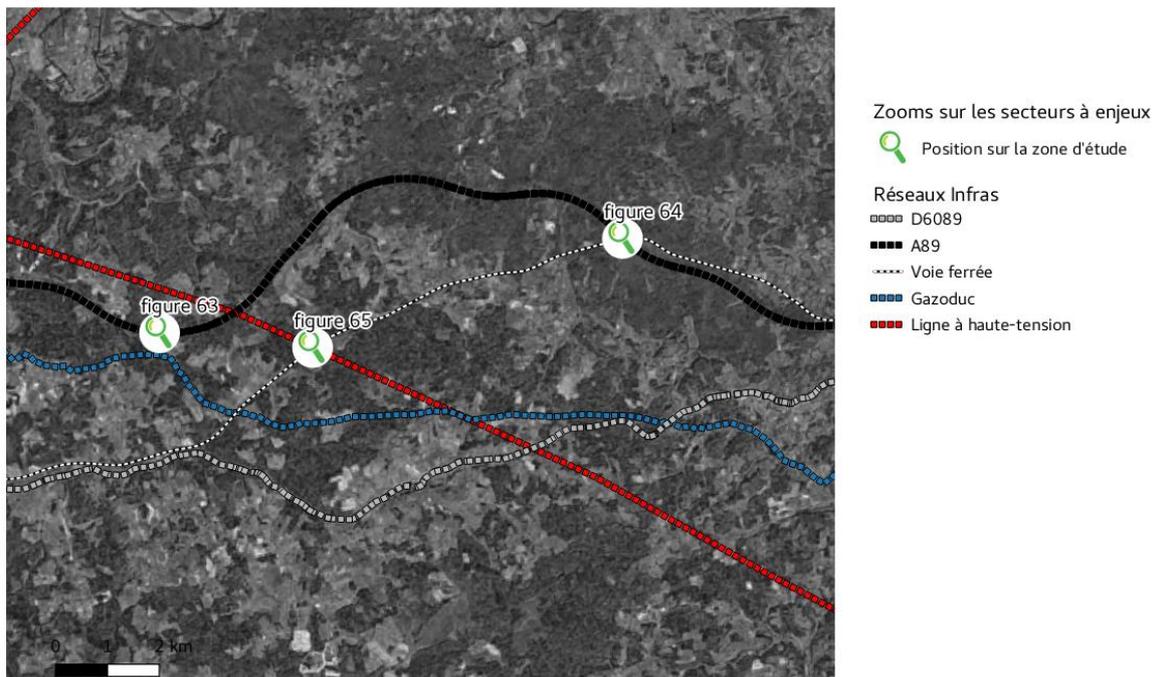


Figure 62: Position des secteurs à enjeux présentés dans l'analyse des figure 63 à 65

Dans cette section, les résultats des outils de modélisation sont utilisés tels qu'obtenus en sortie des modèles (import des résultats dans QGIS et application de la méthode de contraste catégorisée par classe d'écart-type pour la création du gradient de couleur avec la palette préconfigurée « spectrale ») dans l'objectif de comparer l'interprétation de ces résultats et les décisions opérationnelles susceptibles d'en découler.

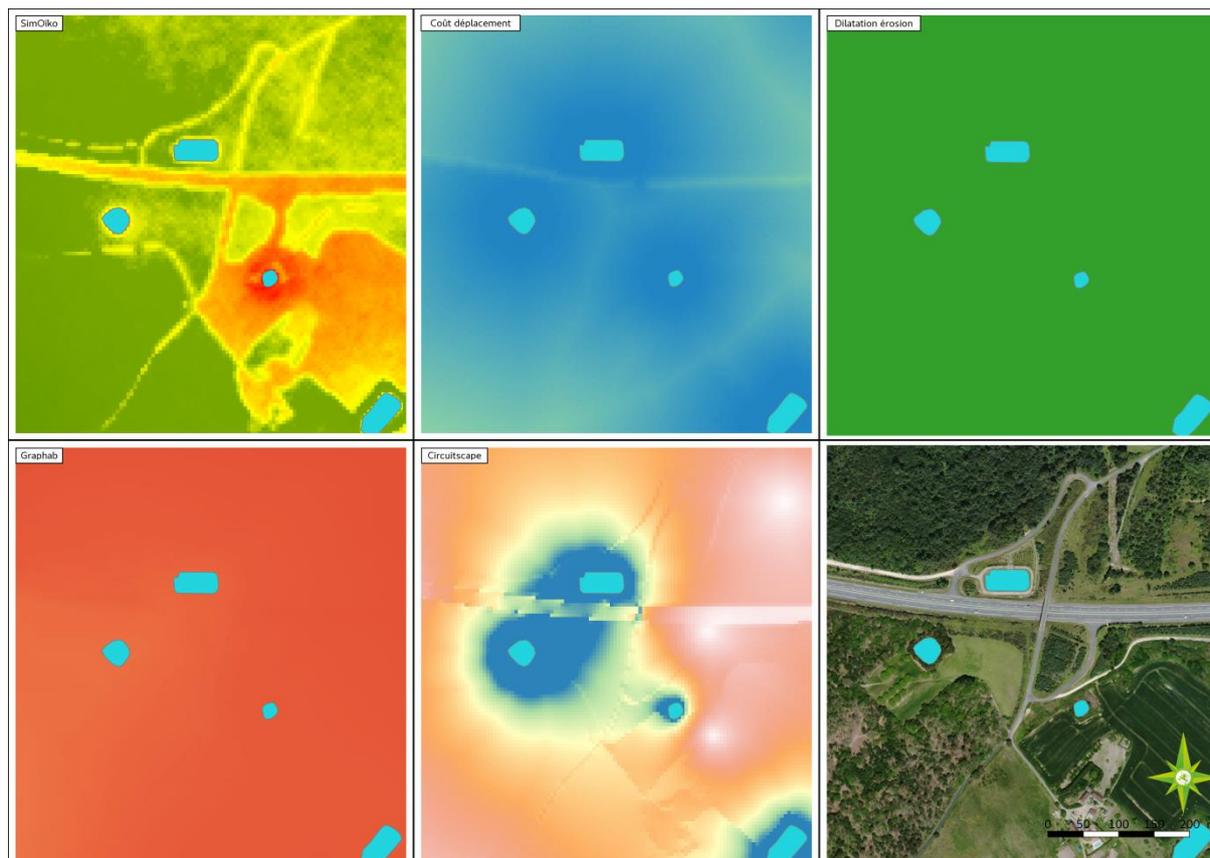


Figure 63: Modélisation de la transparence de l'autoroute A89 au niveau d'un passage supérieur pour les populations d'alyte accoucheur.

Les déplacements sont présentés dans un gradient de rouge à bleu pour tous les outils de modélisation excepté pour dilatation-érosion dont la zone de passage est localisée en vert uniquement. Les patches d'habitats potentiels de l'alyte accoucheur sont identifiés en bleu clair.

La Figure 63, compare les résultats de déplacements obtenus par les outils de modélisation au niveau d'un passage supérieur de l'autoroute A89. Il est clair que l'interprétation de ces résultats par un praticien est susceptible de diverger entre outils si on se focalise uniquement sur la transparence écologique de l'autoroute à ce niveau. Les modélisations coût-déplacement et Circuitscape concluent à l'exploitation du passage supérieur par l'espèce, ainsi qu'une perméabilité moyenne de l'autoroute. De même, la modélisation dilatation-érosion n'identifie pas de barrière à la dispersion de l'alyte accoucheur sur ce secteur. À l'inverse, Graphab et SimOiko identifient peu de déplacements sur le passage supérieur et l'autoroute. Ainsi les conclusions opérationnelles auront tendance à être équivalentes pour ces deux outils de modélisation sur ce secteur.

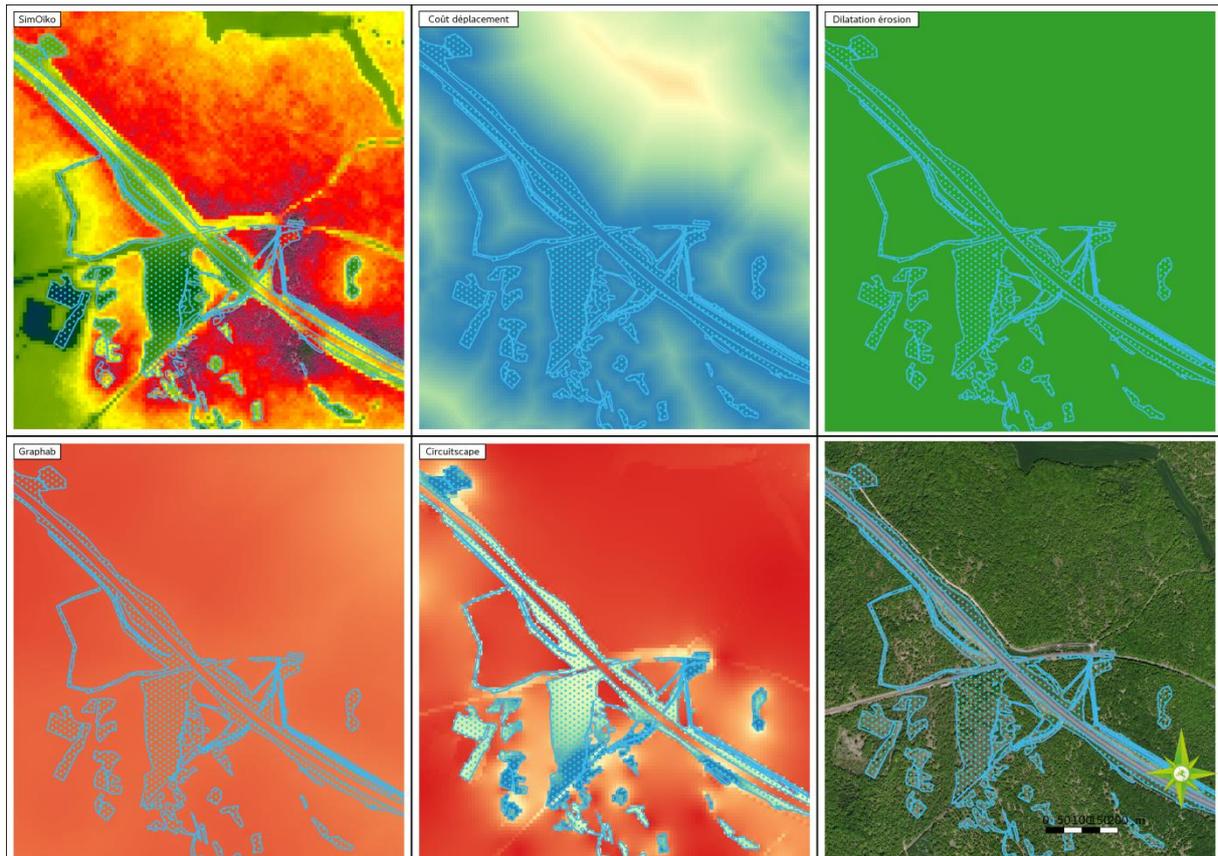


Figure 64: Modélisation du cumul de l'autoroute A89 (axe nord ouest- sud est) et de la voie ferrée (axe ouest-est) pour les populations de Myrtils.

Les déplacements sont présentés dans un gradient de rouge à bleu pour tous les outils de modélisation excepté pour dilatation-érosion dont la zone de passage est localisée en vert uniquement. Les patches d'habitats potentiels de myrtils sont identifiés en pointillé bleu clair.

La figure 64 compare les résultats des outils de modélisation en situation de cumul d'infrastructures (autoroute et voie ferrée). SimOiko a tendance à concentrer les déplacements sur l'ouest de la carte avec l'exploitation des deux infrastructures et leurs dépendances comme corridors. La dilatation-érosion, Graphab et le coût-déplacement, ne détectent pas d'interaction forte de cette espèce avec les ILT sur ce secteur. Enfin CircuitScape aboutit à des effets plus structurants des deux ILT en termes de capacité à les traverser. En effet les déplacements sont moindres au niveau de la traversée de ces ILT qu'à leur proximité. Les conclusions sur l'effet corridor ou barrière de ces ILT sont donc assez divergentes selon les outils de modélisation.



Figure 65: Modélisation du cumul de la ligne électrique (axe nord-ouest/ sud-est, - pointillé rouge) et de la voie ferrée (axe sud-ouest/ nord-est –pointillé noir) pour les populations de féronie noire.

Les déplacements sont présentés dans un gradient de rouge à bleu pour tous les outils de modélisation excepté pour dilatation-érosion dont la zone de passage est localisée en vert uniquement. Les patches d'habitats potentiels de féronies noires sont identifiés en vert - pointillés vert clair.

La Figure 65 compare les résultats des outils de modélisation en situation de cumul d'infrastructures (ligne électrique et voie ferrée). La dilatation-érosion et SimOïko indiquent un effet barrière fort des ILT, avec toutefois des passages possibles pour SimOïko sur la partie nord de la voie ferrée. Les trois autres modèles ne détectent pas d'interaction forte de cette espèce avec les ILT sur ce secteur.

3. DISCUSSION

Mesurer l'effet d'un projet sur le fonctionnement d'une dynamique de métapopulation revient à comprendre les dynamiques populationnelles des populations constitutives des métapopulations, les déplacements, échanges (flux et fréquentation de la matrice paysagère) entre ces populations constitutives et au final les conséquences de ces éléments sur la structure génétique de la métapopulation (Hanski 1999, Caswell 2001, Clobert et al. 2001, Clobert et al. 2013).

Le premier constat que nous avons fait en mettant en œuvre le projet CIRFE est que les outils de modélisation les plus couramment utilisés dans les études d'impact et de planification opérationnelles se concentrent sur le volet « déplacement » du fonctionnement des

métapopulations, le volet « dynamiques populationnelles » étant traité essentiellement par des études d’inventaires et le volet génétique ignoré. Ce premier constat semble s’expliquer par le fait que seul le volet « déplacements animaliers » est très difficilement mesurable par les techniques généralement déployées par les praticiens (Clobert et al. 2001, Kadoya 2009, van der Grift et al. 2013, Sayagh et al. 2014, van der Grift and van der Ree 2015). L’usage de la modélisation semble donc généralement cantonné à la détection des secteurs de la zone d’étude dans lesquels les animaux semblent passer le plus probablement. Toutefois, la littérature scientifique récente montre que les méthodes déployées pour réaliser les études réglementaires ne permettent pas de répondre aux attentes de la réglementation française concernant l’évaluation de l’état de conservation des espèces impactées par un projet (Kadoya 2009, Baguette et al. 2013b, Pe'er et al. 2013, van der Grift and van der Ree 2015).

Le second constat que nous avons fait est qu’il existe des divergences entre les résultats des différents outils et cela plus ou moins fortement selon l’écologie des espèces. À l’échelle locale, ces divergences aboutissent à des choix opérationnels différents. Le choix de la modélisation a donc des conséquences opérationnelles fortes. Cela justifie l’importance de vérifier la puissance prédictive de ces outils en d’autres termes leur réalisme.

V. ESTIMATION DE LA PUISSANCE PRÉDICTIVE DES OUTILS

Confronter les résultats de modèles prédictifs à des données réelles issues du terrain est chose assez rare (Grill et al. 2006, Hoban et al. 2012, Hoban 2014) et peu aisée lorsqu’il s’agit de représenter le fonctionnement d’une métapopulation (Wiegand et al. 1999, Kadoya 2009, van der Grift et al. 2013, van der Grift and van der Ree 2015). En effet, si simuler une dynamique de population ou une dynamique génétique et la comparer à des données réelles issues du terrain bénéficie d’une large littérature et de nombreuses années de pratique (Hamilton and Moller 1995, Lindenmayer et al. 1995, Brook et al. 1997, Brook et al. 1999, Legendre et al. 1999, Landguth and Cushman 2010), évaluer le réalisme des modèles explicites de déplacements animaliers est une attente plus récente et difficile à mettre en œuvre (Belisle 2005, Kadoya 2009). Ainsi, les modèles de déplacements animaliers sont souvent testés en conditions expérimentales virtuelles utilisant comme référentiels des modèles *a priori* réalistes (Simpkins et al. 2017) ou en comparaison avec des données de terrain en s’appuyant sur la corrélation entre les métriques issues des modèles et les métriques issues du terrain (Moilanen and Hanski 2001, Calabrese and Fagan 2004, Stevens et al. 2004, Coulon et al. 2008, Kindlmann and Burel 2008, Mc Rae et al. 2008, Kadoya 2009, Manel and Holderegger 2013, Prunier et al. 2014, Coulon et al. 2015, Milanese et al. 2017b, Simpkins et al. 2017) attestant de l’amélioration du réalisme *a priori* des modèles testés mais ne permettant que rarement d’estimer l’erreur produite par le modèle par rapport à ce qu’il cherche à reproduire (mais voir Brook et al. 1997, Legendre et al. 1999, Brook et al. 2000, Sawyer et al. 2011, Moulherat 2014b).

Mesurer l’effet d’un projet sur le fonctionnement d’une dynamique de métapopulations revient à comprendre les dynamiques démographiques des populations constitutives de ces métapopulations, les déplacements et échanges (flux et fréquentation de la matrice paysagère) entre ces populations et au final les conséquences de ces éléments sur la structure génétique de la métapopulation (Hanski 1999, Caswell 2001, Clobert et al. 2001, Clobert et al. 2013). Dans le projet CIRFE, nous souhaitons identifier la capacité des modèles à traiter l’ensemble de ces compartiments de manière réaliste en les comparant aux données de terrain du projet. En effet, différentes études récentes ont mis en avant que la plupart des modèles mis en œuvre dans CIRFE manquent de mise à l’épreuve en condition réelles (Grimm et al. 2006, Hoban et al. 2012, Hoban 2014)

Ainsi l'objectif de cette section est d'investiguer les méthodes et données empiriques permettant d'appréhender le niveau de réalisme des modélisations et d'effectuer la confrontation entre données empiriques et modélisées dès que possible.

1. COMPARABILITÉ AVEC LES RELEVÉS EMPIRIQUES

A. DONNÉES GÉNÉTIQUES

NATURE DE LA VALIDATION

L'information permettant de rendre compte au mieux de la capacité d'un modèle à retracer le fonctionnement d'une métapopulation est celle provenant de la génétique. En effet, sur le terrain, l'information génétique est intégratrice à la fois, de la dynamique populationnelle et des échanges au sein de la métapopulation (Hanski 1999, Clobert et al. 2001, Ronce 2007, Clobert et al. 2013).

EXPLOITATION POUR LA VALIDATION DES OUTILS DE MODÉLISATION

Comme l'indique le tableau 19, seul SimOïko produit des résultats portant sur la structure génétique des populations étudiées.

COMPARAISON DANS LE CADRE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

- Méthode

Pour chacune des espèces simulées (alyte accoucheur, myrtil et féronie noire), les résultats d'une répétition de la simulation de SimOïko a été prise au hasard parmi les 50 possibles et analysée de la même manière que les données de terrain à l'aide d'analyses multivariées spatialisées (ACPs) (Jombart 2008) aux échelles spatiales déterminées au cours de l'analyse de commonalité (partie 2 I.2). Pour rappel, l'analyse de la structure génétique des populations étudiées à l'aide de STRUCTURE (Pritchard et al. 2000) a montré que seules deux des quatre espèces étudiées présentent une structure identifiable. En complément, l'analyse de la différenciation génétique des populations étudiées à l'aide d'ACPs a été exploitée pour identifier la structure de la variance génotypique de ces populations. Au-delà de la seule identification de l'existence de populations génétiquement différenciables, cette analyse permet d'analyser la répartition spatiale de la variance génotypique (Jombart et al. 2008). Cette analyse a été réitérée avec les données génétiques simulées par SimOïko.

- Résultats

Pour les 3 espèces dont le fonctionnement métapopulationnel a été simulé, les structures génétiques simulées et observées sur le terrain sont semblables (respectivement Figure 66, Figure 67, Figure 68).

Pour l'alyte accoucheur, les données génétiques empiriques ont montré que la population étudiée est structurée à l'échelle globale (Test de Mantel, $p = 0,03$) et deux populations sont identifiables (Figure 66). La simulation réalisée avec SimOïko montre elle aussi une structuration globale (Test de Mantel, $p = 0,042$) et dans les deux cas de figure, la lecture de l'histogramme des valeurs propres des ACPs montrent que seul le premier axe de ces ACP est interprétable (Jombart et al. 2008). Les résultats de terrain et de simulations convergent sur la structuration spatiale de la variance génétique (Figure 66).

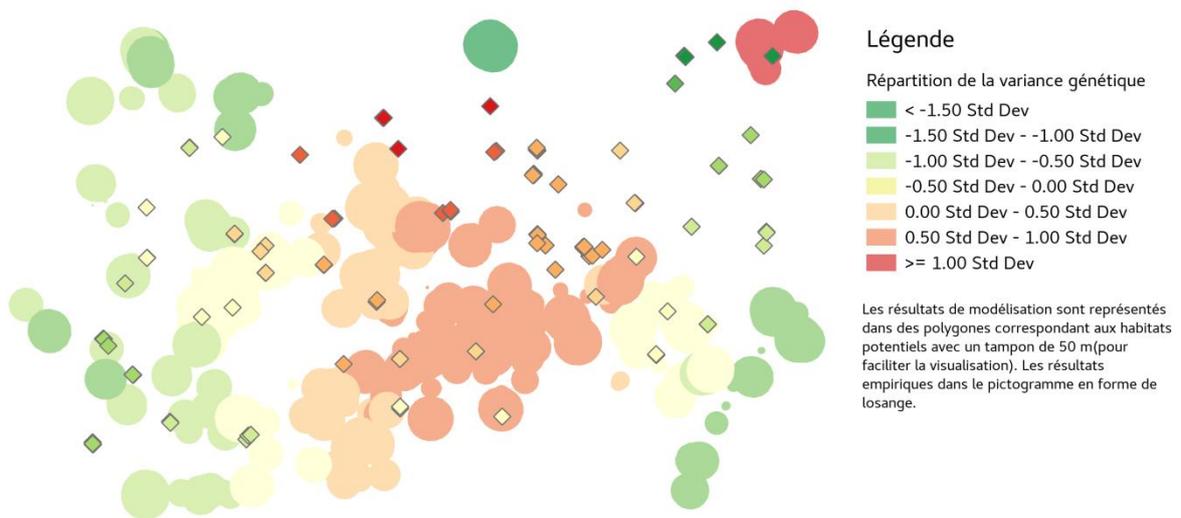


Figure 66: Comparaison entre la structure génétique de la métapopulation d'alyte accoucheurs observée sur le terrain (pictogramme) et modélisée avec SimOïko (dans les patches).

