



**Muséum
national
d'Histoire
naturelle**

Direction de la Recherche, de l'Expertise et de la Valorisation
Direction Déléguée au Développement Durable, à la Conservation de la Nature et à l'Expertise

Service du Patrimoine Naturel

Romain Sordello, Géraldine Conruyt-Rogeon & Julien Touroult



La fonctionnalité des continuités écologiques

*Premiers éléments d'illustration et de
compréhension*



Ministère
de l'Écologie,
du Développement
durable
et de l'Énergie

Le Service du Patrimoine Naturel (SPN)

Inventorier - Gérer - Analyser - Diffuser

Au sein de la direction de la recherche, de l'expertise et de la valorisation (DIREV), le Service du Patrimoine Naturel développe la mission d'expertise confiée au Muséum national d'Histoire naturelle pour la connaissance et la conservation de la nature. Il a vocation à couvrir l'ensemble de la thématique biodiversité (faune/flore/habitat) et géodiversité au niveau français (terrestre, marine, métropolitaine et ultra-marine). Il est chargé de la mutualisation et de l'optimisation de la collecte, de la synthèse et la diffusion d'informations sur le patrimoine naturel.

Placé à l'interface entre la recherche scientifique et les décideurs, il travaille de façon partenariale avec l'ensemble des acteurs de la biodiversité afin de pouvoir répondre à sa mission de coordination scientifique de l'Inventaire national du Patrimoine naturel (code de l'environnement : L411-5).

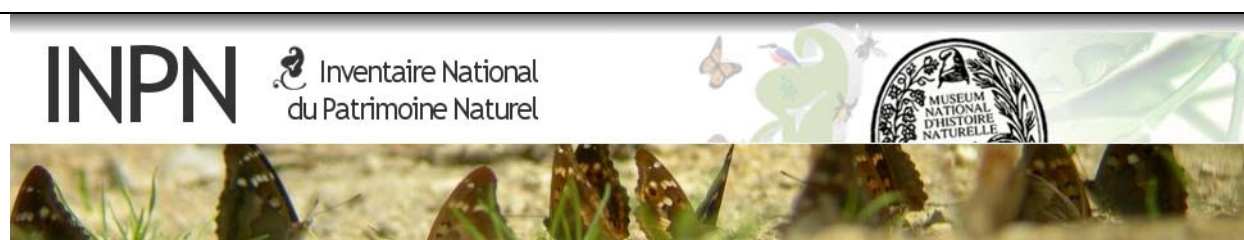
Un objectif : contribuer à la conservation de la Nature en mettant les meilleures connaissances à disposition et en développant l'expertise.

En savoir plus : <http://www.mnhn.fr/spn/>

Directeur : Jean-Philippe SIBLET

Adjoint au directeur en charge des programmes de connaissance : Laurent PONCET

Adjoint au directeur en charge des programmes de conservation : Julien TOUROULT



Porté par le SPN, cet inventaire est l'aboutissement d'une démarche qui associe scientifiques, collectivités territoriales, naturalistes et associations de protection de la nature en vue d'établir une synthèse sur le patrimoine naturel en France. Les données fournies par les partenaires sont organisées, gérées, validées et diffusées par le MNHN. Ce système est un dispositif clé du SINP et de l'Observatoire National de la Biodiversité.

Afin de gérer cette importante source d'informations, le Muséum a construit une base de données permettant d'unifier les données à l'aide de référentiels taxonomiques, géographiques et administratifs. Il est ainsi possible d'accéder à des listes d'espèces par commune, par espace protégé ou par maille de 10x10 km. Grâce à ces systèmes de référence, il est possible de produire des synthèses quelle que soit la source d'information.

Ce système d'information permet de mutualiser au niveau national ce qui était jusqu'à présent éparpillé à la fois en métropole comme en outre-mer et aussi bien pour la partie terrestre que pour la partie marine. C'est une contribution majeure pour la connaissance, l'expertise et l'élaboration de stratégies de conservation efficaces du patrimoine naturel.

En savoir plus : <http://inpn.mnhn.fr>

Trame verte et bleue (TVB)

Convention MNHN/MEDDE fiche 3i

Julien Touroult, Directeur adjoint en charge des programmes de conservation N2000 et TVB

Romain Sordello, Chef de projet

Géraldine Rogeon, Chargée de mission Grand Est

La réalisation de ce travail par le MNHN-SPN s'inscrit dans le cadre du Centre de ressources Trame verte et bleue (<http://www.trameverteetbleue.fr>) constitué du MNHN-SPN, d'IRSTEA et de l'ONEMA (formant le pôle Scientifique et technique) ainsi que de la FPNR et de l'ATEN (formant le pôle Échanges et Ressources), en appui au Ministère de l'écologie pour le cadrage du projet Trame verte et bleue.

Citation recommandée : SORDELLO R., ROGEON G. & TOUROULT J. (2014). *La fonctionnalité des continuités écologiques - Premiers éléments de compréhension*. Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, Paris. 32 pages.

Crédits photo :

Première de couverture : Vue aérienne aux environs de Munich (Romain Sordello)

Quatrième de couverture : Vue aérienne de la baie de Somme (Arnaud Tanguy)

Contexte de ce rapport - avertissement

Ce rapport présente les résultats d'un travail exploratoire débuté en 2012 par le MNHN pour le Ministère de l'écologie (MEDDE) et qui se poursuit au titre du Centre de ressources Trame verte et bleue.

L'objectif de ces travaux pour le MEDDE était de disposer d'une synthèse et analyse de la littérature scientifique et technique pour illustrer, améliorer la connaissance et faire émerger les questions essentielles sur la notion de « fonctionnalité des continuités écologiques ».

Les éléments présentés ici ont pour objectif d'apporter au lecteur des éléments de compréhension et d'illustrations qui ne relèvent pas d'une doctrine ni d'une orientation donnée.

Plusieurs types d'exercices existent dans le domaine du transfert de connaissances scientifiques depuis la recherche vers les décideurs. Ainsi, les terminologies telles que « note bibliographique », « synthèse des faits avérés », « états de l'art » ne recouvrent pas les mêmes finalités et ne font pas appel aux mêmes protocoles. Le travail réalisé ici ne cherche pas à s'inscrire dans un de ces types d'exercice précisément : il est le fruit d'une démarche exploratoire, basée sur un corpus non exhaustif de références.

Le sujet de la fonctionnalité des continuités écologiques est complexe, dans sa définition et ses contours mêmes. Ce rapport permet d'illustrer la notion de fonctionnalité des continuités écologiques avec de nombreux exemples naturalistes. De nouvelles questions et besoins d'approfondissement sont apparus au fil de la réalisation de ce rapport et pourraient être développés en complément ou approfondis.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	7
 PARTIE 1 : APPRÉHENDER LA FONCTIONNALITÉ DES CONTINUITÉS ÉCOLOGIQUES	8
I. De la fonctionnalité à la fonctionnalité des continuités écologiques	8
I.1. La fonctionnalité	8
I.2. La fonctionnalité d'un milieu <i>versus</i> la fonctionnalité d'un corridor	8
I.3. La fonctionnalité d'une continuité écologique.....	9
I.4. La fonctionnalité d'un écosystème	10
I.5. Continuité ne veut pas dire contiguïté	10
II. Nuances face au besoin de continuité.....	11
II.1. Variations individuelles ou spécifiques.....	11
II.2. Variations scalaires : organisation spatiale et organisation temporelle.	11
III. Quelques exemples d'appréhension de la fonctionnalité dans les réseaux écologiques à différentes échelles	12
III.1. La définition donnée par l'Agence européenne pour l'environnement	12
III.2. Le Réseau écologique national de la Suisse (REN)	12
III.3. Quelques exemples en régions.....	12
III.4. Approche de la fonctionnalité globale d'un territoire.....	12
III.3. A l'échelle d'un corridor	13
 PARTIE 2 : IDENTIFIER, VÉRIFIER, ÉVALUER LA FONCTIONNALITÉ D'UNE CONTINUITÉ ÉCOLOGIQUE... 14	14
I. Comment identifier un corridor ou une continuité écologique fonctionnels ?.....	14
I.1. Principes généraux pour une espèce.....	14
I.2. Comment viser une fonctionnalité pour plusieurs espèces en même temps ?	14
I.3. Entre hétérogénéité et fragmentation : quelle différence pour la fonctionnalité ?	15
I.4. Conseils du REN Suisse pour l'identification d'un réseau fonctionnel	16
I.5. Exemple des cartes nationales réalisées par le SPN.....	16
II. Comment vérifier la fonctionnalité (c.-à.-d. si les déplacements sont effectifs) ?	17
II.1. Quelques outils	17
II.2. Mesure de la connectivité « fonctionnelle » du réseau Natura 2000 entre pays frontaliers	18
III. Comment rétablir des déplacements effectifs lorsque la fonctionnalité a été rompue ?	18

PARTIE 3 : HIÉRARCHISATION ENTRE FONCTIONNALITÉS ET SEUILS MINIMAUX	20
I. Entre composition et fragmentation	20
I.1. Peut-il y avoir fragmentation sans perte et inversement ?.....	20
I.2. Qu'entend-on réellement par « fragmentation » ?.....	20
I.3. Quel pourrait-être les conséquences de la « fragmentation per se » ?.....	21
II. Si les effets peuvent être séparés, peut-on les hiérarchiser ?	21
II.1. Existe-t-il un seuil global à partir duquel la fragmentation devient préjudiciable dans un paysage ?	21
II. 2. Essai de réponse pour quelques espèces et en fonction des échelles.....	23
II.2.1. A l'échelle d'un individu	23
II.2.2. A l'échelle d'une population	24
II.2.3. Échelle suprapopulationnelle.....	25
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	28
RÉFÉRENCES CONSULTÉES	29

INTRODUCTION

En 2007, le Grenelle de l'environnement a reconnu le phénomène de fragmentation des habitats comme l'une des causes de déclin de la biodiversité. Cette prise de conscience a débouché sur le lancement d'une nouvelle politique portée par le Ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Énergie (MEDDE) : la Trame verte et bleue (TVB).

Le projet TVB prend forme à trois échelles du territoire, du local au national. Au niveau national, le cadrage définit la notion de **fonctionnalité des continuités écologiques**, au cœur des objectifs de la Trame verte et bleue.

Ainsi, l'article R.371-21 du code de l'environnement, modifié par Décret¹, définit les éléments suivants : « *La fonctionnalité des continuités écologiques s'apprécie notamment au regard de :*

- *la diversité et la structure des milieux qui leur sont nécessaires et de leur niveau de fragmentation ;*
- *les interactions entre milieux, entre espèces et entre espèces et milieux ;*
- *une densité nécessaire à l'échelle du territoire concerné. »*

Le document cadre des Orientations nationales TVB, approuvé par Décret², reprend cette définition dans les mêmes termes et ajoute que « *la fonctionnalité de la Trame verte et bleue sur un territoire sera confortée par la qualité écologique des espaces situés en dehors des réservoirs de biodiversité ou des corridors écologiques, et leur contribution au fonctionnement écologique global du territoire. »*.

L'objectif de ce rapport est d'illustrer cette notion de fonctionnalité des continuités écologiques et de mieux la comprendre au cours d'une première réflexion prospective.

Quelles sont les approches scientifiques développées autour de cette notion ? Comment cette notion est-elle appréhendée selon les échelles ? Comment des continuités écologiques fonctionnelles peuvent-elles être identifiées voire évaluées ? Peut-on hiérarchiser les besoins entre fonctionnalité d'un habitat et fonctionnalité des continuités écologiques et d'ailleurs en quoi ces deux notions sont-elles différentes ?

¹ MINISTERE DE L'ÉCOLOGIE, DU DÉVELOPPEMENT DURABLE ET DE L'ÉNERGIE. Décret n° 2012-1492 du 27 décembre 2012 relatif à la trame verte et bleue. Journal officiel de la république française du 29 décembre 2012.

² MINISTERE DE L'ÉCOLOGIE, DU DÉVELOPPEMENT DURABLE ET DE L'ÉNERGIE. Décret n° 2014-45 du 20 janvier 2014 portant adoption des orientations nationales pour la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques. Journal officiel de la république française du 22 janvier 2014.

PARTIE 1 : APPRÉHENDER LA FONCTIONNALITÉ DES CONTINUITÉS ÉCOLOGIQUES

I. DE LA FONCTIONNALITÉ À LA FONCTIONNALITÉ DES CONTINUITÉS ÉCOLOGIQUES

I.1. La fonctionnalité

Dans le langage courant, la « fonctionnalité » ou le terme de « fonctionnel » qualifient « quelque chose » qui fonctionne, qui est opérationnel, où l'on constate une effectivité du phénomène ou du processus recherché.

Pour information, voici les définitions littérales issues du Dictionnaire Larousse :

Fonctionnel = Se dit d'une chose qui répond à une fonction particulière (moblier fonctionnel, architecture fonctionnelle, ...).

Fonctionnalité = Caractère de ce qui est fonctionnel, de ce qui répond à une fonction déterminée.

En écologie comme ailleurs, il est donc nécessaire d'identifier avant tout quelle fonction une entité donnée doit remplir pour pouvoir se demander ensuite si cette entité est fonctionnelle ou non, si la fonctionnalité est assurée ou non. Il faut aussi définir vis-à-vis de quoi (espèce, groupe d'espèce...) l'entité doit remplir une fonction. Le même éléments n'a pas la même fonctionnalité selon l'espèce considérée.

I.2. La fonctionnalité d'un milieu *versus* la fonctionnalité d'un corridor

Dans une approche « espèce centrée », il est possible de différencier principalement deux formes auxquelles les écologues s'intéressent et pour lesquelles se pose une question de fonctionnalité :

1- la fonctionnalité d'une structure surfacique tel qu'un habitat ou un milieu : on s'intéresse alors au fait que cette entité surfacique répond ou non aux exigences écologiques d'une espèce sur le plan de sa reproduction ou de son alimentation par exemple.

Pour illustrer cette définition, une forêt sans arbre à cavité ne sera pas fonctionnelle pour la Chouette de Tengmalm (*Aegolius funereus*) qui les recherche pour gîter ((Anonyme 2, à paraître ; Baudvin *et al.*, 1995 ; CSRPN MP, 2010 ; Joveniaux & Durand, 1987 ; Mebs & Scherzinger, 2006 ; Mullarney *et al.*, 2008 ; Yeatman-Berthelot & Jarry, 1991) in Sordello, 2012e). Ce milieu sera donc visuellement intéressant pour cette espèce forestière mais ne sera en réalité pas fonctionnel ; en l'occurrence la pérennité de l'espèce ne sera pas assurée puisqu'elle ne pourra pas se reproduire. Les cavités utilisées par la Chouette de Tengmalm sont essentiellement des trous de Pic noir (*Dryocopus martius*) (Ravussin *et al.*, 1994 in Sordello, 2012e) ce qui met en lumière le fait que la fonctionnalité d'un milieu est souvent le résultat d'interactions entre espèces qui composent ce milieu. Nous sommes ici sur la composante « fonctionnement » de la définition de la biodiversité souvent décrite comme tridimensionnelle (composition, répartition, fonctionnement) ;

2- la fonctionnalité d'une structure supportant des déplacements : on s'intéresse ici au fait qu'une structure support permette effectivement ou non le déplacement d'individus. Par définition, un déplacement est directionnel ; par conséquent, ces milieux supports sont des structures linéaires (haie, cours d'eau, ...) ou représentent une succession d'éléments disjoints formant une structure linéaire à plus vaste échelle (chapelet d'arbres, réseau de mares, ...). Les corridors sont ainsi définis comme des éléments linéaires du paysage dont la physionomie diffère de l'environnement adjacent (Burel et Baudry, 1999). Leur linéarité leur confère un rôle particulier dans la circulation des flux de matière ou d'organismes (Burel et Baudry, 1999). La fonctionnalité de telles structures correspondra alors à leur capacité réelle à permettre la mobilité d'une espèce considérée.

