



Validation de la fonctionnalité des continuités écologiques en milieu urbain : approches plurispécifiques et multi-sites

Manon Balbi

► To cite this version:

Manon Balbi. Validation de la fonctionnalité des continuités écologiques en milieu urbain : approches plurispécifiques et multi-sites. Ecologie, Environnement. Université de Rennes, 2017. Français. NNT : 2017REN1B034 . tel-01762455

HAL Id: tel-01762455

<https://theses.hal.science/tel-01762455>

Submitted on 10 Apr 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



UNIVERSITE
BRETAGNE
LOIRE

THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Bretagne Loire

pour le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1
Mention : Biologie

Ecole doctorale Ecologie Géosciences Agronomie et Alimentation
Présentée par

Manon BALBI

Préparée à l'unité de recherche UMR CNRS 6553 Ecobio
Ecosystèmes Biodiversité Evolution
UFR Sciences de la Vie et de l'Environnement

**Validation de la
fonctionnalité
des continuités
écologiques en
milieu urbain :
approches
plurispécifiques
et multi-sites**

Thèse soutenue à Rennes

le 30 novembre 2017
devant le jury composé de :

Marc BELISLE

Professeur, Université de Sherbrooke
Rapporteur

Luc BARBARO

Chargé de recherche, INRA
Rapporteur

Sandra LUQUE

Directrice de recherche, IRSTEA
Présidente du jury

Luc MADEC

Professeur, Université de Rennes 1
Directeur de thèse

Eric PETIT

Directeur de recherche, INRA
Co-directeur de thèse

Aude ERNOULT

Maitre de conférences, Université de Rennes 1
Co-directrice de thèse

Validation de la fonctionnalité des continuités écologiques en milieu urbain : approches plurispécifiques et multi-sites



Table des matières

INTRODUCTION GENERALE	13
1 Connectivité : un concept multiple.....	14
1.1 Définitions de la connectivité	14
1.1.1 Connectivité du patch et connectivité du paysage	15
1.1.2 Connectivité structurelle et connectivité fonctionnelle	16
1.1.3 Connectivité potentielle et connectivité réelle	16
1.1.4 Cas particulier du corridor	17
1.2 Méthodes de quantification de la connectivité à partir de données de mouvement	17
1.2.1 Mouvement et connectivité.....	17
1.2.2 Classification des approches	20
1.2.2.1 Type de mouvement.....	21
1.2.2.2 Méthodes d'observation et protocoles expérimentaux.....	21
1.2.2.3 Protocole de suivi.....	23
1.2.2.4 Variables	24
1.3 Méthodes de quantification de la connectivité à plus large échelle	26
1.3.1 Inventaire spécifique : richesse et distribution des espèces	26
1.3.2 Génétique du paysage.....	27
1.4 Modèles de connectivité et valeurs de résistance	28
1.4.1 Algorithmes	28
1.4.1.1 Chemins de moindre coût.....	28
1.4.1.2 Théorie des circuits	29
1.4.1.3 Modèles individu-centrés – Exemple du SMS	30
1.4.2 Valeurs de résistance	30
1.4.2.1 Supports de détermination des valeurs de résistance	30
1.4.2.2 Paramétrisation des valeurs de résistance : bornes et fonction de transformation	31
1.4.3 Considérations cartographiques : variables, grain et patches.....	32
1.5 Validation des modèles de connectivité	33
1.5.1 Validation par le mouvement : approches eulériennes et lagrangiennes	33
1.5.1.1 Approches eulériennes	33
1.5.1.2 Approches lagrangiennes.....	34
1.5.2 Validation par des analyses de corrélation	34

1.5.3	Importance de la réplication	35
2	Paysage urbain et connectivité	36
2.1	Milieu urbain et biodiversité	36
2.1.1	Milieu urbain : définition et caractéristiques.....	36
2.1.2	Impact global sur la biodiversité	38
2.1.3	Les espaces verts urbains	38
2.2	Potentiel écologique d'une forte connectivité en ville	39
2.3	Mise en application des continuités écologiques en ville	41
2.3.1	Vers des villes plus vertes.....	41
2.3.2	Vers des villes plus connectées	42
2.3.3	Questions liées à l'établissement des réseaux écologiques	43
3	Problématique et organisation de la thèse	45
4	Description des sites d'étude.....	47
4.1	Lens.....	47
	Encadré 3 : Acteurs locaux et projet CORBAM	48
4.2	Rennes	48
4.3	Comparaison des sites d'étude	49
5	Modèles d'étude	52
5.1	Le hérisson d'Europe, <i>Erinaceus europaeus</i>	52
5.2	Les passereaux forestiers	53
5.3	Les papillons de nuit (hétérocères)	54
5.4	L'escargot petit-gris, <i>Cornu aspersum</i>	55
6	Modélisation des chemins de moindre coût	57
6.1	Carte des types d'occupation du sol.....	57
6.2	Sélection des zones source	57
6.3	Attribution des coefficients de résistance.....	58
6.4	Analyse par fenêtre glissante	59
6.5	Modélisation des chemins de moindre coût	59
6.6	Choix des zones de forte et de faible connectivité	61
6.7	Particularités de l'étude de génétique du paysage sur les escargots	64
7	Comparaison des cartes de chemins de moindre coût	65
	CHAPITRE 1 : Mouvements des hérissons en milieu urbain en réponse à différents contextes de connectivité potentielle.....	69
	Abstract	71