L'analyse des données génétiques empiriques du myrtil montre qu'il n'est pas possible de différencier de sous-populations à l'échelle de notre zone d'étude (test de Mantel, respectivement $p = 0,002$ et $p = 0,002$). L'analyse de l'ACP montre que les deux premiers axes sont interprétables en termes de structure génétique de la population. Sur le premier axe, terrain et simulation convergent sur la localisation de la délimitation entre deux sous-groupes selon un axe nord-sud (Figure 67). Il en est de même sur le second axe de l'ACP où terrain et simulation convergent sur la délimitation de deux sous-groupes selon une limite suivant globalement un axe est-ouest (résultats non présentés).

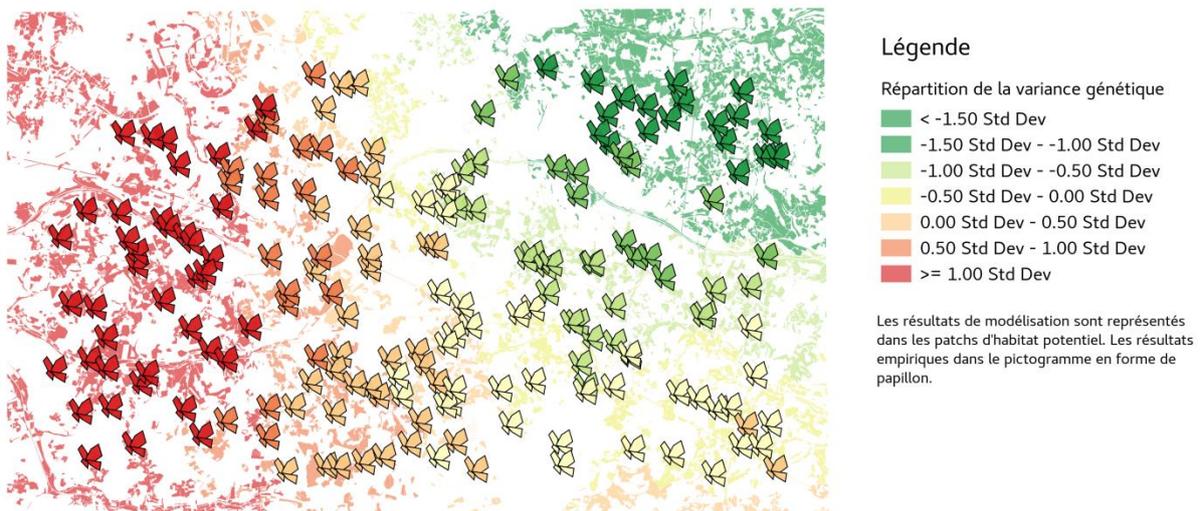


Figure 67: Comparaison entre la structure génétique de la métapopulation de Myrtils observée sur le terrain (pictogramme) et modélisée avec SimOïko (dans les patches) -axe 1 de l'ACP.

Chez la féronie noire, comme chez les deux espèces précédentes, la structuration spatiale de la variance génétique du terrain est semblable à celle obtenue par simulation. L'analyse de la variance ne montre pas de structure génétique significative à l'échelle globale qu'il s'agisse des

données de terrain ou des données simulées (Test de Mantel, respectivement $p = 0,83$ et $p = 0,99$). L'analyse de l'ACP montre que les deux premiers axes sont interprétables et leur analyse suggère une répartition de la variance selon un axe nord sud sur le premier et un axe sud-ouest nord-est sur le second (Figure 68).



Figure 68: Comparaison entre la structure génétique de la métapopulation de féronies noires observée sur le terrain (pictogramme) et modélisée avec SimOïko (dans les patches).

Ainsi, globalement, la modélisation réalisée par SimOïko est en mesure de reproduire de manière vraisemblable, la répartition spatiale de la variance génétique des espèces simulées.

B. DONNÉES DE TRAJECTOMÉTRIE

NATURE DE LA VALIDATION

Les données de trajectométrie permettent d'estimer le réalisme des cartes de trafic et/ou de connectivité modélisées à condition que le nombre d'individus suivis sur le terrain soit significatif.

EXPLOITATION POUR LA VALIDATION DES OUTILS DE MODÉLISATION

L'ensemble des outils de modélisation peuvent être comparés avec ces données.

COMPARAISON DANS LE CADRE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Le programme CIRFE ne contient pas de données empiriques de trajectométrie.

C. DONNÉES DE CAPTURE-MARQUAGE-RECAPTURE

NATURE DE LA VALIDATION

Les données de CMR permettent de valider les dynamiques de populations en comparant les tailles de populations, et la dispersion entre patches d'habitats potentiels en comparant les flux d'individus.

Ce sont par ailleurs des données fournissant de nombreux paramètres démographiques et de dispersion pouvant servir à paramétrer les modèles.

EXPLOITATION POUR LA VALIDATION DES OUTILS DE MODÉLISATION

Comme l'indique le tableau 19, seul SimOïko produit des résultats portant sur la taille des populations étudiées. En revanche, les résultats de Graphab, CircuitScape et SimOïko peuvent être comparés aux flux d'individus observés.

Les données de CMR peuvent néanmoins être exploitées pour paramétrer Graphab et CircuitScape.

COMPARAISON DANS LE CADRE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Dans le cadre du programme CIRFE, les données de CMR ont permis uniquement de mesurer les populations adultes d'alytes accoucheurs. Cette analyse n'a pu être réalisée que pour l'alyte accoucheur car c'est la seule espèce pour laquelle, les données d'estimation de la taille de certaines populations ont pu être évaluées (voir partie 2.II de l'Analyse empirique des effets des ILT) et pour laquelle, des populations peuvent clairement être distinguées sur le terrain.

Les tailles de populations adultes (N) ont été estimées à partir des suivis de 3 populations pendant 3 ans (voir partie 2.II.2.1). Toutefois, sur le terrain, la délimitation des populations n'est pas simple à identifier. Afin de définir des populations comparables avec celles des modèles (concentrés sur les sites de reproduction), nous avons défini spatialement chaque population comme correspondant à l'ensemble des sites de reproduction potentiels situés à une distance de 500 m (Trochet et al. 2014) du polygone convexe minimal réalisé à partir de l'ensemble des localisations d'individus considérés comme inféodés à cette population sur le terrain. A ces données, nous comparons les tailles de population adultes reproducteurs de chaque patch d'habitat potentiel modélisées par SimOïko, et la valeur de taille de populations paramétrée dans Graphab et CircuitScape en faisant la somme des surfaces de ces habitats potentiels multipliées par la densité moyenne d'alyte ($0,005 \text{ indiv.m}^{-2}$, (Trochet et al. 2014)).

Les résultats (figure 69) montrent une bonne congruence entre modélisation et terrain pour deux des trois sites suivis par CMR (107 et 118). Dans ce cas de figure, les valeurs de taille de populations calculées pour paramétrer Graphab et CircuitScape sont plausibles et l'intervalle de confiance autour de la taille de populations estimée par SimOïko recouvre celui des tailles de populations issues du terrain rendant ainsi compte de la variabilité interannuelle. En revanche, on observe une divergence forte entre terrain et modélisation pour le site P37bis. Au cours des 3 ans de suivi, cette population subit un crash populationnel pour des raisons encore non identifiées à ce jour (voir partie 2. II.2).

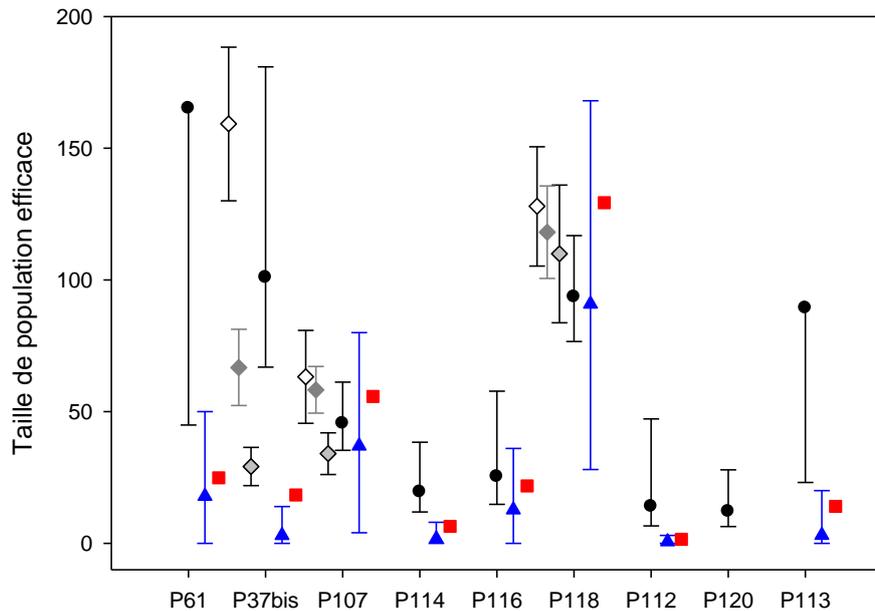


Figure 69: Comparaison entre les tailles de populations d'alytes accoucheurs estimées sur le terrain par CMR en 2015 (losanges blancs), 2016 (losanges gris) et 2017 (losanges gris bordés de noir), par génétique des populations (ronds noirs) ou par modélisation avec SimOïko (losanges bleus) et valeur calculée pour la modélisation Graphab et CircuitScape (carrés rouges)

Cette situation peut correspondre à un cas d'isolement important de la population 37 bis du reste de la métapopulation d'alytes accoucheurs. En effet, la taille de population efficace et son intervalle de confiance à 95% très étendu correspondent à la chute de la taille de population estimée par CMR pendant les 3 années du suivi et dont la vitesse de décroissance correspond à un vieillissement de la population sans aucun recrutement (ni reproduction locale, ni dispersants venant de populations proches). Il est donc probable que cette population continue à décroître jusqu'à atteindre la taille paramétrée dans Graphab et CircuitScape associant surface et capacité d'accueil et dès lors adopter une dynamique d'extinction recolonisation telle que décrite par SimOïko.

On peut constater que pour les populations associées à de petites surfaces et pour lesquelles les modèles prédisent une taille inférieure à 20 individus reproducteurs, les estimations à partir des données de terrain montrent que les populations efficaces sont bien plus importantes. Deux phénomènes peuvent expliquer cet écart important. Les amphibiens réalisent de grandes tailles de pontes et sont polygames. Ainsi, chez l'alyte accoucheur, chaque mâle porte les chapelets d'œufs de plusieurs femelles et chaque femelle peut se reproduire plusieurs fois par saison avec des mâles différents. Ainsi, pour les petites surfaces en eau, fortement sensibles à la pluviométrie annuelle, une bonne année verra plusieurs mâles déposer leurs œufs dans la mare et l'année suivante ne pas l'exploiter induisant ainsi la détection d'un nombre d'individus reproducteurs supérieur à la capacité d'accueil du site. SimOïko, pour de telles populations détecte le plus souvent une forte probabilité d'extinction due à la stochasticité démographique (Legendre et al. 1999, Caswell 2001, Calsbeek et al. 2002) et donc une forte récurrence d'une taille de population nulle dans le calcul de la taille moyenne des populations. Ainsi, l'approche utilisée dans SimOïko permet d'estimer la probabilité d'extinction de la population, mais ce faisant aura tendance à sous-estimer la taille de population lorsque le site est occupé et échantillonnable. À l'inverse, une

approche basée sur la surface de patch telle qu'utilisée dans Graphab ou CircuitScape dans ce cas de figure semble plus proche de la réalité ponctuelle correspondant à l'échantillonnage ayant permis d'estimer une taille de population.

2. ESTIMATION INDIRECTE DE L'ERREUR À PARTIR D'UN MODÈLE DE RÉFÉRENCE

À partir de l'analyse empirique des effets des ILT (partie 2), nous avons pu comparer le fonctionnement de métapopulations animales modélisées avec les informations à propos de ce fonctionnement issues du terrain. Il s'est avéré que la comparaison directe entre les outils de modélisation fréquemment mis en œuvre et les mesures de terrain du fonctionnement des métapopulations est très difficile. Outre SimOïko qui produit des résultats de simulation directement comparables avec des mesures effectuées sur le terrain, les autres modèles (Graphab, CircuitScape, Coût-déplacement et Dilatation-érosion) quant à eux ne produisent pas de métriques comparables directement avec les données de terrain générées dans le programme CIRFE.

Pour pallier à cette impossibilité de comparaison directe, nous proposons de tester une méthode de comparaison des modèles entre eux en adaptant le cadre méthodologique proposé par Simpkins et al. (2017). Cette méthode consiste à comparer l'ensemble des métriques issues des modèles étudiés à un modèle de référence multi-agents utilisant le *Stochastic Movement Simulator*. En effet, cette méthode se base sur le fait que la littérature scientifique considère les modèles multi-agents ou individus centrés comme les plus proches de la réalité (Grimm et al. 2006, Coulon et al. 2015, Simpkins et al. 2017) et donc que leurs sorties peuvent être généralement utilisées comme proxy de la situation réelle (Grimm 1999, Grimm et al. 2006, Barton et al. 2009, Aben et al. 2014, Palmer et al. 2014, Coulon et al. 2015, Simpkins et al. 2017). Dans notre cas de figure, nous avons utilisé comme modèle de référence, celui implémenté dans SimOïko, en tant que modèle multi-agents utilisant le SMS.

De plus, nous avons ajouté à la méthode de Simpkins et al. (2017) une étape d'estimation du réalisme du modèle de référence avec des données de terrain. En effet, Simpkins *et al.* (2017) soulignent à juste titre que même si les modèles multi-agents sont réalistes, ils ne sont pas la réalité. C'est pourquoi, la première partie de notre analyse consiste à estimer l'erreur commise par le modèle de référence (via SimOïko) au regard de la situation mesurée sur le terrain avant d'estimer l'écart des autres modèles avec celui-ci.

A. COMPARAISON BASÉE SUR DES MÉTRIQUES DE CONNECTIVITÉ

I. MÉTHODES DE CALCUL DES MÉTRIQUES DE CONNECTIVITÉ

MÉTRIQUES DE GRAPHAB : PC, FPC, CF

Nous nous sommes basés sur les métriques de Graphab : la métrique globale PC et les métriques locales FPC et CF. La métrique FPC peut être interprétée comme une indication de la contribution d'un patch d'habitat potentiel à l'ensemble des échanges au sein du réseau écologique (indicateur synthétisant les individus entrant et sortant du patch) La métrique PC donne une indication de la quantité d'individus circulants dans la métapopulation rapportée à la surface de la zone d'étude et correspond à la somme des FPC de chaque patch d'habitat potentiel. À l'échelle locale, la métrique CF correspond à l'ensemble des courants reçus par un patch d'habitat potentiel (Girardet and Foltête 2015). Cette métrique calculée dans Graphab utilise les fonctionnalités de

Graphab concernant la théorie des circuits (Girardet and Foltête 2015). Elle nous permet dans le projet d’avoir une métrique commune entre CircuitScape, Graphab et SimOïko, et ainsi d’avoir un élément de comparaison supplémentaire entre les modèles.

MÉTRIQUES DE SIMOÏKO : FPC_M , PC_M

SimOïko ne produit pas directement de métriques de connectivité. Toutefois, il est possible de conserver l’enregistrement de l’ensemble des échanges ayant eu lieu au cours d’une simulation. Ainsi, pour chaque pas de temps et chaque répétition de Monte Carlo de la simulation, le nombre d’individus provenant d’un patch i et arrivant dans un patch j est enregistré. Ces données sont utilisées pour calculer les métriques PC et FPC similaires à celles déterminées par Graphab. Nous avons vu que :

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

ainsi, comme FPC est la contribution locale à PC,

$$PC = \sum_{i=1}^n FPC_i$$

hors le terme $a_j^\beta e^{-\alpha d_{ij}}$ correspond à l’estimation de la proportion d’individus en provenance de j arrivant en i en supposant que la probabilité d’atteindre j en provenant de i suit une fonction exponentielle inverse. Le paramètre a_i^β correspond à la capacité du patch i à émettre des propagules (individus dispersants). Il est donc possible de faire des analogies avec les résultats issus de SimOïko dans la mesure où le nombre d’individus partant de i est enregistré et directement lié à la dynamique de population locale (Moulherat 2014b) et le nombre d’individus arrivant à j en provenance de i est enregistré pendant la simulation pour chaque pas de temps et chaque répétition de Monte Carlo (Moulherat 2014b). Nous pouvons donc construire une métrique comparable FPC_m telle que :

$$FPC_m_i = \frac{1}{A^2} \sum_{j=1}^n E_i M_{ji}$$

où M_{ji} est l’ensemble moyen des individus arrivés en i en provenance de l’ensemble des patches j et E_i l’ensemble des individus en provenance du patch i et ayant réussi leur dispersion.

On peut ainsi construire une métrique PC_m équivalente à PC telle que :

$$PC_m = \sum_{i=1}^n FPC_m_i$$

Seules les simulations réalisées sur l’alyte accoucheur ont pu être analysées à l’aide de ces métriques et du logiciel R. En effet, du fait du nombre très important de patches pour le myrtil et la féronie noire (respectivement 4670 et 2299 patches d’habitat potentiel), traiter les résultats issus des simulations réalisées pour ces espèces nécessite le développement d’outils de post-traitement adaptés.

MÉTRIQUES DE GRAPHAB COMPOSÉES AVEC LES CAPACITÉS DE DISPERSANTS ISSUES DE SIMOÏKO : PC_c, FPC_c ET CF_c

Nous avons aussi utilisé les résultats de SimOïko pour paramétrer Graphab afin d'obtenir les métriques de connectivité à partir des mêmes capacités de dispersants mais un algorithme de dispersion différent (LCP pour PC_c et FPC_c, la théorie des circuits pour CF_c). Pour ce faire, les analyses conduites avec Graphab ont été réalisées en utilisant le nombre moyen d'individus émigrants de chaque patch d'habitat potentiel par pas de temps et répétition de Monte Carlo comme capacité des patches (respectivement PC_c, FPC_c et CF_c).

Le tableau 20 rend compte des différences de modélisations entre les métriques comparées.

Tableau 20: Tableau récapitulatif des différences de modélisation entre les métriques comparées

Métrique	PC et FPC	PC _c et FPC _c	PC _m et FPC _m	CF	CF _c
Correspondance avec les outils de simulation	Graphab	Graphab intégrant démographie SimOïko	SimOïko	Graphab CircuitScape	Graphab CircuitScape intégrant démographie SimOïko
Capacité de dispersants	Ajustée à la dynamique de population calculée à partir d'une matrice de Leslie (cf III.2.d)	Issue de la dynamique démographique modélisée par SimOïko	Dynamique démographique modélisée par SimOïko	Ajustée à la dynamique de population calculée à partir d'une matrice de Leslie (cf III.2.d)	Issue de la dynamique démographique modélisée par SimOïko
Algorithme de dispersion	Chemin de moindre coût	Chemin de moindre coût	SMS	circuits	circuits

COÛT-DÉPLACEMENT ET DILATATION-ÉROSION

Les deux modélisations Coût-déplacement et Dilatation-érosion ne permettent pas de calculer des métriques équivalentes à PC, FPC et CF. Elles ont donc été exclues de cette comparaison.

B. RÉSULTATS

À l'échelle globale, les métriques PC_m ($3,05 \cdot 10^{-14}$ u.a.), PC_c ($6,2 \cdot 10^{-13}$ u.a.) et PC ($4,57 \cdot 10^{-14}$ u.a.) présentent des écarts assez importants. En effet, la connectivité globale estimée par Graphab est environ 1,5 fois supérieure à celle extraite de SimOïko et cet écart augmente à un facteur 20 lorsque les capacités de dispersants issues de SimOïko sont utilisées pour paramétrer Graphab.

À l'échelle locale, la Figure 70 montre une surestimation de FPC et FPC_c systématique par rapport à FPC_m. Une très forte corrélation entre FPC et FPC_m (test de corrélation non paramétrique de Spearman $p < 0,001$, $\rho = 0,89$) ainsi qu'entre FPC et FPC_c (test de corrélation non paramétrique de Spearman $p < 0,001$, $\rho = 0,96$) existe assurant une homogénéité relative des relations de connectivité au sein du paysage quelle que soit la métrique utilisée. Les pentes de ces corrélations

(lorsque FPC, FPCc et FPCm sont log transformées afin de normaliser leurs distributions) sont plus faibles qu'attendues pour une correspondance parfaite ($pe_{\ln(FPC)} = 0,28$ et $pe_{\ln(FPCc)} = 0,62$ au lieu d'une pente attendue à 1). L'utilisation des capacités de dispersants issues des résultats de SimOïko ne modifie pas l'écart de mesure de connectivité réalisée avec Graphab (Somme des carrés des écarts à FPCm $r_{FPC}^2 = 4,72. 10^{-29}$ et $r_{FPCc}^2 = 1,71. 10^{-26}$). Elle permet par contre d'obtenir une corrélation avec FPCm plus précise et dont la pente se rapproche de 1 attestant d'une amélioration du fonctionnement du modèle. Ainsi, en intégrant des données de dynamique démographique, l'erreur absolue (écart de valeur des métriques) est plus forte mais l'erreur relative semble réduite (erreur passe d'une sous-estimation de la pente (log transformée) d'un facteur 3,8 à 1,6, soit une réduction de l'écart de pente de 50%).

La métrique locale CF (log transformée) est systématiquement supérieure à CFc et la pente de la régression entre ces deux métriques corrélées (régression linéaire simple, $p < 0,001$, $r^2 = 0,96$). Ainsi, comme pour FPC, les valeurs relatives prises par cette métrique sont cohérentes avec l'attendu le plus réaliste *a priori* (CFc) (Figure 71).

