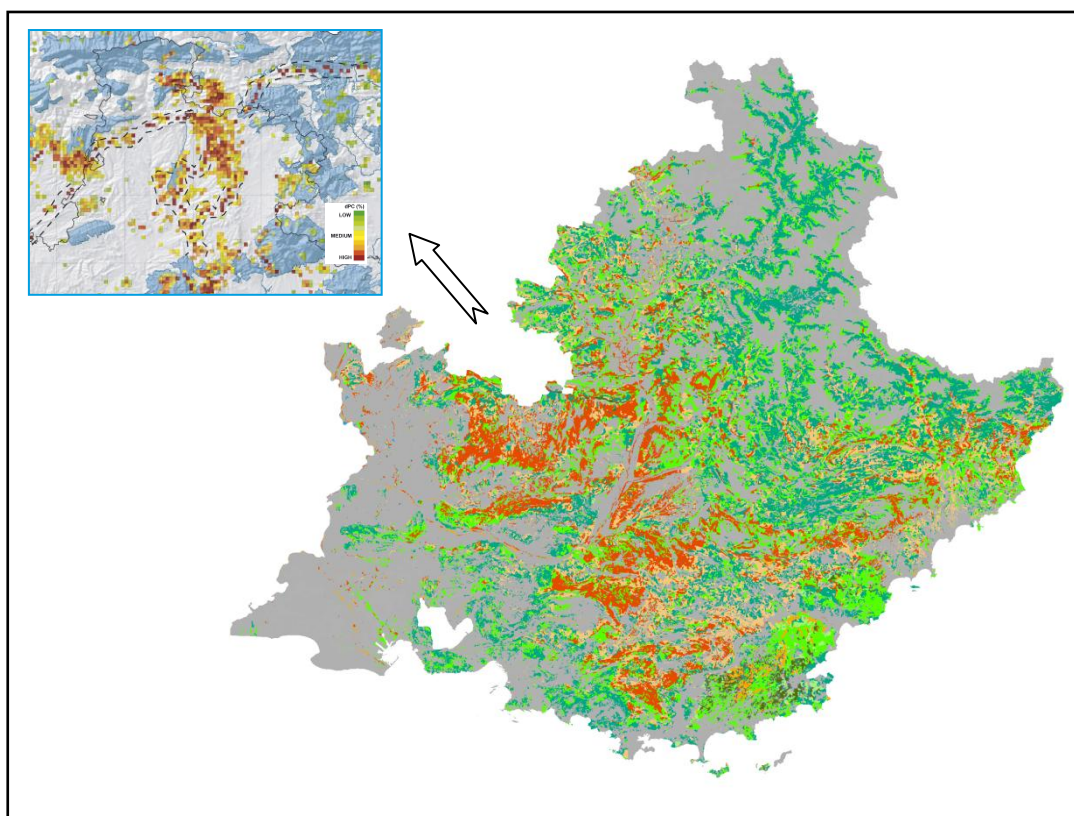


Outils pour l'analyse de la connectivité des habitats

Catherine Avon et Laurent Bergès



Projet J Diacofor - Convention cadre Irstea – MEDDE DEB (2012-2014)

**Test d'outils de diagnostic de la connectivité
fonctionnelle potentielle de la trame forestière**

Irstea, UR EMAX, 3275 Route de Cézanne CS 40061, 13182 Aix-en-Provence

Résumé

De nombreuses méthodes et outils ont été développés pour mesurer la connectivité des habitats à l'échelle du paysage. Ce rapport présente les outils actuels qui semblent les plus pertinents pour analyser la connectivité d'un réseau écologique et fournir des éléments de diagnostic de l'état d'un réseau écologique. Après avoir rappelé l'importance de la connectivité en écologie du paysage et en biologie de la conservation, la synthèse est centrée sur la théorie des graphes en expliquant pourquoi ces modèles semblent particulièrement prometteurs pour l'analyse de la connectivité potentielle des habitats. Le principal avantage de cette méthode est que la modélisation des taches d'habitat et de la dispersion entre taches peut être très simple ou beaucoup plus complexe, nécessitant ainsi peu de données ou au contraire une très bonne connaissance de l'écologie de l'espèce. Nous détaillons les différents indices de connectivité (IIC, PC, BC) qui permettent de calculer la connectivité globale du réseau, mais aussi la contribution de chaque tache d'habitat (ou de chaque lien de dispersion) selon son rôle dans la connectivité globale : 1- connectivité intra-tache, c'est à dire la capacité d'héberger des individus ; 2- contribution aux flux entre taches, c'est-à-dire la capacité d'émettre ou recevoir des individus ; 3- contribution comme relais ou "stepping stones", c'est-à-dire le rôle de la tache comme étape dans la dispersion au sein du réseau. Nous présentons ensuite plus brièvement d'autres modèles, les chemins multiples et la théorie du circuit, qui sont des approches plus pertinentes que les analyses de chemins de moindre coût utilisées jusqu'à présent pour déterminer les corridors de dispersion des espèces. Le rapport se termine par plusieurs remarques sur la nécessité de bien définir l'habitat de l'espèce avant d'appliquer une analyse de connectivité et sur l'importance de valider les sorties des modèles par des données empiriques.

Sommaire

1	Qu'est ce que la connectivité et comment l'analyser ?	3
2	La théorie des graphes en écologie du paysage et biologie de la conservation	7
2.1	Éléments de base sur la théorie des graphes	7
2.2	Théorie des graphes et biologie de la conservation	8
2.3	Approche intégrative de la connectivité à développer par la théorie des graphes	11
3	Outils et indices pour évaluer la connectivité des habitats	12
3.1	Conefor	12
3.1.1	Le concept de disponibilité de l'habitat comme consensus	12
3.1.2	Plusieurs indices pertinents pour appréhender la connectivité	16
3.2	Les multi-chemins et Circuitscape	23
3.2.1	Les chemins multiples et la réponse à une matrice paysagère composite	23
3.2.2	Circuitscape et la théorie du circuit	24
3.3	Autres outils, définition de l'habitat et validation empirique	27
4	Conclusions	28
5	Références	30

1 Qu'est ce que la connectivité et comment l'analyser ?

La notion de connectivité des habitats est un concept assez récent et issu principalement de l'écologie du paysage. Il repose sur l'hypothèse que la fragmentation des paysages exacerbe les déplacements des individus entre les taches d'habitats tant pour assurer la survie individuelle (reproduction, alimentation, repos...), que celle de l'espèce par le maintien d'échanges (de gènes) inter-populationnels (métapopulations). La connectivité ne peut être définie que d'un point de vue de l'espèce dans le sens où elle résulte de l'interaction entre une espèce et le paysage qu'elle occupe. Le degré de connectivité d'un paysage varie ainsi selon l'espèce considérée et sa capacité à l'utiliser et donc selon la composition et la configuration spatiale des habitats. Ainsi, un paysage donné n'aura pas la même connectivité pour une espèce à faible capacité de dispersion que pour une espèce à forte capacité ; et par exemple, une espèce forestière traversera plus difficilement un paysage composé d'habitats d'agriculture intensive qu'un paysage composé d'habitats contenant des éléments boisés. Bien que les questions liées à la connectivité puissent être assez fondamentales (recherche de patrons et de processus, fonctionnement des populations), celles-ci ont en général la particularité d'être particulièrement orientées vers la conservation et la gestion des habitats et des espèces, et les recherches sur la connectivité sont souvent très appliquées.

De nombreuses méthodes et outils ont été développés pour mesurer la connectivité des habitats à l'échelle du paysage, et selon Calabrese et Fagan (2004) ils peuvent être rattachés à trois grandes catégories, de la plus simple à la plus complexe : (1) la connectivité structurelle qui a pour objet le paysage puisqu'elle analyse les attributs paysagers tels que la taille des taches, leur nombre...; (2) la connectivité potentielle qui combine ces attributs et une information limitée sur la dispersion de l'espèce ; (3) la connectivité réelle qui repose sur l'observation des déplacements d'individus entre les taches, et donc sur une estimation réelle des liaisons entre les taches.

La connectivité réelle, bien que la plus informative, est aussi la plus coûteuse et la plus lourde à étudier (Figure 1), et ne peut être envisagée qu'à petite échelle. Elle s'appuie classiquement sur de la radio-télémetrie établissant le cheminement des individus, des méthodes de capture-marquage-recapture, ou sur des mesures du taux de colonisation ou d'immigration au niveau de la tache (lorsque les individus ne sont pas marqués). Elle peut aussi s'appuyer sur des données de génétique des populations qui renseignent sur la dispersion déjà réalisée des individus.

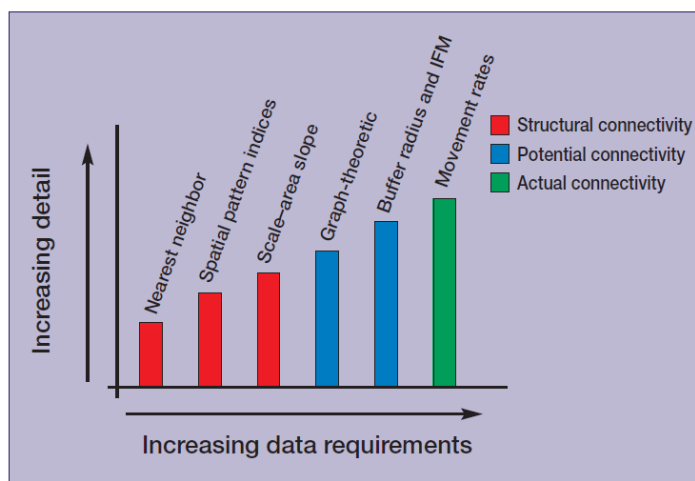


Figure 4. Schematic representation of the tradeoff between information content and data requirements among connectivity metrics. Both information content and data requirements increase going from nearest neighbor measures to actual movement rates. The embellishments to the metrics mentioned in the “modifications” section may alter the position of various metrics in the hierarchy, but in general, the tradeoff between information content and data requirements holds.

Figure 1. Compromis entre la quantité d'information à fournir au départ et la précision de l'information fournie à la sortie selon différentes méthodes, d'après Calabrese et Fagan (2004).

La connectivité structurelle est la plus facile à collecter, mais a un intérêt très limité puisqu'elle ne tient pas compte des caractéristiques de l'espèce. La distance proximale (distance au plus proche voisin) a été largement utilisée car simple à obtenir, mais considérée comme un indice instable (cf. par ex. Moilanen et Nieminen, 2002). La mise à disposition d'images aériennes et satellites, et l'utilisation d'outils SIG de plus en plus élaborés ont permis d'établir des cartographies et de calculer des données d'habitat spatialement explicites sur de grandes surfaces (ex. taille des habitats, nombre de taches, taille d'habitat-cœur, longueur de lisières...), mais ces indices restent difficile à relier avec la connectivité. Ainsi, Schumaker (1996) a regardé la corrélation entre types d'indices paysagers et succès de la dispersion, mais cette relation reste difficile à cerner et peut s'avérer instable selon le type de paysage ou le comportement de la dispersion (Tischendorf, 2001). Pour généraliser ce type d'approche, il est nécessaire de mieux comprendre le lien entre ces indices et les mécanismes sous-jacents à la connectivité (démographie, dispersion, comportement). D'autres auteurs ont développé des approches différentes nécessitant seulement l'occurrence spatiale de l'espèce (données points ou maillage) sans données sur l'habitat. L'occurrence est calculée sur un raster pour différentes résolutions (changement du grain) ; puis, à partir de l'établissement de la courbe aire-échelle (« scale-area curve ») représentant la surface de recouvrement de l'espèce en fonction du grain d'analyse, on déduit le niveau de fragmentation des populations (Kunin, 1998 ; Fagan *et al.*, 2002). Bien qu'elle ne nécessite pas de connaissances sur l'habitat de l'espèce, cette méthode est peu utilisée et doit être comparée avec des données de connectivité réelle.