Pour illustrer cette définition, une haie sera utilisée par un Grand rhinolophe (*Rhinolophus ferrumequinum*) comme route de vol si elle dispose d'une canopée suffisante, d'une largeur suffisante ou encore si elle n'est pas éclairée ((Arthur & Lemaire, 2009a ; Billington & Rawlinson, 2006 ; English nature, 2003) in Sordello, 2012g) (Cf. Figure 1). Pour autant la haie n'est pas au sens strict le milieu de vie du Grand rhinolophe qui se nourrit dans les prairies et gîte dans le bâti (Arthur & Lemaire, 2009 in Sordello, 2012g). Cela souligne le fait que la fonctionnalité peut bien être appréhendée séparément pour 1- et 2-. A l'inverse, on peut bien s'intéresser à une haie comme milieu de vie par exemple pour une Rainette arboricole (*Hyla arborea*) pour qui cette haie, pour être fonctionnelle, doit être bordée d'un fossé permettant la reproduction ou encore posséder un couvert herbacé offrant d'éventuelles cachettes (Boissinot & Grillet, 2010).



Figure 1 : A gauche, une haie haute avec une strate arborée pouvant jouer le rôle de support pour les déplacements du Grand rhinolophe ; A droite, une haie basse et arbustive non fonctionnelle pour guider le Grand rhinolophe dans ses déplacements. Pour d'autres espèces (exemple longicorne *Clytus arietis*) la haie de gauche est un habitat et la haie de droite un corridor (ex. certains carabiques).

Photos R. Sordello

I.3. La fonctionnalité d'une continuité écologique

La fonctionnalité peut s'appréhender à toutes les échelles : un arbre, une mare, une parcelle, un paysage, une région. Si l'on aborde la notion de continuité écologique, l'échelle du paysage semble *a minima* nécessaire pour l'appréhender. Une continuité écologique est en effet généralement considérée comme une enveloppe, un fuseau, à différencier d'une structure physique identifiable comme peut le suggérer la notion de corridor.

Par contre, à l'échelle du paysage, il est possible de s'intéresser à la fonctionnalité à la fois pour 1- et 2- évoqué ci-dessus c'est-à-dire à la fonctionnalité des éléments constituant les milieux de vie et des éléments supports de déplacement.

Par exemple, un paysage donné pourra comporter les éléments fixes nécessaires au Grand rhinolophe tout à fait fonctionnels (ex : des prairies pâturées où le bétail ne subit de traitement ce qui permet d'offrir des bousiers (base de l'alimentation du Grand rhinolophe) non vecteurs d'intoxication) mais si l'agencement de ces éléments (organisation, existence de milieux liants) n'est pas en accord avec les caractéristiques de déplacement du Grand rhinolophe (liaison par un réseau de haies), le paysage ne sera pas fonctionnel pour la mobilité de l'espèce. Par exemple, les individus ne parviendront pas à se rendre de leur gîte à leur terrain de chasse ou à changer de terrain de chasse en cours de nuit (Cf. Figure 2).

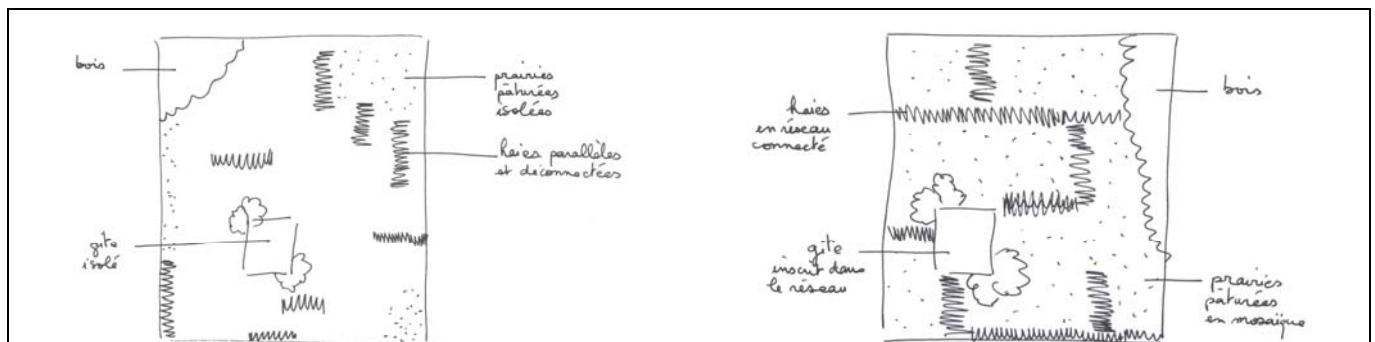


Figure 2 : Les mêmes éléments (eux-mêmes fonctionnels) agencés différemment dans deux paysages rendent ces paysages fonctionnel (droite) ou non (gauche)

Source : Sordello, 2012

Pour une continuité écologique, c'est bien la notion de déplacement qui est intéressante à cibler. Le mouvement est indispensable au vivant et l'étude du paysage simplement sous un angle « répartition de ressources » n'est pas suffisant ; l'enjeu est bien de s'intéresser à l'accessibilité de ces ressources via la mobilité des individus (Taylor *et al.*, 1990).

Pour une espèce donnée, il se dégage alors deux critères pour qu'une continuité écologique soit fonctionnelle (c'est-à-dire permette des déplacements effectifs) :

- **la présence des éléments fixes nécessaires à l'espèce, en nombre et en qualité suffisants.** Par exemple, toujours concernant le Grand rhinolophe, la densité de haies et la qualité de ces haies est primordiale.

- **l'organisation de ces éléments et les liens qu'ils ont entre eux :** dans ce critère rentrent à la fois l'agencement des éléments précités jouant le rôle de support de déplacement mais également la présence ou non d'éléments fragmentants venant éventuellement les séparer. Par exemple, toujours dans un bocage, à maillage de haies et agencement de ces haies identiques, la présence de routes dans ce maillage viendra nuancer la fonctionnalité entre deux paysages pour le Grand rhinolophe du fait d'une mortalité directe par collision différente (Godineau & Pain, 2007 *in* Sordello, 2012g).

Nous retrouvons donc ici les critères posés par les Orientations nationales TVB dans leur définition de la fonctionnalité des continuités écologiques.

I.4. La fonctionnalité d'un écosystème

En sortant de l'approche « espèce centrée » On peut enfin aussi évoquer la fonctionnalité d'un écosystème ou même d'un habitat naturel ou semi-naturel. C'est un concept très employé en écologie, notamment en lien avec les fonctions remplies par les écosystèmes permettant de fournir des services écosystémiques. Également utilisé dans la directive Habitats-Faune-Flore pour l'évaluation d'état de conservation des habitats, avec un paramètre évaluatif intitulé « structures et fonctions ». Cette fonctionnalité ne renvoie pas directement aux espèces mais à **l'ensemble des flux, processus et interactions biotiques** qui ont lieu de façon « normale » dans ce type d'écosystème. Il s'agit par exemple de considérer les flux de matière entre les arbres et le sol (décomposition avec organismes saproxyliques), les interactions entre les compartiments (ex chaîne trophique consommateur prédateurs etc.). L'approche fonctionnalité n'est alors pas « espèce centrée » mais vise plutôt à s'assurer que tous les compartiments de l'écosystème et les espèces qui y sont associées s'y maintiennent. A ce titre, les chaînes trophiques longues et le maintien des espèces spécialistes par rapport aux généralistes est souvent assimilé à un indicateur de bon fonctionnement du système.

I.5. Continuité ne veut pas dire contiguïté

La continuité écologique n'est pas nécessairement synonyme de contiguïté de milieu. Il peut en effet exister une présence continue de même milieu sans que celle-ci ne permette le passage d'individus. A l'inverse, le passage d'individus ne nécessite pas forcément une continuité structurelle (déplacement par bond possible pour certaines espèces, notamment pour les espèces volantes évoquées ci-après).

On peut alors décomposer le concept de continuité en **continuité fonctionnelle** (= déplacements effectifs d'individus permettant *in fine* la reproduction entre populations) et **continuité structurelle** (= contiguïté d'éléments physiques). Pour certains auteurs néanmoins, la continuité structurelle correspond à un passage hypothétique d'individus, supposé sur la base des éléments physiques du paysage mais ceux-ci peuvent être contigus ou non selon les espèces considérées (Hilty, Lidicker & Merenlender, 2006 ; Rudnick *et al.*, 2012).

La connectivité fonctionnelle, quant à elle, fait référence, quelque soient les auteurs, au degré auquel des mouvements d'individus et/ou de matériel génétique existent finalement dans ce paysage (Hilty, Lidicker & Merenlender, 2006). La connectivité fonctionnelle dépend donc du « potentiel de mouvement » dû à la connectivité structurelle mais aussi de la dynamique des populations locales.

Pour rappel, **continuité** et **connectivité** font référence sensiblement à la même chose. La connectivité dans un paysage mesure le degré de connexions des éléments de ce paysage et donc de continuités écologiques dans ce paysage. On peut identiquement distinguer connectivité structurelle/connectivité fonctionnel comme continuité structurelle/continuité fonctionnelle.

Par ailleurs, la connectivité structurelle ne tient pas compte du mode de déplacement des espèces et ne prend pas non plus en compte les facteurs « immatériels » pouvant agir sur l'effectivité des déplacements. Par exemple les nuisances lumineuses ou sonores peuvent provoquer un mitage de l'espace qui s'ajoute à la fragmentation physique mesurée par la connectivité structurelle.

II. NUANCES FACE AU BESOIN DE CONTINUITÉ

II.1. Variations individuelles ou spécifiques

Le fonctionnement d'un paysage en termes de perméabilité varie considérablement entre espèces, ne serait-ce que parce que leur mode de déplacement (volant, rampant, marchant, nageant, ...) ne les met pas à égalité face au degré de connectivité nécessaire.

Ainsi, pour certaines espèces, la continuité fonctionnelle et la continuité structurelle seront quasi indissociables. Pour d'autres en revanche, la succession d'éléments disjoints sera suffisante et la fonctionnalité ne sera pas donc pas corrélée à une continuité structurelle. L'exemple souvent repris pour illustrer ce cas est l'exemple des oiseaux qui, de par leur mode de déplacement aérien, sont capables théoriquement de se déplacer par « bonds » (Gilbert-Norton *et al.*, 2010).

Néanmoins, exclure tout besoin de contiguïté pour les oiseaux serait une erreur au regard des variations qui peuvent exister selon les espèces ou encore selon l'âge des individus. Par exemple, il peut exister chez les oiseaux une phase d'émancipation puis de dispersion de premier printemps pour lesquelles les juvéniles nécessitent donc des milieux optimaux contigus du fait de leurs faibles capacités de vol. Chez la Chouette hulotte par exemple, les jeunes sortent du nid avant de savoir voler, ils restent ainsi plusieurs jours dans la végétation à se déplacer en marchant ou en volant sur de très courtes distances (obs. pers.). A cet âge la contiguïté d'un couvert végétal est fondamental pour permettre cette émancipation progressive (et parce qu'elle procure également d'autres avantages comme une protection contre les prédateurs) (obs. pers.).

II.2. Variations scalaires : organisation spatiale et organisation temporelle.

> Les besoins devant être remplis pour atteindre la fonctionnalité d'une continuité écologique peuvent être différents pour une espèce donnée en fonction de l'échelle temporelle. Le temps est à considérer :

- de façon cyclique (rythme jour/nuit, variations saisonnières) : chez le Cerf élaphe par exemple, les individus fréquentent des habitats différents entre le jour (remise sous couvert forestier) et la nuit (alimentation en zone ouverte) ((Ager *et al.*, 2003 ; Georgii, 1980) in Sordello, 2012b). La transition entre ces deux milieux s'effectue au crépuscule et à l'aube. Le Cerf élaphe nécessite donc un paysage exempt d'obstacle (Julien *et al.*, 2010 in Sordello, 2012b) en particulier entre les deux milieux qu'il doit relier. Un paysage fonctionnel pour le Cerf élaphe à l'échelle de 24h (cycle circadien) doit donc intégrer ces paramètres. Par ailleurs, le Cerf élaphe peut également migrer et donc posséder une périodicité annuelle dans ses déplacements (Pépin *et al.*, 2008 in Sordello, 2012b),

- de façon linéaire (âge de l'individu) : souvent les exigences d'une espèce ne seront pas les mêmes entre des juvéniles et des adultes. C'est le cas par exemple pour des espèces à métamorphose (amphibiens, insectes, ...) où les juvéniles et les imagos n'ont pas les mêmes morphologies, capacités de déplacement ou milieu de vie.

> Les conditions d'une fonctionnalité vis-à-vis des déplacements varient également en fonction de l'échelle spatiale appréhendée pour une même espèce. Par exemple, pour le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) on constate que ((D'Amico, 2010 ; Anonyme 1, à paraître ; Hourlay, 2011 ; com. pers. Roché, 2012 ; Yeatman-Berthelot & Jarry, 1991) in Sordello, 2012f) :

- A une échelle large, le Cincle plongeur nécessite un réseau hydrographique continu pour ses déplacements à grande distance et les études génétiques montrent que cela a joué un rôle décisif dans la phylogéographie de l'espèce,

- A une échelle plus fine, l'existence d'une continuité dans l'écoulement de l'eau, au sens d'une constance dans la rapidité du débit de l'eau, semble être importante. L'existence d'obstacles sur les cours d'eau susceptibles d'impliquer des variations du débit de l'eau sont donc défavorables à l'espèce. Le débit de l'eau constitue en effet un élément déterminant du comportement du Cincle plongeur pour sa pénétration dans l'eau. Le Cincle plongeur entre dans l'eau selon différentes méthodes (progressivement ou par plongeon) et ce choix résulte d'une analyse que l'individu fait de son environnement, notamment de la variation du niveau de l'eau et du débit du cours d'eau. Ainsi, toute source de modifications du régime hydraulique entraîne des modifications comportementales et donc énergétiques chez les individus. La régulation hydroélectrique des rivières affecte significativement le comportement de plongeon et le cycle annuel du Cincle plongeur. En conséquence, le métabolisme de l'individu est probablement affecté à son tour ce qui doit impliquer des modifications dans le succès reproducteur et la dynamique des populations. Par ailleurs, les crues durables semblent également être néfastes au Cincle plongeur,

- A une échelle encore plus fine, l'existence de micro-discontinuités dans l'écoulement de l'eau peut être favorable à l'espèce. Le Cincle plongeur a besoin d'un écoulement d'eau rapide, qui lui est apporté de manière naturelle en montagne par la pente. En plaine en revanche, des micro-obstacles tels que les petits barrages et les chaussées de moulins peuvent engendrer ce style fluvial torrentiel et ont de ce fait très probablement été favorables au Cincle plongeur dans des secteurs où la morphologie du cours d'eau n'est pas naturellement propice. C'est le cas par exemple le long de la Saône où le Cincle plongeur est beaucoup plus présent qu'il ne devrait l'être,

- A une échelle réellement micro, le Cincle plongeur exploite les ruptures et les aspérités pour se nourrir sous les pierres et les rochers.