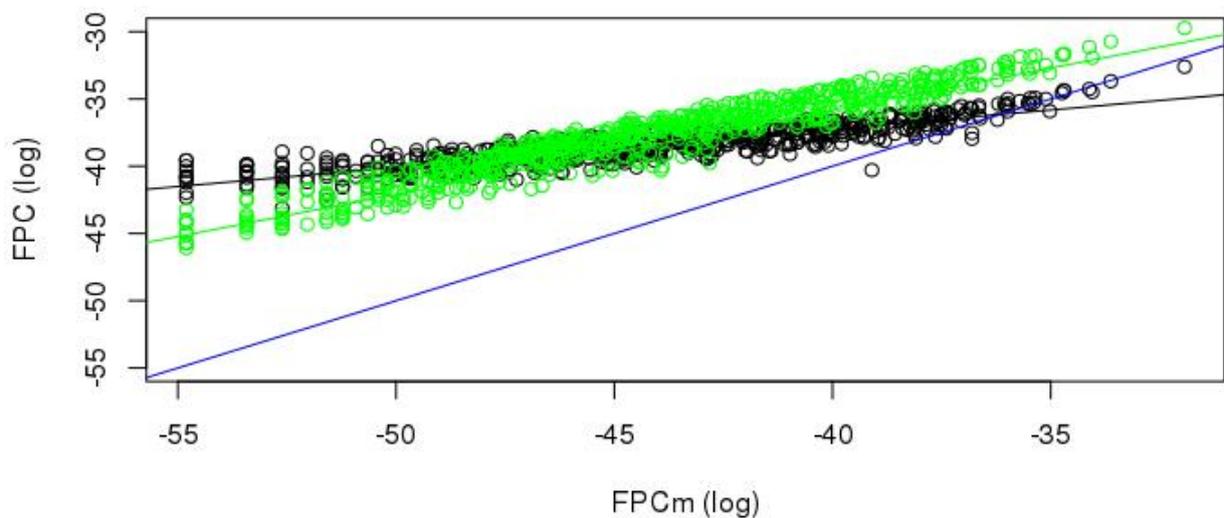


Figure 70: Relation normalisée (log transformée) entre FPC (en noir), FPCc (en vert) en fonction de FPCm et droite attendue pour une correspondance parfaite des métriques FPC et FPCc avec la métrique de référence FPCm (en bleu).

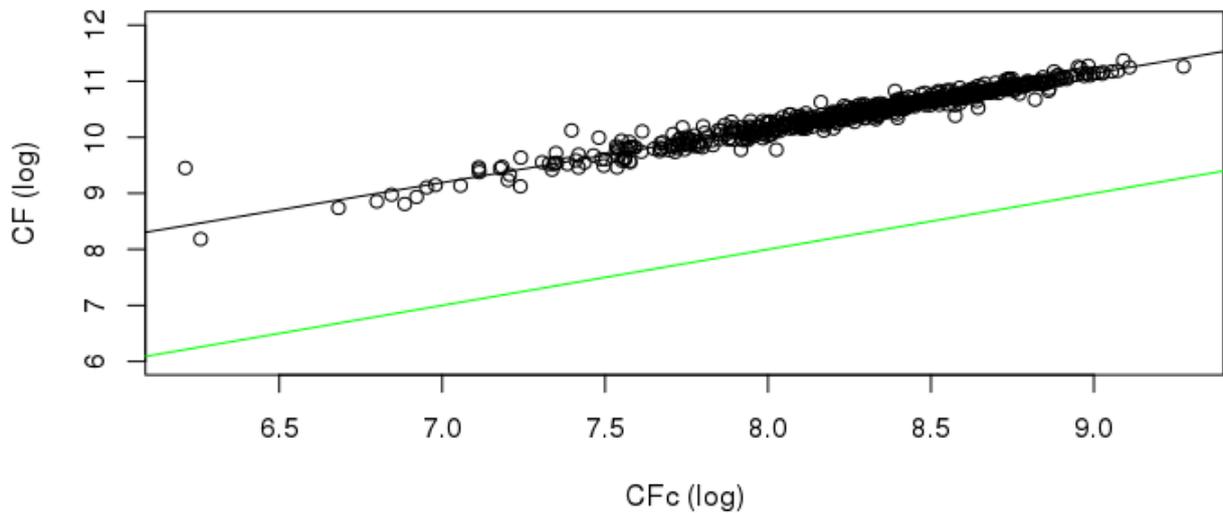


Figure 71: Relation log transformée entre CF (en noir) et CFc et droite attendue pour une correspondance parfaite de la métrique CF avec la métrique de référence CFc (en vert)

3. DISCUSSION

Confronter les résultats de modèles prédictifs à des données réelles issues du terrain est chose assez rare (Grill et al. 2006, Hoban et al. 2012, Hoban 2014) et peu aisée lorsqu'il s'agit de représenter le fonctionnement d'une métapopulation (Wiegand et al. 1999, Kadoya 2009, van der Grift et al. 2013, van der Grift and van der Ree 2015). En effet, si simuler une dynamique de population ou une dynamique génétique et la comparer à des données réelles issues du terrain bénéficie d'une large littérature et de nombreuses années de pratique (Hamilton and Moller 1995, Lindenmayer et al. 1995, Brook et al. 1997, Brook et al. 1999, Legendre et al. 1999, Landguth and Cushman 2010), évaluer le réalisme des modèles explicites de déplacements animaliers est une attente plus récente et difficile à mettre en œuvre (Belisle 2005, Kadoya 2009). Ainsi, les modèles de déplacements animaliers sont souvent testés en conditions expérimentales virtuelles utilisant comme référentiels des modèles *a priori* réalistes (Simpkins et al. 2017) ou en se focalisant sur l'existence de corrélations entre les métriques issues des modèles et celles issues du terrain (Moilanen and Hanski 2001, Calabrese and Fagan 2004, Stevens et al. 2004, Coulon et al. 2008, Kindlmann and Burel 2008, Mc Rae et al. 2008, Kadoya 2009, Manel and Holderegger 2013, Prunier et al. 2014, Coulon et al. 2015, Milanesi et al. 2017b, Simpkins et al. 2017). Ces approches attestent de l'amélioration du réalisme *a priori* des modèles testés mais ne permettent que rarement d'estimer l'erreur produite par le modèle par rapport à ce qu'il cherche à reproduire (mais voir Brook et al. 1997, Legendre et al. 1999, Brook et al. 2000, Sawyer et al. 2011, Moulherat 2014b).

La comparaison directe entre les outils de modélisation fréquemment mis en œuvre et les mesures de terrain du fonctionnement des métapopulations s'est avérée difficile. Ainsi, seul SimOiko produit des résultats de simulation directement comparables avec des mesures effectuées sur le terrain à l'aide de méthodes bien connues (taille de population (Lebreton et al. 1992, Rousset 2008), flux d'individus (Lebreton and Pradel 2002, Manel et al. 2003) et niveau de consanguinité

(Manel et al. 2003, Fagan and Holmes 2006, Rousset 2008). Nous avons ainsi pu montrer qu'il est aujourd'hui possible de simuler de manière réaliste le fonctionnement des métapopulations animales terrestres à l'aide de modèles multi-agents tels que SimOïko. Les autres outils de modélisation quant à eux ne produisent pas de métriques comparables directement avec les données de terrain. Toutefois, certaines données de terrain peuvent permettre de calculer des métriques comparables avec celles produites par ces méthodes (données de trajectométrie).

Une méthode de comparaison indirecte a toutefois été mise en œuvre. La comparaison des métriques de connectivité associées aux modèles SimOïko, Graphab et CircuitScape montre que l'ensemble de ces métriques sont corrélées entre elles et corroborent les récents travaux théoriques de comparaison entre métriques de connectivité de Simpkins et al. (2017). Ainsi, l'importance relative des patches et des échanges d'individus les uns par rapport aux autres est conservée quel que soit le modèle utilisé et la métrique choisie. Si les corrélations entre les métriques sont fortes, les écarts absolus entre les métriques sont forts aussi et attestent d'une surestimation générale des flux d'individus. La comparaison entre les données de génétique du paysage de terrain et celles simulées avec SimOïko montre que la structure spatiale de la variance génétique est bien modélisée par le modèle multi-agents. Toutefois l'amplitude de la variance est globalement légèrement sous-estimée par ce modèle d'un ordre de grandeur allant d'un facteur 3 pour le myrtil et d'un facteur 5 pour l'alyte accoucheur à l'exception de la féronie noire pour laquelle terrain et modélisation estiment des amplitudes du même ordre de grandeur (Figure 70 et Figure 71). Cette sous-estimation de la variance est probablement due d'une part à l'hypothèse faite dans la configuration de SimOïko concernant l'absence d'échec à la reproduction des femelles réduisant ainsi probablement marginalement la variance génotypique, et d'autre part et probablement dans des proportions plus importantes, à une surestimation du flux d'individus associée à un trop fort succès de dispersion (non prise en compte de la mortalité en dispersion, capacités de dispersion surestimées en raison des hypothèses de calcul de la jauge énergétique,...).

L'utilisation des résultats de dynamique démographique du modèle multi-agents pour alimenter le calcul des métriques de connectivité de Graphab augmente apparemment l'écart entre la connectivité estimée (FPC, FPCc) et la connectivité de référence (FPCm) (augmentation jusqu'à un facteur 20). Toutefois, si l'écart total mesuré est augmenté, la corrélation avec FPCm est largement meilleure (pente de la corrélation plus proche de 1). Ce résultat peut sembler paradoxal mais s'explique par le fait que l'écart entre FPC et FPCm est très important pour les petites valeurs de FPC (petites populations) et faible pour les fortes valeurs de FPC (grandes populations). Ainsi, l'écart total entre FPC et FPCm est plus faible qu'entre FPCc et FPCm mais FPCc est plus fréquemment proche de FPCm que ne l'est FPC attestant d'une amélioration des performances du modèle général lorsqu'il est alimenté avec les résultats de dynamique démographique (Coulon et al. 2015, Milanese et al. 2017a, Simpkins et al. 2017). Ces relations peuvent aussi se traduire par le fait que, au sein de grands patches d'habitat potentiel à larges effectifs, approximer la dynamique de métapopulations par le produit de la densité moyenne d'individus par la surface de patch est une hypothèse valable. Cette hypothèse est au contraire très peu performante pour des espèces rares et/ou à faibles densités pour lesquelles les risques d'extinction locale sont importants.

Les résultats obtenus pour FPCc et CFC mettent en avant l'importance de la dynamique populationnelle locale dans le fonctionnement des échanges entre populations (Moilanen 2011). Ceci est particulièrement visible sur la figure 70 où on peut observer que l'écart entre FPC et FPCm est particulièrement important pour les petites populations du fait de la non prise en compte des effets de la stochasticité démographique et que de ce fait l'écart absolu est réduit pour les tailles de populations les plus importantes. Ainsi, l'écart absolu mesuré entre FPC et FPCm est lié à l'espèce et sa reproductibilité difficilement prévisible. Celui mesuré entre FPCc et FPCm est plus important dans notre cas de figure, toutefois, l'amélioration de la cohérence avec le modèle parfait théorique réduit le caractère imprédictible de la relation entre FPC et FPCm. La différence entre

les résultats obtenus pour FPC, FPCc et FPCm mettent aussi en avant l'importance de la prise en compte de la mortalité en dispersion. Ce paramètre est très difficile à obtenir sur le terrain (Clobert et al. 2001) mais joue un rôle fondamental pour l'estimation de la connectivité (Ruckelshaus et al. 1997, Naujokaitis-Lewis et al. 2009). Ce constat met en avant l'importance de la prise en compte du comportement animal notamment pendant les phases de dispersion afin de concevoir des mesures de gestions efficaces.

Si les métriques de connectivité sont bien corrélées entre elles, attestant d'un certain consensus dans les résultats concernant la quantité relative d'individus circulants dans le système, les différents modèles de localisation de ces passages divergent largement. La littérature scientifique montre que modéliser les déplacements animaliers avec la théorie des circuits produit généralement des résultats plus réalistes qu'avec des LCP (Prunier et al. 2014, Girardet and Foltête 2015, Simpkins et al. 2017) et que le modèle SMS les surpasse en termes de réalisme (Coulon et al. 2015, Simpkins et al. 2017). Malgré des exploitations parfois très différentes de la matrice paysagère au cours des déplacements modélisés, les métriques de connectivité restent corrélées entre elles. D'un point de vue opérationnel, ce constat signifie que des connectivités comparables peuvent être détectées en modélisant des comportements animaliers exploitant différemment la matrice paysagère. Dans la mise en œuvre d'opérations de gestion, il semble donc nécessaire de bien adapter l'utilisation d'un modèle au mode de déplacement de l'espèce ciblée. Le modèle SMS semble à ce titre assez généraliste (Aben et al. 2014, Moorhouse et al. 2014, Moulherat 2014b, Coulon et al. 2015) mais de récents travaux sur les chiroptères notamment ont montré que leurs déplacements sont particulièrement bien modélisés par des LCP (Pauwels et al. 2016).

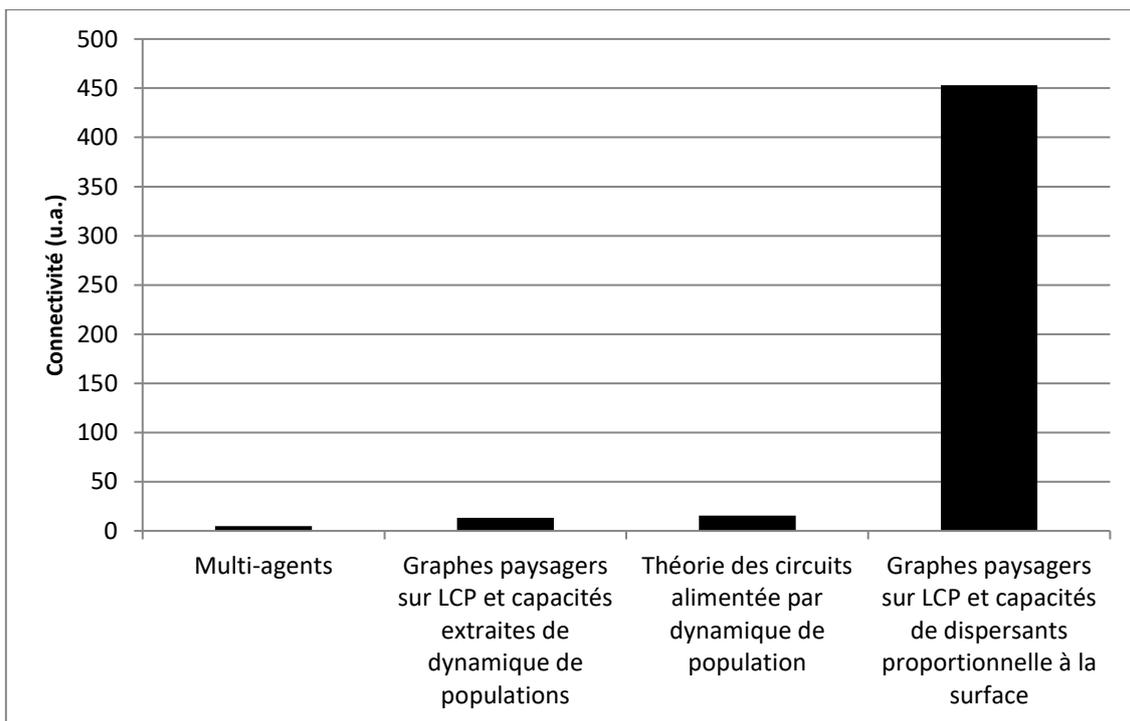


Figure 72: Représentation schématique de l'évolution de la connectivité prédite en fonction du niveau de complexité des modèles pour lesquels des comparaisons directes ou indirectes ont pu être réalisées.

La connectivité déterminée en considérant que le modèle multi-agents produit une erreur d'un facteur 5 (maximum enregistré pour l'alyte accoucheur) puis extrapolée à l'aide des régressions linéaires entre FPC, FPCc et FPCm ainsi que CF et CFc log transformés.

Ainsi, le programme CIRFE met en évidence que les modélisations multi-agents permettent un niveau de réalisme supérieur aux modèles basés sur l'exploitation de la théorie des circuits électriques ou des LCP. Les modèles de coût-déplacement et de dilatation érosion sont à la fois très peu informatifs du fonctionnement des métapopulations et très peu réalistes et leur utilisation semble donc peu pertinente pour la réalisation d'études opérationnelles à visée conservatoire. À large échelle, les modélisations basées sur les LCP ou la théorie des circuits semblent complémentaires. En effet, les modèles utilisant la théorie des graphes dont les arrêtes se basent sur les LCP permettent une appréhension relative globale réaliste mais la localisation des secteurs de passages préférentiels des animaux peut s'avérer peu réaliste surtout pour des espèces largement présentes dans le paysage étudié. Les outils basés sur la théorie des circuits semblent améliorer cette partie du réalisme. Notamment, la théorie des circuits permet de traiter l'ensemble des chemins possibles pour rejoindre deux points et est donc à ce titre probablement plus réaliste pour modéliser les déplacements d'espèces que l'utilisation de LCP (McRae 2006, Prunier et al. 2014). Il est à noter que Graphab intègre désormais une métrique CF basée sur la théorie des circuits (Girardet and Foltête 2015, Clauzel et al. 2016). Enfin, pour les études, quelle que soit l'échelle de travail, nécessitant un niveau de réalisme important, les modèles multi-agents devraient être en règle générale les plus performants. Nos résultats ont donc ainsi affiné les travaux de Calabrese et Fagan (2004) en quantifiant pour nos trois espèces les écarts entre les différents types d'approches de modélisation et la relation entre la complexité des modèles et leur capacité à reproduire la réalité semble essentiellement liée à leur capacité à intégrer les dynamiques populationnelles locales et des modes de dispersion réalistes au regard des espèces étudiées. Enfin, il est à noter que la progression des modèles concernant le réalisme de la connectivité semble avoir la forme d'une fonction exponentielle plutôt que d'une fonction linéaire (Figure 72).

VI. VALORISATION

1. ARTICLES SCIENTIFIQUES

Ce volet du projet CIRFE nous a conduit à la rédaction d'un article en préparation et qui devrait être soumis dans le courant de l'année 2019 et 3 autres articles sont actuellement à l'état d'ébauche et devraient être finalisés dans les 2 prochaines années.

2. COMMUNICATIONS EN COLLOQUES

Cette partie du projet CIRFE n'a produit ses premiers résultats qu'en 2017 puisque nécessitant les résultats de terrain de la partie Analyse empirique des effets des ILT. Les résultats du projet sur le volet modélisation ont été présentés en 2017 :

- Apport de la simulation numérique de dynamique de métapopulation à la mise en œuvre de la séquence ERC. Sylvain Moulherat. Journée d'échange chercheurs opérateurs d'Occitanie. Montpellier (France).
- CIRFE - Modélisation des comportements animaliers, et réalisme écologique, implications pour l'aménagement du territoire. Sylvain Moulherat, Klervi Le Floch, Jonathan Remon, Yann Le Gallic, Michel Baguette et Jérôme Prunier. Séminaire Infrastructures de transport terrestre et territoires. Paris (France).

En 2018 :

- Assessing realism of metapopulation modelling tools deployed in French EIA. Sylvain Moulherat, Jonathan Remon et Jérôme Prunier. IENE 2018. Eindhoven (Pays-Bas).

QUATRIÈME PARTIE ANALYSE ÉCONOMIQUE EXPLORATOIRE

KLERVI LE FLOCH, YANN LE GALLIC, SYLVAIN MOULHERAT

La présente analyse économique a pour objectif de rendre compte de la relation coût-réalisme des pratiques employées pour la réalisation du volet faune, flore, milieux naturels des études réglementaires des ILT, dites pratiques actuelles, ainsi que de deux types de pratiques émergentes, la génétique du paysage et la modélisation. En effet, l'élaboration d'ILT passe par de nombreuses études réglementaires ayant pour objectif d'identifier et d'appréhender au mieux les enjeux environnementaux et de proposer des solutions afin de pouvoir éviter, réduire ou compenser les effets du projet sur l'état de conservation des habitats et des espèces affectés par celui-ci.

Les pratiques actuelles de réalisation d'études faune/flore/milieux naturels sont généralement composées d'inventaires de terrain et d'une étude de la TVB. Au cours des dernières années, le coût de ces pratiques n'a eu de cesse d'augmenter, cette tendance s'expliquant par des demandes des services instructeurs de plus en plus importantes notamment en termes de couverture d'aire d'étude (Le Gallic, commentaire personnel). Or, la question de la pertinence de ces pratiques actuelles, fortement consommatrices en temps humain, se pose dans ce contexte d'évolution de la demande réglementaire. Par conséquent, l'utilisation de méthodes émergentes adaptées à des études à large échelle, telles que la génétique du paysage et les outils de modélisation, devient envisageable. Néanmoins, l'adoption de ces pratiques émergentes, que ce soit en complément ou en substitutif des pratiques actuelles, reste conditionnelle au fait qu'elle apporte une plus-value à l'étude :

- 4) Du fait d'une augmentation du réalisme écologique de l'étude à coût constant par rapport aux pratiques actuelles
- 5) Du fait d'une diminution du coût de l'étude à niveau de réalisme équivalent ou meilleur par rapport aux pratiques actuelles.

Dans le cas contraire, ces méthodes émergentes n'auront que peu d'intérêt à être mises en œuvre dans le cadre du contexte réglementaire actuel.

Le présent chapitre cherche ainsi à savoir si ces méthodes émergentes apportent une plus-value sur les études dans le cadre réglementaire actuel par rapport aux pratiques actuelles. Pour cela, dans un premier temps, la relation coût-réalisme des pratiques actuelles sera précisée à partir de données d'études réglementaires existantes, puis dans un second temps, une analyse comparative des pratiques actuelles et émergentes sera réalisée à partir de données obtenues sur la zone d'étude du projet CIRFE. Cette méthode comparative sur données expérimentales se justifie pour deux raisons :

- 6) Le manque de retours d'expérience : Les méthodes de génétique de paysage et de modélisation sont émergentes et le nombre de cas d'études réglementaires les utilisant est trop limité.
- 7) L'impossibilité d'une comparaison directe sur un même site d'étude : Il est en effet improbable dans un cadre opérationnel pour des raisons de coûts, d'avoir les 3 types de méthodes employées pour réaliser une même étude réglementaire.