La méthode de dilatation-érosion telle qu'exposée dans le Guide 2 du Comop Trame verte et bleue (Allag-Dhuisme *et al.*, 2010) peut être considérée comme de la connectivité structurelle, dans le sens où c'est la trame qui est mise en avant plus que les spécificités de l'espèce. Bien que la distance de dilatation de la tache puisse être choisie en fonction de la distance de dispersion connue de l'espèce (demi-distance de dispersion en l'occurrence), cette méthode raisonne à l'échelle de la tache et de son voisinage mais pas au niveau du paysage global. De plus, seules les liaisons potentielles sont considérées pour la connectivité et non les taches elles-mêmes, ce qui conduit notamment à ignorer en grande partie l'écologie des espèces (qualité de la tache pour la population/individu, taille de la tache...).

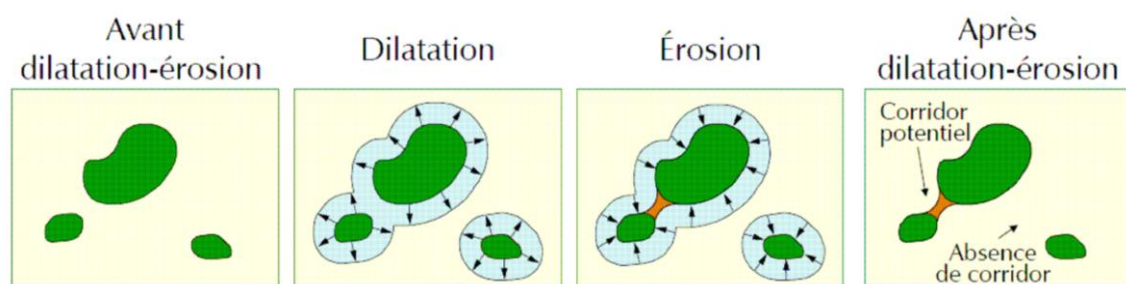


Figure 2. Procédure de dilatation-érosion de la tache pour déterminer l'emplacement de corridors entre les taches. D'après le Guide 2 pour la Trame verte et bleue (Allag-Dhuisme *et al.*, 2010).

La théorie des graphes intègre à la fois des indices d'habitat spatialement explicites et des données sur la dispersion des espèces, permettant l'étude de la connectivité potentielle. L'habitat de l'espèce est représenté par un ensemble de nœuds qui sont reliés entre eux par des liens. Ces liens sont modélisés de différentes manières selon le niveau d'information sur la dispersion qu'ils intègrent. La vision adoptée est celle d'un réseau d'habitats pour une région donnée dont on cherche à mesurer la connectivité pour une espèce (ou un ensemble d'espèces), c'est-à-dire la quantité d'habitat atteignable par l'espèce. Cette approche issue des mathématiques est utilisée depuis longtemps dans de nombreux domaines (réseaux de téléphonie, internet, réseaux d'infrastructures), mais ce n'est que depuis une dizaine d'années que son cadre conceptuel en écologie du paysage a été formalisé (Urban et Keitt, 2001). Depuis, de nombreuses études ont utilisé la théorie des graphes pour développer des outils et des approches adaptés à l'écologie du paysage et aux questions de conservation des espèces. Ce domaine de recherche appliquée est en plein développement pour appréhender au mieux la connectivité et répondre concrètement aux enjeux d'aménagement durable du territoire. La théorie des graphes offre un bon compromis entre l'investissement à fournir au départ (données d'entrée des modèles) et la qualité et la richesse de l'information fournie à la sortie (Figure 1). Elle est présentée comme un outil d'aide à la décision pour les choix

d'aménagement du territoire, et la mise au point de logiciels gratuits tel Conefor (Saura et Torne, 2009) l'a rendue accessible à l'ensemble des scientifiques. Un des avantages de la théorie des graphes est sa souplesse d'utilisation car la modélisation peut s'effectuer avec peu ou beaucoup d'informations, avec des calculs au niveau de la tache ou du paysage, et ne nécessite pas de disposer des données d'occurrence de l'espèce.

Au contraire, les métriques d'incidence nécessitent généralement de connaître l'occurrence spatiale de l'espèce pour un grand nombre de taches, ce qui nécessite davantage de données d'entrée tout en restant dans le domaine de la connectivité potentielle. Cette information permet de mesurer l'incidence de chaque tache occupée sur l'ensemble de la population : par exemple on peut calculer la connectivité d'une tache cible comme fonction de la surface et du nombre de taches occupées dans un rayon donné (buffer paysager). Le modèle de métapopulation à fonction d'incidence (IFM) développé par Hanski (1994) et Hanski *et al.* (1996) couple ainsi l'occurrence spatiale de l'espèce au sein des taches avec une fonction de dispersion décrivant la diminution de la probabilité de dispersion avec la distance entre taches (caractérisées par leur surface). Les métriques d'incidence peuvent être toutefois calculées en l'absence de données d'occupation des taches par l'espèce (voir par ex. Moilanen et Hanski, 2001) et se rapprochent alors de la théorie des graphes. Mais les approches restent différentes dans leur cadre conceptuel et leurs applications. L'IFM permet d'appréhender la capacité du paysage à héberger une métapopulation, ce qui peut être une information plus utile que la connectivité du paysage selon la question de conservation posée. Mais la théorie des graphes est une approche qui peut s'appliquer plus facilement à large échelle et pour différentes espèces. Elle repose sur une approche « réseau » et permet de distinguer les différents rôles de la tache au sein de celui-ci. C'est un outil très utile dans l'aide à la décision car elle permet de définir des priorités dans l'aménagement et la conservation des habitats^{1,2}.

¹ Nous ne présentons pas les modèles de populations spatialement explicites (SEPM) qui nécessitent beaucoup de données de départ (taux de dispersion, taux de mortalité...en lien avec le parasitisme et la prédation...), sont très lourds en termes de modélisation, et sont plutôt adaptés pour étudier la dynamique de la population. Une comparaison entre les SEPM et la théorie des graphes a montré que les deux méthodes présentaient les mêmes performances et que la théorie des graphes apportaient même dans certains cas des informations supplémentaires (Minor et Urban, 2007).

² Nous n'aborderons pas l'ensemble des applications de la théorie des graphes en analyse spatiale car cela serait trop complexe et rendrait confus les points développés par la suite. Néanmoins, dans les analyses de chemin de moindre coût sur des données raster, l'algorithme utilise la théorie des graphes réduite à une cellule et ses voisins directs pour calculer le coût de déplacement cellule après cellule, sans que l'utilisateur ne s'en rende compte.

2 La théorie des graphes en écologie du paysage et biologie de la conservation

2.1 Éléments de base sur la théorie des graphes

Urban et Keitt (2001) ont posé les concepts de la théorie des graphes pour la connectivité en écologie du paysage. De nombreux travaux ont depuis permis d'enrichir et d'approfondir la méthode d'analyse de la connectivité des habitats. Un graphe regroupe un ensemble de nœuds (« nodes ») qui représente les taches de l'habitat d'une espèce donnée dans un paysage donné. Cet habitat est donc important à délimiter et la théorie des graphes n'est pas le bon outil pour modéliser une espèce très généraliste. Le nœud est défini au minimum par les coordonnées spatiales de la tache, mais généralement aussi par la taille de la tache ; d'autres paramètres comme la qualité de l'habitat peuvent être ajoutés selon les informations dont on dispose et la finesse de l'analyse que l'on veut faire. Les nœuds sont reliés entre eux par des liens ou arêtes (« links », « edges » ou « boundaries ») dès lors qu'il y a une influence d'un nœud sur l'autre, on parle alors de graphes dirigés ou directionnels ; en cas d'influence mutuelle, on parle alors de graphes non dirigés ou bidirectionnels. Les flux entre les taches peuvent être abiotiques, par exemple la propagation du feu, ou biotiques, avec notamment la dispersion d'une espèce. Dans ce dernier cas, cela suppose un fonctionnement en métapopulations.

Au départ, l'utilisation de la théorie des graphes reposait surtout sur une vision binaire du paysage, l'espèce devant se déplacer au sein d'une matrice hostile pour atteindre une autre tache d'habitat. La modélisation des liens se fait alors de manière assez simple sur la base d'une distance euclidienne entre les taches, où la distance de lisière à lisière est préférée à la distance de centre à centre. Une modélisation plus réaliste consiste à définir une probabilité de dispersion (p_{ij}) qui diminue en fonction de la distance de la tache à atteindre (d_{ij}) selon une relation qui peut être définie de différentes manières : classiquement une constante (θ) propre à la dispersion de l'espèce est intégrée tel que $p_{ij} = -e^{\theta d_{ij}}$ (Bunn *et al.*, 2000). Dans ce cas, les liens sont dits pondérés. Des approches plus complexes permettent d'intégrer le paysage environnant les taches d'habitats en le considérant comme une mosaïque d'habitats plus ou moins perméables à l'espèce (*cf.* ci-après) ou en tenant compte du comportement de l'espèce. Par exemple, certaines espèces préfèrent se diriger vers des taches de meilleure qualité malgré un chemin plus coûteux à parcourir (Bowne *et al.*, 2006). La modélisation des taches d'habitat et de la dispersion d'une tache à l'autre, et donc du graphe,

peut être ainsi très simple ou beaucoup plus complexe, nécessitant ainsi peu de données ou au contraire une très bonne connaissance de l'écologie de l'espèce. Cela dépend des données dont on dispose et des questions que l'on se pose. Ensuite, de nombreux indices peuvent être calculés au niveau du paysage pour mesurer la connectivité globale du réseau, ou au niveau de la tache lorsque l'on cherche à mesurer l'importance de la tache pour le réseau selon différents critères. Des indices peuvent être calculés à un niveau intermédiaire si l'on est plus intéressé par les relations de voisinage c'est-à-dire à l'échelle de quelques taches proches (*cf.* Table 1 dans Rayfield *et al.*, 2011).

2.2 Théorie des graphes et biologie de la conservation

Dans une optique de conservation de l'espèce, les objectifs sont généralement d'étudier la connectivité actuelle du paysage de manière à pouvoir évaluer les risques présents ou futurs. Les zones de fragilité du réseau peuvent être repérées pour orienter les choix de protection prioritaires pour les gestionnaires ; il peut s'agir par exemple des liens charnière dont dépend la connectivité de l'ensemble du réseau d'habitats pour l'espèce. De même, les zones de conflits avec d'autres usages présents ou à venir peuvent être mises en exergue, en superposant par exemple les projections de développement urbain dans les prochaines années. Pour diagnostiquer les taches ou les liens prioritaires, on procède généralement à l'enlèvement de la tache, puis on recalcule la connectivité globale du réseau sans cette tache. L'étude de la connectivité actuelle peut aussi orienter les choix d'amélioration du réseau d'habitats présent : dans ce cas, on recalcule la connectivité globale du réseau considérant cette nouvelle tache. Dans les deux cas (enlèvement ou ajout de la tache), la différence entre les deux valeurs de l'indice de connectivité (réseau d'origine et réseau modifié) permet de quantifier l'importance d'une tache ou d'un lien pour la connectivité globale du réseau. Ceci permet *in fine* de déterminer les taches/liens les plus importants pour le réseau (*cf.* Figure 3 sur la protection du Grand Tétras en Catalogne, tirée de Pascual-Hortal et Saura, 2008), soit l'emplacement des taches/liens à restaurer qui amélioreraient sensiblement la connectivité du réseau (*cf.* Garcia-Feced *et al.*, 2011). Si la connectivité spatiale des habitats est importante pour l'espèce, la connectivité temporelle l'est tout autant pour assurer la migration des espèces en réponse aux changements climatiques. Par exemple, Phillips *et al.* (2008) ont modélisé la dispersion temporelle des plantes dans la région du Cap en parallèle avec le déplacement de leurs habitats induit par les changements climatiques. Ce type d'études reste toutefois assez marginal (voir aussi Gimona *et al.*, 2012).