III. QUELQUES EXEMPLES D'APPRÉHENSION DE LA FONCTIONNALITÉ DANS LES RÉSEAUX ÉCOLOGIQUES À DIFFÉRENTES ÉCHELLES

III.1. La définition donnée par l'Agence européenne pour l'environnement

L'Agence européenne pour l'environnement (AEE), dans son dernier rapport (EEA, 2012), donne une définition de la connectivité. L'AEE distingue deux composantes de la **connectivité : spatiale et fonctionnelle**.

La connectivité spatiale, qui équivaut à la notion de connectivité structurelle décrite jusqu'ici, mesure les liens entre les éléments de la structure spatiale du paysage : un réseau possèdera une forte connectivité spatiale si l'aire d'un habitat à cheval sur une frontière est désignée comme aire protégée de chaque côté de la frontière.

La connectivité fonctionnelle mesure le processus par lequel les populations d'espèces sont interconnectées à travers les aires protégées dans une unité démographique fonctionnelle : par exemple pour les oiseaux migrateurs, un réseau à forte connectivité fonctionnelle sera un réseau dont les sites dans les pays voisins sont importants pour différents étapes de la vie (c.-à.-d. sans doute constituant un chapelet de site permettant tour à tour l'hivernage, la halte migratoire, la reproduction).

Par rapport aux définitions données, on peut ainsi constater que l'AEE :

- effectue une distinction entre deux connectivités qui équivalent aux composantes structurelle et fonctionnelle décrite plus haut,
- donne à peu près la même définition quant à la connectivité structurelle (approche spatiale = présence de sites de part et d'autres de la frontière)
- inclut dans la connectivité fonctionnelle une notion de déplacement, de circulation.

III.2. Le Réseau écologique national de la Suisse (REN)

La Suisse a adopté une démarche différente de celle développée en France via le projet Trame verte et bleue. En Suisse, État fédéral, une trame nationale a été définie directement au niveau national et celle-ci est ensuite déclinée dans chaque canton suisse. En France, la trame verte et bleue nationale pourra être constituée ultimement par la juxtaposition des trames vertes et bleues régionales identifiées via les Schémas régionaux de cohérence écologiques (SRCE).

Le REN définit la connectivité comme le « *paramètre de la fonction du paysage qui mesure quantitativement les processus par lesquels les sous-populations des organismes sont reliées ensemble dans une unité démographique fonctionnelle* » (OFEFP, 2004).

III.3. Quelques exemples en régions

Le SRCE d'Île-de-France différencie les corridors identifiés, selon leur niveau de fonctionnalité. Ainsi, « *les corridors sont dits :*

- *fonctionnels lorsqu'ils sont empruntés ou susceptibles d'être empruntés par l'ensemble des espèces ou guildes d'espèces de la sous-trame concernée. Ils concernent donc toutes sortes d'espèces ayant des modalités de déplacement différents (terrestre, aérien) et des exigences plutôt élevées sur la qualité des habitats.*
- *à fonctionnalité réduite lorsqu'ils ne peuvent être empruntés que par une partie des espèces ou guildes d'espèces, généralement par les espèces les moins exigeantes ou à dispersion aérienne. »*

En Pays-de-la-Loire, le bureau d'étude Biotope écrit en septembre 2011 (Biotope, 2011) que « *la notion de fonctionnalité écologique représente l'aptitude d'un paysage à assurer le maintien d'un tissu vivant favorisant la reproduction, le repos, la nourriture, le déplacement des populations animales et végétales. C'est aussi une fonctionnalité spatiale et paysagère. Ces deux fonctions sont complémentaires et elles constituent les fondements même du concept de trame verte et bleue.* ». Cette définition reprend donc bien l'idée d'une fonctionnalité pour des besoins biologiques (composition) et une fonctionnalité pour des besoins de mobilité (connectivité).

III.4. Approche de la fonctionnalité globale d'un territoire

Pour Vimal *et al.* (2011), « *la complexité intrinsèque des dynamiques et des interdépendances écologiques limite les possibilités de matérialisation cartographique de la fonctionnalité écologique* ». Les auteurs estiment par ailleurs que « *la matérialisation sur un territoire donné de la fonctionnalité écologique ou du réseau écologique, par l'identification*

d'infrastructures naturelles en tant que telles n'est pas suffisante pour rendre compte des interdépendances écologiques et des processus sous jacents ».

Ils proposent alors une approche basée sur « l'utilisation de l'information spatiale pour appréhender les enjeux de biodiversité de manière globale et intégrative ». Concrètement, leur méthode repose sur « l'agrégation de données à l'échelle d'un maillage du territoire prédéfini pour appréhender la fonctionnalité au travers de la matrice et éviter de se fixer sur les éléments de biodiversité en tant que tels ».

La donnée ainsi agrégée est ensuite un moyen de hiérarchiser les priorités d'action à l'échelle de maille prédéfinie. Si cette approche peut aboutir in fine à des actions ciblées sur des éléments de biodiversité, elle offre surtout l'occasion d'appréhender la fonctionnalité en agissant plutôt sur la matrice au sein de laquelle ces éléments prennent place. Cette méthode permet en outre d'estimer une fonctionnalité en considérant à la fois des paramètres écologiques (patrimonialité, naturalité, ...) et des paramètres anthropiques (pressions) sur un territoire donné (Cf. Figure 3).

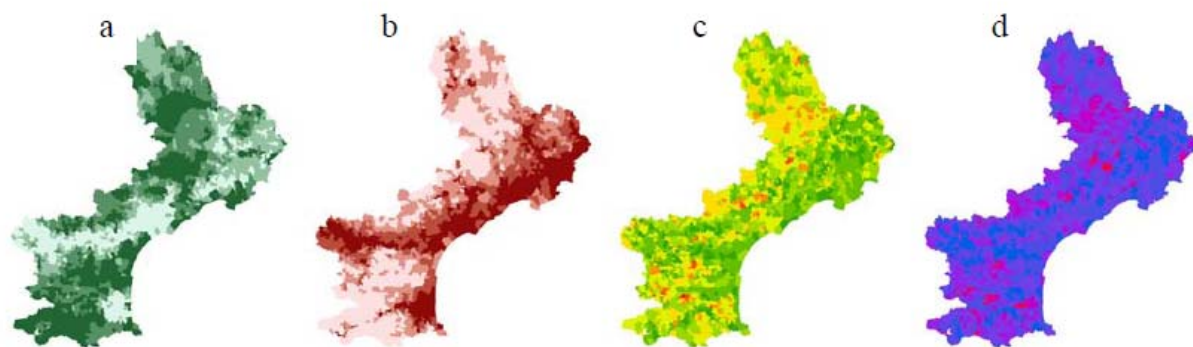


Figure 2 - Croisement (d) des indicateurs combinés de biodiversité (a) et de pression (b) agrégés au niveau de mailles communales. Les mailles apparaissant en rouge (d) sont les mailles à enjeux. Au-delà des valeurs de biodiversité et de pression, l'évaluation des enjeux prend aussi en compte la corrélation spatiale à l'intérieur des mailles choisies entre les éléments de biodiversité et de pression (c).

Figure 3 : Evaluation de la fonctionnalité globale d'un territoire (ici la région Languedoc-Roussillon) par croisement de plusieurs indicateurs biodiversité et pressions calculés par maille.

Source : Vimal et al., 2011

III.3. A l'échelle d'un corridor

Vimal (2010), dans sa thèse, mentionne que « quand on considère les caractéristiques d'un corridor (dimensions, complexité, diversité, naturalité/artificialité ...), on constate qu'il existe des seuils variables, selon les espèces, en dessous ou au-dessus desquels il ne remplit plus ses fonctions. Sa fonctionnalité est donc étroitement liée aux exigences écologiques des espèces et aux objectifs de conservation visés. Or, il n'y a actuellement pas assez de données disponibles sur l'utilisation de l'espace par les espèces ou les groupes fonctionnels d'espèces pour identifier facilement la forme et la nature d'un corridor à créer ou renforcer. ».

Il semble donc transparaître que plus l'échelle appréciée est fine (ici celle d'un corridor), plus la fonctionnalité dépend des caractéristiques de chaque espèce ou groupe biologique. Étudier la fonctionnalité d'une haie en tant que support de déplacement nécessite ainsi des connaissances précises sur les espèces considérées dont les exigences écologiques feront varier le degré de fonctionnalité (nécessité d'une strate arborée pour certaines, nécessité d'un talus pour d'autres, ...).

PARTIE 2 : IDENTIFIER, VÉRIFIER, ÉVALUER LA FONCTIONNALITÉ D'UNE CONTINUITÉ ÉCOLOGIQUE

I. COMMENT IDENTIFIER UN CORRIDOR OU UNE CONTINUITÉ ÉCOLOGIQUE FONCTIONNELS ?

I.1. Principes généraux pour une espèce

Comme indiqué précédemment, la **présence des milieux** de vie est une première condition nécessaire même si elle est insuffisante. L'occupation du sol est donc la première approche à avoir pour s'assurer de la présence des grands milieux recherchés par l'espèce. Pour ce faire, l'occupation du sol doit être couplée à des informations qualitatives car il est rare que l'occupation du sol soit le seul élément suffisant de l'habitat d'espèce. S'y ajoute généralement des notions d'habitat naturel, de mosaïque d'habitats et de structure verticale, de micro-habitats. Dans le cas d'un bocage par exemple, l'occupation du sol doit être affinée en fonction de la typologie des haies (strates végétatives, talus, ...) ou de la présence de vieux arbres dans ces haies pour bien traduire le potentiel pour les espèces.

Puis, l'**organisation de ces milieux** doit être étudiée. Au regard des nuances évoquées précédemment, considérer cette organisation ne signifie pas nécessairement retenir systématiquement des éléments contigus. Une connexion visuelle physique directe n'est pas nécessaire pour toutes les espèces. Par contre, la connexion entre patch doit être de longueur inférieure à la distance de dispersion maximale.

I.2. Comment viser une fonctionnalité pour plusieurs espèces en même temps ?

Compte tenu de la multiplicité du nombre d'espèces pouvant cohabiter dans un paysage, une approche espèce par espèce n'est pas envisageable sauf cas particulier pour des espèces à forts enjeux de conservation nécessitant des réflexions idoines.

Deux approches au moins existent :

- **conserver une approche par espèce mais viser des espèces « parapluies »**. Cette notion largement utilisée fait référence à des espèces dont la protection permettra de protéger dans le même temps d'autres espèces (Caro, 2010) :

- soit parce que ces espèces ont un grand rayon d'action ou un grand territoire (Small, 2011). Le lien est alors physique : par exemple protéger Lynx boréal (*Lynx lynx*) (territoire de plusieurs centaines d'hectares (*in* Sordello, 2012c)) protégera mécaniquement les espèces ayant un territoire plus petit qui s'inscrivent dans celui du Lynx boréal.

- soit parce que ces espèces sont spécialistes ou transforment le milieu pour d'autres espèces. Dans ce cas, on peut alors plutôt parler d'espèces « clé de voute ». Leur préservation profite à d'autres taxons moins facilement observés, moins exigeants ou avec les mêmes exigences. Par exemple protéger le Pic noir permettra indirectement de protéger de nombreuses espèces qui utilisent les cavités qu'il a creusées et qu'il n'utilise plus (oiseaux, écureuil, mustélidés, ...).

Dans le cas des déplacements, cette notion d'espèce « parapluie » peut se retrouver. La protection d'espèces exigeantes en matière de déplacements permettra *a priori* de protéger les déplacements d'espèces moins exigeantes, dans une logique « qui peut le plus peut le moins ». Par exemple, préserver les possibilités qu'offrent un paysage pour les déplacements de la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) (végétation structurée sur les berges, absence de barrages, de routes ou de moulins entravant le cours d'eau (*Lemarchand et al.*, 2012 ; *Simonnet & Grémillet*, 2009) *in* Sordello, 2012i) permettra sans doute de préserver les déplacements d'espèces qui sont moins « regardantes » sur ces caractéristiques.

Cette logique d'espèce indicatrice parapluie pour la connectivité va être développée pour la flore dans le cadre d'un des projets DIVA 3, (FORHAIE). L'intérêt d'identifier les espèces de flore forestière à faible capacité de dispersion réside dans la facilité d'observation de la flore dans les corridors (haies, bosquets) ce qui permet de diagnostiquer assez facilement les secteurs fonctionnels (plus simple que la faune, dont la présence dans les corridors est par nature assez réduite dans le temps et en nombre).

- **s'affranchir de la notion d'espèce et passer par une approche « milieu »** (forêt, bocage, milieux ouverts,) qui permet de simplifier la complexité du phénomène.

A noter que les deux approches ne sont pas nécessairement antinomiques mais même plutôt complémentaires : des espèces exigeantes peuvent être utilisées comme parapluies pour chaque milieu identifiés parmi une palette de milieux retenus. C'est finalement souvent la logique adoptée pour l'identification des trames régionales.

Il est aussi possible de travailler par ensemble d'espèces (« cortège » ou encore « guildes ») partageant des traits de vie : même milieux fréquentés et évités, même types de dispersion, etc. Par exemple, dans le SRCE Île-de-France on peut lire que

« les trajectoires de dispersion et de migration des organismes peuvent être très différentes d'une espèce à l'autre, en fonction du cadre dans lequel elles se déroulent. C'est ce qui rend nécessaire de s'appuyer sur plusieurs espèces aux comportements de déplacement variés, rassemblées dans une guild. En conséquence, les corridors écologiques, qui matérialisent cette dispersion, décrivent des fonctionnalités écologiques et non des « couloirs à espèces ». »

I.3. Entre hétérogénéité et fragmentation : quelle différence pour la fonctionnalité ?

Hétérogénéité :

L'hétérogénéité a deux composantes : la diversité des éléments du paysage (les taches) et la complexité de leurs relations spatiales (Burel et Baudry, 1999).

D'une façon générale, il existe une relation positive entre la *diversité spécifique* et l'*hétérogénéité des habitats*, mesurée à des échelles locales ou paysagères, voire régionales ((Weibull & Ostman, 2003 ; Weibull *et al.*, 2003 ; Benton *et al.*, 2003 ; Eggleton *et al.*, 2005 ; Purtauf *et al.*, 2005 ; Bennett *et al.*, 2006 ; Herzog & O'Hara, 2007) in INRA, 2008). Le mécanisme explicatif de cette augmentation de diversité à l'échelle du paysage considéré peut s'expliquer par le fait qu'un certain degré d'hétérogénéité augmente la diversité bêta (différence de composition au sein de paysage, chaque habitat ayant des espèces différentes) et création d'écotones, nouveaux habitats propices à certaines espèces.