I. ÉTUDE EMPIRIQUE DES PRATIQUES ACTUELLES

1. COMPILATION DES DONNÉES DE DOSSIERS RÉGLEMENTAIRES

Depuis le stade des études préliminaires jusqu'à la réalisation des travaux, un projet d'ILT fait l'objet de décisions successives (opportunité, budget, tracé...), selon une procédure progressive et réglementée. Cette succession de choix s'insère dans un faisceau de contraintes environnementales, techniques et financières. La Figure 73 présente les différentes étapes de réalisation d'une ILT d'après la circulaire du 7 janvier 2008 fixant les modalités d'élaboration, d'instruction, d'approbation et d'évaluation des opérations d'investissement sur le réseau routier national :

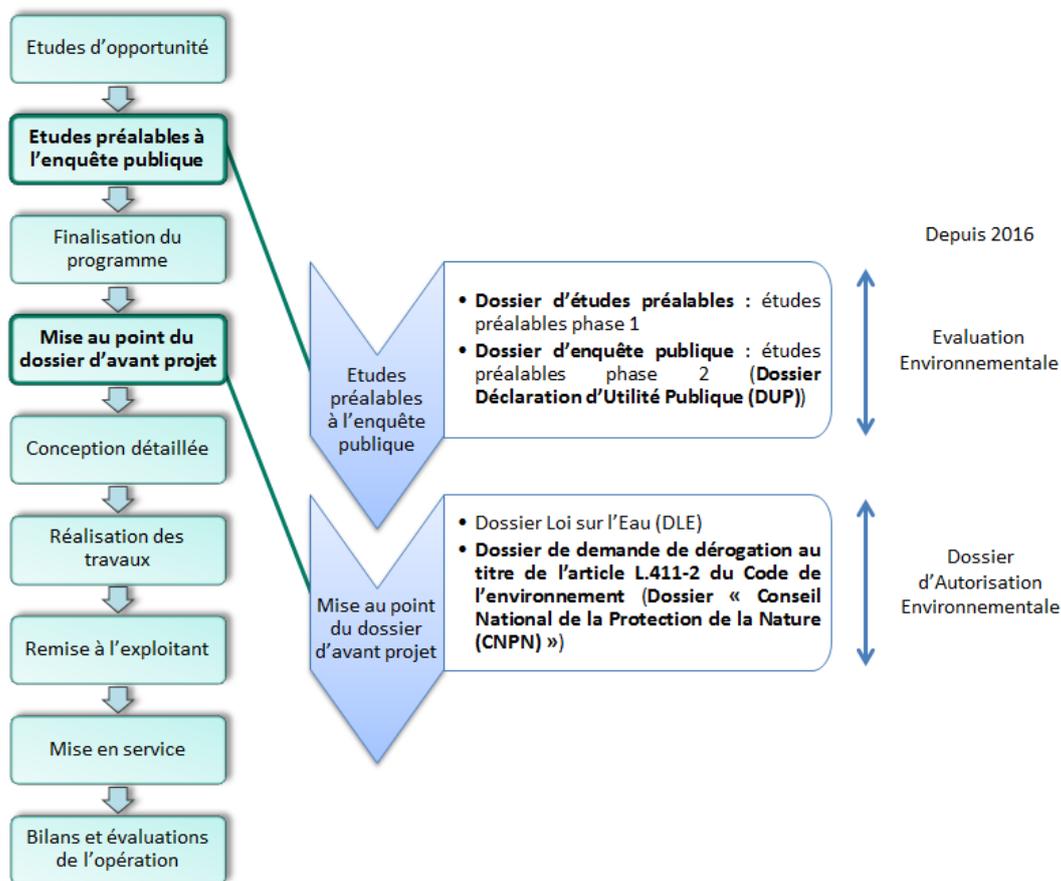


Figure 73: Diagramme des étapes d'élaboration d'une ILT

Au niveau de ces étapes, les trois stades réglementaires environnementaux suivants sont étudiés :

- **Dossier d'études préalables (ci-après stade « phase 1 ») :**

Les études préalables phase 1, au niveau environnemental, ont pour objectif :

- d'approfondir la connaissance des écosystèmes au sein des zones les plus sensibles des fuseaux de passage possibles de l'ILT,
- de compléter ces données pour le fuseau de passages préférentiels retenu pour l'ILT,

- et enfin de rechercher le tracé « final » qui sera proposé à l'enquête d'utilité publique.

Les études préliminaires ont donc pour but de définir le tracé « final » de l'ILT à l'aide d'études faune/flore qui permettront d'identifier différents enjeux environnementaux.

- **Dossier d'enquête publique (ci-après stade « DUP ») :**

Les études préalables phase 2 sont effectuées au titre :

- Du code de l'expropriation et notamment ses articles L. 110-1 et suivants,
- Du code de l'environnement et notamment ses articles L. 123-1 et suivants.

Les objectifs d'une enquête publique sont notamment :

- d'assurer l'information et la participation du public sur le projet,
- de garantir la bonne prise en compte des intérêts des tiers lors de l'élaboration des décisions susceptibles d'affecter l'Environnement,
- de confirmer l'utilité publique de l'opération,
- de soumettre l'étude d'impact sur l'environnement à l'avis du public.

- **Dossier de demande de dérogation au titre de l'article L.411-2 du code de l'environnement (ci-après stade « CNPN ») :**

La destruction des espèces protégées et/ou de leurs sites de reproduction et aires de repos est interdite. Toutefois, l'article L. 411-2 précise que : « À condition qu'il n'existe pas une autre solution satisfaisante et que la dérogation ne nuise pas au maintien, dans un état de conservation favorable, des populations des espèces concernées dans leur aire de répartition naturelle, l'autorité administrative compétente peut délivrer, selon la procédure définie par arrêté du ministre chargé de la protection de la nature, des autorisations exceptionnelles pour déroger aux interdictions mentionnées aux 1°, 2° et 3° de l'article L. 411-1 ». Le dossier de demande de dérogation au titre de l'article L.411-2 du code de l'environnement est soumis au CNPN et à la DREAL et il a pour objectif d'identifier les impacts sur l'état initial de l'environnement et de proposer les mesures « d'évitement, de réduction et de compensation » adaptées au choix du tracé du projet.

2. COMPILATION DES DONNÉES DE DOSSIERS RÉGLEMENTAIRES

Cette analyse empirique se base sur des dossiers réglementaires collectés auprès de Setec International et des membres du CIL&B. Au total, 26 projets (Tableau 21) ayant eu recours à une étude faune/flore ont été étudiés : 1 au stade phase 1, 12 au stade DUP et enfin 13 au stade CNPN. Le panel de projets étudiés est composé de projets ferroviaires, routiers, de métros et d'une base travaux. Les projets sélectionnés ont été réalisés après 2008, c'est-à-dire, après l'arrivée du grenelle de l'environnement et de la notion de TVB. Trois projets ont été recueillis avec l'aide de membre du CIL&B, SNCF Réseau, RTE ainsi qu'EIFFAGE. Les fiches de SNCF Réseau et de RTE ont été remplies dans les locaux des collaborateurs qui ont accepté une investigation interne et la dernière fiche a été remplie par EIFFAGE et transmise par mail. Le reste des projets a été encadrés par Setec International.

Tableau 21: Récapitulatif des projets étudiés dans le projet CIRFE

Projets	Acronyme	Type d'infrastructure	Région	Longueur du projet (km)
A355 -Grand Contournement Ouest de Strasbourg	A355	Routier	Alsace	42
A63 Autoroute de la côte Basque	A63	Routier	Aquitaine	26,7
Aménagement de l'échangeur A36/RN1019	A36RN1019	Échangeur routier	Franche-Comté	3
Base logistique de maintenance de Lannemezan	Lannemezan	Base chantier	Midi-Pyrénées	3,2
Canal Seine Nord Europe	CSNE	Canal	Nord-Pas-de-Calais et Picardie	107
Construction de l'A719 Gannat-Vichy	A719	Routier	Auvergne	14
Contournement de Beynac	Beynac	Routier	Limousin	5,35
Contournement Nîmes Montpellier	CNM	Ferroviaire	Languedoc	80
Grand Paris Ligne 15 Est	GPL15Est	Métro	Ile-de-France	26
Grand Paris Ligne 15 Ouest	GPL15Ouest	Métro	Ile-de-France	20
Grand Paris Ligne 15 Sud	GPL15Sud	Métro	Ile-de-France	33
Grand Paris Ligne 16, 17 Sud et 14 Nord	GPL16	Métro	Ile-de-France	30
Grand Paris prolongement Ligne 11 Est	GPL11Est	Métro	Ile-de-France	11,5
Grand Projet du Sud-Ouest, lignes nouvelles Bordeaux-Toulouse et Bordeaux-Dax	GPSO	Ferroviaire	Aquitaine et Midi-Pyrénées	350
Liaison autoroutière A89/A6	A89A6	Echangeur routier	Rhône-Alpes	8,5
Ligne à grande vitesse Bretagne Pays de la Loire	BPL	Ferroviaire	Bretagne et Pays de la Loire	182

Ligne à Grande Vitesse Est Européenne (Tronçon H)	LGVEst	Routier	Lorraine et Alsace	35
Ligne à Grande Vitesse Rhin-Rhône	LGVRR	Ferroviaire	Bourgogne	18
Ligne ferroviaire Avignon Sorgues Carpentras	ASC	Routier	PACA	26,6
Ligne ferroviaire Hyères La Pauline	LaPauline	Ferroviaire	PACA	10,5
Ligne nouvelle Belfort Delle	LBD	Ferroviaire	Franche-Comté	22
Ligne Nouvelle Provence Côte d'Azur	LNPCA	Ferroviaire	PACA	242
Ligne Orléans - Châteauneuf-sur-Loire	ORCH	Ferroviaire	Centre	27
Mise Au Gabarit Européen de l'Oise entre Compiègne et Creil	MAGEO	Canal	Picardie	45
Prolongement de l'autoroute de l'A16 entre l'Isle-Adam et la Francilienne	A16	Routier	Ile-de-France	6,4
Reprise de circulation ferroviaire entre Oloron et Bedous	Oloron	Ferroviaire	Aquitaine	25

Une fiche d'analyse des études faune/flore a été élaborée durant ce stage afin d'établir la « qualité » relative des études actuelles. La fiche est constituée de questions sur des éléments généraux des études (longueur du projet, date de dépôt du dossier, ...). Ensuite, les questions portent sur l'élaboration des études faune/flore (nombre de jours d'inventaires, surface inventoriée, ...) et sur la réalisation des études TVB (étude du SRCE, l'utilisation d'outils de modélisation, ...). Enfin, des questions sur les contraintes et les enjeux écologiques du projet sont également présentes (stade de l'étude, nombre de zones naturelles présentes sur l'aire d'étude, ...).

3. ANALYSE DES DONNÉES

A. CONSTRUCTION D'INDICATEURS D'ANALYSE DES DONNÉES :

Les informations recueillies dans les fiches ont ensuite été résumées dans un tableau de données et différents indicateurs ont été élaborés afin de synthétiser ce jeu de données

Tableau 22: Indicateurs construits pour l'étude

Nom des indicateurs	Signification	Information	
Projet	Le nom du projet	-	
Type	Le type d'infrastructure	Routier, ferroviaire, métro et base de travaux	
Stade	Le stade de l'étude	Etude préliminaire phase 1, dossier DUP et dossier CNPN	
IDate	La date de dépôt du dossier	-	
ILongueur	La longueur du projet	En km	
IAEinv	La largeur du fuseau d'étude des inventaires	En m	
IAEcorr	La largeur du fuseau d'étude des corridors écologiques	En m	
IZN	Le nombre de zones naturelles présentes dans l'aire d'étude	\sum (ZPS, ZSC, ZNIEFF, APB, ENS, RN)	
ILR	Nombre d'espèces à forts enjeux sur la liste rouge national contactées dans l'aire d'étude	\sum (NT, VU, EN, CR)	
ILRAutres	Nombre d'espèces de moindres enjeux sur la liste rouge national contactées dans l'aire d'étude	\sum (LC+DD)	
ITotal	Nombre total d'espèces contactées	\sum (ILR, ILRAutre)	
IPondReg	Coefficient de pondération du nombre total d'espèces contactés par la diversité d'espèce dans la région	ITotal \times Densité d'espèces dans la région concernée \div Coefficient de pondération le plus élevé	
INote	Note total attribuée en additionnant le nombre d'espèces de chaque classification de la liste rouge préalablement multiplié par leur score associé (Annexe Erreur ! Source du renvoi introuvable.)	$1*(LC+DD) + 5*NT + 10*VU + 20*EN + 30*CR$	
Ij/s	Pression d'inventaire, nombre de jours d'inventaires réalisés sur la surface d'inventaire totale réalisée	$\frac{\text{Jours d'inventaires}}{\text{Surface d'inventaire}}$	
IEchelle	Echelle de numérisation pour la cartographie des inventaires	Exemple : 1/1000, 1 /5000, 1/10000, ...	
IMulti	Evaluation de la réalisation de l'analyse multicritère pour la hiérarchisation des enjeux des espèces	0 - Inexistant	1 - Quasi inexistant
		2 - Très basique	4 - Acceptable
		3 - Moyen	5 -Excellent
ISRCE	Réalisation d'une étude du SRCE ?	0 - Non ; 1 - Oui	
IPaysage	Réalisation d'une étude du paysage ?	0 - Non ; 1 - Oui	
IModel	Utilisation d'outil de modélisation des connectivités écologiques (noté en fonction de leurs ambitions) ?	Voir partie 3 II.2	

IAxe	Placement des axes des corridors écologiques sur une carte ?	0 – Non ; 1 – Oui
IAxeMilieu	Placement de ces axes en fonction du milieu (forestier, humide, ...) ?	0 – Non ; 1 – Oui

L'ensemble des indicateurs mesurés sont disponibles en Annexe 6.

B. ANALYSES STATISTIQUES DES INDICATEURS :

TEST PRÉLIMINAIRES SUR LES INDICATEURS :

Quelques analyses préliminaires dont un test de Spearman entre la date et le SRCE ont été réalisées afin de conserver finalement 20 variables pour l'ACP par rapport aux 21 indicateurs présentés.

En effet, l'utilisation du SRCE dans les études est corrélée à la date de dépôt de dossier (test de corrélation de Spearman, $\rho=0,75$, $p=7,7.10^{-6}$). En effet, le SCRCE a d'abord été introduit par les tables rondes du Grenelle. Il a par la suite été étudié par le COMOP Trame verte et bleue du Grenelle de l'Environnement, et inclus dans la loi Grenelle I qui prévoit que la « trame verte » et la « trame bleue » s'appuieront sur ces schémas régionaux en 2008. Enfin, il a été précisé par la loi Grenelle II en juin 2009. Ainsi, plus les projets avancent dans le temps, plus les SRCE sont achevés et peuvent être étudiés lors des études réglementaires. Dans la suite de l'étude, l'indicateur ISRCE étant lié à Idate, il a donc été regroupé avec ce dernier et n'apparaît pas dans les diagrammes de dispersion.

ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES :

Les données quantitatives du jeu de données ont été analysées à l'aide d'une analyse en composantes principales (ACP). Certaines études collectées ne disposent pas d'études TVB clairement identifiées. Il est donc attendu à ce qu'elles constituent un groupe différenciable dans les résultats d'ACP. Dès lors, le centroïde du groupe constitué par ces études pourrait servir de référence de qualité concernant les études de la TVB. La qualité des études comprenant une étude de la TVB pourra dès lors être déterminée en calculant la distance euclidienne entre le centroïde des projets de référence et la position des projets dans le plan factoriel de l'ACP. Enfin, une régression linéaire a été réalisée entre le nombre de jours d'inventaire et la surface d'inventaire, les données n'ayant pas une distribution suivant la loi normale, une transformation des données en logarithme népérien a été effectuée afin de normaliser les données et de réaliser une régression linéaire simple. Le seuil de significativité statistique des analyses a été choisi à 0.05 et les analyses ont été faites sous R (R Development Core Team 2005) à l'aide du package ade4 (Dray and Dufour 2007).

Les 4 premiers axes expliquant plus de 68% de la variance totale ont été conservés. Les variables contribuant aux axes sont pour :

- l'axe 1 : les variables de caractéristique structurelle des projets (ILongeur) et les variables d'enjeux environnementaux (ILRAutres, ITotal, INote, IZN, IPondReg),
- l'axe 2 : les variables d'étude de la TVB (IAEcorr, « IEchelle », IPaysage, IAxe),
- l'axe 3 : la date de dépôt du dossier (Idate) et l'analyse multicritère pour la hiérarchisation des enjeux des espèces (IMulti),
- l'axe 4 : la pression d'inventaire (Ij/s) et de nouveaux les variables d'étude des connectivités écologiques (« IEchelle », IPaysage, IModel, IAxe).

4. ENSEIGNEMENTS SUR LES PRATIQUES ACTUELLES

L'EFFORT D'ÉTUDE N'EST PAS CORRÉLÉ AUX CARACTÉRISTIQUES DE L'ILT

Le diagramme de dispersion de l'ACP dans le plan factoriel des axes 1 et 2 permet de mettre en évidence le lien entre la longueur des projets et les enjeux environnementaux. En effet, plus un projet a une forte empreise, plus la présence de zones naturelles est forte et plus les espèces à enjeux sont présentes. Néanmoins, ces variables structurelles et d'enjeux environnementaux sont décorréliées de l'axe 1 de la pression d'inventaire et de l'étude de la TVB (Figure 74). Ainsi, la longueur du projet et les enjeux ne semblent pas influencer la réalisation des inventaires et des études de la TVB.

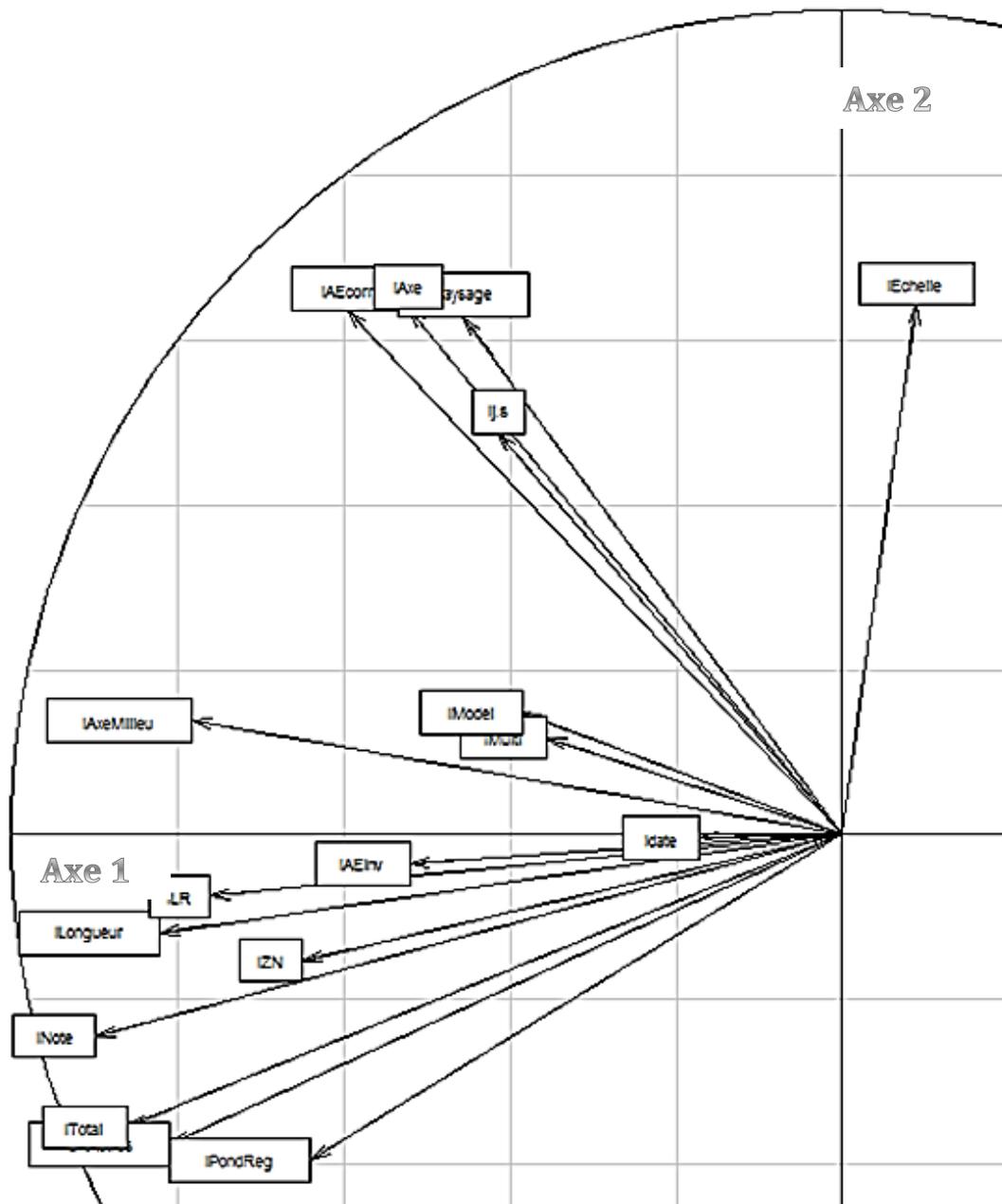


Figure 74: Cercle de corrélation de l'ACP sur les descripteurs des études

LE CONTENU D'ÉTUDE EST SIMILAIRE AUX STADES « DUP » ET « CNPN »

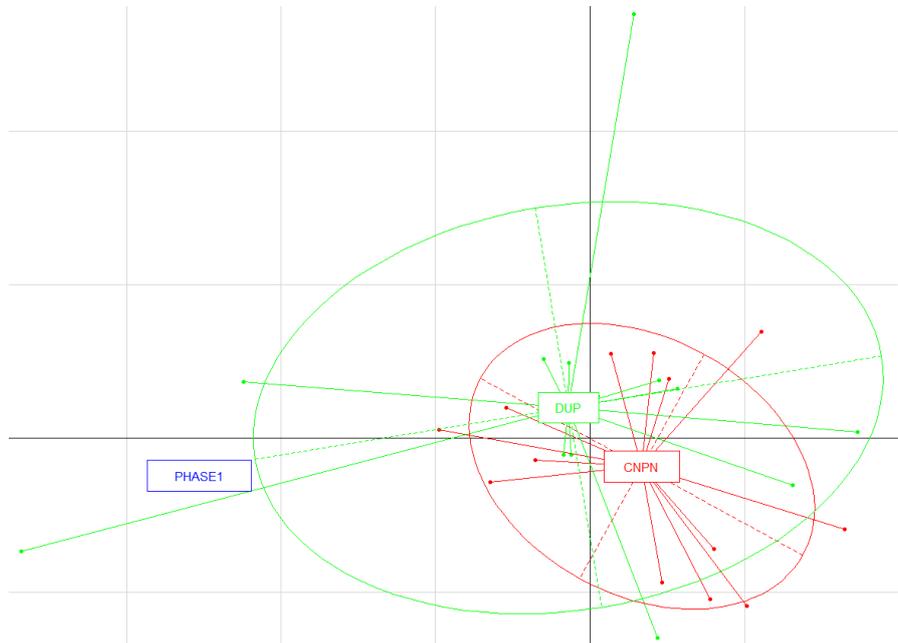


Figure 75: Positionnement des ellipsoïdes des stades d'études dans le diagramme de dispersion

La Figure 75 montre que les dossiers de DUP et CNPN tendent à se rapprocher dans la manière d'être traités. En effet, depuis la loi Grenelle et la mise en œuvre de la politique TVB (porté par l'axe 2), on observe un rapprochement des contenus et des méthodes déployés dans ces études. Ce constat extrait de l'analyse semble confirmé par le ressenti des chargés de mission en charge de ce type d'études (Le Gallic com. Pers.).