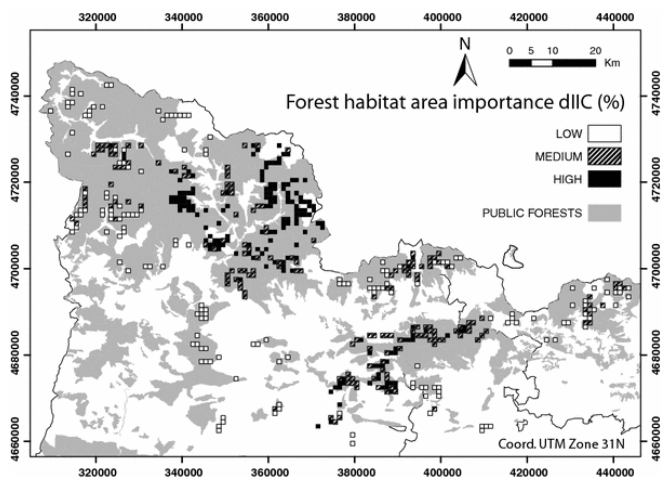
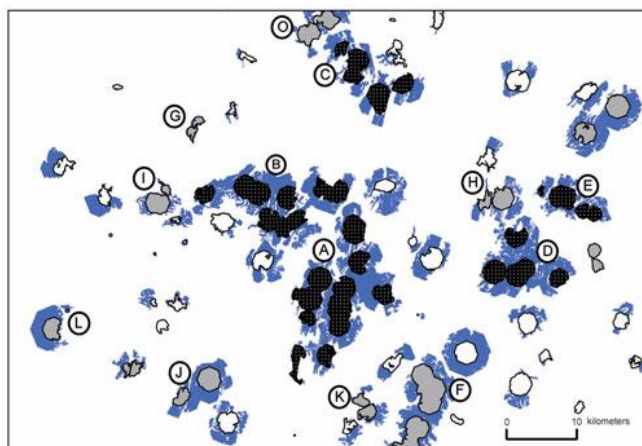


Figure 3 : Taches d'habitat du Grand Tétràs classées selon leur importance pour la connectivité du réseau par l'indice IIC en Catalogne. D'après Pascual-Hortal et Saura (2008).



Dispersal areas within suitable habitat corridors with a cumulative distance of 3 kilometers

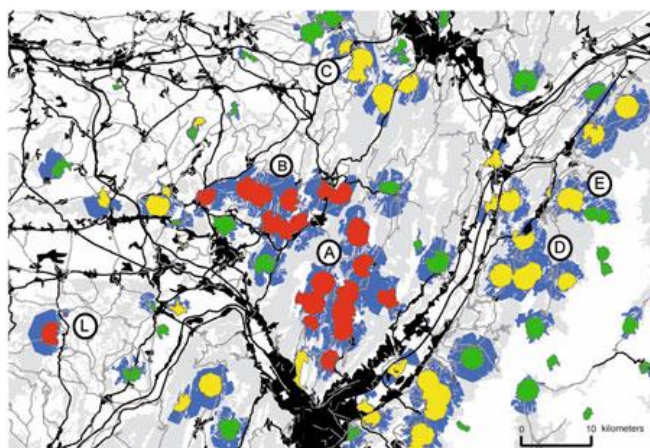
Connected and unconnected nodes:

Clusters of more than two connected patches

Pair of patches

Unconnected patches

En bleu figure les zones de dispersion ($D_{max} = 3000\text{ m}$) autour des taches d'habitat et tenant compte des paramètres environnementaux.



Main secondary roads network

Impermeable roads

Dense urbanized areas

Forest lands

Patch importance dIIC (%):

Low

Medium

High

Figure 4 : Taches d'habitat de la Grenouille rousse classées selon leur importance pour la connectivité du réseau par l'indice IIC dans la vallée du Grésivaudan dans l'Isère. D'après Decout et al. (2012).

Dans l'analyse de réseaux écologiques, la théorie des graphes est très souvent présentée comme outil d'aide à la décision car elle permet d'orienter les choix des gestionnaires, des décideurs et des aménageurs de manière très concrète. Elle apparaît ainsi comme un outil fondamental à tester dans le cadre de la Trame Verte et Bleue où la mise en place concrète des SRCE bénéficierait d'une analyse écologique robuste et capable de donner des recommandations concrètes. L'avantage de cette méthode est aussi de pouvoir visualiser les résultats obtenus directement sur une carte, ce qui facilite la communication avec les gestionnaires et en fait un outil utile pour l'élaboration d'un plan de gestion ou de protection (cf. Zetterberg *et al.*, 2010 et Figure 4). Néanmoins, il faut garder à l'esprit que les sorties des modélisations sont des orientations qui nécessitent ensuite une vérification sur le terrain.

La modélisation de la connectivité du paysage sera d'autant plus fiable et réaliste que le niveau d'informations sur les exigences écologiques et les capacités de dispersion de l'espèce sera élevé, mais le travail de modélisation sera aussi d'autant plus lourd. Pourtant, il n'est pas toujours nécessaire ni souhaitable d'utiliser un grand nombre d'informations selon les questions posées. Connaître la connectivité d'un habitat à large échelle pour un ensemble d'espèces peut être plus utile que connaître la connectivité pour une espèce particulière. Ainsi beaucoup d'auteurs modélisent la connectivité d'un habitat donné en envisageant une gamme de dispersion étendue de manière à concerner un ensemble d'espèces. Une approche similaire consisterait à superposer les graphes obtenus de manière indépendante pour chaque espèce, de manière à synthétiser l'information à un niveau supérieur. Modéliser plusieurs graphes peut aussi permettre d'analyser la connectivité de l'habitat pour une espèce dont la distance de dispersion est mal connue (Urban *et al.*, 2009). L'approche est parfois simplifiée pour la rendre plus accessible aux gestionnaires qui peuvent parfois avoir du mal à s'y retrouver : la connectivité est propre à chaque espèce, et un corridor pour une espèce peut être une barrière pour une autre. Saura *et al.* (2011b) ont ainsi proposé une approche simplifiée de la connectivité forestière dans deux régions d'Espagne, et se sont consacrés seulement aux corridors physiques dans le paysage (connexions boisées reliant deux taches forestières), considérant que cela permet de cerner les enjeux pour les espèces à faible capacité de dispersion (qui sont supposés être les plus sensibles à la fragmentation).

Mais comme nous l'avons déjà dit, cela dépend des questions posées et des objectifs de conservation (Galpern *et al.*, 2011). Lorsqu'il s'agit de préserver ou restaurer des continuités écologiques pour le maintien de populations locales ou d'aboutir à l'établissement d'un plan de gestion pour une espèce particulière, une très bonne connaissance du mode de vie de l'espèce et de sa distribution sur la zone d'étude est requise. Dans les études récentes, on retiendra par exemple celles de Zetterberg *et al.* (2010) sur *Bufo bufo* et de Decout *et al.* (2012) sur *Rana temporaria*, où l'intégration d'informations

précises sur les besoins écologiques et la dispersion selon le stade de développement de l'individu permet de mieux appréhender la connectivité réelle du paysage.

2.3 Approche intégrative de la connectivité à développer par la théorie des graphes

Le développement de la théorie des graphes en écologie et pour la conservation des espèces devrait permettre à l'avenir d'intégrer dans une même démarche à la fois les réseaux de gestionnaires (ou la société), les réseaux d'habitats et les relations complexes entre espèces (réseaux trophiques). Cette approche est qualifiée de « biogéographie de la conservation » dans une synthèse réalisée par Cumming *et al.* (2010). Trouver un cadre commun aux méta-communautés et aux processus de dispersion permet de tenir compte à la fois de l'interaction entre l'espèce et l'habitat mais aussi des interactions entre les espèces (compétition, prédation, pollinisation...). Certaines études ont ainsi intégré dans leur approche le processus de dispersion et la structure du réseau trophique (Melian et Bascompte, 2002 ; Holland et Hastings, 2008). En plus du réseau écologique, il est important de considérer le réseau social qui intervient (gestionnaires, exploitants, politiques, associations). Par exemple, il peut y avoir une bonne connectivité sur le plan écologique mais mauvaise entre les différents intervenants ; si une menace apparaît, les mesures nécessaires seront prises trop lentement. Pour cela, on peut considérer les caractéristiques du réseau social comme des attributs des nœuds du réseau écologique (par exemple niveau de protection ou de gestion des taches) et déterminer comment cela peut affecter la tache (perte ou dégradation). A l'inverse, le réseau social peut essayer d'intégrer en amont les caractéristiques du réseau écologique (Cumming *et al.*, 2010).

3 Outils et indices pour évaluer la connectivité des habitats

3.1 Conefor

3.1.1 Le concept de disponibilité de l'habitat comme consensus

Conefor (Conefor Sensinode auparavant) est un logiciel libre développé par Saura et Torné (Université de Lleida et Institut Polytechnique de Madrid). Ce logiciel évolue au fur et à mesure de l'avancée des connaissances sur la connectivité. Le calcul de la connectivité des habitats utilisait au départ un graphe spatial généralement construit selon un cheminement de distance minimale reliant les taches à l'échelle du réseau ou « minimum spanning tree » (Urban et Keitt, 2001). Comme on le voit à gauche sur la Figure 5, il n'y a qu'un seul chemin possible pour se rendre d'une tache i à une tache j . Cette construction est très discutable dans le cadre de la connectivité du paysage : en effet, cela sous-entend que l'espèce connaît à l'avance le chemin le plus court à l'échelle du paysage, c'est-à-dire qu'elle est capable à chaque étape de faire le meilleur choix compte tenu de l'ensemble du réseau, ce qui est peu réaliste. Sous Conefor, le type de graphe construit est davantage réaliste, puisque tous les liens peuvent être répertoriés au départ du moment qu'ils correspondent aux caractéristiques définies par l'utilisateur sur la base de sa connaissance de l'espèce. Sur la Figure 5 à droite, on peut voir que plusieurs chemins relient les taches 1 et 3.

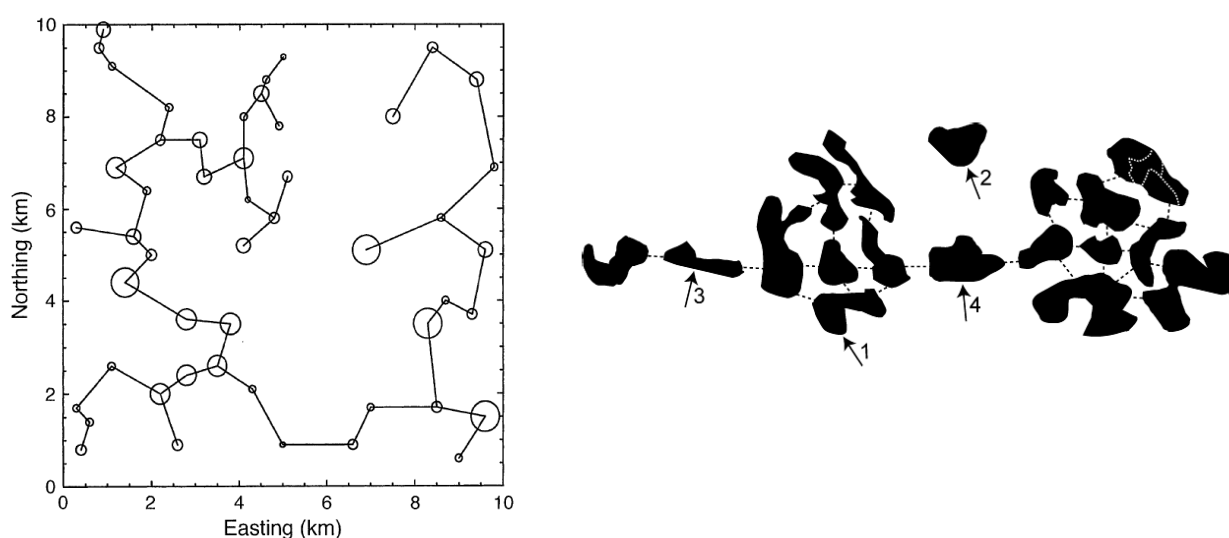


Figure 5. À gauche, un graphe représentant un paysage de 50 taches d'habitat (nœuds) reliées par le « minimum spanning tree » ou cheminement de distance minimale, selon Urban et Keitt (2001). À droite, un graphe où plusieurs chemins peuvent relier deux taches (multigraphe) ; la tache 2 est à une distance supérieure au seuil de dispersion et n'est donc pas reliée au réseau ; d'après Saura et Pascual-Hortal (2007).