Introduction	72
Materials and Methods.....	74
Model species and study area	74
Connectivity modeling.....	74
Translocation and telemetry data	75
Movement patterns.....	76
Path orientation.....	76
Resistance and habitat selections	77
Results	77
Movement patterns.....	77
Path orientation.....	78
Resistance and habitat selections	79
Discussion.....	80
Hedgehog movements in an urban landscape	80
Connectivity model in an urban landscape	81
Movement data applications in connectivity models	82
Links with stakeholders and landscape planning	82
Conclusions	83
Acknowledgements.....	83
Supplementary material.....	84
CHAPITRE 2 : Mouvements des hétérocères et des passereaux dans différents contextes de connectivité.....	87
potentielle	87
Abstract	89
Introduction	89
Materials and methods	91
Biological models.....	91
Study areas	92
Connectivity modeling.....	92
Connectivity contexts	93
Movement data	94
Statistical analysis.....	95
Results	96
Moths.....	96

Passerines	96
Discussion	98
Conclusion	100
Acknowledgements	100
Supplementary material	101
CHAPITRE 3 : Apports de la génétique de paysages répliqués à travers l'étude de la différenciation des populations d'escargots petits-gris par des approches à différentes échelles	107
Abstract	109
Introduction	110
Materials and methods	113
Study sites and sampling design	113
Genetic data	115
Landscape metrics and connectivity map modeling	116
Statistical analyses	117
Results	119
Landscape F_{ST}	119
Population F_{ST}	119
Pairwise F_{ST}	120
Discussion	122
Landscape structure and scales	122
Relevance of resistance-based models	123
Landscape replication	123
F_{ST}	124
Conclusion	124
Acknowledgements	125
Data accessibility	125
Supplementary material	126
DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	131
1 Comportement et taux de mouvement	131
1.1 Différences de comportement en fonction de la connectivité prédite	131
1.1.1 Mouvement facilité en contexte prédit de forte connectivité	132
1.1.2 Mouvement limité mais présent en dehors des continuités écologiques	132

1.2	De la mesure du mouvement à la dispersion	133
	Encadré 4 : Progrès techniques dans l'étude du mouvement.....	134
2	Génétique du paysage	135
2.1	Modèles de connectivité et escargot petit-gris.....	135
2.2	Génétique du paysage à l'échelle d'une génération	135
3	Généralisation du modèle de connectivité : espèces et milieux.....	137
3.1	Biodiversité urbaine et continuités écologiques	137
3.2	Milieux ouverts, milieux fermés	137
3.3	Mise en pratique : Espèces cibles, multi-espèces et degré de naturalité.....	138
4	Outils d'aménagement en milieu urbain	140
4.1	Pertinence des LCP en milieu urbain	140
4.2	Une méthode de cartographie simple	140
5	Au-delà de la connectivité	142
5.1	Echanges ville / périphérie	142
5.2	Importance de l'habitat	142
5.3	Planification urbaine et considérations multiples.....	143
	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	145
	REMERCIEMENTS	175

Introduction générale



1. Connectivité : un concept multiple
2. Paysage urbain et connectivité
3. Problématique et organisation de la thèse
4. Description des sites d'étude
5. Modèles d'étude
6. Modélisation des chemins de moindre coût
7. Comparaison des cartes

INTRODUCTION GENERALE

La perte et la fragmentation des habitats sont depuis longtemps considérées comme des causes majeures d'érosion de la biodiversité et de la dégradation des écosystèmes à l'échelle mondiale (Wilson et al. 2016). La fragmentation des habitats fait référence à un processus qui agit à l'échelle du paysage et se caractérise par l'augmentation du nombre de taches d'habitat, la réduction de leur taille et l'augmentation de leur degré d'isolement (Fig. 1, Fahrig 2003). La perte d'habitat et la fragmentation sont des processus distincts dont il est complexe de séparer les influences relatives sur les variables mesurées (Ewers and Didham 2006). Les conséquences négatives de la fragmentation et de la perte d'habitat sur la biodiversité sont multiples et présentes à différents niveaux d'organisation du vivant (Fahrig 2003; Haddad et al. 2015).

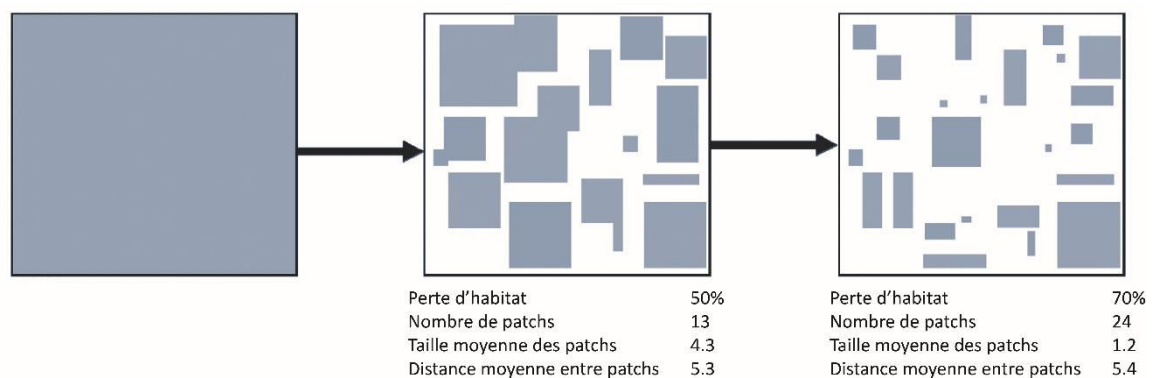


Figure 1 : Processus de fragmentation dans un paysage : les habitats (en foncé) sont découpés et isolés les uns des autres au cours du temps. Extrait de Legrand et al. (2017) et inspiré de L. Fahrig (2003).