LA PRESSION D'INVENTAIRES EST FAIBLEMENT CORRÉLÉE À LA SURFACE D'ÉTUDE À INVENTORIER

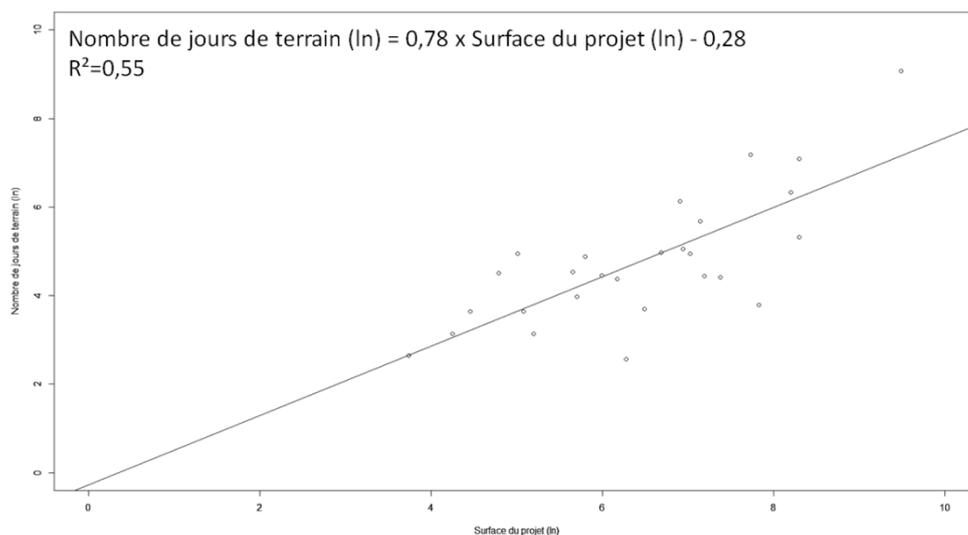


Figure 76: Régression linéaire en logarithme népérien du nombre de jours de terrain par rapport à la surface d'inventaire

Les résultats montrent que la conduite des études est hétérogène au vu du ratio nombre de jours d'inventaires / surface d'inventaires (Figure 76). En effet, de façon générale, plus les projets sont grands plus il devient difficile de tout inventorier. La faible valeur de R^2 de la relation entre la surface d'étude et le nombre de jour d'inventaires atteste d'une importante hétérogénéité des pratiques. Cette hétérogénéité n'est de plus pas expliquée par le niveau d'enjeu du projet.

LES INVENTAIRES PORTENT MAJORITAIREMENT SUR L'OBSERVATION DE LA FAUNE

Les études assujettissent plus de temps à inventorier la faune (83% du temps total cumulé que la flore (17% du temps total cumulé).

II. APPORT POTENTIEL DE LA MODÉLISATION

L'étude comparative de la relation coût-réalisme a été menée sur la base de la mise en œuvre des 6 outils de modélisation étudiés pour leur réalisme dans le chapitre précédent (Modélisation des métapopulations étudiées) : Fragstats, Dilatation-érosion, Coût-déplacement, graphes paysagers (Graphab), théorie des circuits (CircuitScape), modèle multi-agents (SimOiko).

1. COMPARAISON DES COÛTS DE MISE EN OEUVRE

Les temps/coûts de mise en œuvre des outils de modélisation ont été calculés en comprenant les différentes étapes de mise en place des outils de modélisation :

- la préparation de l'occupation du sol,
- la configuration des outils de modélisation,
- l'exécution des outils de modélisation,
- l'analyse des résultats obtenus avec les outils de modélisation,
- et enfin, la détermination du réalisme des outils de modélisation.

Dans le cadre de cette étude, les coûts de main d'œuvre appliqués sont les suivants et correspondent à des coûts réalistes pratiqués communément dans les études réglementaires :

Tableau 23: Coût par jour et par type de compétence utilisés lors de l'étude

Coût	Docteur	Ingénieur	Technicien
jour	1000	650	450

2. CALCUL DU COÛT DE PRÉPARATION DE L'OCCUPATION DU SOL :

Les différentes occupations du sol ont été réalisées suivant la méthode décrite en partie 1 II.2b. Les temps de digitalisation de l'occupation du sol sont fortement variables selon le niveau de précision souhaité. À partir des niveaux 2 (CLC et EUNIS), des coûts de relevés phytosociologiques sont nécessaires pour discriminer les habitats.

Tableau 24: Temps moyen de digitalisation des bases de données d'OS pour la présente étude

Base de données d'OS	Temps moyen de digitalisation
CLC Large	8h
CLC 1, EUNIS 1	Plus de 1 mois (300h)
CLC 2, CLC VF, EUNIS 2, EUNIS VF	Plus de 3 mois (888h)

Tableau 25: Coût d'élaboration des cartes d'OS pour le terrain étudié

Base de données d'OS	Coût digitalisation de des OS	Coût de phytosociologie (terrain) pour l'OS	Coût total OS	Coût à l'hectare
CLC Large	520 €	0 €	520 €	0,02 €
CLC 1	20 k€	0 €	20 k€	0,82 €
EUNIS 1	20 k€	0 €	20 k€	0,82 €
CLC 2	60 k€	15 k€	75 k€	3,05 €
EUNIS 2	60 k€	15 k€	75 k€	3,05 €
CLC VF	60 k€	20 k€	80 k€	3,32 €
EUNIS VF	60 k€	20 k€	80 k€	3,32 €

D'après le tableau précédent, les coûts de réalisation d'une carte d'OS sont relativement élevés. Cependant, comme il a été constaté dans l'analyse de la sensibilité des outils de modélisation à l'occupation du sol (Partie 3- Exploitation des outils de modélisation pour évaluer les effets des ILT - III. 3), si un minimum de qualité est souhaité, il est préférable d'utiliser les typologies EUNIS 2 et les versions finales d'EUNIS et CLC. Par conséquent, la différence de coût entre une occupation du sol en EUNIS 2 et les typologies en Version Finale étant assez faible, afin d'avoir plus de précision, les Versions Finales seront plus préférentiellement utilisées.

3. CALCUL DU COÛT DE CONFIGURATION ET D'EXÉCUTION DES OUTILS DE MODÉLISATION :

Les coûts de configuration des outils de modélisation ont été déterminés en fonction du temps de main d'œuvre nécessaire et de la qualification des opérateurs. Dans le cas de SimOïko, la configuration de l'outil n'est pas à réaliser par l'utilisateur, par contre, il existe un coût d'exploitation correspondant à l'achat d'une simulation sur la plateforme internet.

Tableau 26: Coûts de configuration des outils de modélisation

Outils de modélisation	CircuitScape	Coût-Déplacement	Dilatation-Erosion	Graphab	SimOïko
Coût Configuration par espèce	280 €	280 €	95 €	280 €	0 €
Coût de l'exploitation de l'outil	0 €	0 €	0 €	0 €	395 €

Il est observé que les coûts de configuration des outils de modélisation sont négligeables par rapport aux coûts d'élaboration de carte d'OS. De plus, excepté SimOïko dont le coût d'exploitation varie avec la taille de l'aire d'étude, le coût de mise en œuvre des outils de modélisation est indépendant de la taille de l'aire d'étude ainsi plus la surface du projet augmente plus le coût d'élaboration d'une carte d'OS augmente alors que le coût de configuration restera relativement stable.

III. PRINCIPAUX ÉLÉMENTS DE LA DISCUSSION DE L'ÉTUDE

1. ÉTUDE EMPIRIQUE DES PRATIQUES ACTUELLES DE RÉALISATION DES ÉTUDES FAUNE/FLORE POUR LES PROJETS D'INFRASTRUCTURE

Les grands points qui ont résulté de cette étude des pratiques actuelles de réalisation des études faune/flore sont les suivants :

- les études faune/flore sont traitées de façon similaire, que ce soit par rapport aux études de la TVB ou par rapport aux attentes des dossiers DUP et CNPN, il est compliqué de les différencier,
- il existe une problématique de corrélation entre le nombre de jours d'inventaire et la surface inventoriée.

La méthode utilisée pour faire ressortir la « qualité » relative des études a tout de même ses limites car comme il a été observé, certains projets sont discriminés par leurs caractéristiques, ici, la longueur et l'échelle de numérisation. Toutefois, ce qui a rendu la tâche plus laborieuse pour faire apparaître une « qualité » relative des études faune/flore, est le manque d'informations sur les attentes « réelles » des services instructeurs ou des services de l'État vis-à-vis de ces études.

En effet, de nombreux mouvements dans la législation ont eu lieu ces dernières années vis-à-vis des enjeux environnementaux :

- la circulaire du 5 mai 1994 définissant les modalités d'élaboration, d'instruction et d'approbation des opérations d'investissement sur le réseau routier national non concédé,
- Le code de l'environnement apparu en 2000 aidant à caractériser les dossiers DUP et CNPN,
- la circulaire du 7 janvier 2008 remplaçant celle de fixant les modalités d'élaboration, d'instruction, d'approbation et d'évaluation des opérations d'investissement sur le réseau routier national,
- depuis 2016, deux nouveaux décrets, celui du 11/08/16 relatifs à l'évaluation

environnementale (comprenant le dossier DUP) et celui du 28/04/16 portant sur la réforme de l'autorité environnementale (comprenant le volet de Demande de dérogation Espèces protégées).

Les nouvelles réglementations tendent donc à rapprocher voire confondre de plus en plus les dossiers réglementaires. Cependant, le problème se pose surtout dans l'absence d'un document de « cadrage » sur la réalisation des études floristiques et faunistiques comme par exemple une surface minimale à inventorier ou des précisions spécifiques pour les rendus cartographiques. Il devient donc difficile de savoir quel degré de précision est demandé et les attentes des services instructeurs en cas d'utilisation raisonnée des outils de modélisation des connectivités écologiques.

Les instructions pour la réalisation des études faune/flore sont donc données par le cahier des charges des Maîtres d'Ouvrages sans aucune approche critique sur la demande des services instructeurs ou des services de l'État. De ce fait, une absence de corrélation entre le nombre de jours d'inventaires et la surface inventoriée est présente. En effet, les jours d'inventaires vont être contraints par le budget qu'il leur aura été assujetti et non en fonction de la surface à étudier. Les outils de modélisation pourraient donc être un moyen de pallier à ce problème car ils permettraient par exemple de modéliser des zones où les inventaires sont délicats à réaliser.

1. ÉTUDE COMPARATIVE DES DIFFÉRENTS OUTILS DE MODÉLISATION DES CONNECTIVITÉS ÉCOLOGIQUES

Les inventaires faune/flore sont difficiles à mettre en place. Le manque de « cadrage » rend délicat l'évaluation de leur « qualité » relative actuelle et de leurs potentiels points d'amélioration. C'est pour cela que l'utilisation d'outils de modélisation qui atteignent un bon niveau de réalisme permettrait d'atténuer certains de ces problèmes.

Par ailleurs, le coût de ces outils de modélisation dépend en très grande partie de l'élaboration de la carte d'occupation du sol qui elle va résulter d'inventaires terrain d'habitats et floristiques (phytosociologie). L'élaboration d'une carte d'occupation du sol est d'ailleurs déjà demandée dans les cahiers des charges actuels de réalisation des études faune/flore.

Cependant, il a également été observé que les inventaires actuels semblent focalisés sur la faune et peu sur l'habitat et la flore, en proportion respective 83% et 17% (en ce qui concerne les études étudiées). Ce déséquilibre peut être compréhensible au vu de l'importance des données demandées sur les espèces pour répondre au besoin des dossiers CNPN. En revanche, les modèles statistiques très précis, type modèles de niches rencontrent également ce problème inhérent de manque de données d'entrée sur les habitats et la flore. Les modèles de niches qui peuvent déduire la présence d'espèces en fonction des couvertures végétales, sont une simulation qui se fonde sur l'occupation du sol et permet d'estimer des éléments d'écologie très difficilement mesurables directement sur le terrain en utilisant des statistiques (Zuur et al. 2009).

Une nouvelle pratique de réalisation des études faune/flore et de la TVB est donc possible (Figure 77). L'investissement pourrait être plus important pour les inventaires habitat/flore afin de déterminer au mieux une carte d'occupation du sol et d'y appliquer un outil de modélisation réaliste. Les inventaires faunistiques seraient modérés voir « remplacés », dans une certaine limite, par l'utilisation de ces outils ce qui permettrait a minima une amélioration de la qualité des études à coût constant voir une diminution des coûts.

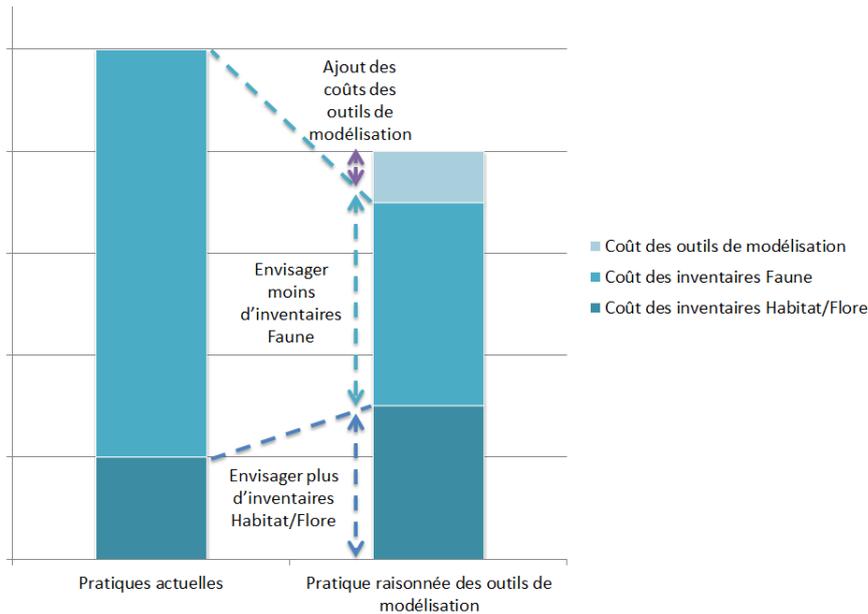


Figure 77: Représentation schématique de comparaison entre les pratiques actuelles et une pratique raisonnée avec des outils de modélisation

La représentation précédente est schématique, le coût des outils étant indépendant de la surface mais pouvant être influencé par le nombre d'espèces étudiées, il est délicat de déterminer les proportions qui pourraient réellement être appliquées. De plus, il est compliqué d'estimer à quel point les inventaires faunes pourrait être diminués.

Les études faune/flore sont réalisées par les Bureaux d'Etudes d'Ecologie (BEE) dont les pratiques actuelles utilisent très peu de méthodes modernes d'analyse. Les hypothèses pourraient être une difficulté d'accès pour les BEE à ces nouvelles méthodes ou alors des services instructeurs ou des services de l'Etat qui, par manque de recul, sont réticents vis-à-vis de ces méthodes modernes ou alors une combinaison des deux.

Ainsi, la réalisation des études faune/flore actuelles semble ancrée dans un système réticent aux changements alors qu'une vraie nécessité de définir convenablement les enjeux environnementaux pour les espèces existe et résulte d'une demande de la société moderne. Ces nouvelles méthodes pourraient également être un gain pour les BEE qui gagneraient en précision, qualité et temps d'étude en supposant que les services instructeurs acceptent ces nouvelles méthodes.

La connectivité ne peut être définie que d'un point de vue du paysage dans le sens où elle résulte de l'interaction entre une espèce et l'habitat qu'elle occupe. Les nouvelles méthodes que sont les outils de modélisation des connectivités écologiques pourraient apporter de nouvelles perspectives aux études faune/flore actuelles qui restent approximatives et très larges avec un fort facteur humain et les rendre plus précises et plus efficaces pour des coûts réduits. Cependant, ces études sont établies dans un processus décisionnel complexe (Sayagh et al. 2014), du fait notamment de la multiplicité des acteurs potentiellement impliqués. Dans ce contexte, la contribution de chercheurs peut consister à fournir des méthodes, permettant d'apporter un éclairage sur les conséquences potentielles en termes de développement durable, des décisions successives prises depuis la conception d'une ILT jusqu'à sa réalisation

IV. VALORISATION

Cette étude exploratoire a été principalement valorisée à travers des communications.

En 2017 :

- CIRFE - Modélisation des comportements animaliers, et réalisme écologique, implications pour l'aménagement du territoire. Sylvain Moulherat, Klervi Le Floch, Jonathan Remon, Yann Le Gallic, Michel Baguette et Jérôme Prunier. Séminaire Infrastructures de transport terrestre et territoires. Paris (France).

En 2018 :

- Metapopulation models in Environmental Impact Assessments. Yann Le Gallic, Sylvain Moulherat et Klervi Le Floch. IENE 2018. Eindhoven (Pays-Bas).

CONCLUSION

I. MESSAGES CLÉS DU PROJET, PRINCIPAUX RÉSULTATS ET LIMITES

1. ANALYSE EMPIRIQUE DES EFFETS DES ILT

Les ILT affectent le fonctionnement des métapopulations : Le projet CIRFE a montré que la plupart des ILT ont des effets prépondérants (favorables et défavorables) sur le fonctionnement des métapopulations suivies. Le projet a aussi mis en évidence que les mouvements individuels peuvent changer aux abords des ILT suivant des interactions espèces milieux spécifiques.

Les outils génétiques en approche multi spécifique permettent de caractériser quantitativement la contribution des ILT seule ou en cumul : Le projet CIRFE met en avant l'intérêt de ces indicateurs pour la mise en œuvre et le suivi de la séquence ERC.

Il est possible d'estimer l'effet des ILT sur les mouvements des animaux : Dans le projet CIRFE, nous avons mis au point une méthode simple d'évaluation de l'effet des ILT sur les déplacements des animaux. Testée dans le cas d'une seule ILT, cette méthode peut facilement être extrapolée à un cumul d'ILT.

2. MODÉLISATION DES MÉTAPOPULATIONS D'ESPÈCES ÉTUDIÉES

Pertinence écologique des modèles : Comme Calabrese et Fagan (2004), le constat peut être fait que la plupart des modèles utilisés produisent des métriques qui ont peu de sens biologique et généralement non mesurables sur le terrain.

Outils de modélisation et réalisme : Pour 4 des 5 outils de modélisation, le réalisme des résultats ne peut être vérifié avec les données de CIRFE (Génétique et CMR). Le niveau de réalisme a pu être estimé pour l'outil SimOiko. Les résultats indiquent que ce modèle de type multi-agents est en mesure de retracer le fonctionnement des métapopulations étudiées. Les travaux de CIRFE confirment que la modélisation permet d'obtenir des diagnostics écologiques fiables. Ces résultats bien que s'appliquant aux ILT ont une portée bien plus large à l'ensemble de l'aménagement du territoire.

Sensibilité des modèles aux données d'entrée : Les modèles étudiés dans le projet CIRFE sont sensibles à la qualité des données d'entrée. Nous avons pu préciser des limites de précision dans la représentation de l'occupation du sol (résolution) limitant les risques de perte d'information trop importants.

3. ANALYSE ÉCONOMIQUE EXPLORATOIRE

Sous exploitation des opportunités fournies par la modélisation : Les études fournies par les membres du CIL&B ont montré que la modélisation était exceptionnellement utilisée pour estimer l'état de conservation des espèces (N=1) et parfois pour évaluer le fonctionnement des réseaux écologiques et ce, bien que des travaux de recherche antérieurs aient démontré la complémentarité entre les approches de modélisation et de terrain.

Évolution des pratiques des études d'impacts avec le contexte réglementaire : L'étude empirique conduite sur les études d'impact françaises réalisée dans le programme CIRFE, a montré que les études ont évolué avec le temps. De nos jours, les pratiques ont tendance à s'homogénéiser quel que soit le stade du projet

4. PRINCIPALES LIMITES DU PROJET

D'une manière générale, le projet a dû se focaliser sur 3-4 espèces. Bien que ces espèces aient été choisies pour présenter des écologies très différentes et susceptibles de nous apporter des informations complémentaires, elles ne représentent pas la totalité des écologies des espèces envisageables et souvent cibles des études réglementaires. Des travaux similaires portant sur les groupes taxonomiques des oiseaux ou des grands mammifères seraient complémentaires et viendraient compléter de manière intéressante les travaux menés dans CIRFE.

La seconde limite principale du projet CIRFE réside dans l'impossibilité de mesurer directement le réalisme des résultats de modélisation concernant l'exploitation de la matrice paysagère sur le terrain. Pour ce faire il faudrait réaliser des suivis trajectométriques de très nombreux individus sur du long voire du très long terme ce qui n'est pas réalisable dans des programmes comme CIRFE. À défaut, nous avons mis en œuvre une comparaison indirecte en posant une hypothèse forte avec la désignation d'un modèle de référence, qui bien que soutenu par des comparaisons directes avec le terrain (génétique et taille de population) ainsi que par la littérature scientifique bénéficierait d'une validation et d'une quantification par des mesures de déplacements animaliers sur le terrain.

Pour des raisons commerciales évidentes, nous n'avons pas pu avoir accès aux informations commerciales (tarifications) associées aux études que nous avons pu examiner. Cette restriction, bien que parfaitement compréhensible, limite la portée des résultats de l'étude économique exploratoire et ne permet pas par exemple de qualifier / quantifier précisément les rapports coûts / bénéfiques / qualité de l'utilisation de la modélisation dans les études réglementaires.

II. PRÉCONISATIONS POUR L'ACTION

1. FORMATION

Les outils de modélisation permettent de fournir des informations intéressantes répondant aux demandes réglementaires actuelles. Le projet CIRFE a montré qu'il est possible d'établir une évaluation réaliste et objective des déplacements des espèces par des outils de modélisation, ainsi que de leur état de conservation (pour certains outils). Cependant, les parties prenantes des études d'impact et de la planification territoriale doivent être informées des capacités et limites des modèles ainsi que des données qu'il est nécessaire de leur fournir.