Une fois le graphe construit, différents types d'indices peuvent être calculés, selon la nature du graphe (*cf.* partie 2.1) et les éléments que l'on veut obtenir. De multiples indices ont été proposés, mais tous ne rendent pas compte des mêmes propriétés du réseau et n'ont pas la même robustesse (Pascual-Hortal et Saura, 2006 ; Saura et Pascual-Hortal, 2007). Ainsi la plupart d'entre eux rendent compte de propriétés topologiques du réseau n'informant pas sur la connectivité ou ne sont pas toujours capables de bien détecter des changements dans le réseau. La connectivité d'un paysage pour une espèce est déterminée à la fois par la quantité d'habitat et sa structuration dans l'espace. Pascual-Hortal et Saura (2006) propose de réconcilier les limites pointées précédemment (voir par exemple la synthèse de Fahrig 2003) avec le concept d'habitat disponible (« habitat availability » ou « reachability ») : la tache est elle-même considérée comme un espace où il y a de la connectivité (aucune fragmentation), en plus des liaisons entre les taches. Une grande tache isolée peut abriter une population et contribuer au maintien d'une espèce dans le paysage, plus qu'une tache située à une extrémité du réseau trop petite pour servir d'habitat³.

L'indice de connectivité doit ainsi tenir compte de la connectivité intra-tache et inter-tache, et être capable de détecter la perte (ou l'addition) d'un lien ou d'une tache comme toujours négative (ou positive) quel que soit le cas de figure (Figure 6A). Mais l'indice doit être aussi capable de déterminer l'importance de cette perte (ou addition), c'est-à-dire de prioriser la valeur de la tache/liens pour le réseau (Figure 7A).

Selon Pascual-Hortal et Saura (2006) et Saura et Pascual-Hortal (2007), les indices de connectivité des habitats ne remplissent pas ces conditions puisqu'ils ne sont pas capables de détecter les différentes situations possibles ou se trompent dans l'effet détecté (*cf.* Figure 6B et Figure 7B). Tenant compte de ces éléments, ces auteurs ont mis au point de nouveaux indices en cherchant toujours à mieux prendre en compte les différents aspects de la connectivité. Ces indices ont déjà été utilisés avec succès et ont montré leur supériorité par rapport à d'autres indices de connectivité dans plusieurs études menées par différentes équipes indépendantes (Laita *et al.*, 2011 ; Pereira *et al.*, 2011 ; Ribeiro *et al.*, 2011 ; Awade *et al.*, 2012 ; Decout *et al.*, 2012 ; Zozaya *et al.*, 2012).

³ On dépasse alors le concept de métapopulation stricte.

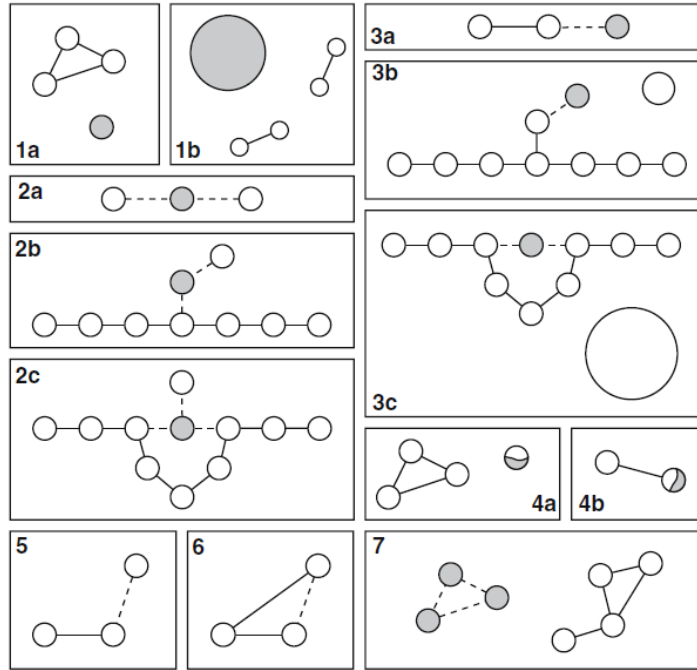


Figure 1. Different cases illustrating seven types of change corresponding to the loss of habitat patches (nodes, represented as circles of different areas), parts of patches, or connections between the patches (links, represented as lines). Patches (or parts of patches) that are lost are indicated in grey colour, and links that are lost are indicated by dashed lines. We assume that when a patch is lost also the links (functional connections) coming from it are lost. On the contrary, link loss does not imply the loss of the previously connected patches (cases 5 and 6 in Figure 1), and will be typically caused by the alteration of the land uses between the patches (e.g. construction of a road impeding the movement of certain species between those patches). The represented changes are: (1) loss of an unconnected patch (a patch with no links), (2) loss of a cutpatch, (3) loss of a connected patch but non-cutpatch, (4) loss of a part of a patch (with no link variation), (5) loss of a cutlink, (6) loss of a non-cutlink, (7) loss of an entire component (with more than one patch). In some cases more than one case per change type is included to illustrate some of the different reactions of certain indices depending on how that particular change occurs.

(A)

Table 1. Indices reaction to the different change types illustrated in Figure 1, indicating that: (–) the index decreases after that change, (+) the index increases after that change, (0) the index is not sensitive to that change.

Type of change	Index										
	L	NC	MSC	SLC	H	NH	GD	CCP	LCP	HC	
1. Loss of an unconnected patch (patch with no links)	0	–	+/0/–	0/–	0	+/0/–	0	+/0/–	–	–	
2. Loss of a cutpatch	–	+	–	0/–	–	+/0/–	+/0/–	–	–	–	
3. Loss of connected patch but non-cutpatch	–	0	–	0/–	–	+/0/–	+/0/–	+/0/–	–	–	
4. Loss of part of a patch	0	0	–	0/–	0	0	0	+/0/–	–	–	
5. Loss of a cutlink	–	+	–	0/–	–	–	0/–	–	–	–	
6. Loss of a non-cutlink	–	0	0	0	–	–	+/0/–	0	0	–	
7. Loss of an entire component (with more than one patch)	–	–	+/0/–	0/–	–	+/0/–	0/–	+/0/–	–	–	

The indices reaction reported here considers all the different ways in which each type of change can occur, and not only the specific cases illustrated in Figure 1. Inconsistent behaviour of some indices, with their reaction depending on the particular way that type of change occurs, is indicated by combinations like (+/0/–) or (0/–).

(B)

Figure 6. (A) Perte d'un lien (en pointillé) et/ou d'une tache (en gris) entraînant des modifications de la connectivité du réseau plus ou moins importantes selon le cas. (B) Test de différents indices de connectivité des habitats pour leurs capacités à détecter les situations présentées en A. D'après Pascual-Hortal et Saura (2006).

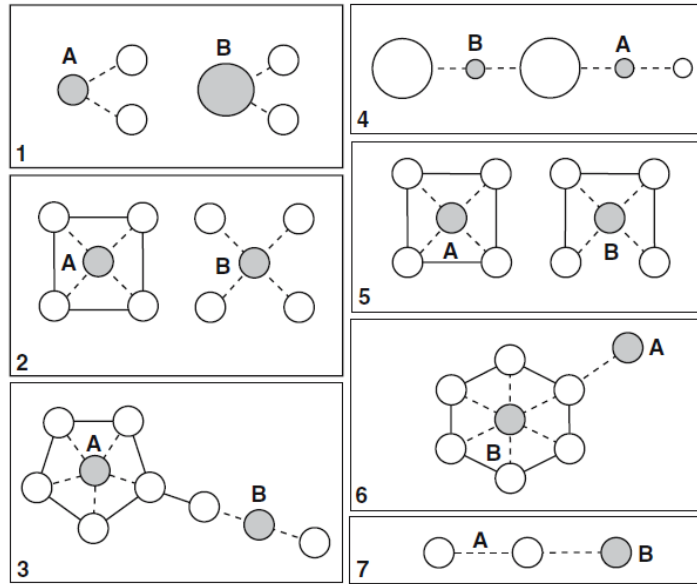


Figure 2. Seven cases to test the indices prioritization skills, each showing a single landscape in which two changes (element losses) can occur (either A or B can be lost, but not both at the same time). Patches that are lost are indicated in grey colour, and links that are lost are indicated by dashed lines. We assume that when a patch is lost also the links (functional connections) coming from it are lost. In all the cases the change B is considered to be worse (more important) than A for the following reasons: bigger size of the patch lost (1), loss of a patch that disconnects the graph or component (cutpatch) (2 and 3), smaller size of the remaining largest component (4), increased topological distance between remaining patches (5 and 6), and habitat loss and link loss (patch B and the link coming from it) vs. only link loss (only link A) (7). We would therefore require from an ideal index to always assign a higher importance value (higher dI) to element B than to element A.

(A)

Table 2. Prioritization skills of the indices for the different specific cases shown in Figure 2, indicating which element loss (either A or B) is considered more important (worse) in terms of dI [relative variation of the index after that loss, Eq. (8)].

Prioritization skills comparisons	Index									
	L	NC	MSC	SLC	H	NH	GD	CCP	LCP	IIC
1. Bigger size of the patch lost	=	=	B	B	=	=	=	B	B	B
2. Loss of a cutpatch (first case)	=	B	B	B	B	B	B	B	B	B
3. Loss of a cutpatch (second case)	A	B	B	B	A	A	B	B	B	B
4. Smaller size of the remaining largest component	=	=	=	B	=	=	=	B	B	B
5. Increased topological distance (first case)	=	=	=	=	B	A	A	=	=	B
6. Increased topological distance (second case)	B	=	=	=	B	B	A	=	=	B
7. Habitat + link loss vs. only link loss	=	A	A	=	=	A	=	A	B	B

Certain indices assign the same importance to both changes (=). An ideal index should give always more importance to B in these specific comparisons.

(B)

Figure 7. (A) Perte de taches (en gris) d'importance variable selon le cas. Dans tous les cas, les liens sont perdus (en pointillé) et la tache A est toujours moins importante que la tache B. (B) Test de différents indices de connectivité des habitats pour leurs capacités à détecter les situations présentées en A. D'après Pascual-Hortal et Saura (2006).

3.1.2 Plusieurs indices pertinents pour appréhender la connectivité

L'indice intégral de connectivité IIC (Pascual-Hortal et Saura, 2006) considère les connexions établies (en deçà d'un certain seuil de distance) entre deux taches i et j au sein d'un paysage de surface A_L : il tient compte dans son calcul de la taille des taches (a_i et a_j), et du nombre de liens dans le plus court chemin les reliant (nl_{ij}), tel que :

$$IIC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{a_i a_j}{1 + nl_{ij}}}{A_L^2}$$

L'indice de probabilité de connectivité PC (Saura et Pascual-Hortal, 2007) permet de prendre en compte la dispersion non pas de manière binaire mais sur la base d'une probabilité de dispersion entre taches p_{ij} , comme discuté précédemment (cf. partie 2.1.) :

$$PC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i a_j p_{ij}^*}{A_L^2} \quad (1)$$

où p_{ij}^* représente le meilleur chemin, c'est-à-dire le chemin de probabilité maximale entre les taches (valeur maximale du produit des p_{ij} ; si les taches sont directement reliées, p_{ij}^* est égal à p_{ij}).

Dans ces indices, la taille de la tache sert à qualifier la tache, mais d'autres propriétés peuvent être utilisées du moment qu'elles renseignent sur la qualité de l'habitat pour l'espèce. Pour ces deux indices IIC et PC, un seul chemin est considéré pour relier la tache i et la tache j , ce qui quelque part peut être gênant pour refléter la réalité de la dispersion de l'espèce, mais nous verrons plus loin que d'autres moyens existent pour prendre en compte les chemins multiples.

Les indices mesurent la connectivité du réseau mais peuvent être aussi décomposés de manière à évaluer l'importance de chaque tache et les différents rôles qu'elle peut jouer. Pour illustrer le propos avec l'indice PC, la valeur de la tache k est ainsi donnée par dPC_k qui est la différence relative entre la valeur du réseau intact PC et la valeur du réseau après enlèvement de la tache PC'. Trois rôles distincts peuvent être identifiés, qui intègrent dans un même cadre l'effet de la quantité et de la structuration de l'habitat sur la connectivité du paysage (Saura et Rubio, 2010) : la contribution à la connectivité intra-tache, c'est-à-dire la capacité d'habitat (dPC_{intro}), la contribution aux flux entre taches, c'est-à-dire la capacité d'émettre ou recevoir des individus (dPC_{flux}), et la

contribution comme relais (« stepping stones »), c'est-à-dire le rôle de la tâche comme étape dans la dispersion (dPC_{conn}).

$$dPC_k = dPC_{intra_k} + dPC_{flux_k} + dPC_{conn_k} \quad (2)$$

- dPC_{intra_k} ne tient compte que des qualités intrinsèques de la tâche k et correspond à $a_i a_j$ où $i = j$ dans l'équation (1), c'est-à-dire a_k^2 ; dPC_{intra_k} est donc le même que la tâche soit connectée ou isolée.