Toutefois, « les groupes taxonomiques ont tout de même des échelles de réponses variables à l'hétérogénéité du paysage, notamment en fonction de leur capacité de déplacement et de leur besoin en types de milieux différents » mais « en règle générale, l'hétérogénéité du paysage est un facteur important pour expliquer la richesse en espèces pour les groupes "mobiles". » (INRA, 2008). Cette relation entre « espèce mobile » et « besoin en hétérogénéité » semble néanmoins à nuancer (le Lynx boréal par exemple est une espèce strictement forestière pour laquelle l'hétérogénéité paysagère sera néfaste alors que cet animal est par ailleurs bien caractérisé par une grande mobilité (Sordello, 2012c)).

Fragmentation :

Avec le concept d'hétérogénéité, celui de fragmentation est une des bases théoriques de l'Écologie du paysage. La fragmentation résulte du morcellement artificiel du milieu, qui peut ou pourrait empêcher une ou plusieurs espèces de se déplacer comme elles le devraient et comme elles le pourraient en l'absence de ces facteurs de fragmentation. Les conséquences sont à la fois directes (cycle de vie contraint, mortalité par collision) et indirectes (isolement des populations).

La fragmentation des habitats a en effet des effets néfastes sur la diversité locale (alpha) et régionale (gamma), sur la structure des peuplements et sur les traits d'histoire de vie des populations (Blondel, 1995). D'après le *Millennium Ecosystem Assessment*, la fragmentation des milieux est l'une des premières causes d'érosion de la biodiversité. Néanmoins, il est nécessaire pour plus de rigueur d'affiner la définition de la fragmentation afin de séparer les effets dus à une perte d'habitat des effets dus à la stricte fragmentation (cf. partie 3).

Il semble donc que hétérogénéité et fragmentation se traduisent tous les deux par des habitats séparés mais se distinguent par :

- l'origine de cette séparation : l'hétérogénéité est considérée comme une conséquence de la dynamique « naturelle » et des paramètres physiques (variabilité topographique, climat, ...) alors que la fragmentation est définie comme le résultat des activités humaines (routes, urbanisation, pratiques) aboutissant à plusieurs fragments d'un ensemble « originellement » d'un seul tenant ;
- les conséquences : l'hétérogénéité apparaît comme nécessaire à certaines espèces et comme source de diversité à une échelle globale alors que la fragmentation engendre des conséquences négatives pouvant même être létales.

Exemple pour la Pie-grièche écorcheur :

La Pie-grièche écorcheur est typiquement une espèce des milieux intermédiaires, semi-ouverts, dépendant donc d'une hétérogénéité paysagère. Elle évite ainsi totalement les forêts fermées et les milieux totalement ouverts dépourvus de végétation ligneuse ((Anonyme 3, à paraître ; Morelli *et al.*, 2012) in Sordello, 2012l).

Pour autant, il est difficile de dire d'emblée si par voie de conséquence cette espèce n'est effectivement pas sensible à la fragmentation. Plusieurs études montrent que le caractère favorable d'un paysage pour cette espèce est déterminé, entre autres, par la longueur du réseau de haies ((Brambilla *et al.*, 2009 ; Morelli *et al.*, 2012) in Sordello, 2012l) mais rien ne précise finalement si ces haies doivent être connectées en réseau.

La Pie-grièche semble donc être bon un exemple pour concevoir la distinction entre hétérogénéité et fragmentation. L'hétérogénéité pourrait ainsi se traduire par un mélange d'habitats différents au sein d'un paysage alors que la

fragmentation ne vaut par définition que pour un même type d'habitat. L'hétérogénéité entraîne par définition une fragmentation (plus il y a de milieux différents dans un paysage, moins il y a de chances que des connexions existent entre éléments d'un même milieu) mais celle-ci peut ne pas être préjudiciable. Cette fragmentation dite « naturelle » (même si elle résulte d'une action de l'homme) qui aboutit à une mosaïque d'habitats propice à de nombreuses espèces (à la Chouette Chevêche aussi par exemple (Sordello, 2012d)) se distingue de la fragmentation engendrée par la construction de routes, la pose de barrière ou l'urbanisation. La première peut amener le paysage à se rapprocher d'une forte naturalité alors que la seconde aboutit à un paysage artificialisé. La seconde entraîne également de nombreuses conséquences indirectes qui amplifient le phénomène. Par exemple, pour la Pie-grièche écorcheur, la mortalité liée au réseau routier peut être très importante notamment dans les secteurs de forte densité (com. pers. Siblet, 2012 in Sordello, 2012l), d'autant plus s'il s'agit d'une route à grande vitesse (com. pers. Comolet, 2012 in Sordello, 2012l). La Pie-grièche écorcheur peut donc bien finalement être considérée comme sensible à une certaine fragmentation, en dépit de nécessiter une forte hétérogénéité spatiale.

Par ailleurs, il faut une fois de plus rappeler l'échelle à laquelle on s'intéresse, ici celle d'un paysage. A une échelle beaucoup plus large, l'aire de répartition de l'espèce en France est clairement morcelée : les moyennes montagnes, moins exposées à une évolution des pratiques agricoles connues en plaine depuis 50 ans, constituent aujourd'hui des « zones refuges » pour cet oiseau (Anonyme 3, à paraître in Sordello, 2012l). A terme cette fragmentation pourrait peut-être se trouver préjudiciable pour le maintien de l'espèce si les zones refuges deviennent totalement déconnectées.

I.4. Conseils du REN Suisse pour l'identification d'un réseau fonctionnel

Le REN Suisse met, à l'instar de la France, un certain accent sur la nécessité de veiller à la fonctionnalité du réseau écologique lors du processus d'identification.

Le REN Suisse (OFEFP, 2004) prône ainsi « *le croisement de plusieurs **méthodes complémentaires qui, utilisées séparément, ne pourraient pas fournir de résultats probants** :*

- a) utilisation de données statistiques détaillées sur l'utilisation du sol pour faire des regroupements de milieux écologiquement proches,*
- b) optimisation des données acquises sur la répartition des habitats et des espèces regroupées par guildes à valeur bioindicatrice,*
- c) élaboration de cartes de potentialité à vérifier sur le terrain,*
- d) recherche systématique d'éléments physiques contribuant au renforcement de la fonctionnalité de l'interconnexion dans les paysages (p.ex. haie, talus autoroutier aménagé) ou, inversement, perturbant la dispersion de la faune (obstacles : routes, murs, etc.),*
- e) mise à contribution des services cantonaux compétents et des experts naturalistes mandatés pour effectuer des vérifications sur le terrain,*
- f) apport complémentaire de données des niveaux cantonal et régional,*
- g) cartographie systématique des structures de réseaux spécifiques,*
- h) test de fonctionnement sur les réseaux spécifiques cartographiés permettant de différencier les zones de connectivité satisfaisante des zones en dysfonctionnement. »**

Le REN mentionne donc que l'ensemble des étapes est nécessaire et que le travail ne saurait être complet sans l'étape ultime de vérification de la fonctionnalité du réseau identifié.

Ainsi, le REN mentionne que « *la présence de corridors potentiels peut être définie par des approches progressives utilisant les techniques informatiques des SIG et de vérifications simples sur le terrain, **afin d'estimer leurs niveaux de fonctionnalité** » (OFEFP, 2004). Il ne donne cependant pas de conseil précis sur la façon d'estimer la fonctionnalité de la composante corridor du réseau.*

I.5. Exemple des cartes nationales réalisées par le SPN

Dans le cadre de la définition des orientations nationales du projet TVB, le SPN a piloté un travail d'identification de grandes continuités écologiques pour différents milieux (Cf. Figure 4).

Afin d'identifier des continuités écologiques dont le caractère fonctionnel soit garanti, le SPN a adopté une approche par croisement cartographique :

- des paramètres physiques d'occupations du sol (densité de haies pour le bocage, présence de prairies pour les milieux ouverts, ...),

- la chorologie de certaines espèces prises comme indicatrices. La présence de ces espèces indique à la fois du qualitatif en terme d'occupation du sol (haie à talus, haie à cavité, prairies pâturées sans traitement, ...) ainsi que de la connectivité (maillage de haie connecté).

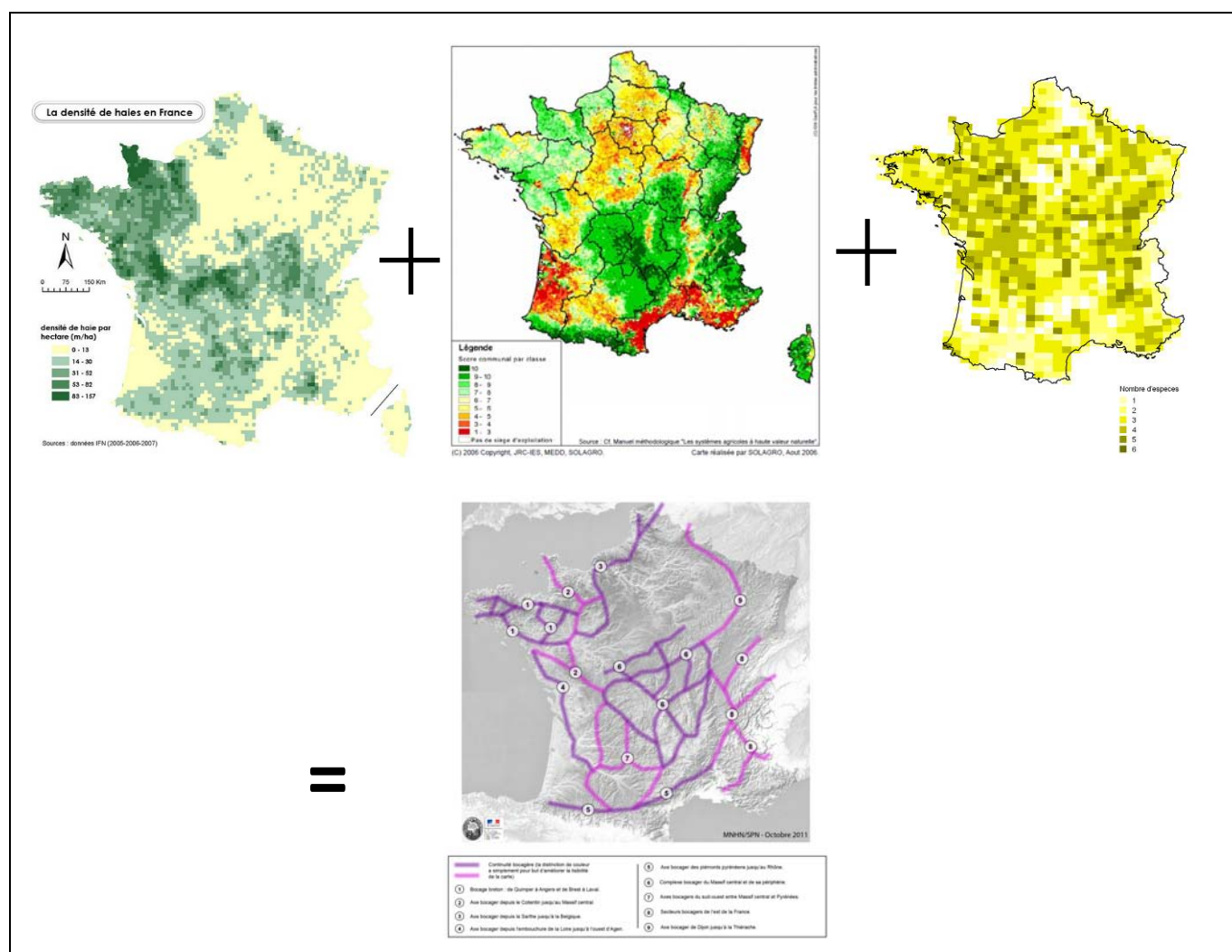


Figure 4 : Croisement cartographique entre des éléments quantitatifs (occupation du sol) et des éléments qualitatifs (chorologie d'espèces) de façon à identifier des continuités écologiques bocagères fonctionnelles
Sources : Sordello et al., 2011

II. COMMENT VÉRIFIER LA FONCTIONNALITÉ (C.-À.-D. SI LES DÉPLACEMENTS SONT EFFECTIFS) ?

Selon le REN Suisse, il existe 3 critères d'évaluation des éléments d'un réseau qui sont : la qualité, la capacité, la **fonctionnalité**. Pour le facteur « fonctionnalité », les principaux critères préconisés pour l'évaluation sont :

- « - l'accueil ou le rôle de refuge des milieux,
- le rôle de site favorable à la reproduction, plus particulièrement pour les espèces rares,
- le rôle de site de nourrissage, journalier ou saisonnier,
- le rôle de milieux de déplacement, d'échanges, de cheminement. »

On constate ainsi que cette fonctionnalité est rechercher à la fois dans les différents milieux de vie (éléments constituants repris par les 3 premiers tirets) et dans les structures supports de déplacements (repris par le dernier tiret).

II.1. Quelques outils

Pour vérifier qu'une structure est effectivement utilisée pour des déplacements, c'est-à-dire qu'elle est fonctionnelle par rapport à cet objectif, il est possible de mettre en place des protocoles variés de suivi comme :

- **l'utilisation de l'outil génétique** (ex : Dixon *et al.*, 2006) : des déplacements effectifs peuvent se mesurer, lorsqu'ils sont suivis d'une reproduction, via le brassage de gène qu'ils occasionnent. La biologie moléculaire peut alors permettre de mettre en évidence l'effectivité des échanges dans un paysage et donc l'efficacité d'une continuité ou au contraire l'importance de la fragmentation,

- **le radiotracking** (ex : Caroff, 2002 *in* Sordello, 2012g ; Ryckman *et al.*, 2010 *in* Sordello, 2012b) : l'équipement d'individus à l'aide d'émetteurs radios puis leur suivi par télémétrie permet de connaître précisément les capacités d'un paysage à permettre le déplacement des animaux suivis. La télémétrie est très utilisée en France sur les chauves-souris mais cet outil a également été déployé chez d'autres groupes biologiques (Cerf élaphe, Martre des pins, Genette commune, ...),

- **le suivi GPS** (ex : Pépin *et al.*, 2008 *in* Sordello, 2012b) : l'équipement d'individus à l'aide de colliers GPS permet de se rendre compte des trajets empruntés pour leurs déplacements et de constater les possibilités qu'offrent un paysage pour la mobilité,

- **l'utilisation de matériel audio/vidéo** (photopièges, ANABAT, ...) sur les corridors suspectés ou sur des passages à faune (ex : Carsignol 1998 *in* Sordello, 2012b ; com. pers. Quekenborn, 2012 *in* Sordello, 2012g) : ce type de matériel permet d'obtenir des preuves de passages sur des trajets pré-identifiés/passages à faune dont un acteur souhaite précisément s'assurer de sa fonctionnalité.

Pour plus de renseignements sur ces techniques, et en particulier sur l'outil moléculaire, se référer à Sordello *et al.* (2012). L'outil moléculaire est probablement celui qui traduit le mieux la fonctionnalité « finale » : on peut en effet imaginer qu'un animal réussisse à passer mais qu'il ne se reproduise pas ou que ce phénomène soit trop rare pour assurer un brassage des populations ou une colonisation durable. Par ailleurs, les capacités de dispersion peuvent être largement sous-estimées avec le recours aux seules méthodes de Capture-Marquage-Recapture. Par exemple, des études génétiques ont montré sur *Maculinea arion* que les individus parvenaient à circuler dans un rayon de 20 km alors que la CMR avaient amené à penser que les individus ne circulaient pas au-delà de 5,7 km (Ugelvig *et al.*, 2012).