La fragmentation réduit la biodiversité de 13 à 75% selon Haddad et al. (2015) et impacte le fonctionnement des écosystèmes en réduisant la biomasse et en altérant les cycles des nutriments. L'isolement des taches d'habitat limite également les flux d'individus et de gènes, ce qui entraîne des effets démographiques et génétiques sur les populations, menaçant leur viabilité et modifiant la dynamique des métapopulations (Keyghobadi 2007). Les processus de dispersion étant limités, la consanguinité au sein des petites populations va potentiellement augmenter, la probabilité de « sauvetage génétique » (genetic rescue) sera réduite et le risque d'extinction des populations augmentera, tout ceci alimentant un vortex d'extinction (M. E. Gilpin and Soulé 1986).

Face à ce constat, les stratégies de conservation proposées en réponse à la fragmentation sont la sauvegarde des habitats (permettant la conservation de grandes populations) mais aussi le maintien des flux entre les populations par la prise en compte de la connectivité entre les habitats.

Le concept de connectivité s'est largement répandu dans de nombreux domaines scientifiques tels que la biologie de la conservation, la génétique, l'écologie du paysage et dans les secteurs opérationnels de conservation et gestion de

l'environnement (Crooks and Sanjayan 2006a). Cela a amené une diversité de définitions et de méthodes de quantification. La connectivité est de ce fait reconnue comme un concept multiple et diffus, manquant parfois de consensus et de précision sur les aspects étudiés (LaPoint et al. 2015; Crooks and Sanjayan 2006b). Il est donc important de détailler ici les différentes facettes du concept de connectivité.

1 Connectivité : un concept multiple

Le concept de connectivité est intégré à différentes disciplines et associé à de multiples méthodes de quantification. Les données mobilisées, très diverses, peuvent être issues de l'observation ou de la mesure des mouvements, d'inventaires spécifiques ou d'analyses génétiques. Dans un autre registre, de nombreux algorithmes permettent aujourd'hui de cartographier la connectivité au sein d'un paysage.

1.1 Définitions de la connectivité

La connectivité est définie comme le degré auquel un paysage facilite ou empêche les mouvements des individus entre patches de ressources (Taylor et al. 1993). Cette définition est la plus commune et souligne l'importance des effets du paysage (par sa composition et sa configuration) sur le mouvement des organismes qui, par extension, influencent les dynamiques de populations et la structure des communautés (Taylor, Fahrig, and With 2006). La connectivité est par définition spécifique à un paysage et à une espèce donnée (Tischendorf and Fahrig 2000).

Encadré 1 : Modèles de représentation du paysage

Le paysage peut être représenté selon différents modèles. Le modèle patch-matrice est construit à partir de la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur and Wilson 1967) et s'est largement répandu en écologie des métapopulations (Hanski and Gilpin 1991). Les paysages sont conceptuellement lus comme composés de patches (ou taches) d'habitat bien délimités et entourés d'une matrice homogène inhospitalière (non-habitat, [Fig.2A](#)). Ce type de modèle se concentre sur l'étendue de la matrice à franchir sans prendre en compte son hétérogénéité. Le patch peut être défini de manière fonctionnelle et dépendante du contexte et du type de mouvement considéré. Il est alors délimité par le domaine vital, la ressource ou encore la population. Par extension, le modèle patch-matrice-corridor a fortement influencé les études d'écologie du paysage (Forman and Godron 1986) en proposant de relier les patches entre eux par des structures paysagères particulières (détails [partie 1.1.4](#)).

Toutefois, cette dichotomie « patch-matrice » est parfois considérée comme trop simpliste et limitante car elle impose une vision binaire du paysage (Kuefler et al. 2010). Le modèle de mosaïque paysagère (ou patch-mosaïque) intègre quant à lui l'hétérogénéité de la matrice, la considérant comme composée d'une diversité d'habitat ([Fig.2B](#)). Ces différents types d'habitat peuvent notamment être plus ou moins perméables au mouvement des organismes (Cooney, Schaubert, and Hellgren 2015; Ewers and Didham 2006; Eycott et al. 2012) et plus généralement affecter la biodiversité (Prevedello and Vieira 2010). Toutefois, le découpage du

paysage en types d'habitat peut ne pas constituer le principal facteur de connectivité et est très lié à la vision par l'humain de la structure du paysage.

Plutôt qu'un découpage en catégories, le paysage peut être vu comme un continuum de qualités d'habitat ou de perméabilités pour une espèce donnée. On parle de modèle de gradient (Fig. 2C). La quantification de gradients écologiques permet de s'affranchir de la définition a priori de patch et de matrice (Brudvig et al. 2017) et d'intégrer la complexité des variations spatiales (notamment à l'intérieur des patches (Boyce et al. 2017)). Chaque point de l'espace est caractérisé en fonction d'une variable. Ce type de modèle demande de nombreuses données renseignant les réponses de l'espèce étudiée aux différents gradients écologiques et environnementaux liés par exemple au climat (température, humidité), à la disponibilité en ressources alimentaires et à la présence d'abris (Fischer and Lindenmayer 2006). La notion de continuum encourage l'unification des concepts et processus étudiés de manière distincte au sein des patches et dans la matrice (Bender and Fahrig 2005).