- dPC_{flux_k} dépend à la fois de l'attribut de la tâche k et de sa position au sein du réseau et correspond à la somme des $a_i a_j p_{ij}^*$ dans l'équation (1) où $i \neq j$. Les liens n'entrent pas en ligne de compte en tant que tels dans le sens où c'est le rôle d'habitat émetteur ou d'habitat récepteur qui est évalué, à savoir si la tâche k est bien reliée aux autres tâches du réseau.

- dPC_{conn_k} au contraire mesure si la tâche ou le lien k contribue à connecter le réseau, donc ne dépend que de la position de la tâche/liens k dans le réseau. Ceci correspond donc à une partie de la somme des $a_i a_j p_{ij}^*$ dans l'équation (1) où $i \neq k \neq j$. La tâche ou le lien k contribue seulement s'ils font partie du meilleur chemin reliant i et j (p_{ij}^*).

L'importance respective de chaque part de l'indice varie selon que la connectivité ou au contraire la quantité d'habitat compte beaucoup pour l'espèce et selon les facultés de dispersion de celle-ci.

Dans le cas où la probabilité de dispersion entre deux tâches p_{ij} est définie par la fonction $e^{-\theta d_{ij}}$, l'indice PC est à rapprocher de l'indice de capacité de métapopulation IFM (λ_m) de Hanski (Hanski, 1994 ; Hanski et Ovaskainen, 2000) ou son extension (Moilanen et Nieminen, 2002). Contrairement à PC, l'IFM ne considère pas le meilleur chemin dans son calcul (c'est-à-dire p_{ij}^*). Saura et Rubio (2010) argumentent en conséquence que λ_m n'intègre pas le rôle de tâche relais (dPC_{conn_k}), mais pour autant il reste à démontrer que celui-ci ne peut être calculé qu'avec p_{ij}^* . L'indice λ_m n'intègre pas non plus l'effet de la tâche elle-même puisqu'il doit exister des liaisons (fonctionnement en métapopulation), donc il n'y a pas de part équivalente à dPC_{intra_k} . Comme nous l'avons exposé plus haut (cf. partie 2.1) les indices IFM utilisent généralement des données d'occurrence mais surtout ne reposent pas sur une analyse « du réseau » ; pour autant, les deux approches peuvent se compléter car l'indice PC ne peut pas prédire les dynamiques spatio-temporelles des populations. Pour de longues distances de dispersion, λ_m et PC (dPC_{flux_k}) peuvent prédire les mêmes tâches comme prioritaires pour la connectivité du réseau (cf. Visconti et Elkin, 2009). Par ailleurs, si d'autres auteurs ont aussi tenté d'appréhender les différents rôles joués par la tâche, cela nécessite des indices calculés de manière différente, rendant la comparaison difficile voire caduque (Figure 8).

Table 5. Sets of metrics proposed in previous graph-based landscape analyses to quantify the different roles of habitat patches in the landscape and the different aspects related to connectivity.

	Metric	Description	Units
Bunn et al. (2000), Urban and Keitt (2001)	Recruitment	Habitat area (or quality-weighted habitat area).	Area
	Dispersal flux	Dispersal away from the natal patch, calculated as the product of patch area (or quality-weighted area) by the direct dispersal probability p_{ij} .	Area
	Graph diameter	“Longest shortest path” between the two most distant patches. Total inter-patch distance an organism needs to traverse to span the largest cluster.	Distance
Jordán et al. (2003)	Degree	Number of neighbouring patches directly connected to a patch.	No. neighbours
	Clustering coefficient	Average fraction of the node’s neighbours that are also neighbours with each other.	Unitless
	Topographical distance	Number of links between two nodes combined with the permeability values of the links. A higher permeability means smaller topographical distance.	Permeability values
Ferrari et al. (2007)	Maximal connected local population size	Sum of the patch quality (as an estimate of local population size) of all patches connected to the major component of the landscape.	Habitat quality/ population size
	Graph diameter	See above.	Distance
	F index	Proportion of habitat in the largest contiguous patch relative to the proportion of habitat found in the largest cluster.	Unitless
Jordán et al. (2007)	Degree	Number of neighbouring patches directly connected to a patch.	No. neighbours
	Topological/topographical distance	The topological distance of two nodes, i and j , is the minimum number of links forming a path through which i is reachable from j in a network. See above for the topographical distance.	No. links/permeability values
	Metapopulation size	Sum of the patch quality (as an estimate of local population size) of all patches connected to the major component of the landscape.	Habitat quality/ population size
Minor and Urban (2007)	Quality-weighted area	Patch area multiplied by patch quality.	Area
	Degree	See above.	No. neighbours
	Influx/outflux	Same as dispersal flux described above but differentiating from incoming and outgoing fluxes from a patch.	Area
	Betweenness centrality	Frequency with which a patch falls between other pairs of patches in the network. It is calculated by finding the shortest paths between every pair of patches in the landscape and then counting the number of times those paths cross each node (Bodin and Norberg 2007).	No. paths

Figure 8. D'autres auteurs ont tenté de mesurer les différents rôles joués par la tache, mais les métriques ne sont pas calculées de la même façon, ce qui rend la comparaison impossible. D'après Saura et Rubio (2010).

Les indices IIC et PC peuvent être comparés, notamment dans leur priorisation des taches (dIIC et dPC). Toutefois PC renseignerait davantage sur le flux d'individus car il donne un poids plus grand aux taches transportant un large flux (Bodin et Saura, 2010). Selon les auteurs, il faut préférer PC si le but est d'étudier les flux sans chercher à savoir s'ils viennent de taches voisines ou plus lointaines : c'est typiquement le cas lorsqu'on souhaite s'assurer qu'un ensemble de taches puissent constituer le territoire d'une espèce. L'indice IIC semble plus adapté dans les études à long terme où l'on cherche à savoir si les populations peuvent se mélanger et constituer avec le temps des métapopulations. Ce résultat a été confirmé par Neel (2008) où l'indice IIC est mieux corrélé à la diversité génétique que l'indice PC. L'indice IIC qualifie donc davantage « l'atteignabilité » du réseau que le flux d'individus le parcourant. Baranyi *et al.* (2011) font aussi remarquer que l'indice IIC permet de repérer plus facilement les taches les plus importantes en leur attribuant des valeurs très distinctes des autres taches, alors qu'avec PC la priorisation des taches est moins marquée (Figure 9).

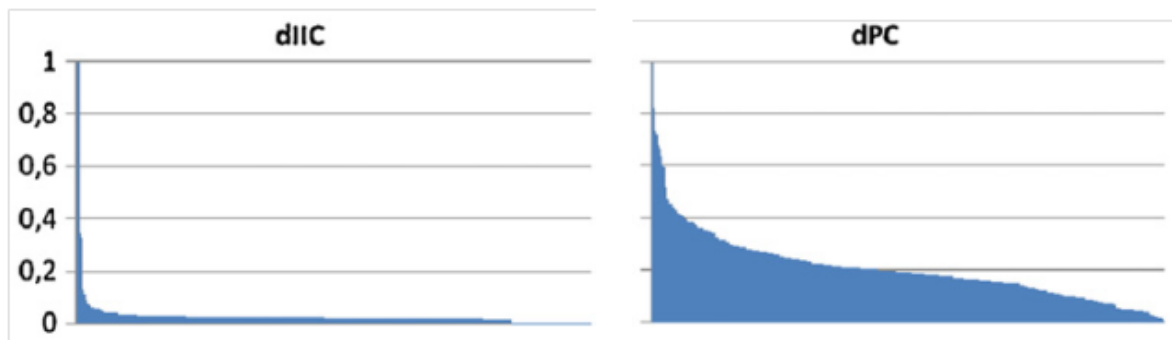


Figure 9. Illustration de la priorisation des taches pour le réseau selon IIC ou PC. La figure représente l'ordination des valeurs (normalisées) de la tache. D'après Baranyi et al. (2011).

De même, un décrochement dans les valeurs de l'indice IIC global en fonction de la distance de dispersion pourrait aussi illustrer le fait qu'un changement dans la distance de dispersion peut changer complètement la connectivité de l'habitat pour l'espèce (Laita *et al.*, 2011).

Comparer les indices IIC et PC peut se faire au moyen de l'indice de connectivité équivalente EC, qui est calculé comme la racine carrée de leur numérateur (*cf.* Awade *et al.*, 2012). L'indice EC est ainsi un indice plus parlant dans le sens où l'on peut comparer directement sa variation avec la variation de l'attribut de l'habitat : ainsi dans le cas où l'attribut de la tache est sa surface, l'indice EC correspond à la taille d'une tache unique (connectivité maximale) qui aurait la même valeur de PC ou IIC que l'habitat présent dans le paysage. On peut donc comparer directement la valeur EC avec les pertes ou les gains d'habitat avérés dans le paysage, ce qui est davantage visualisable et pratique pour le gestionnaire.

Cet indice EC permet de s'affranchir aussi de la délimitation de la fenêtre paysagère (dénominateur des indices IIC et PC), qui peut être parfois subjective ou sans logique écologique (ex. limite administrative). De plus, lorsque l'habitat couvre une faible surface, la valeur de l'indice de connectivité PC ou IIC peut être très faible : la disparité dans l'importance des taches pour le réseau ou l'évolution du paysage ne sont alors pas suffisamment reflétés par les variations de ces indices (et d'autant plus pour les habitats naturellement peu présents dans le paysage). L'indice EC ne rencontre pas ce problème.

Une optique un peu différente concerne les indices de centralité qui cherchent à évaluer dans quelle mesure la tâche est centrale dans le réseau, c'est-à-dire dans quelle mesure la tâche peut influencer ou être influencée par le réseau. La grande différence avec les indices précédents est que la centralité de la tâche est évaluée dans le réseau intact et non par retrait. Cette approche ne tient pas compte de l'existence ou de l'absence de chemins alternatifs, et ne s'intéresse qu'à la tâche elle-même. Une comparaison d'un ensemble d'indices par Estrada et Bodin (2008) a montré que l'indice BC_k peut rendre compte de la capacité de la tâche à maintenir la connectivité des habitats dans le paysage : BC_k reflète la quantité de chemins les plus courts reliant les tâches i et j (g_{ij}) et passant par la tâche k ($g_{ij}(k)$) tel que :

$$BC_k = \frac{g_{ij}(k)}{g_{ij}}$$

L'indice BC_k évalue donc l'importance de la tâche k comme relais entre les tâches i et j , ce qui est à rapprocher de la part connecteur précédente ($dPCconn_k$ ou $dIICconn_k$). Bodin et Saura ont collaboré de manière à trouver un cadre commun à ces deux visions et à pallier leurs inconvénients éventuels (Bodin et Saura, 2010). En effet, BC évalue la potentialité de la dispersion par la tâche k mais pas les conséquences de la perte de k pour le réseau : il est donc plus difficile à interpréter que PC ou IIC . Mais ces derniers n'évaluent pas ce que la perte de k implique pour la dispersion future : réorientation des individus vers les routes de dispersion restantes et augmentation éventuelle de la concurrence...⁴

Les auteurs estiment ainsi qu'aucun des indices n'est capable d'évaluer la vulnérabilité future du réseau (suite à la perte de k) alors que cela permettrait sans doute d'adapter encore mieux la gestion ou la protection des tâches en amont. De plus, l'indice BC_k n'intègre ni la surface des tâches ni la longueur/probabilité des liens (seulement le nombre de liens) contrairement à $dIICconn_k$ ou $dPCconn_k$. Ces deux derniers indices permettent surtout d'identifier les tâches/liens charnières du réseau, mais sont moins aptes à évaluer la valeur des autres tâches comme le fait BC , car les indices deviennent alors très faibles.