Effectuer une vérification de fonctionnalité peut être indispensable dans le cas de corridors identifiés via des modèles théoriques. Les méthodes pré-citées peuvent ainsi être employées pour valider des réseaux écologiques autant que pour suivre sur le long terme l'efficacité de mesures mises en place (restauration de corridors, ...) ou encore pour quantifier l'impact d'un élément fragmentant.

II.2. Mesure de la connectivité « fonctionnelle » du réseau Natura 2000 entre pays frontaliers

Dans son dernier rapport évoqué plus haut, l'AEE (EEA, 2012) a calculé le degré de connectivité des sites Natura 2000 entre pays voisins. Au regard de la définition que l'AEE se donne pour la connectivité (analysée plus haut) :

- la connectivité structurelle a été mesurée en quantifiant la proportion de sites Natura 2000 de chaque côté des frontières par rapport à la longueur de ces frontières,

- la connectivité fonctionnelle a été mesurée par la présence des mêmes espèces dans les sites situés de chaque côté des frontières (espèces de l'annexe II de la DHFF).

On peut constater ainsi que, alors que la définition théorique se basait effectivement sur une notion de mouvements (dans l'espace et le temps, avec l'exemple pris de la migration de l'avifaune) dans les faits, la fonctionnalité reste ici abordée par une mesure de présence/absence d'espèces dans des sites proches. Celle-ci renseigne effectivement sur une cohérence écologique dans la désignation des sites mais ne préjuge pas d'échanges effectifs entre ces sites. Au final, ces deux calculs reviennent à mesurer de deux façons une connectivité structurelle puisqu'en quelques sortes ils traduisent tous deux une contiguïté (contiguïté de sites pour la connectivité dite « structurelle » et contiguïté d'espèces entre sites pour la connectivité dite « fonctionnelle »). Bien entendu, cette mesure de proximité, si elle ne correspond pas réellement à une mesure de continuité fonctionnelle, est un préalable intéressant.

III. COMMENT RÉTABLIR DES DÉPLACEMENTS EFFECTIFS LORSQUE LA FONCTIONNALITÉ A ÉTÉ ROMPUE ?

Au regard de la définition que nous nous sommes donnée pour la fonctionnalité des continuités écologiques, restaurer un paysage pour rétablir des déplacements effectifs peut être envisagé par :

- **restauration, recreation de milieu** : c'est la condition de base car avant de cibler les déplacements entre éléments, ces éléments doivent être présents. Peuvent alors être inclus : la recreation de mare, le reboisement ou au contraire l'ouverture de milieu, ...

- **la reconnexion des éléments du paysage devant être liés écologiquement selon les caractéristiques de l'espèce étudiée (se traduisant ou non par une vraie contiguïté).** La création de milieux, pris cette fois-ci comme éléments connectants, aussi bien linéaires (replantation de haie) que ponctuels (création de mare relais), permet de rétablir une fonctionnalité de la continuité écologique pour les espèces considérées (et des habitats pour d'autres espèces) ;

- **la suppression d'obstacles** (suppression d'infrastructure, renaturation de milieu, arrêt d'éclairage ou de traitements phytosanitaires, ...) ou la mise en place de mesure d'atténuation (passage à faune par exemple).

Ces propositions d'aménagement ne sont pas exhaustives. Il est nécessaire de garder à l'esprit que le rétablissement de la fonctionnalité d'une continuité écologique est complexe et qu'il n'existe pas une solution transposable à toute problématique. Agir sur les écosystèmes nécessite de la prudence et une bonne connaissance de ces derniers.

De plus, une fois que la fonctionnalité a été rompue pour une espèce ou un groupe d'espèce il peut être très difficile de pouvoir la restaurer. Ces opérations nécessitent au préalable une bonne connaissance de la biologie des espèces et des milieux concernés mais également de la problématique ayant conduit à une rupture de la fonctionnalité. Des études préalables sont donc nécessaires et conditionnelles à toute opération. Par exemple, pour restaurer une continuité écologique dont la fonctionnalité a été rompue par une infrastructure linéaire de transport, l'identification des points de conflits sur cette voie est possible et même fortement recommander pour maximiser l'efficacité d'éventuels passages à faune à construire en mesure de restauration.

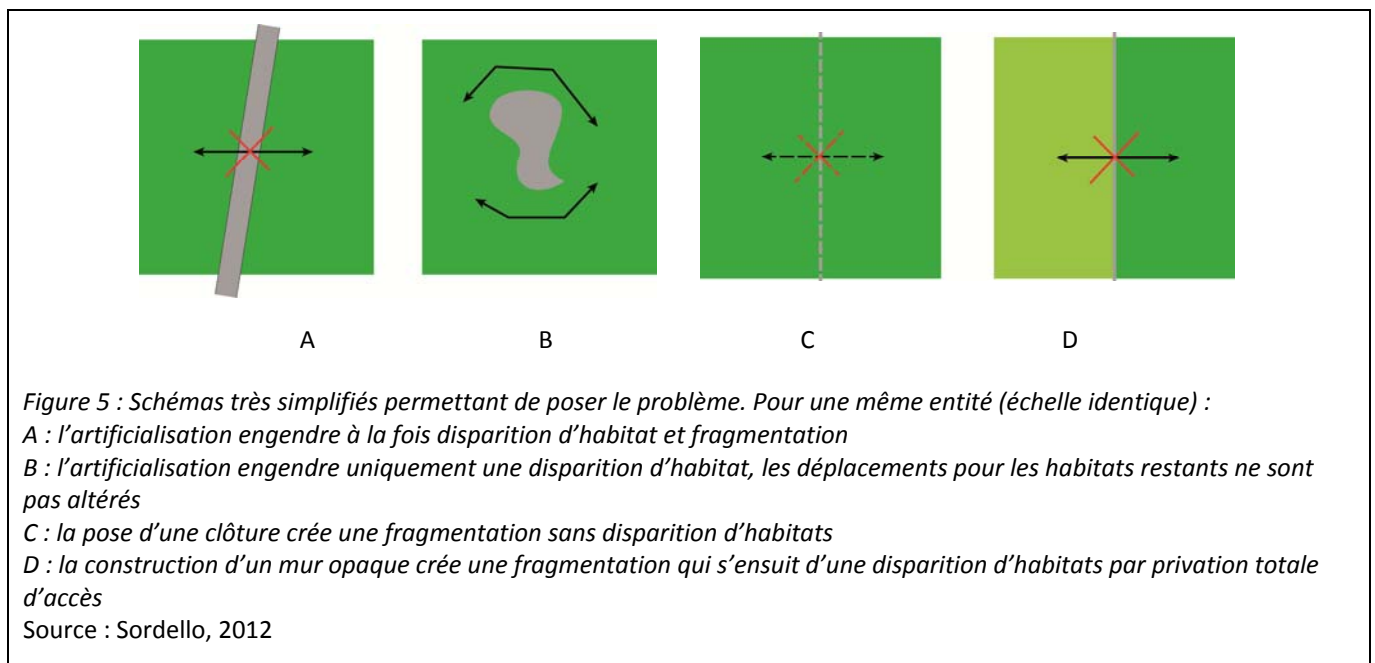
PARTIE 3 : HIÉRARCHISATION ENTRE FONCTIONNALITÉS ET SEUILS MINIMAUX

I. ENTRE COMPOSITION ET FRAGMENTATION

I.1. Peut-il y avoir fragmentation sans perte et inversement ?

En réalité, tous les cas semblent possibles (Cf. Figure 5) :

- la fragmentation d'habitats peut résulter d'une disparition d'habitats au moins pour une partie de la faune sauvage. Par exemple, la construction d'une route à travers une forêt engendre deux patchs de forêts déconnectés l'un de l'autre mais aussi la disparition de la forêt qui se trouvait en lieu et place de la route,
- une disparition d'habitats peut ne pas impliquer une fragmentation (totale). Par exemple si un contournement ou un survole de la zone artificialisée est possible,
- il peut y avoir fragmentation sans disparition (pose d'une clôture par exemple),
- théoriquement une fragmentation d'habitats peut également entraîner une disparition d'habitats (par exemple si des zones de milieux ouverts isolées, auxquelles des herbivores n'auront alors plus accès, évoluent petit à petit vers d'autres types d'habitats, fermés).



I.2. Qu'entend-on réellement par « fragmentation » ?

Sur un plan sémantique, il peut exister une certaine ambiguïté car l'usage de l'expression « fragmentation des habitats » recouvrent, pour certains auteurs, à la fois « disparition » et « coupure » alors que d'autres suggèrent de réserver précisément et uniquement cette expression pour décrire l'effet de coupure (Fahrig, 2003 par exemple, qui propose sinon de préciser « *Habitat Fragmentation per se* »).

Cette ambivalence du terme fragmentation peut amener à maintenir un flou dans le résultat de certaines publications. Par exemple, Virgos (2001 in Fahrig, 2003) conclut dans son étude que l'isolement affecte la densité de blaireaux seulement pour les patch situés dans un paysage de moins de 20 % de couvert forestier. La fragmentation aurait donc un impact sur la densité de blaireaux ; or dans son étude, l'isolement en tant que tel n'est en fait pas analysé, c'est avant tout la perte de couvert forestier qui est mesurée (Fahrig, 2003).

Pour Fahrig (2003), l'ambiguïté vient de la transposition du phénomène de fragmentation des habitats depuis la théorie des îles de Mc Arthur et Wilson. Dans la théorie des îles, fragmentation et perte d'habitat sont bien indépendantes puisque l'île ne résulte pas d'une érosion de terre entre île et continent. Alors que, selon Fahrig (2003), l'isolement des populations continentales ne peut être qu'une conséquence de la perte d'habitats. La transposition de la théorie au phénomène concret, sans mesurer cette nuance, serait à l'origine d'erreur dans l'identification des impacts de la fragmentation « *per se* ».

Notons que ces conclusions sont quand même relativement tronquées dans la mesure où il peut bien exister, comme cela a été montré ci-dessus, une fragmentation continentale sans perte d'habitat (clôture par exemple). Qu'en est-il par ailleurs de

la fragmentation provoquée par la lumière, le bruit ou les polluants chimiques (pesticides, métaux lourds, ...) qui, en soi, ne fait pas disparaître d'habitat au sens physique du terme.

Il paraît dans tous les cas pertinent de vouloir connaître les effets de la fragmentation « en soi », en les séparant de ceux de la composition, ce qui fait d'ailleurs écho à la séparation du projet SCAP (Stratégie de création des aires protégées) de celui de Trame verte et bleue. Néanmoins, cela implique nécessairement de relativiser ces effets dans la mesure où, comme expliqué en début, une même zone pourra correspondre à de l'habitat (composition) pour une espèce et à un support de déplacement (connectivité) pour une autre (exemple de la haie vue comme milieu de vie et comme corridor).

I.3. Quel pourrait-être les conséquences de la « fragmentation per se » ?

Pour Fahrig (2003), la fragmentation en tant que telle possède bien des effets séparables d'une disparition d'habitats. Deux impacts sont avancés par l'auteur :

- plus la fragmentation est importante plus les patches restants d'habitats favorables ont une probabilité élevée d'être trop petits vis-à-vis des exigences minimales de surfaces des espèces,
- la petitesse des patches fragmentés pousse alors les espèces à les quitter et donc à passer du temps hors de leur habitat favorable, ce qui signifie moins de temps pour leurs activités (alimentation et surtout reproduction) et des risques accrus de mortalité (collisions par exemple).

Le premier point est également connu pour entraîner tout une série de menaces potentielles liées aux petites populations (voir plus loin).

Rudnick *et al.* (2012) listent trois enjeux de la fragmentation « *per se* » :

- la connectivité du paysage est importante pour la dispersion et la migration des individus,
- la fragmentation des habitats peut rompre les flux de gènes et mener à un isolement génétique,
- la connectivité est essentielle à large échelle de temps et d'espace car elle offre un potentiel d'adaptation aux espèces en réponse aux changements globaux.

II. SI LES EFFETS PEUVENT ÊTRE SÉPARÉS, PEUT-ON LES HIÉRARCHISER ?

II.1. Existe-t-il un seuil global à partir duquel la fragmentation devient préjudiciable dans un paysage ?

La question est ici de savoir lequel des deux phénomènes, perte d'habitat ou fragmentation, est le plus préjudiciable. Posé autrement, la question peut revenir à interroger la possibilité d'une hiérarchisation des besoins à l'échelle d'un paysage entre habitats présents (surface et qualité) et connexions entre ces habitats ? Dit encore autrement, la question devient : est-il possible de hiérarchiser entre fonctionnalité intrinsèque des éléments qui composent le paysage et fonctionnalité du paysage lui-même donc en termes de déplacement ? Soit, à partir de quand le manque de déplacements (donc une perte de fonctionnalité des continuités écologiques) devient-il dominant sur les besoins de reproduction ou d'alimentation assurés par la fonctionnalité des éléments du paysage ? On peut facilement imaginer un système hiérarchique, où en premier lieu le facteur limitant est la quantité d'habitats disponibles et en cas de relativement faible surface d'habitat, la connectivité vient compenser en partie le manque d'habitat.

Par exemple, pour la Chouette de Tengmalm : à partir de quand les contraintes aux déplacements chez cette espèce peuvent-elle prendre le pas sur les besoins en ressources ? Des cavités médiocres pour se reproduire mais facilement reliables influe-t-il davantage sur la pérennité de l'espèce que la présence d'obstacles aux déplacements entre des cavités optimales ?

Il paraît intuitif que pour considérer des connexions entre habitats, il est d'abord nécessaire de considérer quels sont ces habitats (sont-ils présents ?, en qualité et en nombre suffisants ?). Sans habitat favorable, pas de connexions possibles ; avec un habitat favorable partout, la connexion est de fait partout. Par contre, la question d'une hiérarchisation entre les deux peut devenir réelle pour les situations intermédiaires : dans un paysage semi-artificialisé et semi-fragmenté, que vaut-il mieux faire : restaurer des connexions ou restaurer la composition. La littérature montre l'existence d'un vrai débat sur ce sujet.

Plusieurs études affirment que les variations d'habitats en surface et qualité ont des effets plus importants que les variations dans l'arrangement spatial des habitats (Fahrig, 2003 ; Hodgson *et al.*, 2011 ; Steffan-Dewenter, 2003). *Dans les études qui hiérarchisent les effets des paramètres spatiaux caractérisant l'hétérogénéité du paysage, la configuration spatiale a souvent*

un pouvoir explicatif moindre que la composition en types d'éléments. Pour les organismes spécialistes d'habitats particuliers notamment, la caractéristique majeure pour la survie des populations est le taux d'habitats favorables dans le paysage ; le niveau de fragmentation de ces habitats joue moins (INRA 2008).