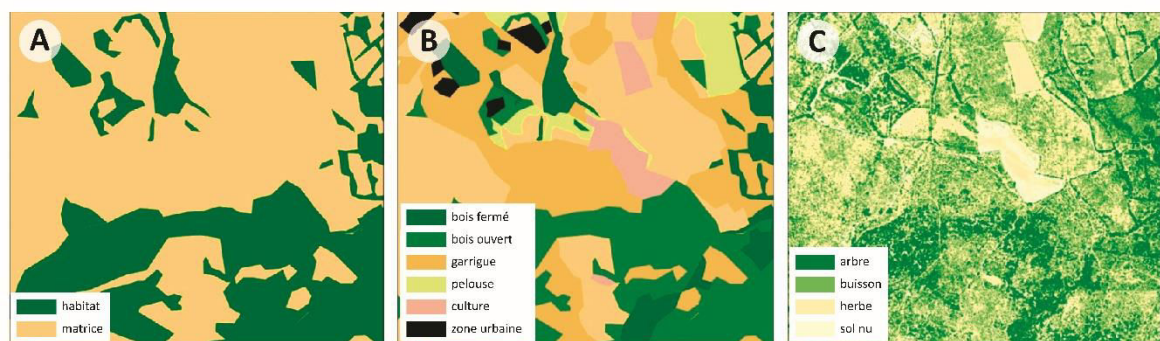


Figure 2 : Exemple de représentation d'un même paysage illustrant les concepts théoriques mobilisés en écologie du paysage. (A) Modèle patch-matrice, (B) modèle de mosaïque paysagère, (C) modèle continu, gradient de la hauteur de végétation. Extrait de Deconchat and Sirami (2017).

Au cours de ce travail, nous ferons principalement référence au modèle de mosaïque paysagère (considérant le paysage comme composé de patches et d'une matrice hétérogène) qui est à la base de nombreuses mesures de connectivité.

1.1.1 Connectivité du patch et connectivité du paysage

Le concept de connectivité fut à l'origine utilisé dans différentes disciplines, multipliant les nuances dans les définitions et utilisant différentes échelles d'analyse (Tischendorf and Fahrig 2001; Kadoya 2009). En écologie des métapopulations*, la connectivité est classiquement mesurée à l'échelle de la population et du patch de ressource (Moilanen and Hanski 2001). Elle se concentre sur le succès de dispersion qui va influencer la probabilité de maintien des populations au sein des patches. Les mesures utilisées sont les proportions d'individus qui immigrent avec succès dans un patch, équivalentes à un taux de migration entre les populations. La taille des patches et la distance géographique

* Métapopulation : ensemble de populations discrètes localisées au sein de patches, reliées entre elles par des événements de dispersion ponctuels.

sont généralement prises en compte. A l'opposé, l'effet de l'hétérogénéité de la matrice paysagère n'est généralement pas traité (cf [encadré 1](#), [Fig. 2A](#)).

En écologie du paysage, la connectivité est vue comme une propriété propre au paysage. Les effets de la structure et de la composition du paysage sur les mouvements sont évalués (Tischendorf and Fahrig 2000; Taylor, Fahrig, and With 2006). On ne s'intéresse pas ici aux populations mais plutôt à la présence des organismes, leurs probabilités de mouvement, la fréquence de traversée des lisières ou encore à l'importance des flux au sein du paysage. Les effets de la structure et de la qualité de la matrice sur le mouvement des individus sont alors considérés (Tischendorf and Fahrig 2001).

1.1.2 Connectivité structurelle et connectivité fonctionnelle

La connectivité dépend à la fois d'éléments structurels et d'éléments fonctionnels. Ces deux catégories peuvent être considérées de différentes façons : en tant que composantes complémentaires formant le concept de connectivité, en tant qu'approches indépendantes (Calabrese and Fagan 2004) ou encore comme les deux extrêmes d'un gradient (Baguette and Van Dyck 2007).

La connectivité structurelle s'appuie sur les attributs physiques du paysage tels que la composition et la structure spatiale des habitats. Elle s'intéresse au degré de contiguïté ou de lien physique entre les éléments paysagers, indépendamment des caractéristiques biologiques d'un organisme (Bélisle 2005). La connectivité structurelle est relativement facile à mesurer, à partir d'indices paysagers extraits d'analyses spatiales au moyen d'outils de SIG (Systèmes d'Information Géographique). Les indices paysagers utilisés sont par exemple la taille, la forme des patchs ou la distance entre patchs voisins (e.g. Moilanen and Nieminen 2002).

La connectivité fonctionnelle est orientée sur l'organisme et son interaction avec le paysage. Elle se réfère aux réponses des individus face aux différents éléments paysagers. Elle peut être estimée par des données de mouvements associées à des données de structure spatiale du paysage (Tischendorf and Fahrig 2000), par des données génétiques ou par l'utilisation de modèles de résistance (LaPoint et al. 2015).