Les travaux réalisés dans CIRFE soulignent aussi le besoin de faire monter en compétences les praticiens (Bureaux d'études, etc) en modélisation écologique. En effet, même si un effort conséquent d'ergonomie est réalisé par les concepteurs des outils de modélisation, leur exploitation nécessite de maîtriser de nombreuses étapes techniques et méthodologiques (choix des espèces, paramétrage, exploitation des résultats, etc). La modélisation du fonctionnement des espèces appliquée à un cadre opérationnel de conduite de projet n'est pas abordée dans les parcours universitaires ou très succinctement, ce qui implique que peu de praticiens sont aujourd'hui en capacité de proposer des méthodologies exploitant pleinement ces outils dans leurs études.

2. RECHERCHE ET TRANSFERT DE TECHNOLOGIES

Le programme CIRFE a montré que certaines technologies de recherche sont suffisamment matures pour être utilisées en routine dans les études d'impacts et la planification territoriale (génétique des populations et modélisation). Toutefois, le transfert de technologie doit être soutenu afin que ces méthodes puissent être utilisables par le plus grand nombre dans un contexte opérationnel.

3. COÉVOLUTION DES TECHNIQUES ET DES PRATIQUES

Les méthodes de génétique des populations et de modélisation peuvent être utilisées avec les méthodes traditionnelles afin de rendre les études d'impact plus complètes et pertinentes qu'elles ne le sont actuellement (Figure 78).

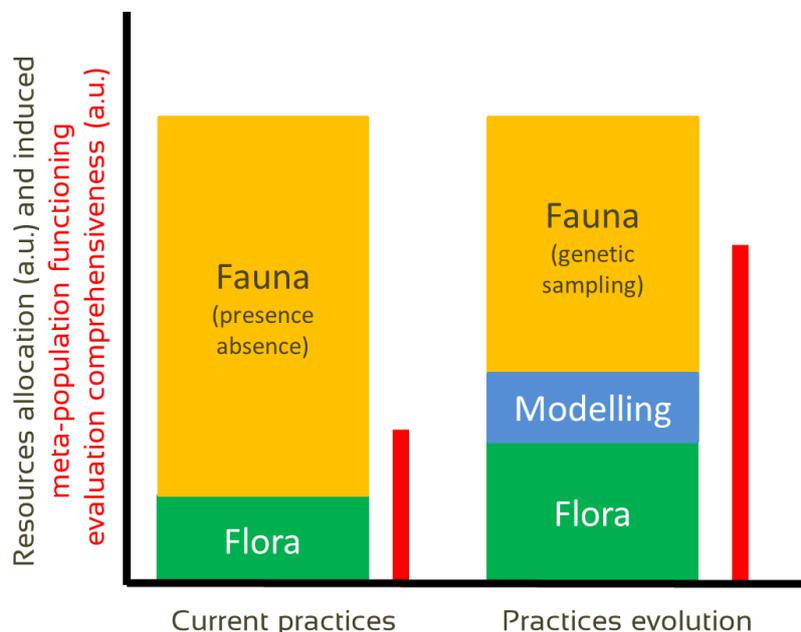


Figure 78: Exemple d'évolution possible de la réallocation de ressource dans les études d'impact pour bénéficier des avancées technologiques récentes afin d'améliorer la qualité et la pertinence des études réglementaires.

III. POURSUITE DU PROJET

Le projet CIRFE a généré des jeux de données très importants qui ne peuvent être complètement analysés et valorisés en productions scientifiques dans la seule durée du projet. Ainsi le projet CIRFE permettra de réaliser des productions scientifiques pendant encore au moins 2 ans.

Grâce à la mise en œuvre du projet CIRFE, TerrOïko et la SETE-CNRS ont développé leurs collaborations scientifiques et travaillent actuellement ensemble sur plusieurs projets : le projet TRAM-MIDPYR (<http://www.terroiko.fr/MIDPYR.php>) qui vise à évaluer le réalisme du SRCE de Midi-Pyrénées, , le projet MetAqua (<http://www.terroiko.fr/MetAqua.php>) qui a été labellisé ITTECOP durant l'été 2017 et dont l'objectif est d'étendre le champ d'applications de SimOïko aux milieux aquatiques (poissons) et d'en comparer les résultats avec des données de génétique du paysage et enfin le projet CONAQUAT en collaboration avec le CEFÉ à Montpellier (Sylvain Pioch), projet dans lequel, les outils de génétique du paysage, de génétique environnementale et de modélisation seront utilisés comme supports objectifs de la mise en œuvre de la méthode MERCIe de dimensionnement des compensations écologiques.

Enfin, les résultats du projet CIRFE ont été directement intégrés dans les pratiques de TerrOïko afin d'assurer le transfert des résultats obtenus au laboratoire sur le marché. Dans le même esprit, des formations tirées des travaux menés dans le projet CIRFE ont été développées et ajoutées au catalogue de formation de TerrOïko (i.e. quand et comment utiliser les outils de modélisation ?).

BIBLIOGRAPHIE

2016. LOI n° 2016-1087 du 8 août 2016 pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages.
- Abarbanel, H. D. I. 1996. *Analysis of Observed Chaotic Data*. Springer-Verlag, New York.
- Abbott, I. M., F. Butler, and S. Harrison. 2012. When flyways meet highways - The relative permeability of different motorway crossing sites to functionally diverse bat species. *Landscape and Urban Planning* **106**:293-302.
- Aben, J., D. Strubbe, F. Adriaensen, S. C. F. Palmer, J. M. J. Travis, L. Lens, and E. Matthysen. 2014. Simple individual-based models effectively represent Afrotropical forest bird movement in complex landscapes. *Journal of Applied Ecology*:on line.
- Adriaensen, F., J. P. Chardon, G. De Blust, E. Swinnen, S. Villalba, H. Gulinck, and E. Matthysen. 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* **64**:233-247.
- Akçakaya, H. and F. Ferson. 1990. *RAMAS/Space User manual: Spatially Structured Population Models for Conservation Biology*. Applied Biomathematics, Setauket, NY.
- Akçakaya, H., D. J. Mladenoff, and H. S. He. 2003. *RAMAS Landscape: integrating metapopulation viability with LANDIS forest dynamics model. User manual for version 1.0*. Applied Biomathematics, Setauket, NY.
- Akçakaya, H. R. 2001. Linking population-level risk assessment with landscape and habitat models. *Science of the Total Environment* **274**:283-291.
- Akçakaya, H. R. 1994. *RAMAS/Metapop: Viability Analysis for Stage-structured Metapopulation*. Applied Biomathematics, Setauket, NY.
- Allag-Dhuisme, F., J. Amsallem, C. Barthod, M. Deshayes, V. Graffin, C. Lefeuvre, E. Salles, C. Barnetche, J. Brouard-Masson, A. Delaunay, C. C. Garnier, and J. Trouvilliez. 2010. *Choix Stratégiques de Nature à Contribuer à la Préservation et à la Remise en Bon état des Continuités Ecologiques - Premier Document en Appui à la Mise en Oeuvre de la Trame verte et Bleue en France*. Proposition Issue du Comité Opérationnel Trame Verte et Bleue. Paris.
- Amoros, C. and G. Bornette. 2002. Antagonist and cumulative effects of connectivity: a predictive model based on aquatic vegetation in riverine wetlands. Pages 3937-3938 *in* W. D. Williams, editor. *International Association of Theoretical and Applied Limnology, Vol 27, Pt 7, Proceedings*.
- Anderson, C. D., B. K. Epperson, M. J. e. Fortin, R. Holderegger, P. M. A. James, M. S. Rosenberg, K. T. Scribner, and S. Spear. 2010. Considering spatial and temporal scale in landscape-genetic studies of gene flow. *Molecular Ecology* **19**:3565-3575.
- Anderson, E. C. and K. K. Dunham. 2008. The influence of family groups on inferences made with the program Structure. *Molecular Ecology Resources* **8**:1219-1229.
- Andrello, M. and S. p. Manel. 2015. MetaPopGen: An r package to simulate population genetics in large size metapopulations. *Molecular Ecology Resources*:1153-1162.
- Andren, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat - A review. *Oikos* **71**:355-366.
- Andreou, D. and R. E. Gozlan. 2012. Individual genetic tagging for teleosts: an empirical validation and a guideline for ecologists.181-194.
- Arnason, A. N., L. Baniuk, and G. M. Jolly. 1979. POPAN-2 - Data maintenance and analysis system for mark-recapture data -. *Biometrics* **35**:527-527.
- Baguette, M., S. Blanchet, J. Clobert, D. Legrand, S. Moulherat, V. M. Stevens, and C. Turlure. 2012a. Development of dispersal response categories under different ecological scenarios.
- Baguette, M., S. Blanchet, D. Legrand, V. M. Stevens, and C. Turlure. 2013a. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews*:n/a-n/a.

- Baguette, M., S. Blanchet, D. Legrand, V. M. Stevens, and C. Turlure. 2013b. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews* **88**:310-326.
- Baguette, M., J. Clobert, S. Moulherat, G. Pe'er, Y. Matsinos, K. Johst, K. Franz, C. Turlure, V. Radchuk, A. H. Malinowska, J. M. R. Curtis, I. Naujokaitis-Lewis, B. A. Wintle, and K. Henle. 2012b. Population viability across scales. 3.2.3.
- Baguette, M., S. Petit, and F. Queva. 2000. Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *Journal of Applied Ecology* **37**:100-108.
- Baguette, M., C. Turlure, A. Trochet, D. S. Schmeller, S. Moulherat, J. Clobert, G. Pe'er, L. Schober, and Y. Matsinos. 2012c. Assessment of uncertainty of simple connectivity estimates. 3.2.2.
- Baguette, M. and H. Van Dyck. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* **22**:1117-1129.
- Balkenhol, N., J. D. Holbrook, D. Onorato, P. Zager, C. White, and L. P. Waits. 2014. A multi-method approach for analyzing hierarchical genetic structures: A case study with cougars *Puma concolor*. *Ecography* **37**:552-563.
- Balkenhol, N. and L. P. Waits. 2009. Molecular road ecology: Exploring the potential of genetics for investigating transportation impacts on wildlife. *Molecular Ecology* **18**:4151-4164.
- Balkenhol, N., L. P. Waits, and R. J. Dezzani. 2009. Statistical approaches in landscape genetics: An evaluation of methods for linking landscape and genetic data. *Ecography* **32**:818-830.
- Ballouard, J. M., S. Caron, T. Lafon, L. Servant, B. Devaux, and X. Bonnet. 2013. Fibrocement slabs as useful tools to monitor juvenile reptiles: a study in a tortoise species. *Amphibia-Reptilia* **34**:1-10.
- Barraquand, F. and S. Benhamou. 2008. ANIMAL MOVEMENTS IN HETEROGENEOUS LANDSCAPES: IDENTIFYING PROFITABLE PLACES AND HOMOGENEOUS MOVEMENT BOUTS. *Ecology* **89**:3336-3348.
- Barraquand, F., P. Inchausti, and V. Bretagnolle. 2009. Cognitive abilities of a central place forager interact with prey spatial aggregation in their effect on intake rate. *Animal Behaviour* **78**:505-514.
- Barton, K. A., B. L. Phillips, J. M. Morales, and J. M. J. Travis. 2009. The evolution of an 'intelligent' dispersal strategy: biased, correlated random walks in patchy landscapes. *Oikos* **118**:309-319.
- Bartoszek, J. and K. R. Greenwald. 2009. A population divided: Railroad tracks as barriers to gene flow in an isolated population of marbled salamanders (*Ambystoma opacum*). *Herpetological Conservation and Biology* **4**:191-197.
- Baxter-Gilbert, J. H., J. L. Riley, D. Lesbarrères, and J. D. Litzgus. 2015a. Mitigating reptile road mortality: Fence failures compromise ecopassage effectiveness. *Plos One* **10**:1-15.
- Baxter-Gilbert, J. H., J. L. Riley, C. J. H. Neufeld, J. D. Litzgus, and D. Lesbarrères. 2015b. Road mortality potentially responsible for billions of pollinating insect deaths annually. *Journal of Insect Conservation* **19**:1029-1035.
- Beebee, T. J. C. 2013. Effects of road mortality and mitigation measures on amphibian populations.
- Beebee, T. J. C. and R. A. Griffiths. 2005. The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? *Biological Conservation* **125**:271-285.
- Belisle, M. 2005. Measuring Landscape Connectivity: The Challenge of Behavioral Landscape Ecology. *Ecology* **86**:1988-1995.
- Belisle, M. and C. C. S. Clair. 2002. Cumulative effects of barriers on the movements of forest birds. *Conservation Ecology* **5**.
- Belmont, L., R. Etienne, and C. Bordas. 2010. Guide Méthodologique de prise en compte de la trame verte et bleue, SCoT et Biodiversité en Midi-Pyrénées. Page 100 in d. l. A. e. d. L. d. M.-P. Direction Regionale de l'Environnement, editor., Toulouse.
- Bender, D. J., T. A. Contreras, and L. Fahrig. 1998. Habitat loss and population decline: A meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* **79**:517-533.

- Benítez-López, A., R. Alkemade, and P. A. Verweij. 2010. The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: A meta-analysis. *Biological Conservation* **143**:1307-1316.
- Bergerot, B., P. Tournant, J.-P. Moussus, V.-M. Stevens, R. Julliard, M. Baguette, and J.-C. Foltête. 2013. Coupling inter-patch movement models and landscape graph to assess functional connectivity. *Population Ecology* **55**:193-203.
- Berry, R. J., T. J. Crawford, and G. M. Hewitt. 1991. *Genes in ecology*. Blackwell scientific publications, Oxford.
- Bevers, M. and C. H. Flather. 1999. Numerically exploring habitat fragmentation effects on populations using cell-based coupled map lattices. *Theoretical Population Biology* **55**:61-76.
- Bocedi, G., S. C. F. Palmer, G. Pe'er, R. K. Heikkinen, Y. G. Matsinos, K. Watts, and J. M. J. Travis. 2014. RangeShifter: a platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Methods in Ecology and Evolution* **5**:388-396.
- Bonnet, X., N. Guy, and R. Shine. 1999. The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biological Conservation* **89**:39-50.
- Borda-de-Agua, L., R. Barrientos, P. Beja, and H. M. Pereira. 2017. *Railway Ecology*. Cham: Springer.
- Boreau de Roincé, C., C. Lavigne, J. M. Ricard, P. Franck, J. C. Bouvier, A. Garcin, and W. O. C. Symondson. 2012. Predation by generalist predators on the codling moth versus a closely-related emerging pest the oriental fruit moth: a molecular analysis. *Agricultural and Forest Entomology* **14**:260-269.
- Borenstein, M., L. V. Hedges, J. P. T. Higgins, and R. H. R. 2009. *Introduction to Meta-Analysis*. Introduction to Meta-Analysis. John Wiley & Sons, Chichester, U.K.
- Box, G. E. P. and G. M. Jenkins. 1976. *Time Series Analysis*. Revised edition. Holden-Day, San Francisco.
- Boyce, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* **23**:481-506.
- Brakefield, P. M. 1982. Ecological Studies on the Butterfly *Maniola Jurtina* in Britain. I. Adult Behaviour, Microdistribution and Dispersal. *Journal of Animal Ecology* **51**:713-726.
- Brook, B. W., J. R. Cannon, R. C. Lacy, C. Mirande, and R. Frankham. 1999. Comparison of the population viability analysis packages GAPPs, INMAT, RAMAS and VORTEX for the whooping crane (*Grus americana*). *Animal Conservation* **2**:23-31.
- Brook, B. W., L. Lim, R. Harden, and R. Frankham. 1997. Does population viability analysis software predict the behaviour of real populations? A retrospective study on the Lord Howe Island woodhen *Tricholimnas sylvestris* (Sclater). *Biological Conservation* **82**:119-128.
- Brook, B. W., J. J. O'Grady, A. P. Chapman, M. A. Burgman, H. R. Akcakaya, and R. Frankham. 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* **404**:385-387.
- Brook, B. W., D. W. Tonkyn, J. J. Q'Grady, and R. Frankham. 2002. Contribution of inbreeding to extinction risk in threatened species. *Conservation Ecology* **6**.
- Brown, W. S. and W. S. Parker. 1976. A ventral scale clipping system for permanently marking snakes (Reptilia, Serpentes). *Journal of Herpetology* **10**:247-249.
- Bubová, T., M. Kulma, V. Vrabec, and P. Nowicki. 2016. Adult longevity and its relationship with conservation status in European butterflies. *Journal of Insect Conservation* **20**:1021-1032.
- Budzik, K. A. and K. M. Budzik. 2014. A preliminary report of amphibian mortality patterns on railways Karolina. *Acta herpetologica* **9**:103-107.
- Bulleri, F. and M. G. Chapman. 2010. The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. *Journal of Applied Ecology* **47**:26-35.
- Bullock, J. M., S. M. White, C. Prudhomme, C. Tansey, R. Perea, and D. A. P. Hooftman. 2012. Modelling spread of British wind-dispersed plants under future wind speeds in a changing climate. *Journal of Ecology* **100**:104-115.
- Burel, F. 1991. *Dynamique d'un paysage, réseaux et flux biologiques*. Landscape dynamics: structural networks and biological fluxes. Rennes I, Rennes.

- Burgman, M. and H. Possingham. 2000. Population viability analysis: the good, the bad, and the undescribed. Pages 97-112 in A. G. Young and G. M. Clarke, editors. Genetics, demography, and viability of fragmented populations. University Press, Cambridge, Cambridge.
- Burnham, K. P. and D. R. Anderson. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach (2nd ed).
- Burnham, K. P. and D. R. Anderson. 2004. Multimodel inference - understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* **33**:261-304.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson, G. C. White, C. Brownie, and K. H. Pollock. 1987. Design and analysis methods for fish experiments on release-recapture. *American Fisheries Society Monograph* **5**:1-437.
- Byrne, A. W., J. L. Quinn, J. J. O'Keeffe, S. Green, D. Paddy Sleeman, S. Wayne Martin, and J. Davenport. 2014. Large-scale movements in European badgers: Has the tail of the movement kernel been underestimated? *Journal of Animal Ecology* **83**:991-1001.
- Calabrese, J. M. and W. F. Fagan. 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**:529-536.
- Calsbeek, R., S. H. Alonzo, K. Zamudio, and B. Sinervo. 2002. Sexual selection and alternative mating behaviours generate demographic stochasticity in small populations. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **269**:157-164.
- Cant, E. T., a. D. Smith, D. R. Reynolds, and J. L. Osborne. 2005. Tracking butterfly flight paths across the landscape with harmonic radar. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* **272**:785-790.
- Cardinale, B. J., J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M. Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava, and S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* **486**:59-67.
- Caro, T., J. Eadie, and A. Sih. 2005. Use of substitute species in conservation biology. *Conservation Biology* **19**:1821-1826.
- Caro, T. M. and G. O'Doherty. 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. *Conservation Biology* **13**:805-814.
- Caswell, H. 2001. Matrix Population Models: construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates Inc, Sunderland.
- CEE. 1992. Directive 92/43/CEE du conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que la faune et la flore sauvages. Pages 7-50 in J. O. d. C. Européennes, editor. Conseil des communautés européennes.
- Centre de Ressources Trame Verte et Bleue. 2017.
- Chaabane, K., M. Loreau, and G. Josens. 1997. Growth and egg production in *Abax ater* (Coleoptera, Carabidae). *Pedobiologia* **41**:385-396.
- Charrier, S., S. Petit, and F. Burel. 1997. Movements of *Abax parallelepipedus* (Coleoptera, Carabidae) in woody habitats of a hedgerow network landscape: A radio-tracing study. *Agriculture Ecosystems & Environment* **61**:133-144.
- Choquet, R., J. D. Lebreton, O. Gimenez, A. M. Reboulet, and R. Pradel. 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-REcapture data. *Ecography* **32**:1071-1074.
- Christy, M. T. 1996. The efficacy of using Passive Integrated Transponder (PIT) tags without anaesthetic in free-living frogs. *Australian Zoologist* **30**:139-142.
- Clark, R. W., W. S. Brown, R. Stechert, and K. R. Zamudio. 2010. Roads, interrupted dispersal, and genetic diversity in timber rattlesnakes. *Conservation Biology* **24**:1059-1069.
- Clarke, B. and P. O'Donald. 1964. Frequency-dependent selection. *Heredity* **19**:201-&.
- Clauzel, C., J. C. Foltete, X. Girardet, and G. Vuidel. 2016. Graphab 2.0. Manuel d'utilisation.
- Clavreul, D. 1984. Contribution à l'Etude des interrelations paysage/peuplements faunistiques en région de grande culture. Université de Rennes.
- Clobert, J., M. Baguette, T. G. Benton, and J. M. Bullock. 2013. Dispersal Ecology and Evolution. Oxford University Press.

- Clobert, J., E. Danchin, A. A. Dhondt, and J. D. Nichols. 2001. *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford.
- Collier, N., D. A. Mackay, and K. Benkendorff. 2008. Is relative abundance a good indicator of population size? Evidence from fragmented populations of a specialist butterfly (Lepidoptera: Lycaenidae). *Population Ecology* **50**:17-23.
- Conger, A. J. 1974. Increasingly Dichotomy Whereby Frequently. *Educational and Psychological Measurement* **34**:35-46.
- Cote, J., S. Boudsocq, and J. Clobert. 2008. Density, social information, and space use in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Behavioral Ecology* **19**:163-168.
- Coulon, A., J. Aben, S. C. F. Palmer, V. M. Stevens, D. Strubbe, L. Lens, E. Matthysen, M. Baguette, and J. M. J. Travis. 2015. A stochastic movement simulator improves estimates of landscape connectivity. *Ecology*.
- Coulon, A., J. W. Fitzpatrick, R. Bowman, B. M. Stith, C. A. Makarewich, L. M. Stenzler, and I. J. Lovette. 2008. Congruent population structure inferred from dispersal behaviour and intensive genetic surveys of the threatened Florida scrub-jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Molecular Ecology* **17**:1685-1701.
- Currat, M., N. Ray, and L. Excoffier. 2004. SPLATCHE: a program to simulate genetic diversity taking into account environmental heterogeneity. *Molecular Ecology Notes* **4**:139-142.
- Cushman, S. A. and E. L. Landguth. 2010. Spurious correlations and inference in landscape genetics. *Molecular Ecology* **19**:3592-3602.
- de Mazancourt, C., F. Isbell, A. Larocque, F. Berendse, E. De Luca, J. B. Grace, B. Haegeman, H. W. Polley, C. Roscher, B. Schmid, D. Tilman, J. van Ruijven, A. Weigelt, B. J. Wilsey, and M. Loreau. 2013. Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. *Ecology letters* **16**:617-625.
- DeAngelis, D. L. and W. M. Mooij. 2005. Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. Pages 147-168 *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*.
- Devroye, L. 1986. Complexity questions in non-uniform random variate generation. Springer.
- Doebeli, M. and G. de Jong. 1999. Genetic variability in sensitivity to population density affects the dynamics of simple ecological models. *Theoretical Population Biology* **55**:37-52.
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. G. Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell, and S. Lautenbach. 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* **36**:027-046.
- Dover, J. and J. Settele. 2009. The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: A review. *Journal of Insect Conservation* **13**:3-27.
- Dray, S. and A. B. Dufour. 2007. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal Of Statistical Software* **22**:2-20.
- Dyer, R. J. and J. D. Nason. 2004. Population Graphs: The graph theoretic shape of genetic structure. *Molecular Ecology* **13**:1713-1727.
- Earl, D. A. and B. M. Vonholdt. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* **4**:359-361.
- Eigenbrod, F., S. J. Hecnar, and L. Fahrig. 2009. Quantifying the Road-Effect Zone: Threshold Effects of a Motorway on Anuran Populations in Ontario, Canada. *Ecology and Society* **14**.
- Epps, C. W. and N. Keyghobadi. 2015. Landscape genetics in a changing world: Disentangling historical and contemporary influences and inferring change. *Molecular Ecology* **24**:6021-6040.
- Euler, L. 1741. *Solutio problematis ad geometriam situs pertinentis*. *Commentarii academiae scientiarum Petropolitanae* **8**.
- Evans, M. R., K. J. Norris, and T. G. Benton. 2012. Predictive ecology: systems approaches Introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **367**:163-169.