Sans détailler davantage leur démarche (cf. Bodin et Saura, 2010), l'élément à retenir est la création d'un indice mixte BC_k construit selon IIC (BC_k^{IIC}) ou selon PC (BC_k^{PC}). Cet indice mixte est ainsi à considérer comme la quatrième part de l'équation (2) puisque directement comparable aux trois autres et complémentaire. Dans certains cas, la valeur de $dPCconn_k$ peut être très faible alors que pour autant BC_k^{PC} est élevé : la tâche k peut drainer beaucoup de flux, c'est-à-dire beaucoup de

⁴Ce point rejoint la théorie du circuit, dans laquelle les liens ne sont capables de drainer qu'une certaine quantité d'individus, voir plus loin dans le texte (partie 3.2.2).

chemins principaux passent par elle, mais son élimination peut être facilement compensée. Sur un exemple illustré par la Figure 10, on voit que la tache 9 draine davantage de flux que la tache 4, et est aussi plus importante pour la connectivité à longue distance⁵ ; au contraire alors que les taches 5–8 drainent une partie des flux, la perte de l'une d'entre elles est compensable par les trois autres pour la connectivité à longue distance, la part $dPCconn_k$ est donc nulle. Ainsi il n'y a pas toujours de cohérence entre BC_k^{PC} et $dPCconn_k$. Les auteurs proposent donc de regarder en premier lieu la valeur de l'indice BC_k^{PC} et, si celle-ci est élevée, de regarder ensuite $dPCconn_k$ pour savoir si la tache joue en plus un rôle de relais clé pour la connectivité à longue distance.

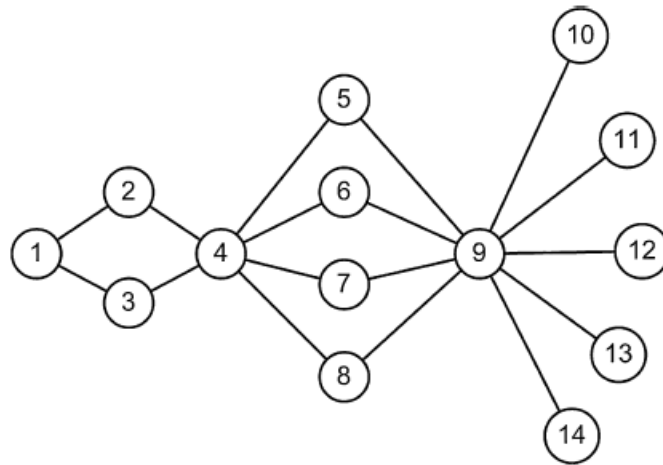


Figure 10. Schéma illustrant un réseau de 14 taches de surface équivalente où les liens sont tels que $p_{ij} = 0,5$. L'indice $dPCconn_k = 0$ pour toutes les taches excepté les taches 9 et 4 ($dPCconn_k$ est de 30,2% et 12,2% respectivement). L'indice $BC_k^{PC} = 32,8\%$ pour la tache 9, 15,2% pour la tache 4, 1,7% pour les taches 5–8, 1,6% pour les taches 2–3, 0,42% pour la tache 1, et 0 pour toutes les autres taches. Les valeurs représentent un pourcentage de PC pour le paysage intact. D'après Bodin et Saura (2010).

⁵ Par exemple, la perte de la tache 9 entraîne la perte des liens avec les taches 10–14 alors que la perte de la tache 4 entraîne la perte des liens des taches 1–3.

Une étude de Baranyi *et al.* (2011) a montré la pertinence de l'utilisation de plusieurs indices pour apporter des informations distinctes sur le réseau et la priorisation des taches. La comparaison des indices $dIIC$, $dIIC_{flux_k}$, $dIIC_{conn_k}$, dPC , dPC_{flux_k} , dPC_{conn_k} , BC_k (et d'autres) a montré que si $dIIC$, $dIIC_{flux_k}$, dPC , dPC_{flux_k} sont très corrélés (notamment parce que la part flux est dominante dans l'indice global), les indices BC , $dIIC_{conn_k}$ et dPC_{conn_k} sont distincts de tous les autres et chacun apportent une information unique (Figure 11).

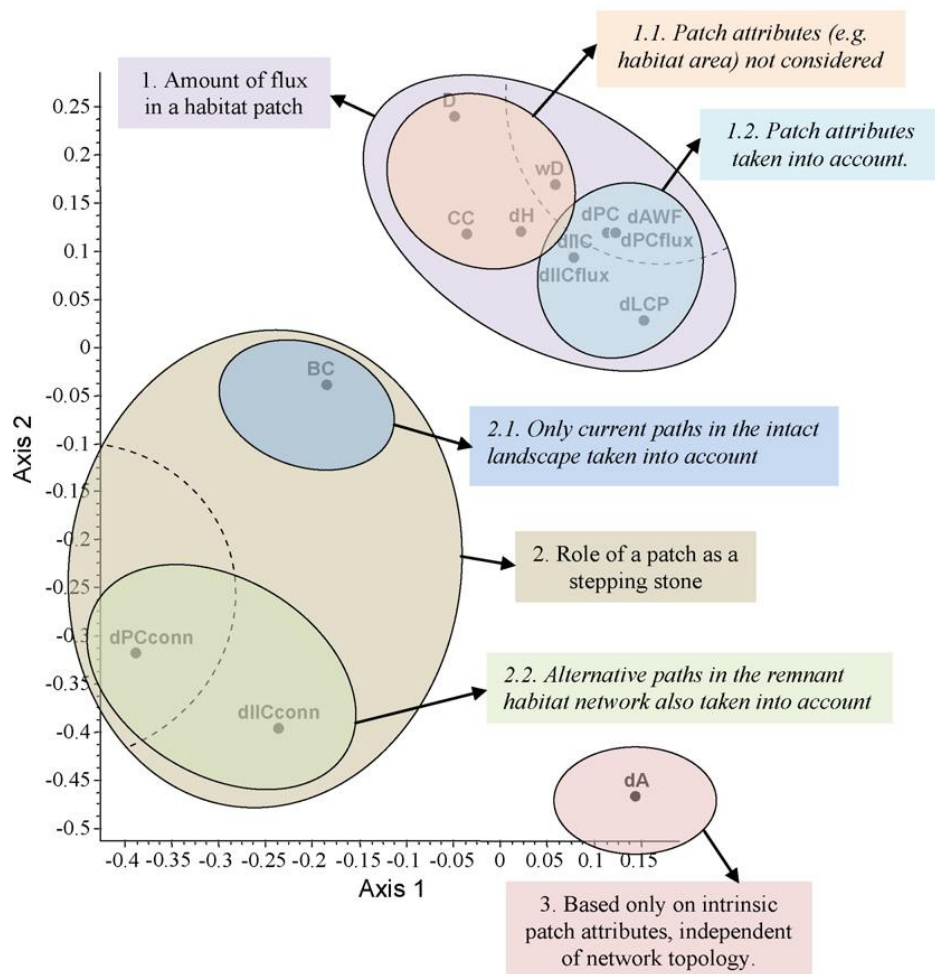


Figure 11. Comparaison de différents indices selon le rang de priorisation de la tache (analyse NMDS sur les deux premiers axes). On voit nettement que BC , IIC_{conn_k} et PC_{conn_k} indiquent des propriétés différentes du réseau, alors que les autres indices (haut du graphe) sont relativement corrélés. La connectivité intra reste à part (dA_k tenant compte uniquement des propriétés de la tache).

La théorie des graphes telle que développée par Saura et son équipe apparaît donc comme une méthode de choix pour modéliser la connectivité des habitats et l'utilisation de l'outil Conefor devrait être d'une grande utilité pour aider à l'élaboration et l'évaluation de la Trame Verte et Bleue. L'évaluation de l'importance de la tache et du lien pour le réseau permet de définir des priorités dans les actions de protection ou de restauration à mener, ce qui est crucial tenant compte de la réalité du terrain (moyens limités pour ces actions et intérêts divergents dans l'usage de l'espace). D'autre part, la possibilité d'exécuter des traitements sur de vastes zones d'études et comportant donc un grand nombre de taches répond à un besoin de projection des trames d'habitats à l'échelle régionale, nationale et transfrontalière pour la prise en compte de la connectivité à large échelle. Plusieurs études se sont déjà attachées à analyser la connectivité de la trame forestière avec Conefor, par exemple à l'échelle européenne pour analyser les changements de la connectivité sur 10 ans (Saura *et al.*, 2011a) ou la connectivité des espaces forestiers protégés considérant l'impact des autoroutes (Gurrutxaga *et al.*, 2011). A l'échelle régionale, certaines études ont pour objectif d'aider les gestionnaires dans leurs choix de sylviculture et de protection des corridors forestiers (Saura *et al.*, 2011b) ou d'amélioration de la connectivité par les accrues (Garcia-Feced *et al.*, 2011), ou cherchent à vérifier le rôle d'habitats forestiers protégés pour la connectivité globale de la trame forestière (Laita *et al.*, 2010).

3.2 Les multi-chemins et Circuitscape

3.2.1 Les chemins multiples et la réponse à une matrice paysagère composite

L'adaptation de la théorie des graphes à la dispersion des espèces entre taches d'habitat a aussi cherché à identifier plus finement les corridors, c'est-à-dire à tenir compte du fait qu'il peut exister plusieurs chemins de dispersion entre deux taches étant donné le comportement de l'espèce et les éléments de la mosaïque paysagère. Les approches de type CMTC (« conditional minimum transit costs ») et MSP (« multiple shortest paths ») identifient tous les chemins existant entre deux taches puis ne conservent que ceux définis en-deçà d'un seuil de distance de coût (Theobald, 2006 ; Pinto et Keitt, 2009) : CMTC identifie tous les chemins de moindre coût passant par chaque point donné du paysage (cellule du raster)⁶, et MSP procède par itération en enlevant des segments des différents chemins pour définir ceux de moindre coût. Il faut donc au départ définir une carte de coût

⁶ L'indice BC présenté dans la partie précédente compte le nombre de chemins de moindre coût reliant deux taches mais pour attribuer une valeur à la tache elle-même, pas pour les identifier spatialement.

où un coût est attribué à chaque élément du paysage selon la difficulté/l'énergie dépensée par l'espèce pour le traverser. L'habitat de l'espèce se voit attribuer un coût nul (ou le plus faible), et c'est donc la mosaïque paysagère que l'on cherche à qualifier selon sa perméabilité à l'espèce, c'est-à-dire selon qu'elle favorise ou non la dispersion de l'espèce. Par exemple, les routes ont généralement le coût le plus élevé pour la plupart des mammifères car elles sont considérées comme infranchissables (barrière) ou causant une forte mortalité (filtre). Plusieurs types de cartes de coût peuvent être définies selon que l'on cherche à connaître le coût de déplacement dans n'importe quelle direction (carte de coût relatif ou carte de friction) ou le coût du déplacement entre deux taches d'habitat identifiées, qui ne sera pas le même selon le sens de la dispersion (carte de coût cumulé). Dans tous les cas, il faut disposer de suffisamment de connaissances sur l'habitat de l'espèce et sur sa difficulté à traverser les autres milieux pour être capable d'appréhender correctement l'effet de la matrice paysagère sur l'espèce. Les cartes de coût ont été utilisées au départ pour modéliser les déplacements d'espèces cibles avant de servir à répondre à la question plus large de la connectivité des habitats. Les méthodes CMTC et MSP restent toutefois basées sur le calcul de chemins de moindre coût qui, malgré leur caractère ici multiple, impliquent toujours que l'espèce ait la perception d'un cheminement optimal entre les taches d'habitat.