1.1.3 Connectivité potentielle et connectivité réelle

W. F. Fagan and Calabrese (2006) ont proposé de scinder la connectivité fonctionnelle en connectivité potentielle ou connectivité réelle (actual), en fonction des données utilisées et du niveau de précision apporté par la mesure de connectivité. La connectivité potentielle est issue d'indices ou de modèles de connectivité (e.g. modèles de résistance, cf. [partie 1.4](#)) qui intègrent des informations basiques et indirectes, sur les capacités de mouvement des organismes en relation avec le paysage. La connectivité fonctionnelle réelle est quant à elle issue de la mesure de mouvements observés à travers un paysage. Elle fournit une estimation directe du lien existant entre les différents éléments paysagers et le mouvement des individus. Cette approche augmente le niveau de détail de l'information apportée mais nécessite une plus grande quantité de données. L'utilisation de données génétiques est incluse dans cette catégorie car elle renseigne sur le processus de dispersion. Les auteurs ne précisent toutefois

pas si les mouvements induits lors de protocoles expérimentaux sont inclus dans cette catégorie.

1.1.4 Cas particulier du corridor

Les corridors sont parmi les premiers outils de conservation utilisés pour préserver la connectivité. Les corridors sont des zones d'habitat, linéaires et continues, reliant deux patchs et entourées d'une matrice contrastée (Beier and Noss 1998). Le concept de corridor comme outil de conservation fut facilement adopté par les professionnels de l'environnement et implémenté dans les plans de conservation (Bennett 1999). Les corridors ont été à l'origine de nombreux débats sur leur efficacité et les bénéfices qu'ils pouvaient apporter (Haddad and Tewksbury 2006; Gilbert-Norton et al. 2010; Beier and Noss 1998). Actuellement, la notion de corridor semble jugée comme trop restrictive, principalement basée sur des critères structurels de connectivité. Les corridors restent toutefois populaires auprès des professionnels de l'environnement et du grand public car ils font référence à un espace géographiquement délimité sur lequel il est facile de communiquer et d'agir par des mesures de gestion.

Outre les corridors, d'autres outils de conservation basés sur le concept de connectivité sont efficaces, tels que les habitats en pas japonais (stepping stones, Saura, Bodin, and Fortin 2014) ou le degré de perméabilité de la matrice paysagère (Ricketts and Morris 2001; Ruffell, Clout, and Didham 2017; Prevedello and Vieira 2010). Ces différents éléments peuvent être regroupés au sein des continuités écologiques (Fig. 3).

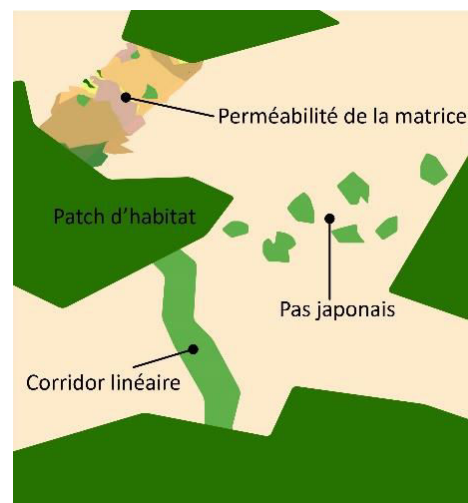


Figure 3 : Différentes formes de continuités écologiques

Dans la suite de ce manuscrit nous nous concentrerons principalement sur des approches d'écologie du paysage, par la prise en compte de la connectivité fonctionnelle (potentielle et réelle) appliquée à différents modèles biologiques animaux.

1.2 Méthodes de quantification de la connectivité à partir de données de mouvement

Les mouvements des individus au sein d'un paysage déterminent le niveau de connectivité de ce dernier. De nombreuses méthodes de quantification de la connectivité réelle par des mesures de mouvement sont utilisées et présentent des intérêts et des limites propres.

1.2.1 Mouvement et connectivité

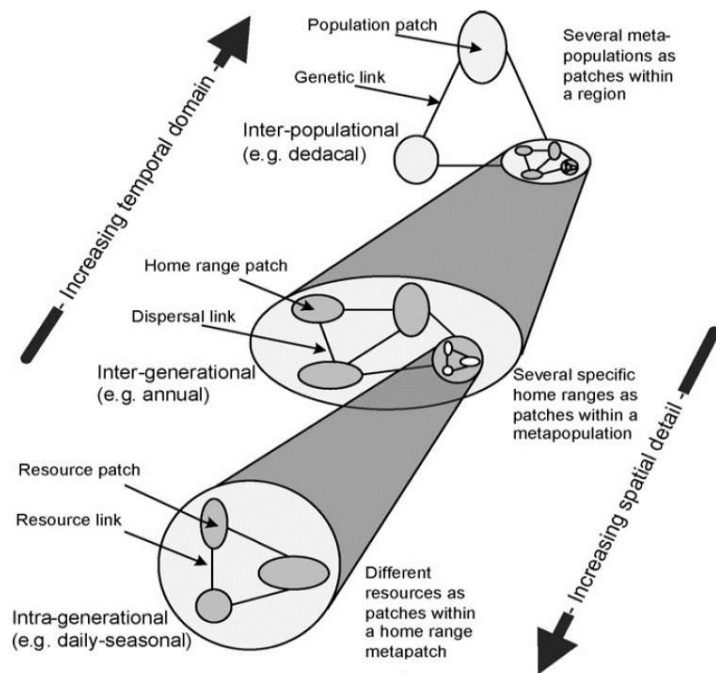
Le mouvement est un processus par lequel les organismes se déplacent dans l'espace au cours du temps (Turchin 1998). Le mouvement est indispensable à la