Hodgson *et al.* (2009) considèrent que la conservation des habitats existants en bonne qualité devrait être la priorité première des politiques de biodiversité. Les auteurs estiment en effet qu'en donnant la priorité à la préservation d'habitats en surface et qualité suffisantes, cela engendre par définition une connectivité plus facile. Le raisonnement sous-entend que si disparition engendre fragmentation, recombinaison engendre reconnexion. Hodgson *et al.* (2011) vont même jusqu'à affirmer que si la structure de la matrice possède des effets quantifiables sur la dispersion des espèces, elle ne mène pas nécessairement à un accroissement significatif de la viabilité des populations. Des habitats en taille et qualité satisfaisantes fournissent des populations sources et des lieux de colonisations, et ce faisant, sont le déterminant principal de la capacité des espèces à modifier leur répartition en réponse par exemple au changement climatique, puisque les espèces peuvent ainsi s'établir successivement dans plusieurs régions.

Pour Doerr *et al.* (2011) en revanche, le processus n'est pas si simple, justement du fait de la distinction fondamentale entre la connectivité structurelle et la connectivité fonctionnelle. Ainsi, rien ne garantit que de recomposer les écosystèmes pour tendre vers une meilleure connexion physique des milieux se traduira dans les faits par des déplacements effectifs plus fluides donc vers une meilleure connectivité fonctionnelle. Connectivités fonctionnelle et structurelle peuvent être liées mais ce n'est pas systématique.

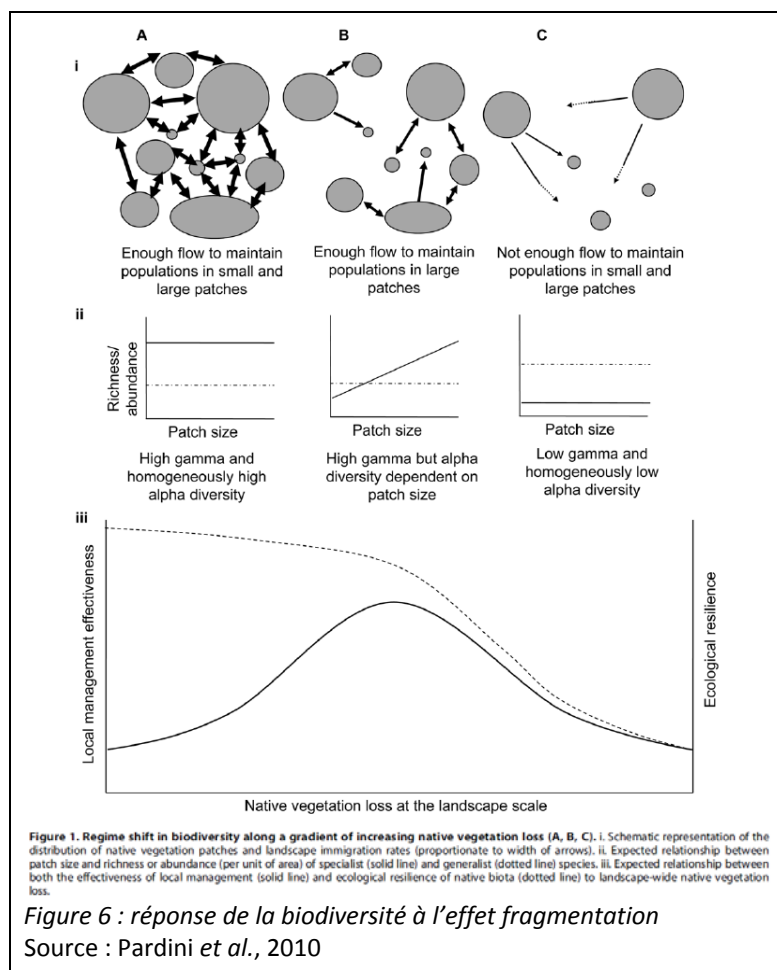
Plusieurs auteurs, donnant davantage de crédit à la composition qu'à la fragmentation, tempèrent en indiquant que la fragmentation peut devenir déterminante lorsque la part de milieux favorables passe en dessous d'un certain seuil (INRA, 2008). Des études théoriques suggèrent que la réponse de la biodiversité à la fragmentation n'est en effet pas linéaire et que l'effet de la fragmentation n'est apparente que si l'habitat favorable est peu présent dans le paysage (Fahrig, 2003). Ceci est notamment démontré de façon empirique sur des paysages de forêt tropicale fragmentée du Sud-Brésil (Pardini *et al.*, 2010) (Cf. Figure 6).

Le seuil de 30 % environ d'habitat favorable est avancé par plusieurs publications (Andrén, 1994 ; Andrén *et al.*, 1997 ; Fahrig, 1998 ; Flather & Bevers, 2002). Il apparaît qu'en deçà de ce seuil une augmentation de la connectivité peut pallier les effets négatifs de la fragmentation sur la biodiversité (Fahrig and Merriam, 1985). Cependant, il est important de préciser que ces études restent très théoriques et qu'elles ne sont basées que sur des modèles et des simulations ; à ce jour aucune preuve réelle de ce seuil n'a pu être apportée (Fahrig, 2003). Notamment, les paysages testés dans ces modèles sont généraux et hypothétiques alors les réponses sont sans doute variables selon les paysages, par exemple entre des habitats forestiers et des paysages agricoles.

Il convient là encore de noter que composition et fragmentation sont liées et que restaurer l'un peut restaurer l'autre. En milieu agricole par exemple, on peut supposer qu'il existe un lien souvent fort, même s'il n'est pas total, entre la structure du paysage et des paramètres d'intensification de l'agriculture : vouloir restaurer des espaces agricoles extensifs en y abaissant l'usage d'intrants peut amener dans le même temps à retrouver des parcelles plus petites, avec donc la régénération des éléments fixes connectants (haies, fossés, bosquets, ...).

En conclusion, on peut constater que les réflexions existantes portent sur la diversité globale et que cette approche occulte certainement une réalité plus complexe selon les taxons. La sensibilité des individus d'une espèce à la fragmentation dépend de leur rayon de déplacement quotidien et de leur échelle d'activité (Burel & Baudry, 1999).

Une meilleure précision peut-être nous être donnée dans ce cas une approche « espèces ». C'est une des conclusions à laquelle arrivent Billeter *et al.* (2008) dans leur étude européenne sur l'agriculture. Les auteurs constatent, comme beaucoup



d'auteurs cités ci-dessus, que la richesse en espèces est fortement liée au taux de milieu semi-naturels dans les paysages agricoles et qu'il n'y a pas d'effet évident de la connectivité. Mais, les auteurs expliquent ce résultat par le fait que leur étude s'est intéressée à une échelle « macro » et était destinée à brosser un tableau large, qui ne reflète donc pas nécessairement les besoins de chaque espèce. Selon les auteurs, la mesure de la connectivité varie fortement entre les espèces et de telles informations détaillées peuvent venir d'études à échelle plus fine focalisées sur des espèces identifiées.

II. 2. Essai de réponse pour quelques espèces et en fonction des échelles

Plusieurs auteurs (Rudnick *et al.*, 2012 ; Taylor *et al.*, 1990) soulignent le fait que la connectivité d'un paysage sera déterminée pas seulement par la distance entre patchs mais aussi par la nature biophysique de l'élément fragmentant les patchs et également par la biologie et le comportement des organismes eux-mêmes.

De nombreux paramètres vont nuancer pour chaque espèce l'ordre d'importance entre composition et fragmentation. Par exemple, les espèces à faible capacité de dispersion et spécialistes d'un type de milieu seront sans doute dépendantes plus rapidement que les autres de continuités écologiques fonctionnelles et les deux facteurs, composition et fragmentation, peuvent donc sans doute se rejoindre.

D'autres facteurs entrent également en compte, comme la taille domaine vital ou encore le caractère phylopatrique des juvéniles.

Les éléments analysés plus haut montrent que le type de fragmentation est également déterminant. Quel est l'élément fragmentant : route ? grillage ? lumière ? urbanisation ? barrage sur un cours d'eau ? Un même élément pourra comporter des degrés de fragmentation divers selon les espèces jusqu'à même jouer le rôle de corridor pour d'autres.

Enfin, s'il y a disparition d'habitats, la réponse est également nuancée en fonction des éléments ayant disparu : pour des chauves-souris, la disparition du gîte hébergeant la colonie sera sans doute un facteur très préjudiciable même si le paysage reste bien maillé. A l'inverse, la disparition d'une prairie pâturée pourra sans doute être contournée par la colonie en se rabattant sur d'autres prairies restantes.

Nous allons essayer de mettre en balance des minimums en termes de composition et de connexion pour différentes échelles de territoires en prenant quelques exemples d'espèces pour lesquelles la connaissance est disponible.

II.2.1. A l'échelle d'un individu

Les besoins en composition de l'habitat pour un individu sont déterminés par les exigences écologiques de l'espèce (besoin d'un terrier pour dormir, besoin d'une prairie pour chasser, ...), exceptions faites des variabilités individuelles trop difficiles à détailler ici.

Au final, la surface regroupant ces différents éléments et permettant de répondre à ces fonctions vitales est appelée domaine vital. La réalisation des synthèses bibliographiques sur quelques espèces proposées pour la cohérence nationale de la TVB a montré que les minimums nécessaires pour la survie d'un individu sont des données très difficiles à estimer. Pour la surface minimale de domaine vital par exemple, la donnée trouvée reste souvent la plus petite surface observée sans que cela ne préjuge du fait que l'espèce pourrait ou non vivre sur une surface plus petite. On peut ainsi tout au plus connaître des minimums connus. Par exemple : 100 ha pour un Pic cendré (*Picus canus*) ((Géroudet, 1998 in LPO Alsace, 2009) in Sordello, 2012k), 20 m de diamètre pour un Lézard vivipare (*Zootoca vivipara*) ((Laloi *et al.*, 2009 ; Massot & Clobert, 2000 ; Vercken, 2007) in Sordello, 2012h), 9 ha pour un Chat forestier (*Felis silvestris*) femelle et 81 ha pour un mâle (Schauenberg, 1981 in Sordello, 2012c).

Parfois, le minimum vital est connu, comme : au moins 5 kms de linéaire de cours d'eau favorable sont nécessaires pour le Gomphe serpentifère (*Ophiogomphus cecilia*) (Dommanget, 2004 in Merlet & Houard, 2012) ou au moins 3 600 m² sont nécessaires pour le Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*) (Rigaux *et al.*, 2009 in Sordello, 2012a). Sous entendu, en deçà de ces seuils, ces espèces ne peuvent s'installer/se maintenir.

Il faut cependant noter qu'il est difficile parfois de savoir dans la littérature si les surfaces mentionnées correspondent plutôt au territoire (c'est-à-dire à la zone défendue par l'individu) que réellement au domaine vital ou encore si le domaine vital n'a pas été élargi aux secteurs fréquentés plus occasionnellement.

Les seuils minima de composition du domaine vital (nombre de cavités minimum, surface minimale des différents milieux au sein du domaine vital) sont difficilement connus également. La littérature mentionne surtout des besoins qualitatifs qui ne sont que rarement assorties de données quantitatives. Par exemple, le Pélodyte ponctué nécessite une densité importante de points d'eau temporaires à l'échelle du paysage (Richter-Boix *et al.*, 2007 in Sordello, 2012j) mais aucun chiffre minimal n'a pu être trouvé. Parfois, cette information est disponible : pour la Chouette de Tengmalm, une densité moyenne de 3 à 4 arbres à cavités par 100 ha est avancée comme un minimum (Joveniaux & Durand, 1987 in Sordello, 2012e).

En termes de connexions, à l'échelle d'un individu, il est sans doute possible de dire que tous les besoins de déplacements permettant de relier des fonctions vitales sont eux-mêmes vitaux. Parmi les besoins vitaux, on retrouve à minima le besoin de se restaurer, dans tous les sens du terme (se nourrir, dormir). Ainsi, un Cerf élaphe qui ne pourra plus se mouvoir entre son habitat de jour (forêt pour le repos) et son habitat de nuit (milieu ouvert pour pâturer), par exemple parce que ces deux zones sont séparées par une route engrillagée, sera directement atteint par la fragmentation bien que les deux zones en questions soient restées propices.

Il ressort que parfois, pour un individu, l'agencement des éléments et donc leur connexion éventuelle sera aussi importante que la composition. Pour la Chouette chevêche par exemple, si l'habitat est la variable primordiale qui conditionne la présence de l'espèce, la structuration du paysage (matrice, tâches, connectivités) y contribue au moins autant (com. pers. Lecomte & Penpeny, 2012 *in* Sordello, 2012d).

II.2.2. A l'échelle d'une population

La théorie des petites populations soutient le fait qu'en deçà d'un certain effectif, la population en question ne peut se reconstituer et se dirige inévitablement vers l'extinction. Cette spirale est appelée le « vortex d'extinction » et s'explique par un basculement du modèle *déterministe*, qui fonctionne pour les grandes populations, à un modèle *stochastique*, auquel correspondent les petites populations. En d'autres termes, les petites populations sont plus sujettes aux effets du hasard que les grandes populations et ces effets peuvent donc causer leur perte. Dans les effets du hasard, il faut inclure les aléas démographiques, environnementaux et génétiques. Les petites populations sont également davantage exposées en cas de catastrophes (incendie, séisme, ...).

Les seuils admis dans la littérature restent cependant souvent théoriques et surtout sont très variables selon les auteurs. En voici quelques exemples :

- Pour le Chat forestier, Grabe & Worel (2001) estiment le minimum viable d'une population (à considérer comme le nombre d'individus minimum estimés pour que la survie de la population soit assurée à 95% pendant au moins 100 ans) à 50 individus adultes et fertiles qui ne sont pas apparentés entre eux, sous des conditions optimales et dans un temps restreint (*in* Kraft, 2008). Ce chiffre de 50 correspond à la taille effective de la population minimale et il n'est pas dit combien d'effectifs compterait cette population minimale si l'on y incluait les jeunes et les adultes non reproducteurs. Par ailleurs, ce chiffre de 50 individus n'est pas non plus suffisant si l'on prend en compte dans le calcul de la viabilité les facteurs biotiques et abiotiques qui influencent les populations telles que le climat, les maladies ou les impossibilités d'alimentation. Pour intégrer ces paramètres, le minimum viable doit être porté à 500 individus.

A partir du nombre d'individus, il est possible de calculer la surface minimale de population par multiplication avec la surface de domaine vital. Un effectif de 50 adultes fertiles aboutit à une surface d'habitat favorable et connecté d'environ 20 000 ha pour assurer la survie d'une population de chats forestiers (ce qui sous-entend dans le calcul un domaine vital moyen de 400 ha mâles et femelles confondus car les domaines des mâles se superposent généralement à ceux des femelles). En prenant un effectif minimum de 500 individus, cette taille d'habitat est alors de 165 000 ha.

- Pour la Chouette chevêche, il semblerait qu'une population comptant 5 couples ou moins soit menacée d'extinction à court terme (Génot *et al.*, 2002 *in* Sordello 2012d).

- Enfin, Traill *et al.* (2010) avancent que pour assurer le maintien à long terme et l'évolution potentielle d'une population, des milliers d'individus sont nécessaires pour atteindre une probabilité acceptable d'amortir les fluctuations environnementales et les catastrophes. Ce nombre minimum est bien supérieur à ce que la conservation propose habituellement.