3.2.2 Circuitscape et la théorie du circuit

Une approche différente des chemins multiples a été développée par l'équipe de McRae (McRae, 2006 ; McRae *et al.*, 2008) avec la théorie du circuit (extension de la théorie des graphes) qui permet de modéliser les flux d'individus/de gènes par analogie avec le passage du courant électrique. Le logiciel libre Circuitscape mis au point par ces chercheurs modélise les liens entre les taches comme des résistances : plus il y a de liens entre deux taches d'habitat plus la résistance effective est faible, car il y a davantage de flux et de redondance entre les chemins. Si cette propriété est sans doute appréciable à l'échelle du paysage, cela semble plus discutable à l'échelle du lien, car cela sous-entend que le lien sature en termes de flux⁷. L'hypothèse faite dans les calculs est qu'un individu choisit à chaque étape un lien selon sa conductance (qualité d'habitat) au regard de la conductance des autres liens. La théorie du circuit est donc particulièrement adaptée dans l'hypothèse où le déplacement de l'espèce est « aléatoire » plutôt qu'orienté à longue distance

⁷ Dans le cas du courant électrique, le flux à partir de la source est continu et la résistance du milieu ne laisse passer qu'une certaine quantité de flux. Dans le cas de la dispersion des espèces, une émission continue d'individus est rare, et il faudrait que le nombre d'individus émis soit plus important que celui drainé par la résistance du lien pour qu'il y ait saturation du lien. McRae *et al.* (2008) émettent l'hypothèse que cela peut se produire s'il y a compétition intra-spécifique : celle-ci sera d'autant plus forte au niveau du lien qu'il y aura peu de liens dans le paysage.

(chemin de moindre coût), et complète avantageusement les approches précédentes. Dans le cas où il y a une seule connexion entre deux tâches, la distance de résistance est égale à la distance de moindre coût ; dans le cas où il y a deux connexions identiques, la distance de résistance sera égale à la moitié de la distance de moindre coût. La distance de résistance prend en compte à la fois la distance et le coût de franchissement, mais aussi l'ensemble des chemins disponibles : ainsi, elle est plus à même de rendre compte de la réalité de la dispersion des espèces et de l'hétérogénéité du paysage que la distance de moindre coût (Figure 12). Toutefois, dans le cas de cheminements aléatoires, la présence de chemins multiples peut conduire à l'errance de l'espèce (l'espèce « tourne en rond »). C'est donc à la fois une résistance et un temps de déplacement (temps de commutation) entre tâches faibles qui indiquent que l'individu disperse efficacement entre les tâches. La Figure 13 illustre la modélisation par le chemin de moindre coût et par la théorie du circuit à partir d'une carte de coût du paysage : les avantages de la théorie du circuit pour modéliser la connectivité du paysage sont certains.

Selon McRae *et al.* (2008), la distance de résistance pourrait avantageusement remplacer la distance topologique utilisée dans le calcul de l'indice IIC. De la même façon, l'auteur invite à utiliser les résultats de la théorie du circuit dans la priorisation des tâches/liens par enlèvement de l'élément du réseau. À notre connaissance, il n'y a pas eu d'études combinant ces deux approches, mais il paraît opportun de les utiliser de manière complémentaire. Par exemple, Circuitscape pourrait permettre d'identifier précisément où se situent les passages des espèces (et les points fragiles ou à améliorer) une fois que les tâches essentielles pour le réseau ont été identifiées par Conefor. L'usage de Circuitscape paraît *a priori* difficile à mettre en œuvre sur de larges régions, à moins de réduire le nombre de tâches entre lesquelles les flux sont étudiés. La faisabilité de la modélisation dépendra aussi, comme pour toutes les méthodes basées sur les cartes de coût, de la taille de la cellule élémentaire de coût car plus celle-ci sera petite, plus il y aura d'étapes/de calculs dans le chemin entre deux tâches données.

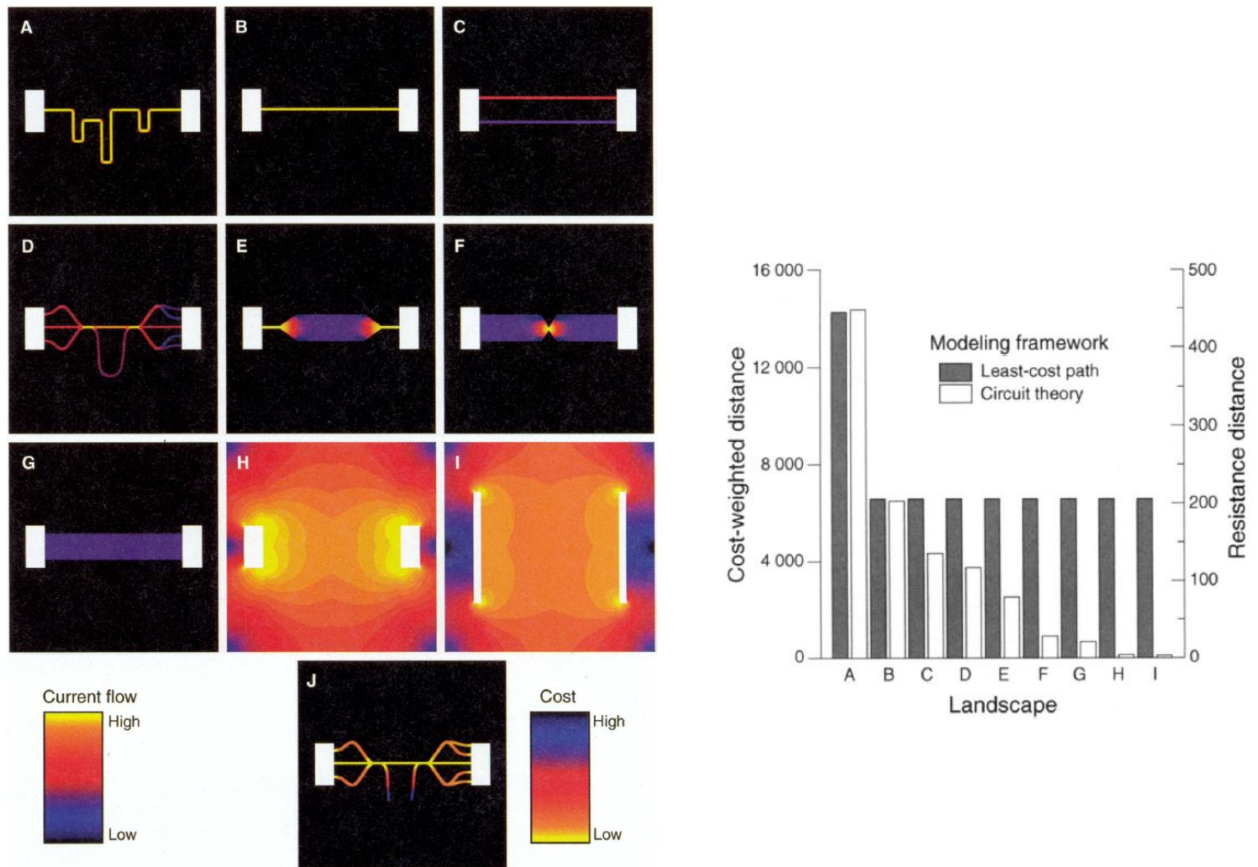


Figure 12. Cartes de courant et calculs de distance de moindre coût et de distance de résistance selon plusieurs configurations paysagères entre deux taches. De A à I : l'intensité du courant et donc le flux de la dispersion augmente du bleu vers le jaune. En jaune figurent les points fragiles (« pinch points ») où le flux est maximal mais rétréci (étranglement). J : le chemin de moindre coût figure en jaune. La comparaison entre D et J montre que pour un même paysage, la modélisation selon le chemin de moindre coût ne montre ni les points d'étranglement ni les chemins alternatifs selon les auteurs. La distance de résistance (à droite) diminue régulièrement avec la multiplication des chemins, contrairement à la distance de moindre coût. D'après McRae et al. (2008).

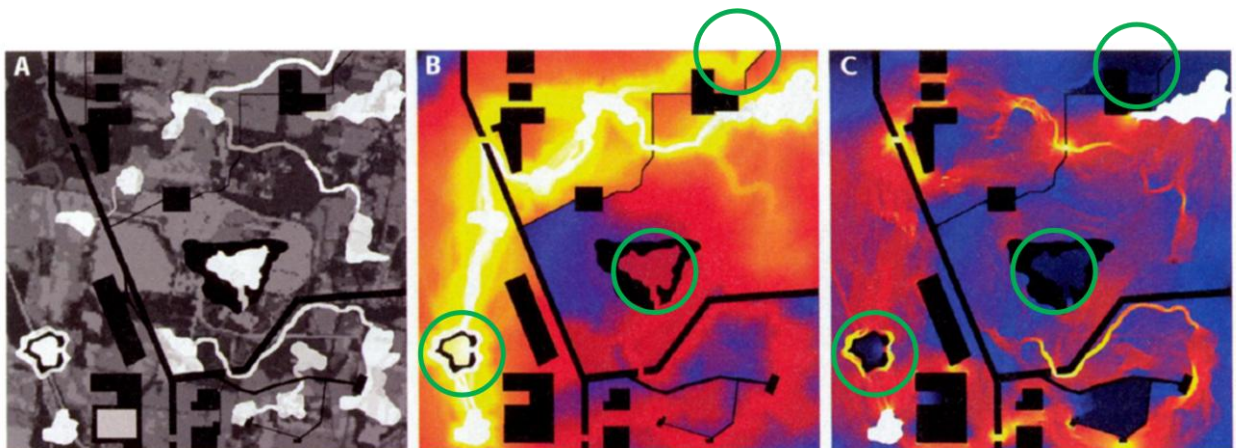


Figure 13. Cartes d'un paysage complexe représentant : A, la carte de coût avec en blanc les taches d'habitat (valeur de coût nulle ou la plus faible), en noir les taches de non habitat (valeur infinie), en gris les milieux intermédiaires (valeurs intermédiaires) ; B, la carte de chemin de moindre coût entre deux taches (en haut à droite et en bas à gauche) ; C, la carte de courant pour les mêmes taches, voir légende Figure 12. La carte de chemin de moindre coût (B) peut faire apparaître les habitats cul-de-sac et les corridors ne conduisant à rien comme des espaces favorables à la dispersion (cercles verts), alors que la carte de courant (C) analyse bien ces éléments comme défavorables à la connectivité. Deux itinéraires possibles apparaissent avec la modélisation du courant et un seul avec le chemin de moindre coût. D'après McRae et al. (2008).

3.3 Autres outils, définition de l'habitat et validation empirique

Il existe d'autres outils de modélisation de la connectivité des habitats dont beaucoup ont été créés pour mettre en place ou étudier la connectivité structurelle de l'habitat, c'est-à-dire qu'ils se focalisent sur l'emplacement des corridors physiques (ex. Guidos). D'autres apparaissent aujourd'hui obsolètes ou rébarbatifs car ils nécessitent un aller-retour avec plusieurs outils SIG. Parmi les outils récents et assez complets (c'est-à-dire utilisables sans faire appel à trop d'autres outils), on citera Graphab mis au point par Foltête et al. (2012) à l'Université de Franche-Comté : ressemblant à Conefor, il n'en offre pas tous les indices performants tels que IIC et a encore été peu utilisé (peu d'études des auteurs et aucune étude extérieure) ; il offre toutefois la possibilité d'ajouter des données d'observations au graphe créé, ce qui permet soit de modifier les attributs des taches, soit d'attribuer des valeurs de connectivité aux observations selon le voisinage de liens/taches dans lequel elles se trouvent.

Il peut être en effet intéressant d'améliorer le modèle avec un petit jeu de données *ad hoc* mais il est encore plus important de valider le modèle avec des données empiriques, tout en sachant que pour ne pas se retrouver confronté au problème de départ — difficulté à établir la carte de présence et de déplacement de l'espèce — c'est l'exploitation des sorties de l'analyse de réseau, notamment celles hiérarchisant les taches ou les liens (Conefor) qui doit orienter l'échantillonnage de validation. Par exemple, on peut échantillonner l'espèce au sein des taches et des liens prioritaires de manière à vérifier que l'espèce est bien présente et circule bien dans ces éléments. Un plan d'échantillonnage élaboré en fonction des sorties d'une première analyse peut aussi servir à une deuxième analyse permettant d'affiner les recommandations.