survie des individus de nombreuses espèces et résulte de l'interaction entre un individu et le paysage. Par une approche mécanistique, le mouvement est reconnu comme issu de l'interaction de quatre composantes : la capacité de mouvement, la capacité de navigation, l'état interne de l'individu et les facteurs externes de l'environnement (Nathan et al. 2008). La capacité de mouvement fait référence à tous les traits permettant à l'individu de se déplacer. La capacité de navigation désigne tous les traits permettant à l'individu de s'orienter dans le temps et l'espace, comme le champ de perception de l'organisme, qui correspond à la distance à laquelle un animal peut percevoir un élément particulier du paysage (Lima and Zollner 1996). Lorsque la ressource se situe au-delà du champ de perception de l'individu, le paysage est perçu comme fragmenté (Baguette and Van Dyck 2007; Lima and Zollner 1996). Les facteurs internes font référence aux facteurs affectant la tendance à se déplacer de l'individu, comme son état et son degré de motivation. Les facteurs externes incluent tous les facteurs environnementaux et sociaux pouvant influencer le mouvement de l'individu telle la disponibilité en ressources (qualité et répartition dans l'espace), ou la densité de population (Baguette, Stevens, and Clobert 2014). Ces différentes composantes influencent le mouvement en orientant les choix de destination et le coût que l'individu est prêt à dépenser (e.g. énergétique, Bélisle 2005).

Encadré 2 : Distinction des concepts de patch et de domaine vital

Comme vu dans l'[encadré 1](#), issu de l'écologie du paysage, le patch est un élément structurel paysager, délimitant une zone aux caractéristiques homogènes, agrégées dans l'espace et différentes de ce qui l'entoure (la matrice). Le patch se définit relativement au phénomène considéré ([Fig.4](#)). Plusieurs types de patches sont délimités en fonction des processus écologiques et de l'échelle d'étude, ou niveau hiérarchique étudié (Baguette and Mennechez 2004). A l'échelle la plus fine, les patches sont délimités par la présence de ressources et reliés entre eux par des mouvements de recherche de ressource. A un niveau au dessus, les patches correspondent à l'habitat, équivalent au domaine vital. Ils constituent une unité fonctionnelle composée de patches de ressources homogènes, ou de différents types (resp. processus de supplementation et de complementation, Dunning, Danielson, and Pulliam 1992) permettant à l'organisme de compléter son cycle de vie. Les patches d'habitat sont reliés entre eux par des mouvements de dispersion. A un niveau supérieur, les patches sont délimités par les populations reliées entre elles par des flux de gène. Le patch peut donc être qualifié de ressource, d'habitat, ou encore de population en fonction du processus écologique considéré.

Figure 4 : Imbrication des échelles d'étude de la connectivité et du type de patch délimité. Les réseaux constitués de patches et de liens construisent graduellement des patchs plus larges, connectés par de nouveaux liens en même temps que l'échelle temporelle s'allonge. Extrait de Zetterberg, Mörtberg, and Balfors (2010).



La notion de domaine vital est en lien avec l'écologie comportementale. Le domaine vital est la zone régulièrement utilisée par un animal pour subvenir à ses besoins quotidiens (nourrissage, refuge, élevage des jeunes, Burt 1943). Il est généralement délimité à partir de données de mouvement et peut être constitué de plusieurs patches de ressources entre lesquels l'individu se déplace.

Différents types de mouvement sont distingués en fonction des processus biologiques impliqués : recherche de nourriture, reproduction, migration, dispersion. Les mouvements de dispersion se définissent comme tout mouvement d'individu ayant des conséquences potentielles sur les flux de gènes dans l'espace (Ronce 2007). Les mouvements de recherche de nourriture et de recherche de partenaire ont lieu à l'intérieur du domaine vital, alors que les mouvements de dispersion et de migration ont lieu entre domaines vitaux ([encadré 2](#)). Le comportement de dispersion est un trait extrêmement variable, à la fois entre des populations et entre des individus car les coûts et les bénéfices de la dispersion varient dans le temps et dans l'espace. Ainsi, les traits de dispersion peuvent varier en fonction du degré de fragmentation des paysages, ce dernier constituant une pression de sélection (Baguette and Van Dyck 2007; Cote et al. 2017; Van Dyck and Baguette 2005). En paysage fragmenté, les disperseurs avec des capacités de locomotion et d'orientation améliorées ont potentiellement une meilleure probabilité de survie que des disperseurs avec de plus faibles capacités, ce qui peut mener à l'évolution d'un syndrome de dispersion (Cote et al. 2017). Par exemple, les tircis (*Pararge aegeria*, papillon de jour) issus de paysages fragmentés montrent de meilleures capacités d'orientation et de perception pour rejoindre un patch d'habitat, relativement à des individus issus de paysages continus (Merckx and Van Dyck 2007).

Conceptuellement, le processus de dispersion se divise classiquement en trois étapes ([Fig. 5](#), Ims and Yoccoz 1997; Baguette and Van Dyck 2007). Tout d'abord, l'étape d'émigration consiste à quitter le patch d'habitat d'origine (ou domaine

vital) et à traverser les lisières du patch. La seconde phase correspond au transfert inter-patch, qui est le voyage à travers une matrice paysagère plus ou moins hostile. Enfin, la phase d'immigration prend en compte l'installation dans un nouveau patch d'habitat. La réalisation de ces étapes est influencée par les caractéristiques du paysage (comme la disponibilité en patches de ressource, leur organisation spatiale, ou encore la perméabilité de la matrice). La caractérisation des différentes étapes de dispersion constitue des éléments de mesure de la connectivité. Par exemple, le degré de perméabilité de la bordure entre les types d'habitat est un élément déterminant de la connectivité (Schtickzelle et al. 2007, détails partie 1.2.2.4.2).