- Fagan, W. F. and E. E. Holmes. 2006. Quantifying the extinction vortex. *Ecology letters* **9**:51-60.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **34**:487-515.
- Ferriere, R., F. Sarrazin, S. Legendre, and J. P. Baron. 1996. Matrix population models applied to viability analysis and conservation: Theory and practice using the ULM software. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **17**:629-656.
- Foltête, J.-C., C. Clauzel, G. Vuidel, and P. Tournant. 2012. Integrating graph-based connectivity metrics into species distribution models. *Landscape Ecology* **27**:1-13.
- Foltete, J. C., C. Clauzel, and G. Vuidel. 2012. A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. *Environmental Modelling & Software* **38**:316-327.
- Forman, R. T. T. 2000. Estimate of the area affected ecologically by the road system in the United States. *Conservation Biology* **14**:31-35.
- Forman, R. T. T. and L. E. Alexander. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**:207-+.
- Fournier, E. and M. Loreau. 1999. Effects of newly planted hedges on ground-beetle diversity (Coleoptera, Carabidae) in an agricultural landscape. *Ecography* **22**:87-97.
- Frantz, A. C., S. Bertouille, M. C. Eloy, A. Licoppe, F. Chaumont, and M. C. Flamand. 2012. Comparative landscape genetic analyses show a Belgian motorway to be a gene flow barrier for red deer (*Cervus elaphus*), but not wild boars (*Sus scrofa*). *Molecular Ecology* **21**:3445-3457.
- Fric, Z. and M. Konvicka. 2007. Dispersal kernels of butterflies: Power-law functions are invariant to marking frequency. *Basic and Applied Ecology* **8**:377-386.
- Garcia-Gonzalez, C., D. Campo, I. G. Pola, and E. Garcia-Vazquez. 2012. Rural road networks as barriers to gene flow for amphibians: Species-dependent mitigation by traffic calming. *Landscape and Urban Planning* **104**:171-180.
- Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*. Williams & Winkins Co., Baltimore.
- Gilpin, M. E. and M. E. Soulé. 1986. Minimum viable populations: processes of extinction. Pages 19-34 in M. E. Soulé, editor. *Conservation Biology: The Science of Security and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Girardet, X. and J.-C. Foltête. 2015. Does regional landscape connectivity influence the location of roe deer roadkill hotspots? *European Journal of Wildlife Research* **61**:731-742.
- Goslee, S. C. and D. L. Urban. 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal Of Statistical Software* **22**:1-19.
- Graitson, E. 2006. Répartition et Ecologie des reptiles sur le réseau ferroviaire en Wallonie. *Bulletin de la Société herpétologique de France* **120**:15-32.
- Grant, E. H. C. 2008. Visual Implant Elastomer Mark Retention through Metamorphosis in Amphibian Larvae. *The Journal of Wildlife Management* **72**:1247-1252.
- Gregory, P. T. and L. A. Isaac. 2004. Food Habits of the Grass Snake in Southeastern England: Is *Natrix natrix* a Generalist Predator? *Journal of Herpetology* **38**:88-95.
- Grill, A. 2003. *Endemism in Sardinia: evolution, ecology and conservation in the butterfly Maniola nurag* University of Amsterdam.
- Grill, A., N. Schtickzelle, D. F. R. Cleary, G. Nève, and S. B. J. Menken. 2006. Ecological differentiation between the Sardinian endemic *Maniola nurag* and the pan-European *M. jurtina*. *Biological Journal of the Linnean Society* **89**:561-574.
- Grimm, A., A. M. Prieto Ramírez, S. Moulherat, J. Reynaud, and K. Henle. 2014. Life-history trait database of European reptile species. *Nature Conservation* **9**:45-67.
- Grimm, V. 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological modelling* **115**:129-148.
- Grimm, V., U. Berger, F. Bastiansen, S. Eliassen, V. Ginot, J. Giske, J. Goss-Custard, T. Grand, S. K. Heinz, G. Huse, A. Huth, J. U. Jepsen, C. Jorgensen, W. M. Mooij, B. Muller, G. Pe'er, C. Piou, S. F. Railsback, A. M. Robbins, M. M. Robbins, E. Rossmanith, N. Ruger, E. Strand, S. Souissi, R. A. Stillman, R. Vabo, U. Visser, and D. L. DeAngelis. 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological modelling* **198**:115-126.

- Grimm, V., H. Lorek, J. Finke, F. Koester, M. Malachinski, M. Sonnenschein, A. Moilanen, I. Storch, A. Singer, C. Wissel, and K. Frank. 2004. META-X: Generic Software for Metapopulation Viability Analysis. *Biodiversity and conservation* **13**:165-188.
- Guerrero, A. and R. Sordello. 2013. TRANS-FER (pour transparence ferroviaire) - Analyse de la transparence écologique des infrastructures ferroviaires et préconisations. *in* Colloque ITTECOP, Infrastructure de transports terrestres, écosystèmes et paysages, Sophia-Antipolis.
- Gunton, R., C. Marsh, S. Moulherat, A.-K. Malchow, G. Bocedi, R. Klenke, and W. Kunin. 2016. Multi-criterion trade-offs and synergies for spatial conservation planning. *Journal of Applied Ecology* **54**:903-913.
- Halfwerk, W., L. J. M. Holleman, C. M. Lessells, and H. Slabbekoorn. 2011. Negative impact of traffic noise on avian reproductive success. *Journal of Applied Ecology* **48**:210-219.
- Hallmann, C. A., M. Sorg, E. Jongejans, H. Siepel, N. Hofland, H. Schwan, W. Stenmans, A. Müller, H. Sumser, T. Hörrén, D. Goulson, and H. de Kroon. 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *Plos One* **12**:e0185809.
- Hamilton, S. and H. Moller. 1995. Can PVA models using computer packages offer useful conservation advice - Sooty shearwaters *Puffinus-griseus* in New-Zealand as a case-study. *Biological Conservation* **73**:107-117.
- Hanski, I. 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* **87**:209-219.
- Harris, R. B., L. A. Maguire, and M. L. Shaffer. 1987. Sample sizes for minimum viable population estimation. *Conservation Biology* **1**:72-76.
- Heikkinen, R. K., J. Poyri, R. Virkkala, G. Bocedi, M. Kuussaari, O. Schweiger, J. Settele, and J. M. J. Travis. 2015. Modelling potential success of conservation translocations of a specialist grassland butterfly. *Biological Conservation* **192**:200-206.
- Hels, T. and E. Buchwald. 2001. The effect of road kills on amphibian populations. *Biological Conservation* **99**:331-340.
- Henle, K., B. Bauch, M. Auliya, M. Kulvik, G. Pe'er, D. S. Schmeller, and E. Framstad. 2013. Priorities for biodiversity monitoring in Europe: A review of supranational policies and a novel scheme for integrative prioritization. *Ecological Indicators* **33**:5-18.
- Henle, K., W. Kunin, O. Schweiger, D. S. Schmeller, V. Grobelenik, Y. Matsinos, J. Pantis, L. Penev, S. G. Potts, I. Ring, J. Simila, J. Tzanopoulos, S. van den Hove, M. Baguette, J. Clobert, L. Excoffier, E. Framstad, M. Grodzinska-Jurczak, S. Lengyel, P. Marty, A. Moilanen, E. Porcher, D. Storch, I. Steffan-Dewenter, M. T. Sykes, M. Zobel, and J. Settele. 2009. SCALES: Securing the Conservation of biodiversity across Administrative Levels and spatial, temporal, and Ecological Scales. European Commission.
- Henle, K., W. Kunin, O. Schweiger, D. S. Schmeller, V. Grobelenik, Y. Matsinos, J. Pantis, L. Penev, S. G. Potts, I. Ring, J. Simila, J. Tzanopoulos, S. van den Hove, M. Baguette, J. Clobert, L. Excoffier, E. Framstad, M. Grodzinska-Jurczak, S. Lengyel, P. Marty, A. Moilanen, E. Porcher, D. Storch, I. Steffan-Dewenter, M. T. Sykes, M. Zobel, and J. Settele. 2010. Securing the Conservation of Biodiversity across Administrative Levels and Spatial, Temporal, and Ecological Scales Research Needs and Approaches of the SCALES Project. *Gaia-Ecological Perspectives for Science and Society* **19**:187-193.
- Heske, E. J. 2015. Blood on the Tracks: Track Mortality and Scavenging Rate in Urban Nature Preserves. *Urban Naturalist* **4**:1-13.
- Hill, J. K., C. D. Thomas, and O. T. Lewis. 1996. Effects of Habitat Patch Size and Isolation on Dispersal by *Hesperia comma* Butterflies: Implications for Metapopulation Structure. *Journal of Animal Ecology* **65**:725-735.
- Hoban, S. 2014. An overview of the utility of population simulation software in molecular ecology. *Molecular Ecology* **23**:2383-2401.
- Hoban, S., G. Bertorelle, and O. E. Gaggiotti. 2012. Computer simulations: tools for population and evolutionary genetics. *Nature Reviews Genetics* **13**:110-122.

- Holderegger, R. and M. Di Giulio. 2010. The genetic effects of roads: A review of empirical evidence. *Basic and Applied Ecology* **11**:522-531.
- Holderegger, R. and H. H. Wagner. 2008. Landscape genetics. *BioScience* **58**:199-207.
- Huffaker, C. 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* **27**:83.
- Hunter, A. J. and H. J. Griffiths. 1978. Bayesian approach to estimation of insect population size. *Technometrics* **20**:231-234.
- Ingvarsson, P. K. 2001. Restoration of genetic variation lost - The genetic rescue hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:62-63.
- Jakobsson, M. and N. A. Rosenberg. 2007. CLUMPP: A cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics* **23**:1801-1806.
- Johansson, M., C. R. Primmer, J. Sahlsten, and J. Merila. 2005. The influence of landscape structure on occurrence, abundance and genetic diversity of the common frog, *Rana temporaria*. *Global Change Biology* **11**:1664-1679.
- Jolivet, L. 2014. M ODÉLISATION DES DÉPLACEMENTS D ' ANIMAUX DANS UN ESPACE GÉOGRAPHIQUE - ANALYSE ET SIMULATION. Géographie. Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne, Paris.
- Jombart, T. 2008. Adegenet: A R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* **24**:1403-1405.
- Jombart, T., S. Devillard, a.-B. Dufour, and D. Pontier. 2008. Revealing cryptic spatial patterns in genetic variability by a new multivariate method. *Heredity* **101**:92-103.
- Jones, O. R. and J. Wang. 2010. COLONY: A program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources* **10**:551-555.
- Jopp, F. and H. Reuter. 2005. Dispersal of carabid beetles - emergence of distribution patterns. *Ecological modelling* **186**:389-405.
- Kadoya, T. 2009. Assessing functional connectivity using empirical data. *Population Ecology* **51**:5-15.
- Keller, D., R. Holderegger, and M. J. Van Strien. 2013. Spatial scale affects landscape genetic analysis of a wetland grasshopper. *Molecular Ecology* **22**:2467-2482.
- Keller, I. and C. R. Largiadèr. 2003. Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **270**:417-423.
- Keller, I., W. Nentwig, and C. R. Largiadèr. 2004. Recent habitat fragmentation due to roads can lead to significant genetic differentiation in an abundant flightless ground beetle. *Molecular Ecology* **13**:2983-2994.
- Keller, L. F. and D. M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:230-241.
- Kendall, W. L. 2001. The robust design for capture-recapture studies: analysis using program MARK. *Wildlife, land, and people: priorities for the 21st century*:357-360.
- Kindler, C., M. Chèvre, S. Ursenbacher, W. Böhme, A. Hille, D. Jablonski, M. Vamberger, and U. Fritz. 2017. Hybridization patterns in two contact zones of grass snakes reveal a new Central European snake species. *Scientific Reports* **7**:7378.
- Kindlmann, P. and F. Burel. 2008. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology* **23**:879-890.
- Kukkala, A. S. and A. Moilanen. 2012. Core concepts of spatial prioritisation in systematic conservation planning. *Biological Reviews*:n/a-n/a.
- Laake, J. L. 2013. RMark: An R Interface for Analysis of Capture-Recapture Data with MARK. *AFSC Processed Rep*:25.
- Lacy, R. C. 1993. VORTEX - A computer-simulation model for population viability analysis. *Wildlife Research* **20**:45-65.

- Lagarde, F., M. Guillon, L. Dubroca, X. Bonnet, K. Ben Kaddour, T. Slimani, and E. H. El Mouden. 2008. Slowness and acceleration: a new method to quantify the activity budget of chelonians. *Animal Behaviour* **75**:319-329.
- Lampinen, J., K. Ruokolainen, and A. P. Huhta. 2015. Urban power line corridors as novel habitats for grassland and alien plant species in South-Western Finland. *Plos One* **10**:e0142236.
- Landguth, E. L. and S. A. Cushman. 2010. CDPOP: A spatially explicit cost distance population genetics program. *Molecular Ecology Resources* **10**:156-161.
- Laurance, W. F., M. Goosem, and S. G. W. Laurance. 2009. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* **24**:659-669.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals - A Unified Approach with Case-Studies. *Ecological Monographs* **62**:67-118.
- Lebreton, J. D. and R. Pradel. 2002. Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics* **29**:353-369.
- Legendre, P. and M. J. Fortin. 2010. Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. *Molecular Ecology Resources* **10**:831-844.
- Legendre, P. and L. F. J. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier.
- Legendre, S. and J. Clobert. 1995. ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics* **22**:817-834.
- Legendre, S., J. Clobert, A. P. Moller, and G. Sorci. 1999. Demographic Stochasticity and Social Mating System in the Process of Extinction of Small Populations: The Case of Passerines Introduced to New Zealand. *The American Naturalist* **153**:449-463.
- Legrand, D., A. Trochet, S. Moulherat, O. Calvez, V. M. Stevens, S. Ducatez, J. Clobert, and M. Baguette. 2014. Ranking the ecological causes of dispersal. *Ecography*.
- Lescure, J. and J. C. de Massary. 2012. *Atlas des reptiles et amphibiens de France*. Biotope edition. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Leslie, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**:183-212.
- Letcher, B. H., J. A. Priddy, J. R. Walters, and L. B. Crowder. 1998. An individual-based, spatially-explicit simulation model of the population dynamics of the endangered red-cockaded woodpecker, *Picoides borealis*. *Biological Conservation* **86**:1-14.
- Levin, R. 1966. The strategy of model building in population biology. *The American Scientist* **54**:421-431.
- Lindenmayer, D. B., M. A. Burgman, H. R. Akcakaya, R. C. Lacy, and H. P. Possingham. 1995. A review of the generic computer-prgrams ALEX, RAMAS/SPACE and VORTEX for modeling the viability of wildlife metapopulations. *Ecological modelling* **82**:161-174.
- Lode, T. and D. Le Jacques. 2003. Influence of advertisement calls on reproductive success in the male midwife toad *Alytes obstetricans*. *Behaviour* **140**:885-898.
- Loreau, M. 1983. Le régime alimentaire de *Abax ater* Vill. (Coleoptera, Carabidae). *Acta Oecologica* **4**:253-263.
- Loreau, M. 1987. Vertical distribution of activity of carabid beetles in a beech forest floor. *Pedobiologia* **30**:173-178.
- Loreau, M. 1990. Competition in a carabid beetle community: a field experiment. *Oikos* **58**:25-38.
- Loreau, M. and C. L. Nolf. 1993. Occupation of space by the carabid beetle *Abax ater*. *Acta Oecologica* **14**:247-258.
- Lörtscher, M., A. Erhardt, and J. Zettel. 1997. Local movement patterns of three common grassland butterflies in a traditionally managed landscape. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* **70**:43-55.
- Loubère, M. 2010. *Atlas écologique des Coléoptères forestiers*. S.I.E.
- Madsen, T. 1983. Movements, Home Range Size and Habitat Use of Radio-Tracked Grass Snakes (*Natrix natrix*) in Southern Sweden. *Copeia* **3**:707-713.

- Madsen, T. 1987. Cost of reproduction and female life-history tactics in a population of grass snakes, *Natrix natrix*, in southern Sweden. *Oikos*:129-132.
- Maia-Carvalho, B., H. Gonçalves, I. Martínez-Solano, J. Gutiérrez-Rodríguez, S. Lopes, N. Ferrand, and F. Sequeira. 2014. Intraspecific genetic variation in the common midwife toad (*Alytes obstetricans*): subspecies assignment using mitochondrial and microsatellite markers. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **52**:170-175.
- Mandelbrot, B. 1997. *Fractales, hasard et finance*. Flammarion.
- Manel, S. and R. Holderegger. 2013. Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology & Evolution* **28**:614-621.
- Manel, S., M. K. Schwartz, G. Luikart, and P. Taberlet. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution* **18**:189-197.
- Marcus, T., T. Assmann, W. Durka, and C. Drees. 2013. A suite of multiplexed microsatellite loci for the ground beetle *Abax parallelepipedus* (Piller and Mitterpacher, 1783) (Coleoptera, Carabidae). *Conservation Genetics Resources* **5**:1151-1156.
- Marquez, R. 1996. Egg mass and size of tadpoles at hatching in the midwife toads *Alytes obstetricans* and *Alytes cisternasii*: Implications for female choice. *Copeia*:824-831.
- Martin, M., F. Bastardie, D. Richard, and F. Burel. 2001. Studying boundary effects on animal movement in heterogeneous landscapes: the case of *Abax ater* (Coleoptera: Carabidae) in hedgerow network landscapes. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Series III Sciences de la Vie* **324**:1029.
- Matos, C., N. Sillero, and E. Argaña. 2012. Spatial analysis of amphibian road mortality levels in northern Portugal country roads. *Amphibia-Reptilia* **33**:469-483.
- Mc Arthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Mc Rae, B. H., B. G. Dickson, T. H. Keitt, and V. B. Shah. 2008. Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution and conservation. *Ecology* **89**:2712-2724.
- Mc Rae, B. H. and D. M. Kavanagh. 2011. *Linkage Mapper Connectivity Analysis Software*. The Nature Conservancy, Seattle W.A.
- McCauley, D. E. 1991. Genetic consequences of local population extinction and recolonization. *Trends in Ecology and Evolution* **6**:5-8.
- McLoughlin, P. D. and F. Messier. 2004. Relative contributions of sampling error in initial population size and vital rates to outcomes of population viability analysis. *Conservation Biology* **18**:1665-1669.
- McRae, B. H. 2006. Isolation by resistance. *Evolution* **60**:1551.
- Meek, R. 2017. Repeated use of roadside tunnels of the European mole (*Talpa europea*) as a communal nesting area by grass snakes, *Natrix natrix*: are there thermal benefits? *Herpetological bulletin* **139**:17.
- Meister, B., U. Hofer, S. Ursenbacher, and B. Baur. 2010. Spatial genetic analysis of the grass snake, *Natrix natrix* (Squamata: Colubridae), in an intensively used agricultural landscape. *Biological Journal of the Linnean Society* **101**:51-58.
- Merckx, T. and H. Van Dyck. 2002. Interrelations among habitat use, behavior, and flight-related morphology in two cooccurring satyrine butterflies, *Maniola jurtina* and *Pyronia tithonus*. *Journal of Insect Behavior* **15**:541-561.
- Metropolis, N. and S. Ulam. 1949. The Monte Carlo method. *Journal of the American Statistical Association* **44**:335-341.
- Milanesi, P., R. Holderegger, K. Bollmann, F. Gugerli, and F. Zellweger. 2017a. Three-dimensional habitat structure and landscape genetics: a step forward in estimating functional connectivity. *Ecology* **98**:393-402.
- Milanesi, P., R. Holderegger, R. Caniglia, E. Fabbri, M. Galaverni, and E. Randi. 2017b. Expert-based versus habitat-suitability models to develop resistance surfaces in landscape genetics. *Oecologia* **183**:67-79.
- Moilanen, A. 2011. On the limitations of graph-theoretic connectivity in spatial ecology and conservation. *Journal of Applied Ecology* **48**:1543-1547.