Une population étant constituée d'individus d'une même espèce, les besoins en termes de déplacements pour une population reviennent en premier lieu à analyser les besoins d'un individu de cette population (donc voir « Echelle individu »). En second lieu, ce que la population apporte par rapport à l'échelle individu concerne les relations entre les individus, dont fait partie la reproduction qui est vitale au maintien d'une population. La reproduction peut nécessiter des besoins supplémentaires à ceux évoqués ci-dessus pour l'échelle individu. Cela peut-être le cas par exemple pour les espèces où mâles et femelles comportent des domaines vitaux disjoints, migrent ou encore ne sont pas fidèles à leur partenaire d'une année sur l'autre. La reproduction peut donc nécessiter une rencontre et/ou une recherche de lieux, c'est-à-dire des déplacements.

Chez la Loutre d'Europe par exemple, le domaine vital d'un mâle se superpose avec celui de plusieurs femelles qui n'entretiennent pas de relations entre elles ((Étienne, 2005 ; Bouchardy, 2005) *in* Sordello, 2012i). En dehors de la période de reproduction, mâles et femelles sont solitaires et la période de rut est la seule période où ils se rencontrent. Ils se retrouvent pour l'accouplement et la femelle élève ensuite seule les jeunes pendant plusieurs mois ; le mâle est systématiquement exclu de ce noyau familial.

En conclusion, nous pouvons supposer que dans certains cas, la fragmentation peut s'avérer aussi, voire plus, préjudiciable que la composition, à l'échelle d'une population si elle affecte la reproduction. Chez le Lézard vivipare par exemple, la

fragmentation du paysage modifie la démographie d'une population en réduisant le taux de reproduction des femelles quelque soit la qualité de l'habitat (Boudjemadi *et al.*, 1999 in Sordello, 2012h).

II.2.3. Échelle suprapopulationnelle

- La métapopulation comme structure suprapopulationnelle naturelle ?

Une métapopulation est une structure suprapopulationnelle regroupant plusieurs populations qui fonctionnent entre elles par échanges d'individus émigrants/immigrants. A l'échelle de la métapopulation l'espèce se maintient grâce à une dynamique des populations la constituant : certaines s'éteignent, d'autres apparaissent, d'autres aussi restent en place, certaines encore se réimplantent sur des sites éteints (Thompson, 2008).

Certaines espèces ont naturellement une telle organisation spatiale. Il s'avère cependant que la plupart, en réalité, auraient un fonctionnement en population continue à l'état naturel (Thompson, 2008). Le fonctionnement en métapopulation fait alors suite à la fragmentation de leur habitat par les activités humaines (Thompson, 2008). Le Cerf élaphe par exemple est dans ce cas (Patthey, 2003 in Sordello, 2012b). L'occupation spatiale de cet animal, à l'état « naturel », se traduirait en effet par une répartition plutôt continue, qui certes varie selon la qualité des habitats à l'échelle du paysage mais sans que pour autant des frontières nettes entre populations puissent être distinguées. L'existence de populations identifiées serait donc imposée artificiellement par les activités humaines.

Nous garderons néanmoins ici le modèle en métapopulation, comme base de réflexion sur les minimums nécessaires entre composition et fragmentation à l'échelle suprapopulationnelle.

- Minimum de noyaux pour une métapopulation viable

Le nombre minimal de noyaux de population et la distance minimale entre ces noyaux devant être respectés pour assurer le maintien d'une métapopulation ne sont pas des paramètres connus pour toutes les espèces.

Un exemple intéressant est celui du Faucon crécerellette (*Falco naumanni* (Fleischer, 1818)), un petit rapace migrateur (MEDDE, 2010 ; MEDDE, 2002). Cet oiseau est présent en France sur le pourtour méditerranéen, ce qui correspond à la limite nord de l'aire de répartition de l'espèce. Les effectifs ont marqué un recul fort jusque dans les années 2000, conduisant au lancement d'un plan national d'action 2002-2006 puis 2010-2014. L'objectif était de reconstituer une population viable à l'échelle de la zone méditerranéenne française.

Pour définir ce seuil minimal de viabilité de la population française, il a fallu définir d'une part, l'effectif minimal pour la population française ; ce qui impliquait de déterminer un nombre minimal de noyaux de population qui présente chacun des paramètres minimum assurant leur viabilité (effectifs, succès reproducteur, survie...) et d'autre part, l'aire de répartition de référence ; ce qui supposait de recenser tous les habitats d'alimentation les plus favorables à la reproduction de l'espèce.

En se basant sur les paramètres de Pomarol *et al.* (2002), il a alors été considéré que le seuil minimal d'un état de conservation optimal pour le Faucon crécerellette en France correspondrait à un **minimum de 6 populations distinctes, dont chacune serait composée d'au moins 50 couples nicheurs** et présenterait une productivité moyenne supérieure à 2 et une survie adulte supérieure à 0.70. L'effectif total de couples nicheurs à atteindre en France sur les 6 662 km² d'aire de répartition optimale a ensuite été calculé en considérant un couple nicheur pour 4 km², ce qui a amené à un effectif minimal d'environ 1 200 – 1 700 couples. Enfin, **la distance minimale entre deux noyaux de population a été fixée à 30 km puisque la dispersion des individus reproducteurs est faible au-delà de cette distance** ((Negro *et al.*, 1997 ; Serrano *et al.*, 2001 ; Serrano & Tella, 2003) in MEDDE, 2010). L'ensemble de ces paramètres devait assurer une distribution et un effectif minimaux garantissant la viabilité de l'espèce en France.

Les critères de classement en liste rouge UICN (UICN, 2001) peuvent là encore apporter un éclairage sur le nombre de noyaux de population nécessaire pour ne pas risquer d'être dans les catégories menacées. Dix noyaux de population ou moins pré-qualifie pour la catégorie VU « vulnérable », 5 noyaux ou moins pré-qualifie pour la catégorie EN « en danger » et un seul noyau pour la catégorie CR « en danger critique ».

Pour déterminer la catégorie d'appartenance d'une espèce dans la liste rouge, les effectifs minimum de la population (pris ici au sens de l'ensemble des individus de l'espèce, donc finalement au sens de métapopulation que nous entendons ici) sont également un critère. Moins de 10 mille individus mâtures pré-qualifie pour la catégorie VU « vulnérable », moins de 2 500 pré-qualifie pour la catégorie EN « en danger » et moins de 250 pré-qualifie pour la catégorie CR « en danger critique ». Chaque noyau de population doit ensuite ne pas avoir moins de 1 000, 250 ou 50 individus mâtures pour ne pas faire basculer l'espèce respectivement dans les catégories VU, EN, CR.

- Minimum de connexions entre les noyaux pour une métapopulation viable

Il est possible de supposer que les besoins de connexions entre les noyaux dits « vitaux » pour le maintien de la métapopulation sont eux-mêmes « vitaux » pour ce maintien.

Une étude réalisée sur les micromammifères montre en tous cas que pour une métapopulation à l'équilibre, l'ajout de nouveaux corridors n'augmente pas la taille de cette métapopulation si le nombre de noyaux lui-même n'est pas augmenté (Henein & Merriam, 1990).

Quelques données peuvent être trouvées ça et là, parfois à interpréter, comme pour la Chouette chevêche en Île-de-France où le maintien de l'espèce dans certaines zones est dû à des vallées qui permettent d'assurer encore une continuité entre des noyaux isolés grâce à la présence de couples en chapelets distants de moins de 2 km (Lecomte, 1995 *in* Sordello 2012d). Sous-entendu, dans ce contexte paysager, les connexions seraient plus importantes que les noyaux puisqu'elles permettent une pérennité de l'espèce sous la forme d'un chapelet.

Une difficulté limite néanmoins la possibilité de hiérarchiser nettement les seuils minimums entre composition et fragmentation à l'échelle suprapopulationnelle. Cette difficulté est l'existence d'un retard dans les effets de la fragmentation par rapport à ceux de la perte d'habitat. De fait, une espèce peut être présente sans que les conditions locales ne soient réunies pour garantir son maintien, comme cela a été démontré dans les pelouses calcaires fragmentées par l'agriculture intensive (Thompson & Ronce, 2010). Un certain nombre d'espèces peuvent donc disparaître en décalage avec une fragmentation antérieure de l'habitat qui est, néanmoins, la cause directe de leur perte (Thompson & Ronce, 2010). Il existe ainsi ce que Tilman *et al.* (1994) appellent une « **dette d'extinction** ».

Il faut noter par ailleurs que, à l'échelle métapopulationnelle, la fragmentation ne peut être vue comme une simple rupture entre noyaux : elle redistribue également les cartes quant à ce qui se passe au sein des noyaux. Tout se passe comme si il existait un **rétro-effet de la fragmentation qui peut exister entre noyaux vers les noyaux eux-mêmes** : les individus modifient leur comportement au sein des noyaux et le fonctionnement dans des populations déconnectées n'est donc pas le même que dans des populations connectées.

Pour Lézard vivipare par exemple, des recherches ont montré que la taille des populations d'une métapopulation tend peu à peu à s'homogénéiser dans un contexte connecté car la dispersion juvénile d'une population y est densité-dépendante (Lecomte *et al.*, 2004 *in* Sordello, 2012h). En revanche, en contexte fragmenté, les populations subissent aussi bien des extinctions que des explosions démographiques car la dispersion n'y est plus densité-dépendante, ce qui fait que les explosions démographiques sont suivies par un déclin des effectifs (Lecomte *et al.*, 2004 *in* Sordello, 2012h). Ainsi, des populations non connectées ne se stabilisent pas (Lecomte *et al.*, 2004 *in* Sordello, 2012h). Ces résultats montrent que la perte de connectivité au sein d'une métapopulation modifie le fonctionnement des populations en modifiant le déterminisme de la dispersion juvénile qui devient ou non influencée par les conditions locales (Lecomte *et al.*, 2004 *in* Sordello, 2012h). Il existe aussi des exemples chez les papillons.

Le Campagnol amphibie est un autre exemple allant dans ce sens. Cette espèce semble en effet avoir tendance à ne pas être présente sur des portions de rives propices si elles sont complètement isolées (Rigaux *et al.*, 2009 *in* Sordello, 2012a). La disponibilité de portions de rives propices à proximité de portions occupées est donc un facteur favorisant la présence et le maintien du Campagnol amphibie à l'échelle d'une zone de quelques kilomètres de réseau hydrographique (Rigaux *et al.*, 2009 *in* Sordello, 2012a).

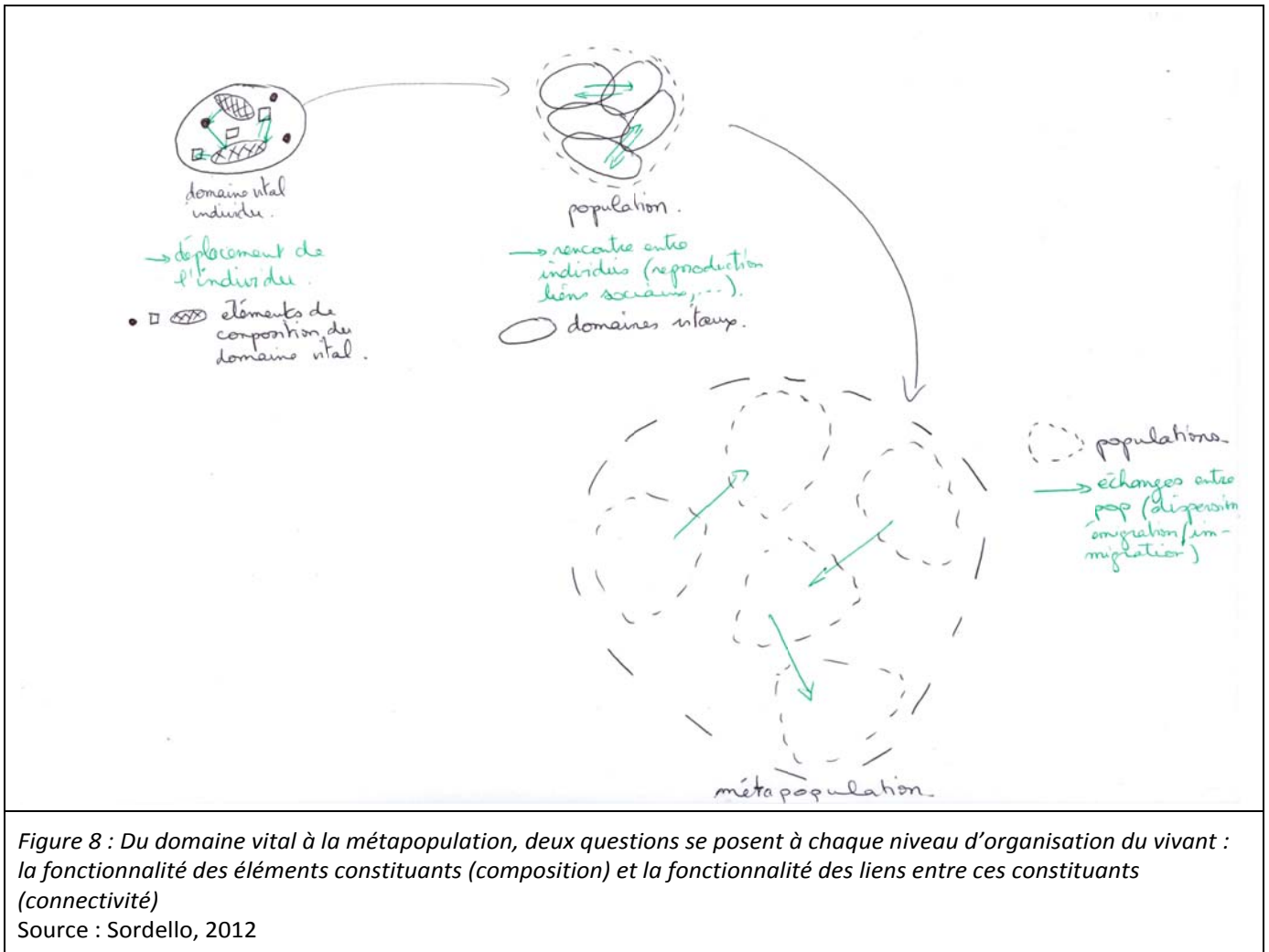
Il semble donc exister des interactions fortes entre fragmentation et composition et entre l'effet de ces facteurs à des échelles différentes.

Le tableau en Figure 7 montre quelques minimum connus pour certaines espèces.