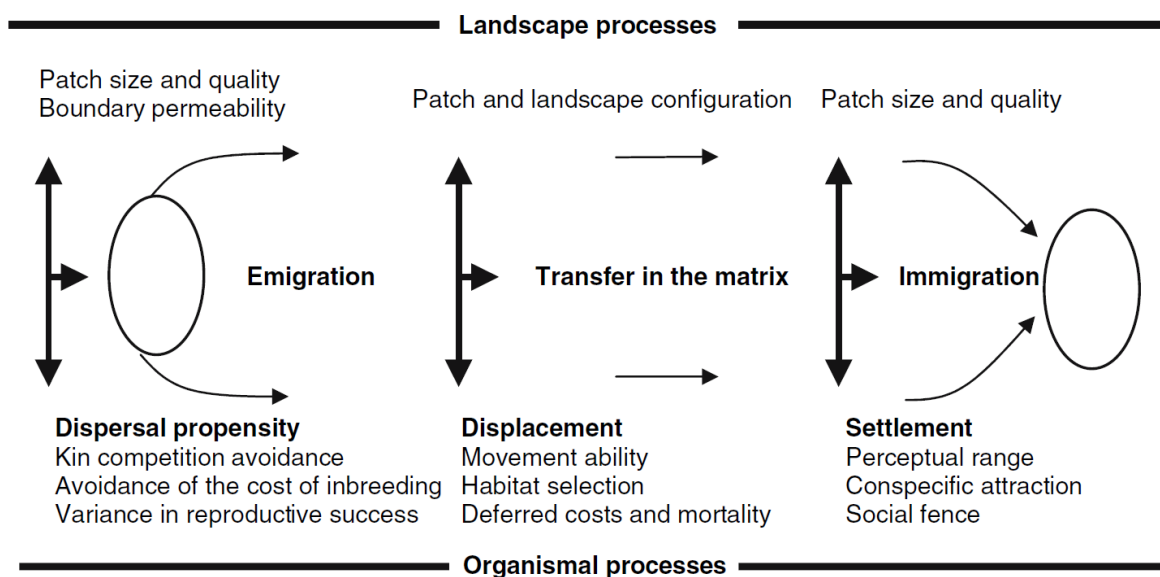


Figure 5 : Représentation schématique des trois étapes de la dispersion à partir de patches d'habitat, précisant les interactions entre les processus paysagers et biologiques (extrait de Baguette and Van Dyck 2007).

Les mouvements étudiés en lien avec le concept de connectivité couvrent une large gamme d'échelles temporelle et spatiale, de l'activité quotidienne de nourrissage à l'événement de dispersion unique dans le cycle de vie ou encore à des déplacements d'aires de répartition (LaPoint et al. 2015; Theobald 2006).

1.2.2 Classification des approches

Nous avons classifié les différentes approches de mesure de la connectivité à partir de données de mouvement en fonction de quatre critères : le type de mouvement étudié, la méthode utilisée, le type de protocole choisi et la variable de mouvement mesurée (liste ci-dessous).

Type de mouvement	Méthode	Protocole	Variable
Domaine vital	Observation	CMR	Taux de mouvement
Dispersion	Expérimentation	Suivi visuel	Réponse aux lisières
		Pistage	Trajectométrie
			Sélection de ressource

1.2.2.1 Type de mouvement

Les mesures de connectivité peuvent varier en fonction des différents types de mouvement ou états comportementaux d'un individu (behavioral states : recherche de nourriture, accouplement, migration, dispersion). La majorité des études de mouvement en lien avec la connectivité est faite au sein des domaines vitaux (LaPoint et al. 2015), traduisant plutôt des mouvements de routine (Van Dyck and Baguette 2005). L'étude des mouvements de dispersion des individus est plus compliquée à mettre en œuvre, car ces événements sont plus rares et difficiles à détecter (e.g. Trainor et al. 2013).

Le degré de correspondance entre les mouvements au sein des domaines vitaux et au cours d'événements de dispersion est variable entre les espèces et encore peu connu. Des différences de patrons de mouvement entre des mouvements de dispersion et des mouvements de nourrissage sont observées chez le renard (Soulsbury et al. 2011) ou typiquement avec les papillons de jour (e.g. Delattre et al. 2010). Pour d'autres espèces comme le hérisson, la dispersion peut être le sous-produit de mouvements de routine associés à l'exploitation de ressources et non l'expression de mouvements spécialisés (Doncaster, Rondinini, and Johnson 2001; Van Dyck and Baguette 2005).

1.2.2.2 Méthodes d'observation et protocoles expérimentaux

Les études de mouvement font appel à deux grandes catégories de méthodes, selon le design expérimental utilisé : les études d'observation et les études expérimentales.

1.2.2.2.1 Observation

Les études d'observation consistent à suivre un individu se déplaçant naturellement, sans incitation, dans un paysage. Au cours du mouvement, différents états comportementaux peuvent être distingués (recherche de nourriture, de partenaires, migration) à partir d'analyses de mouvement. Ces approches ont l'avantage d'étudier un mouvement spontané de l'animal et de limiter les manipulations (comme le déplacement ou l'élevage d'individus par exemple). Néanmoins, les études d'observation peuvent être limitées quant aux inférences fournies. Certains éléments paysagers peuvent être sous-représentés par exemple et les événements de dispersion sont difficiles à observer. Les échelles temporelles de suivis sont aussi potentiellement plus longues si l'individu n'est pas motivé à se déplacer, limitant ainsi le nombre d'individus suivis.