- Moilanen, A. and I. Hanski. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology. *Oikos* **95**:147-151.
- Moilanen, A. and H. Kujala. 2008. Zonation.
- Moilanen, A. and M. Nieminen. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* **83**:1131-1145.
- Moorhouse, T. P., S. C. F. Palmer, J. M. J. Travis, and D. W. Mac Donald. 2014. Hugging the hedges: Might agri-environment manipulations affect landscape permeability for hedgehogs? *Biological Conservation* **176**:109-116.
- Moulherat, S. 2013a. Functional connectivity of the natterjack toad (*Bufo calamita*) for regulatory study of an industrial area in southwestern France. SCALES.
- Moulherat, S. 2013b. Population viability of the keeled skimmer (*Orthetrum coerulescens*) within the bog network of the Montselgues plateau in France. SCALES.
- Moulherat, S. 2014a. Polymorphisme et changements globaux. Université Paul Sabatier, Toulouse III, Toulouse.
- Moulherat, S. 2014b. Toward the development of predictive systems ecology modeling: MetaConnect and its use as an innovative modeling platform in theoretical and applied fields of ecological research. Université de Toulouse, Université Toulouse III-Paul Sabatier.
- Moulherat, S. 2017. Simulation de déplacements animaliers et transparence des infrastructures de transport. MINnD: Use case Infrastructures and Environment, Paris.
- Moulherat, S., E. Bestion, M. Baguette, M. Moulherat, S. C. F. Palmer, J. M. J. Travis, and J. Clobert. submitted. MetaConnect, a new platform for population viability modeling to assist decision makers in conservation and urban planning. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Moulherat, S., A. Chaine, A. Mangin, F. Aubret, B. Sinervo, and J. Clobert. 2017. The roles of plasticity versus dominance in maintaining polymorphism in mating strategies. *Scientific Reports* **7**.
- Munguira, M. L. and J. A. Thomas. 1992. Use of Road Verges by Butterfly and Burnet Populations, and the Effect of Roads on Adult Dispersal and Mortality. *Journal of Applied Ecology* **29**:316-329.
- Naujokaitis-Lewis, I. R., J. M. R. Curtis, P. Arcese, and J. Rosenfeld. 2009. Sensitivity Analyses of Spatial Population Viability Analysis Models for Species at Risk and Habitat Conservation Planning. *Conservation Biology* **23**:225-229.
- Nimon, K., M. Lewis, R. Kane, and R. M. Haynes. 2008. An R package to compute commonality coefficients in the multiple regression case: An introduction to the package and a practical example. *Behavior Research Methods* **40**:457-466.
- Öckinger, E. and H. G. Smith. 2007. Asymmetric dispersal and survival indicate population sources for grassland butterflies in agricultural landscapes. *Ecography* **30**:288-298.
- Ouin, A., M. Martin, and F. Burel. 2008. Agricultural landscape connectivity for the meadow brown butterfly (*Maniola jurtina*). *Agriculture, Ecosystems and Environment* **124**:193-199.
- Palmer, S. C. F., A. Coulon, and J. M. J. Travis. 2011. Introducing a 'stochastic movement simulator' for estimating habitat connectivity. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Palmer, S. C. F., A. Coulon, and J. M. J. Travis. 2014. Inter-individual variability in dispersal behaviours impacts connectivity estimates. *Oikos*:no-no.
- Palomares, F., D. Miguel, E. Revilla, J. Calzada, and J. M. Fedriani. 2001. Spatial Ecology of Iberian Lynx and Abundance of European Rabbits in Southwestern Spain. *Wildlife Monographs* **148**:1-36.
- Pauwels, J., A. Laforge, I. Le Viol, A. Coulon, J.-F. Julien, C. Azam, Y. Bas, A. Besnard, J. Fonderflick, B. Faure, A. Haquart, N. Valet, and C. Kerbirou. 2016. Ecological corridors in urban landscapes: The impact of artificial light on the movements of bats. 4th International conference on Artificial Light At Nigh, Cluj-Napoca, Romania.
- Pe'er, G., K. Henle, C. Dislich, and K. Frank. 2011. Breaking Functional Connectivity into Components: A Novel Approach Using an Individual-Based Model, and First Outcomes. *Plos One* **6**.
- Pe'er, G. and S. Kramer-Schadt. 2008. Incorporating the perceptual range of animals into connectivity models. *Ecological modelling* **213**:73-85.

- Pe'er, G., Y. G. Matsinos, K. Johst, K. W. Franz, C. Turlure, V. Radchuk, A. H. Malinowska, J. M. R. Curtis, I. Naujokaitis-Lewis, B. A. Wintle, and K. Henle. 2013. A Protocol for Better Design, Application, and Communication of Population Viability Analyses. *Conservation Biology* **27**:644-656.
- Penone, C., N. Machon, R. Julliard, and I. Le Viol. 2012. Do railway edges provide functional connectivity for plant communities in an urban context? *Biological Conservation* **148**:126-133.
- Pépino, M., M. A. Rodríguez, and P. Magnan. 2012. Fish dispersal in fragmented landscapes: A modeling framework for quantifying the permeability of structural barriers. *Ecological Applications* **22**:1435-1445.
- Pépino, M., M. A. Rodriguez, P. Magnan, and J. Heino. 2016. Assessing the detectability of road crossing effects in streams: mark-recapture sampling designs under complex fish movement behaviours. *Journal of Applied Ecology* **53**:1831-1841.
- Petit, S. and F. Burel. 1998a. Connectivity in fragmented populations: Abax parallelepipedus in a hedgerow network landscape. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Series III Sciences de la Vie* **321**:55.
- Petit, S. and F. Burel. 1998b. Effects of landscape dynamics on the metapopulation of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in a hedgerow network. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **69**:243-252.
- Pettersson, G. 2014. Movement pattern and habitat use of female grass snakes (*Natrix natrix*) in a semi-urban environment. PhD Thesis. Swedish University of Agricultural Sciences.
- Pichancourt, J. B., F. Burel, and P. Auger. 2006. Assessing the effect of habitat fragmentation on population dynamics: An implicit modelling approach. *Ecological modelling* **192**:543-556.
- Piou, C. and E. Prevost. 2012. A demo-genetic individual-based model for Atlantic salmon populations: Model structure, parameterization and sensitivity. *Ecological modelling* **231**:37-52.
- Pokrant, F., C. Kindler, M. Ivanov, M. Cheylan, P. Geniez, W. Böhme, and U. Fritz. 2016. Integrative taxonomy provides evidence for the species status of the Ibero-Maghrebian grass snake *Natrix astreptophora*. *Biological Journal of the Linnean Society*:873-888.
- Polic, D., K. Fiedler, C. Nell, and A. Grill. 2014. Mobility of ringlet butterflies in high-elevation alpine grassland: effects of habitat barriers, resources and age. *Journal of Insect Conservation* **18**:1153-1161.
- Pollock, K. H. 1982. A Capture-Recapture Design Robust to Unequal Probability of Capture. *The Journal of Wildlife Management* **46**:752-757.
- Pradel, R. 1996. Utilization of Capture-Mark-Recapture for the study of Recruitment and Population Growth Rate. *Biometrics* **52**:703-709.
- Pringle, C. M. 2001. Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: A global perspective. *Ecological Applications* **11**:981-998.
- Pritchard, J. K., M. Stephens, and P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**:945-959.
- Prunier, J. G., M. Colyn, X. Legendre, and M.-c. Flamand. 2017a. Regression commonality analyses on hierarchical genetic distances. *Ecography* **40**:1-14.
- Prunier, J. G., M. Colyn, X. Legendre, K. F. Nimon, and M. C. Flamand. 2015. Multicollinearity in spatial genetics: separating the wheat from the chaff using commonality analyses. *Molecular Ecology* **24**:263-283.
- Prunier, J. G., V. Dubut, L. Chikhi, and S. Blanchet. 2017b. Contribution of spatial heterogeneity in effective population sizes to the variance in pairwise measures of genetic differentiation. *Methods in Ecology and Evolution* **8**:1866-1877.
- Prunier, J. G., B. Kaufmann, S. Fenet, D. Picard, F. Pompanon, P. Joly, and J. P. Lena. 2013. Optimizing the trade-off between spatial and genetic sampling efforts in patchy populations: Towards a better assessment of functional connectivity using an individual-based sampling scheme. *Molecular Ecology* **22**:5516-5530.

- Prunier, J. G., B. Kaufmann, J. P. Léna, S. Fenet, F. Pompanon, and P. Joly. 2014. A 40-year-old divided highway does not prevent gene flow in the alpine newt *Ichthyosaura alpestris*. *Conservation Genetics* **15**:453-468.
- R Development Core Team. 2005. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Reading, C. J. and R. T. Clarke. 1988. Multiple clutches, egg mortality and mate choice in the mid-wife toad, *Alytes obstetricans*. *Amphibia-Reptilia* **9**:357-364.
- Reading, C. J., L. M. Luiselli, G. C. Akani, X. Bonnet, G. Amori, J. M. Ballouard, E. Filippi, G. Naulleau, D. Pearson, and L. Rugiero. 2010. Are snake populations in widespread decline? *Biology Letters* **6**:777-780.
- Reed, J. M., L. S. Mills, J. B. Dunning, E. S. Menges, K. S. McKelvey, R. Frye, S. R. Beissinger, M. C. Anstett, and P. Miller. 2002. Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology* **16**:7-19.
- Reh, W., a. Seitz, and W. R. 1990. The influence of land use on the genetic structure of populations of the common frog *Rana temporaria*. *Biological Conservation* **54**:239-249.
- Remon, J., 2018. CIRFE - Cumul d'Infrastructures linéaires de transport terrestre et Relations Fonctionnelles Ecologiques. Université de Toulouse, Université Toulouse III-Paul Sabatier.
- Remon, J., C. Emmanuelle, J. Prunier, J.-F. Arnoldi, M. Baguette, and S. Moulherat. soumis. An evaluation method of linear infrastructures permeability tested on the butterfly *Maniola jurtina*. *Journal of Applied Ecology*.
- Rice, W. R. 1989. Analysing tables of statistical tests. *Evolution* **43**:223-225.
- Richard, M., A. Villemey, V. M. Stevens, G. Blanvillain, S. Dardenne, and M. Baguette. 2015. Fifteen new polymorphic microsatellite loci for the meadow brown butterfly, *Maniola jurtina*. *Biochemical Systematics and Ecology* **63**:165-169.
- Richards, S. A. 2008. Dealing with overdispersed count data in applied ecology. *Journal of Applied Ecology* **45**:218-227.
- Rodriguez, A., G. Crema, and M. Delibes. 1996. Use of non-wildlife passages across a high speed railway by terrestrial vertebrates. *Journal of Applied Ecology* **33**:1527-1540.
- Ronce, O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **38**:231-253.
- Rosen, P. C. and C. H. Lowe. 1994. Highway mortality of snakes in the sonoran desert of southern Arizona. *Biological Conservation* **68**:143-148.
- Roshier, D. A., V. A. J. Doerr, and E. D. Doerr. 2008. Animal movement in dynamic landscapes: interaction between behavioural strategies and resource distributions. *Oecologia* **156**:465-477.
- Rousset, F. 2008. GENEPOP'007: A complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* **8**:103-106.
- Rowe, G. and T. J. C. Beebee. 2003. Population on the verge of a mutational meltdown? Fitness costs of genetic load for an amphibian in the wild. *Evolution* **57**:177-181.
- Ruckelshaus, M., C. Hartway, and P. Kareiva. 1997. Assessing the data requirements of spatially explicit dispersal models. *Conservation Biology* **11**:1298-1306.
- Ruiz-Capillas, P., C. Mata, and J. E. Malo. 2013. Road verges are refuges for small mammal populations in extensively managed Mediterranean landscapes. *Biological Conservation* **158**:223-229.
- Rutschmann, A., D. B. Miles, J.-F. Le Gaillard, M. Richard, S. Moulherat, B. Sinervo, and J. Clobert. 2015. Climate and habitat interact to shape the thermal reaction norms of breeding phenology across lizard populations. *Journal of Animal Ecology* **85**:457 - 466.
- Samuel, A. and S. Jeffrey. 2010. Spatial Complexity, Informatics, and Wildlife Conservation. 83-108.
- Saura, S. and J. Torne. 2009. Conefor Sensinode 2.2: A software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling & Software* **24**:135-139.

- Sawyer, S. C., C. W. Epps, and J. S. Brashares. 2011. Placing linkages among fragmented habitats: do least-cost models reflect how animals use landscapes? *Journal of Applied Ecology* **48**:668-678.
- Sayagh, S., A. Jullien, and A. Ventura. 2014. Rôle des acteurs dans le processus d'élaboration de projets routiers: Analyse de l'approche opérationnelle et recherche de critères décisionnels. *Développement durable et territoires*.
- Schmeller, D. S., J. Schregel, and M. Veith. 2007. The importance of heterozygosity in a frog's life. *Naturwissenschaften* **94**:360-366.
- Schneider, C., J. Dover, and G. L. A. Fry. 2003. Movement of two grassland butterflies in the same habitat network: The role of adult resources and size of the study area. *Ecological Entomology* **28**:219-227.
- Seddon, P. J., D. P. Armstrong, and R. F. Maloney. 2007. Developing the science of reintroduction biology. *Conservation Biology* **21**:303-312.
- Sewell, D., J. M. R. Baker, and R. A. Griffiths. 2015. Population dynamics of grass snakes (*Natrix natrix*) at a site restored for amphibian reintroduction. *The Herpetological Journal* **25**:155-161.
- Simpkins, C. E., T. E. Dennis, T. R. Etherington, and G. L. W. Perry. 2017. Effects of uncertain cost-surface specification on landscape connectivity measures. *Ecological Informatics* **38**:1-11.
- Skarpaas, O., K. Shea, and J. M. Bullock. 2005. Optimizing dispersal study design by Monte Carlo simulation. *Journal of Applied Ecology* **42**:731-739.
- Skórka, P., M. Lenda, D. Moroń, R. I. Martyka, P. Tryjanowski, and W. J. Sutherland. 2015. Biodiversity collision blackspots in Poland: Separation causality from stochasticity in roadkills of butterflies. *Biological Conservation* **187**:154-163.
- Smouse, P. E., S. Focardi, P. R. Moorcroft, J. G. Kie, J. D. Forester, and J. M. Morales. 2010. Stochastic modelling of animal movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **365**:2201-2211.
- Smouse, P. E., J. C. Long, and R. R. Sokal. 1986. Multiple Regression and Correlation Extensions of the Mantel Test of Matrix Correspondence. *Systematic Zoology* **35**:627-632.
- Sordello, R., G. Conruyt-Rogéon, L. Douard, B. Legros, A. Tanguy, M. Vargac, J. Touroult, O. Delzons, and R. Puisseauve. 2013. Programme Trans-fer - Outil génétique - Phase de terrain. SPN 2013-23, Museum national d'histoire naturelle (MNHN), Paris.
- Spear, S. F., N. Balkenhol, M. J. Fortin, B. H. McRae, and K. Scribner. 2010. Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: considerations for parameterization and analysis. *Molecular Ecology* **19**:3576-3591.
- Stevens, V. M., E. Leboultange, R. A. Wesselingh, and M. Baguette. 2006a. Quantifying functional connectivity: experimental assessment of boundary permeability for the natterjack toad (*Bufo calamita*). *Oecologia* **150**:161-171.
- Stevens, V. M., S. Pavoine, and M. Baguette. 2010a. Variation within and between Closely Related Species Uncovers High Intra-Specific Variability in Dispersal. *Plos One* **5**.
- Stevens, V. M., E. Polus, R. A. Wesselingh, N. Schtickzelle, and M. Baguette. 2004. Quantifying functional connectivity: experimental evidence for patch-specific resistance in the Natterjack toad (*Bufo calamita*). *Landscape Ecology* **19**:829-842.
- Stevens, V. M., A. Trochet, S. Blanchet, S. Moulherat, J. Clobert, and M. Baguette. 2013. Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal. *Evolutionary Applications* **6**:630-642.
- Stevens, V. M., C. Turlure, and M. Baguette. 2010b. A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biological Reviews* **85**:625-642.
- Stevens, V. M., C. Verkenne, S. Vandewoestijne, R. A. Wesselingh, and M. Baguette. 2006b. Gene flow and functional connectivity in the natterjack toad. *Molecular Ecology* **15**:2333-2344.
- Stoll, S. 2013. How site characteristics, competition and predation influence site specific abundance of sand lizard on railway banks. PhD Thesis. Universität Bern.

- Sutcliffe, O. L. and C. D. Thomas. 1996. Open corridors appear to facilitate dispersal by ringlet butterflies (*Aphantopus hyperantus*) between woodland clearings. *Conservation Biology* **10**:1359-1365.
- Szpiech, Z. A., M. Jakobsson, and N. A. Rosenberg. 2008. ADZE: A rarefaction approach for counting alleles private to combinations of populations. *Bioinformatics* **24**:2498-2504.
- Tallmon, D. A., G. Luikart, and R. S. Waples. 2004. The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:489-496.
- Thomas, J. and R. Lewington. 1991. *The butterflies of Britain & Ireland*. Dorling Kindersley, London.
- Tobler, U., T. W. J. Garner, and B. R. Schmidt. 2013. Genetic attributes of midwife toad (*Alytes obstetricans*) populations do not correlate with degree of species decline. *Ecology and Evolution* **3**:2806-2819.
- Tremblay, M. A. and C. C. St Clair. 2011. Permeability of a heterogeneous urban landscape to the movements of forest songbirds. *Journal of Applied Ecology* **48**:679-688.
- Trochet, A., S. Moulherat, O. Calvez, V. M. Stevens, J. Clobert, and D. S. Schmeller. 2014. A database of life-history traits of European amphibians. *Biodiversity Data Journal* **2**.
- Turlure, C., M. Baguette, V. M. Stevens, and D. Maes. 2011. Species- and sex-specific adjustments of movement behavior to landscape heterogeneity in butterflies. *Behavioral Ecology* **22**:967-975.
- Turlure, C., J. Choutt, H. Van Dyck, M. Baguette, and N. Schtickzelle. 2010. Functional habitat area as a reliable proxy for population size: case study using two butterfly species of conservation concern. *Journal of Insect Conservation* **14**:379-388.
- Urban, D. and T. Keitt. 2001. Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology* **82**:1205-1218.
- Urban, D. L., E. S. Minor, E. A. Treml, and R. S. Schick. 2009. Graph models of habitat mosaics. *Ecology letters* **12**:260-273.
- Valtonen, a. and K. Saarinen. 2005. A highway intersection as an alternative habitat for a meadow butterfly: effect of mowing, habitat geometry and roads on the ringlet (*Aphantopus hyperantus*). *Annales Zoologici Fennici* **42**:545-556.
- Van Buskirk, J. 2012. Permeability of the landscape matrix between amphibian breeding sites. *Ecology and Evolution* **2**:3160-3167.
- van der Grift, E. A. and R. van der Ree. 2015. Guidelines for Evaluating Use of Wildlife Crossing Structures. Pages 119-128 in R. van der Ree, D. J. Smith, and C. Grilo, editors. *Handbook of Road Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK.
- van der Grift, E. A., R. van der Ree, L. Fahrig, S. Findlay, J. Houlahan, J. A. G. Jaeger, N. Klar, L. F. Madriñan, and L. Olson. 2013. Evaluating the effectiveness of road mitigation measures. *Biodiversity and conservation* **22**:425-448.
- Van Oosterhout, C., W. F. Hutchinson, D. P. M. Wills, and P. Shipley. 2004. MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* **4**:535-538.
- Vandeveld, J. C., C. Penone, and R. Julliard. 2012. High-speed railways are not barriers to *Pyronia tithonus* butterfly movements. *Journal of Insect Conservation* **16**:801-803.
- Veenbaas, G. and J. Brandjes. 1999. Use of fauna passages along waterways under highways. *Proceedings of the Third International Conference on Wildlife Ecology and Transportation*. FL-ER-73-99:253-258.
- Villemey, A., W. E. Peterman, M. Richard, A. Ouin, I. van Halder, V. M. Stevens, M. Baguette, P. Roche, and F. d. r. Archaux. 2016. Butterfly dispersal in farmland: a replicated landscape genetics study on the meadow brown butterfly (*Maniola jurtina*). *Landscape Ecology* **31**:1629-1641.
- Villemey, A., I. van Halder, A. Ouin, L. Barbaro, J. Chenot, P. Tessier, F. Calatayud, H. Martin, P. Roche, and F. Archaux. 2015. Mosaic of grasslands and woodlands is more effective than habitat connectivity to conserve butterflies in French farmland. *Biological Conservation* **191**:206-215.

- Vistnes, I., C. Nellemann, P. Jordhoy, and O. Strand. 2004. Effects of infrastructure on migration and range use of wild reindeer. *Journal of Wildlife Management* **68**:101-108.
- Viswanathan, G. M., V. Afanasyev, S. V. Buldyrev, S. Havlin, M. G. E. da Luz, E. P. Raposo, and H. E. Stanley. 2000. Levy flights in random searches. *Physica A* **282**:1-12.
- Von der Lippe, M. and I. Kowarik. 2007. Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conservation Biology* **21**:986-996.
- Vos, C. C., A. G. Antonisse-De Jong, P. W. Goedhart, and M. J. M. Smulders. 2001. Genetic similarity as a measure for connectivity between fragmented populations of the moor frog (*Rana arvalis*). *Heredity* **86**:598-608.
- Vuilleumier, S. and N. Perrin. 2006. Effects of cognitive abilities on metapopulation connectivity. *Oikos* **113**:139-147.
- Walker, S. F., J. Bosch, V. Gomez, T. W. J. Garner, A. A. Cunningham, D. S. Schmeller, M. Ninyerola, D. A. Henk, C. E. Ginestet, C. P. Arthur, and M. C. Fisher. 2010. Factors driving pathogenicity vs. prevalence of amphibian panzootic chytridiomycosis in Iberia. *Ecology letters* **13**:372-382.
- Webb, J. K. and R. Shine. 1997. A field study of spatial ecology and movements of a threatened snake species, *Holocephalus bungaroides*. *Biological Conservation* **97**:203-217.
- White, G. C. 1983. Numerical estimation of survival rates from band-recovery and biotelemetry data. *The Journal of Wildlife Management* **47**:716-728.
- White, G. C. and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46**:120-139.
- White, G. C., K. P. Burnham, and D. R. Anderson. 2001. Advanced feature of Program Mark. *Wildlife, land, and people: priorities for the 21st century. Proceedings of the second international wildlife management congress*:368-377.
- Wiegand, T., K. A. Moloney, J. Naves, and F. Knauer. 1999. Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: A spatially explicit perspective. *American Naturalist* **154**:605-627.
- Wisler, C., U. Hofer, and R. Arlettaz. 2008. Snakes and monocultures: Habitat selection and movements of female Grass Snakes (*Natrix natrix* L.) in an agricultural landscape. *Journal of Herpetology* **42**:337-346.
- Woltz, H. W., J. P. Gibbs, and P. K. Ducey. 2008. Road crossing structures for amphibians and reptiles: Informing design through behavioral analysis. *Biological Conservation* **141**:2745-2750.
- Yu, H., S. Song, J. Liu, S. Li, L. Zhang, D. Wang, and S.-J. Luo. 2017. Effects of the Qinghai-Tibet Railway on the Landscape Genetics of the Endangered Przewalski's Gazelle (*Procapra przewalskii*). *Scientific Reports* **7**:17983.
- Zandt, H. S. 1994. A comparison of three sampling techniques to estimate the population size of caterpillars in trees. *Oecologia* **97**:399-406.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. *Mixed Effects Models and Extension in Ecology with R*. Springer, New York.