Échelle	Individu		Populationnelle		Interpopulationnelle	
	Composition (nombre d'éléments, surface du domaine vital, ...)	Connexion au sein du domaine vital	Composition (nombre d'individus, surface, ...)	Connexion	Composition (nombre de noyaux)	Connexion entre population
Gomphe serpent	5 km min de linéaire de cours d'eau favorable					
Campagnol amphibie	3 600 m ² min					
Chat forestier			500 individus min soit 165 000 ha			
Cerf	43 % forêt et 57 % agricole	position de jour à 50 m min de toutes zones linéaires dégagées car généralement utilisées par prédateurs ou car dérangement humain	500 ha min pour un groupe matriciel (biches adultes et leur progéniture de 1 et 2 ans) et 1 100 ha min pour un groupe de mâles	mâles utilisent zones périphériques des massifs forestiers dans un rayon de l'ordre de 10 à 20 km hors période de reproduction	Nombre de noyaux non connu	A l'état « naturel », répartition plutôt continue des populations. Existence de populations identifiées et fonctionnant en métapopulation imposée par l'artificialisation
	forêt avec 42 à 49 % de conifères et caractérisées par un volume de bois de 150 m ³ /ha 600 m min aux habitations	biche cherche à réduire la distance entre ses zones diurnes de repos et ses zones nocturnes d'alimentation pour optimiser le rapport coût (déplacement) / bénéfice (alimentation)			6 noyaux min	30 km min
Faucon Crécerelle			50 individus min			
Chouette Chevêche			5 couples min			
Tengmalm	3 à 4 cavités min pour 100 ha					

Figure 7 : Minimum connus en termes de composition et de connexion pour quelques espèces en fonction des échelles.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES



La fonctionnalité d'un élément ou d'un ensemble d'éléments d'une trame est une notion difficile à évaluer de façon globale, car elle est intimement dépendante du taxon concerné. La fonctionnalité d'une trame semble aussi dépendante du contexte paysager à l'échelle supérieure, avec une relation probablement non-linéaire avec le taux d'éléments semi-naturels dans le paysage.

L'étude taxon par taxon semble peu opérationnelle, risquant de passer à côté d'une part importante de la biodiversité.

La piste la plus prometteuse semble être d'estimer la fonctionnalité *ex-ante* et *ex-post* à partir de cortèges (guildes) d'espèces par grands types de traits de vie, notamment en termes de milieux et de capacité de dispersion, en prenant comme espèces modèles des taxons facilement échantillonnables.

Des tests de représentativité d'espèces parapluies vis-à-vis de la connectivité pour d'autres espèces seraient à développer du côté de la Recherche.

L'approche par la génétique du paysage semble la mieux à même de mesurer *a posteriori* les effets d'une trame sur la fonctionnalité, c'est-à-dire, au final, sur les possibilités de reproductions entre populations.

Plusieurs points pourraient encore être développés en complément ou approfondis :

- la fonctionnalité des continuités par guildes d'espèces et dans une approche « milieu »,
- mesurer la fonctionnalité et identifier des réseaux fonctionnelles (différentes approches et modèles existants),
- la notion de seuils, sur la base du tableau proposé à trois échelles,
- la transposition des différents concepts de fonctionnalité et de seuils minimum aux éléments de TVB (corridors et réservoirs).

RÉFÉRENCES CONSULTÉES

- ANDREN H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscape with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*. Numéro 71. Pages 355-366.
- ANDREN H., DELIN A., CUTHILL C. (1997). Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements. *Forum. Oikos*. Numéro 80. Pages 193-196.
- BILLETER R., LIIRA J., BAILEY D., BUGTER R., ARENS P., AUGENSTEIN I., AVIRON S., BAUDRY J., BUKACEK R., BUREL F., CERNY M., DE BLUST G., DE COCK R., DIEKÖTTER T., DIETZ H., DIRKSEN J., DORMANN C., DURKA W., FRENZEL M., HAMERSKY R., HENDRICKX F., HERZOG F., KLOTZ S., KOOLSTRA B., LAUSCH A., LE COEUR D., MAELFAIT J.-P., OPDAM P., ROUBALOVA M., SCHERMANN A., SCHERMANN N., SCHMIDT T., SCHWEIGER O., SMULDERS M.-J.-M., SPEELMANS M., SIMOVA P., VERBOOM J., VAN WINGERDEN W.-K.-R.-E., ZOBEL M. & EDWARDS P.-J. (2008). Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of applied ecology*. Numéro 45. Pages 141–150.
- BIOTOPE (2011). *Fond documentaire pour analyser les enjeux des continuités écologiques en Pays-de-la-Loire*. Document de travail pour les ateliers thématiques. 125 pages.
- BLONDEL J. (1995). *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Edition Masson, collection écologie. Numéro 27. Paris.
- BOISSINOT A. & GRILLET P. (2010). Conservation des bocages pour le patrimoine batrachologique. *Le courrier de la nature*. Numéro 252. Pages 26-33.
- BROOKS T.-M., PIMM S.-L. & OYUGI J.-O. (1999). Time lag between deforestation and bird extinction in Tropical forest fragment. *Conservation biology*. Volume 13. Numéro 5. Pages 1140-1150.
- BUREL F. & BAUDRY J. (1999). *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Edition TEC et DOC, Paris.
- DIXON J.-D., OLI M.-K., WOOTEN M.-C., EASON T.-H., MCCOWN J.-W. & PAETKAU D. (2006). Effectiveness of a Regional Corridor in Connecting - Two Florida Black Bear Populations. *Conservation biology*. Volume 20. Numéro 1. Pages 155-162.
- CONSEIL REGIONAL D'ÎLE-DE-FRANCE & DIRECTION RÉGIONALE ET INTERDÉPARTEMENTALE DE L'ENVIRONNEMENT ET DE L'ÉNERGIE D'ÎLE-DE-FRANCE (2012). *Projet de SRCE Île-de-France*. pages.
- DOERR V.-A.-J., BARRETT T. & DOERR E.-D. (2011). Connectivity, dispersal behaviour and conservation under climate change: a response to Hodgson *et al.*. *Journal of applied ecology*. Numéro 48. Pages 143-147.
- EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY (2011). *Landscape fragmentation in Europe*. 87 pages.
- EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY (2012). *Protected areas in Europe — an overview*. 130 pages.
- FAHRIG L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology evolution and systematics*. Numéro 34. Pages 487-515.
- FAHRIG L. & MERRIAM G. (1985). Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*. Volume 66. Numéro 6. Pages 1762-1768.
- FLATHER C.-H. & BEVERS M. (2002). Patchy reaction-diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement. *American naturalist*. Volume 159. Numéro 1. Pages 40-56.
- GILBERT-NORTON L., WILSON R., STEVENS J.-R. & BEARD K.-H. (2010). A meta-analytic review of corridor effectiveness. *Conservation biology*. Volume 24. Numéro 3. Pages 660-668.
- HODGSON J.-A., MOILANEN A., WINTLE B.-A. & THOMAS C.-D. (2011). Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *Journal of applied ecology*. Numéro 48. Pages 148–152
- HODGSON J.-A., THOMAS C.-D., WINTLE B.-A. & MOILANEN A. (2009). Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. *Journal of applied ecology*. Numéro 46. Pages 964-969.

INRA (2008). *Agriculture et biodiversité - Valoriser les synergies*. Expertise scientifique collective réalisée à la demande du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche et du Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement durable et de l'Aménagement du territoire. 84 pages.

JAEGGER J.-A.-G. (2000). Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation. *Landscape ecology*. Volume 15. Numéro 2. Pages 115-130.

MERLET F. & HOUARD X. (2012). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie du Gomphe serpentin (Ophiogomphus cecilia (Geoffroy in Fourcroy, 1785)) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Office pour les insectes et leur environnement & Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 8 pages.

MINISTERE DE L'ÉCOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT DURABLE ET DE L'ÉNERGIE (MEDDE) (2010). *Plan national d'actions du Faucon Crécerellette en France Falco naumanni (Fleischer, 1818) 2010-2014*. 171 pages.

MINISTERE DE L'ÉCOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT DURABLE ET DE L'ÉNERGIE (MEDDE) (2002). *Plan de restauration du Faucon Crécerellette en France Falco naumanni (Fleischer, 1818) 2002-2006*. 33 pages.

NAMPINDO S., PLUMPTRE A. & VICTURINE R. (2006). *Increasing the functionality of the Kyambura-Kasyoha Kitomi corridor and Mpanga Falls area in the Greater Virunga Landscape: management options and cost implications*. Wildlife Conservation Society. Final Report prepared for Conservation International. 41 pages.

OFFICE FÉDÉRAL DE L'ENVIRONNEMENT, DES FORÊTS ET DU PAYSAGE (OFEFP) (2004). *Réseau écologique national (REN)*. 132 pages.

PARDINI R., DE ARRUDA BUENO A., GARDNER T.-A., PRADO P.I. & METZGER J.-P. (2010). Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PlosOne*. Volume 5. Numéro 10. 10 pages.

POMAROL M., SALVADOR R., CARBONELL F., BONFIL J. (2002). *Viabilidad de las poblaciones de Cernicalo primilla reintroducidas en Catalunya*. In: *Actas del V congreso Nacional sobre el Cernicalo Primilla*. Toledo. 215 pages.

RUDNICK D.-A., RYAN S.-J., BEIER P., CUSHMAN S.-A., DIEFFENBACH F., EPPS C.-W., GERBER L.-R., HARTTER J., JENNESS J.-S., KINTSCH J., MERENLENDER A.-M., PERKL R.-M., PREZIOSI D.-V. & TROMBULAK S.-C. (2012). *The role of Landscape connectivity in planning and implementing conservation and restoration priorities*. The Ecological Society of America. Report n° 16. 21 pages.

SORDELLO R. (2012a). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie du Campagnol amphibie (Arvicola sapidus Miller, 1908) r relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 9 pages.

SORDELLO R. (2012b). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie du Cerf élaphe (Cervus elaphus Linnaeus, 1758) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 19 pages.

SORDELLO R. (2012c). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie du Chat forestier (Felis silvestris Schreber, 1775) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 8 pages.

SORDELLO R. (2012d). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie de la Chouette chevêche (Athene noctua (Scopoli, 1769)) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 19 pages.

SORDELLO R. (2012e). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie de la Chouette de Tengmalm (Aegolius funereus (Linnaeus, 1758)) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 18 pages.

SORDELLO R. (2012f). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie du Cincle plongeur (Cinclus cinclus (Linnaeus, 1758)) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 14 pages.

- SORDELLO R. (2012g). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie du Grand rhinolophe (Rhinolophus ferrumequinum (Schreber, 1774)) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 17 pages.
- SORDELLO R. (2012h). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie du Lézard vivipare (Zootoca vivipara (Jacquin, 1787)) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 10 pages.
- SORDELLO R. (2012i). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie de la Loutre d'Europe (Lutra lutra (Linnaeus, 1758)) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 19 pages.
- SORDELLO R. (2012j). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie du Pélodyte ponctué (Pelodytes punctatus (Daudin, 1802)) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 9 pages.
- SORDELLO R. (2012k). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie du Pic cendré (Picus canus Gmelin, 1788) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 12 pages.
- SORDELLO R. (2012l). *Synthèse bibliographique sur les traits de vie de la Pie-grièche écorcheur (Lanius collurio Linnaeus, 1758) relatifs à ses déplacements et à ses besoins de continuités écologiques*. Service du patrimoine naturel du Muséum national d'Histoire naturelle. Paris. 11 pages.
- SORDELLO R., AMSALLEM J. & DUBUS V. (2012). *Trame verte et bleue - Suivi et Évaluation - Quelle faisabilité d'utiliser l'outil génétique ?*. Muséum national d'histoire naturelle (MNHN) - Service du Patrimoine naturel (SPN) & Institut National de Recherche en Sciences et Technologies pour l'environnement et l'Agriculture (IRSTEA) - UMR TETIS. 34 pages.
- SORDELLO R., COMOLET-TIRMAN J., DA COSTA H., DE MASSARY J.C., DUPONT P., ESCUDER O., GRECH G., HAFFNER P., ROGEON G., SIBLET J.P. & TOUROULT J. (2011). *Trame verte et bleue – Critères nationaux de cohérence – Contribution à la définition du critère pour une cohérence interrégionale et transfrontalière*. Muséum national d'histoire naturelle (MNHN) - Service du Patrimoine naturel (SPN). 54 pages.
- STEFFAN-DEWENTER I. (2003) Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in fragmented orchard meadows. *Conservation biology*. Numéro 17. Pages 1036-1044.
- TAYLOR P.-D., FAHRIG L., HENEIN K. and MERRIAM G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*. Volume 68. Numéro 3. Pages 571-573.
- THOMPSON J.-D. (2008). *Des fragments de nature : éléments d'une hétérogénéité paysagère façonnée par l'homme*. Pages 50-53. In: *Entre l'Homme et la Nature : une démarche pour des relations durables*. Réserves de Biosphère – Notes Techniques 3 (ed L. Garnier). UNESCO, Paris. 140 pages.
- THOMPSON J.-. & RONCE O. (2010). Fragmentation des habitats et dynamique de la biodiversité. Regards et débats - Société Française d'Écologie (SFE). Disponible en ligne sur : <http://www.sfecologie.org/regards/2010/11/18/regards-6-thompson-ronce/>
- TILMAN D., MAY R.-M., LEHMAN C.-L. & NOWAK M.-A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Letters to nature*. Numéro 371. Pages 65-66.
- TRAILL L.-W., BROOK B.-W., FRANKHAM R.-R. & BRADSHAW C.-J.-A. (2010). Pragmatic population viability targets in a rapidly changing world. *Biological conservation*. Volume 143. Numéro 1. Pages 28-34.
- UGELVIG L.-V., ANDERSEN A., BOOMSMA J.-J. & NASH D.-R. (2012). Dispersal and gene flow in the rare, parasitic Large Blue butterfly *Maculinea arion*. *Molecular ecology*. Numéro 21. Pages 3224-3236.
- UNION INTERNATIONALE POUR LA CONSERVATION DE LA NATURE (2001). *Catégories et Critères de l'UICN pour la Liste Rouge : Version 3.1*. Commission de la sauvegarde des espèces de l'UICN. UICN, Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni. 37 pages.

VIMAL R. (2010). *Des aires protégées aux réseaux écologiques : science, technique et participation pour penser collectivement la durabilité des territoires*. Thèse pour obtenir le grade de Docteur de l'Université Montpellier II. 297 pages.

VIMAL R., BERNARD C., LETOURNEAU A., BERNIER A. & THOMPSON J. (2011). *Trame verte et bleue : quelle approche spatiale pour quel réseau écologique ?*. Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (CEFE). 60 pages.



La mise en œuvre du cadrage du projet Trame verte et bleue a amené à codifier la notion de « fonctionnalité des continuités écologiques » (Décret relatif à la Trame verte et bleue du 27 décembre 2012).

Afin de mieux maîtriser ce concept en vue de son application par les acteurs de la TVB, le Ministère en charge de l'écologie a missionné le MNHN-SPN pour réaliser une synthèse bibliographique sur ce sujet.

Ce rapport est ainsi le fruit d'une première réflexion prospective amenant des illustrations naturalistes et des éléments de littérature scientifique concernant la notion de fonctionnalité des continuités écologiques.

D'une manière générale, la notion de « fonctionnalité » renvoie à celle de « fonction » et donc, dans le cas d'une continuité écologique, à l'objectif de préservation des flux nécessaires au vivant à toutes ses échelles. L'accomplissement de cette fonction est alors fortement dépendante des exigences écologiques des espèces pour leur mobilité.

Ce travail revient également sur les fondamentaux de la fragmentation d'habitats en analysant ses causes et ses effets par rapport au processus de disparition d'habitats, montrant ainsi que les deux phénomènes peuvent effectivement être dissociés. Enfin, il soulève la question des minimum nécessaires au bon fonctionnement des continuités écologiques, qui s'avèrent difficiles à déterminer.