Funconn est un logiciel qui s'intègre à ArcGis et qui permet d'établir la cartographie de l'habitat d'une espèce donnée, avec les corridors et les liens entre les taches. Selon la quantité d'informations dont on dispose sur l'espèce, le nombre d'étapes peut varier fortement, mais dans tous les cas on peut définir précisément l'habitat de l'espèce en intégrant les éléments évités (routes, lisières...), la mosaïque paysagère selon la carte de coûts, ainsi que le type de liaisons entre taches. Il n'y a aucun indice de connectivité calculé avec Funconn. Mais il peut sans doute faciliter le travail de construction de la carte d'habitat de l'espèce préalablement à l'analyse de la connectivité elle-même, et ce directement et sous un même outil SIG. En effet, la modélisation de l'habitat de l'espèce en préalable à l'analyse de connectivité peut être utile : une cartographie de l'occupation du sol ne permet pas d'appréhender l'habitat de l'espèce de manière satisfaisante lorsqu'on dispose d'informations sur ses exigences écologiques (taille minimale de la tache, effet lisière, topographie...). Certains outils modélisent la présence de l'espèce en fonction de différents paramètres

environnementaux, sur la base de relevés d'occurrence et d'environnement, de manière ensuite à l'extrapoler à l'ensemble de la zone d'étude (Maxent, PRESENCE). Il faut toutefois faire attention à n'intégrer que des paramètres locaux, c'est-à-dire qualifiant uniquement la tache d'habitat elle-même et pas son contexte, car cela peut venir à l'encontre de la modélisation de la connectivité. En effet, une tache peut ne pas être de qualité suffisante pour être un habitat mais jouer le rôle de relais et influencer la connectivité à l'échelle du réseau (approche du type Conefor) ; de même, une route peut représenter la mortalité maximale pour la dispersion mais ne pas être influente à longue distance (l'espèce peut s'alimenter à proximité). Ce type d'approche n'a pas été conçu au départ pour s'intégrer avec des outils élaborés de modélisation de la connectivité. Il faut donc faire attention au couplage de cette modélisation de l'habitat avec la modélisation de la connectivité par les outils présentés plus haut.

4 Conclusions

Le but de cette synthèse n'était pas de présenter l'ensemble des outils existants pour modéliser la connectivité, ce qui n'aurait dans tous les cas pas beaucoup de sens. Nous avons plutôt cherché à présenter un aperçu des différentes approches existantes, puis détaillées celles qui paraissent les plus prometteuses, et dont les outils sont assez bien développés et déjà utilisés. La multiplicité des outils disponibles s'explique à la fois par la diversité des domaines dont ils sont issus (génétique des populations, écologie du paysage, modélisation spatiale, écologie de la dispersion...) et par l'intensité de la recherche où les études cherchent à améliorer les outils précédents ou à s'adapter à un cas particulier, sans que cela soit toujours justifié ou réutilisable ensuite. Il en résulte une difficulté, notamment pour les gestionnaires, à faire le tri devant ce large choix. Il est important de garder à l'esprit que cela dépend des questions que l'on se pose, du type de données dont on dispose et des applications voulues. Dans l'ensemble des études réalisées, il ressort toujours la nécessité de valider la réalité de la dispersion par des données empiriques. Les modèles même les plus complexes ne peuvent tenir compte de l'ensemble des facteurs intervenant sur la présence de l'espèce et sa dispersion. Pour autant, la robustesse de certains logiciels comme Conefor et leur capacité à orienter les choix justifient pleinement leur emploi dans la protection et la conception des réseaux écologiques.

Dans le projet DEB Diacofof, nous proposons de modéliser la connectivité forestière avec l'outil Conefor dans la région PACA pour une gamme de dispersion étendue, de manière à

représenter la dispersion d'un ensemble d'espèces, et en utilisant différentes sources de données cartographiques (Corinne Land Cover, Crige PACA, carte forestière européenne du JRC).

5 Références

- Allag-Dhuisme, F., et al. 2010. *Guide méthodologique identifiant les enjeux nationaux et transfrontaliers relatifs à la préservation et à la remise en bon état des continuités écologiques et comportant un volet relatif à l'élaboration des schémas régionaux de cohérence écologique – deuxième document en appui à la mise en oeuvre de la Trame verte et bleue en France. Proposition issue du comité opérationnel Trame verte et bleue.* MEEDDM.
- Awade, M., D. Boscolo, et J. P. Metzger. 2012. *Using binary and probabilistic habitat availability indices derived from graph theory to model bird occurrence in fragmented forests.* Landscape Ecology 27:185-198.
- Baranyi, G., S. Saura, J. Podani, et F. Jordan. 2011. *Contribution of habitat patches to network connectivity: Redundancy and uniqueness of topological indices.* Ecological Indicators 11:1301-1310.
- Bodin, O., et S. Saura. 2010. *Ranking individual habitat patches as connectivity providers: Integrating network analysis and patch removal experiments.* Ecological Modelling 221:2393-2405.
- Bowne, D. R., M. A. Bowers, et J. E. Hines. 2006. *Connectivity in an agricultural landscape as reflected by interpond movements of a freshwater turtle.* Conservation Biology 20:780-791.
- Bunn, A. G., D. L. Urban, et T. H. Keitt. 2000. *Landscape connectivity: A conservation application of graph theory.* Journal of Environmental Management 59:265-278.
- Calabrese, J. M., et W. F. Fagan. 2004. *A comparison-shopper's guide to connectivity metrics.* Frontiers in Ecology and the Environment 2:529-536.
- Cumming, G. S., O. Bodin, H. Ernstson, et T. Elmqvist. 2010. *Network analysis in conservation biogeography: challenges and opportunities.* Diversity and Distributions 16:414-425.
- Decout, S., S. Manel, C. Miaud, et S. Luque. 2012. *Integrative approach for landscape-based graph connectivity analysis: a case study with the common frog (Rana temporaria) in human-dominated landscapes.* Landscape Ecology 27:267-279.
- Estrada, E., et O. Bodin. 2008. *Using network centrality measures to manage landscape connectivity.* Ecological Applications 18:1810-1825.
- Fagan, W. F., P. J. Unmack, C. Burgess, et W. L. Minckley. 2002. *Rarity, fragmentation, and extinction risk in desert fishes.* Ecology 83:3250-3256.
- Fahrig, L. 2003. *Effects of habitat fragmentation on biodiversity.* Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 34:487-515.
- Foltête, J.-C., C. Clauzel, et G. Vuidel. 2012. *A software tool dedicated to the modelling of landscape networks.* Environmental Modelling & Software 38:316-327.
- Galpern, P., M. Manseau, et A. Fall. 2011. *Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation.* Biological Conservation 144:44-55.
- García-Feced, C., S. Saura, et R. Elena-Rossello. 2011. *Improving landscape connectivity in forest districts: A two-stage process for prioritizing agricultural patches for reforestation.* Forest Ecology and Management 261:154-161.
- Gimona, A., L. Poggio, I. Brown, et M. Castellazzi. 2012. *Woodland networks in a changing climate: Threats from land use change.* Biological Conservation 149:93-102.
- Gurrutxaga, M., L. Rubio, et S. Saura. 2011. *Key connectors in protected forest area networks and the impact of highways: A transnational case study from the Cantabrian Range to the Western Alps (SW Europe).* Landscape and Urban Planning 101:310-320.
- Hanski, I. 1994. *A Practical Model of Metapopulation Dynamics.* Journal of Animal Ecology 63:151-162.
- Hanski, I., A. Moilanen, T. Pakkala, et M. Kuussaari. 1996. *The quantitative incidence function model and persistence of an endangered butterfly metapopulation.* Conservation Biology 10:578-590.

- Hanski, I., et O. Ovaskainen. 2000. *The metapopulation capacity of a fragmented landscape*. Nature 404:755-758.
- Holland, M. D., et A. Hastings. 2008. *Strong effect of dispersal network structure on ecological dynamics*. Nature 456:792-794.
- Kunin, W. E. 1998. *Extrapolating species abundance across spatial scales*. Science 281:1513-1515.
- Laita, A., J. S. Kotiaho, et M. Monkkonen. 2011. *Graph-theoretic connectivity measures: what do they tell us about connectivity?* Landscape Ecology 26:951-967.
- Laita, A., M. Monkkonen, et J. S. Kotiaho. 2010. *Woodland key habitats evaluated as part of a functional reserve network*. Biological Conservation 143:1212-1227.
- McRae, B. H. 2006. *Isolation by resistance*. Evolution 60:1551-1561.
- McRae, B. H., B. G. Dickson, T. H. Keitt, et V. B. Shah. 2008. *Using Circuit Theory to Model Connectivity in Ecology, Evolution, and Conservation*. Ecology 89:2712-2724.
- Melian, C. J., et J. Bascompte. 2002. *Food web structure and habitat loss*. Ecology Letters 5:37-46.
- Minor, E. S., et D. L. Urban. 2007. *Graph theory as a proxy for spatially explicit population models in conservation planning*. Ecological Applications 17:1771-1782.
- Moilanen, A., et I. Hanski. 2001. *On the use of connectivity measures in spatial ecology*. Oikos 95:147-151.
- Moilanen, A., et M. Nieminen. 2002. *Simple connectivity measures in spatial ecology*. Ecology 83:1131-1145.
- Neel, M. C. 2008. *Patch connectivity and genetic diversity conservation in the federally endangered and narrowly endemic plant species *Astragalms albens* (Fabaceae)*. Biological Conservation 141:938-955.
- Pascual-Hortal, L., et S. Saura. 2006. *Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation*. Landscape Ecology 21:959-967.
- Pascual-Hortal, L., et S. Saura. 2008. *Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain)*. European Journal of Forest Research 127:23-31.
- Pereira, M., P. Segurado, et N. Neves. 2011. *Using spatial network structure in landscape management and planning: A case study with pond turtles*. Landscape and Urban Planning 100:67-76.
- Phillips, S. J., P. Williams, G. Midgley, et A. Archer. 2008. *Optimizing dispersal corridors for the cape proteaceae using network flow*. Ecological Applications 18:1200-1211.
- Pinto, N., et T. H. Keitt. 2009. *Beyond the least-cost path: evaluating corridor redundancy using a graph-theoretic approach*. Landscape Ecology 24:253-266.
- Rayfield, B., M. J. Fortin, et A. Fall. 2011. *Connectivity for conservation: a framework to classify network measures*. Ecology 92:847-858.
- Ribeiro, R., M. A. Carretero, N. Sillero, G. Alarcos, M. Ortiz-Santaliestra, M. Lizana, et G. A. Llorente. 2011. *The pond network: can structural connectivity reflect on (amphibian) biodiversity patterns?* Landscape Ecology 26:673-682.
- Saura, S., C. Estreguil, C. Mouton, et M. Rodriguez-Freire. 2011a. *Network analysis to assess landscape connectivity trends: Application to European forests (1990-2000)*. Ecological Indicators 11:407-416.
- Saura, S., et L. Pascual-Hortal. 2007. *A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study*. Landscape and Urban Planning 83:91-103.
- Saura, S., et L. Rubio. 2010. *A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape*. Ecography 33:523-537.

- Saura, S., et J. Torne. 2009. *Conefor Sensinode 2.2: A software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity*. Environmental Modelling & Software 24:135-139.
- Saura, S., P. Vogt, J. Velazquez, A. Hernando, et R. Tejera. 2011b. *Key structural forest connectors can be identified by combining landscape spatial pattern and network analyses*. Forest Ecology and Management 262:150-160.
- Schumaker, N. H. 1996. *Using landscape indices to predict habitat connectivity*. Ecology 77:1210-1225.
- Theobald, D. M. 2006. *Exploring the functional connectivity of landscapes using landscape networks*. In: K. R. Crooks, et M. Sanjayan, editors. Connectivity Conservation. Cambridge University Press, Cambridge, Pages 416-444.
- Tischendorf, L. 2001. *Can landscape indices predict ecological processes consistently?* Landscape Ecology 16:235-254.
- Urban, D., et T. Keitt. 2001. *Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective*. Ecology 82:1205-1218.
- Urban, D. L., E. S. Minor, E. A. Treml, et R. S. Schick. 2009. *Graph models of habitat mosaics*. Ecology Letters 12:260-273.
- Visconti, P., et C. Elkin. 2009. *Using connectivity metrics in conservation planning - when does habitat quality matter?* Diversity and Distributions 15:602-612.
- Zetterberg, A., U. M. Mortberg, et B. Balfors. 2010. *Making graph theory operational for landscape ecological assessments, planning, and design*. Landscape and Urban Planning 95:181-191.
- Zozaya, E. L., L. Brotons, et S. Saura. 2012. *Recent fire history and connectivity patterns determine bird species distribution dynamics in landscapes dominated by land abandonment*. Landscape Ecology 27:171-184.