1.2.2.2.2 Expérimentation : translocation et repasse

A l'opposé des études d'observation, les approches expérimentales permettent de tester la capacité et la volonté d'un organisme à traverser certaines entités du paysage, fournissant ainsi des éléments de compréhension de la connectivité. Les approches expérimentales permettent de standardiser la motivation individuelle au mouvement, la destination ou encore le type d'élément paysager traversé (Bélisle 2005). Elles permettent la manipulation des variables d'intérêt dans le but de tester des prédictions spécifiques (Knowlton and Graham 2010) et fournissent une estimation de l'influence des éléments paysagers sur le mouvement et des coûts associés sur le court terme. Sur un temps relativement court, les individus peuvent être confrontés à un panel de conditions, permettant de réduire le temps investis en comparaison aux études d'observation. Des mesures répétées sur les

individus peuvent aussi être réalisées afin de contrôler statistiquement les variations inter-individuelles (Betts et al. 2015). Les résultats issus de ce type d'approche sont à interpréter principalement sur une échelle relative et non absolue.

Deux types de protocoles expérimentaux sont détaillés ici : la translocation et la repasse. La translocation consiste à déplacer un individu au-delà de sa zone de capture. Cette méthode permet de placer l'animal dans un contexte paysager d'intérêt et de favoriser le mouvement (Betts et al. 2015). La translocation peut être pratiquée pour induire un comportement de homing chez l'individu (retour à la zone d'origine) afin de mettre en évidence la capacité de déplacement de l'individu en lien avec le paysage. Par exemple, les expériences de « gap crossing » mesurent le temps que l'individu met à revenir à son territoire après translocation. L'hypothèse est que le temps de retour est plus long si l'individu est confronté à des barrières (Bélisle and St Clair 2001; Tremblay and St Clair 2011). Les individus peuvent aussi être transloqués assez loin de leur zone d'origine pour ne pas exprimer de comportement de homing et ainsi déterminer leurs capacités de mouvement dans un environnement inconnu, mimant un comportement de dispersion (Driezen et al. 2007; Bakker 2006; Doncaster, Rondinini, and Johnson 2001; Betts et al. 2015).

Les protocoles de repasse concernent principalement les oiseaux et consistent à diffuser des enregistrements de chants pour leurrer l'individu au-delà d'un élément du paysage à petite échelle et ainsi évaluer la volonté de l'oiseau à traverser l'obstacle (Awade and Metzger 2008; Desrochers and Hannon 1997; St Clair 2003). La repasse permet d'obtenir des informations sur les comportements de mouvement, leurs limitations et les règles de décision associées (Knowlton and Graham 2010). Le chant utilisé pour leurrer l'individu peut être un cri d'alarme (mobbing call) qui va inciter différents individus (parfois de plusieurs espèces) à se regrouper face à un danger (Shimazaki et al. 2016). Le chant territorial peut aussi être utilisé pour simuler l'intrusion d'un rival au sein du territoire de l'oiseau (R. J. Harris and Reed 2001).

Les approches expérimentales font l'hypothèse que les comportements de mouvement (ainsi que les inférences de connectivité fonctionnelle qui en découlent) sont le reflet du comportement des individus en conditions naturelles (Betts et al. 2015). Toutefois, la correspondance entre les caractéristiques des mouvements induits et des mouvements observés de dispersion ou intra-domaine vitaux, dépend de l'espèce étudiée, du type de mouvement et des échelles spatio-temporelles de l'expérimentation. Par exemple, Volpe et al. (2014) montrent que la sélection d'habitat d'oiseaux tropicaux suite à une translocation est la même que pour des individus non transloqués. Concernant la repasse, Tremblay and St Clair (2011) mentionnent que leur étude expérimentale sous-estime probablement les effets de barrière, car les mouvements naturels de dispersion des jeunes en recherche d'un nouveau territoire sont plus exploratoires et moins directionnels que les mouvements induits. De plus, la repasse pourrait intensifier l'agressivité de l'individu, se déplaçant de manière plus risquée lors des tests que dans d'autres situations (Sieving, Willson, and De Santo 2000). À l'opposé, on peut considérer les mesures de repasse comme conservatrices car un juvénile disperseur peut être plus aventureux qu'un adulte territorial et aura plus tendance à visiter des habitats

peu favorables (Sieving, Willson, and De Santo 2000). Ces mesures sont donc à interpréter avec prudence.

1.2.2.3 Protocole de suivi

Différentes techniques de suivi de mouvement existent et varient dans la résolution spatio-temporelle des données recueillies et des contraintes de mise en œuvre.

1.2.2.3.1 Capture-Marquage-Recapture (CMR)

Le protocole de CMR consiste à capturer des individus vivants, les marquer afin de les identifier, les relâcher, puis les recapturer. En fonction du nombre d'individus recapturés, des mouvements entre les sites de capture et de recapture sont mis en évidence. Des vitesses de déplacement, taux de mouvement, ou taux d'échanges entre différents sites peuvent être calculés (Sutcliffe et al. 2003; Turchin 1998). Le protocole de CMR ne permet pas de connaître le chemin précis emprunté par l'individu entre deux sites, mais permet de cibler l'analyse sur les caractéristiques du paysage entre les sites (Zeller, McGarigal, and Whiteley 2012). Ce type de protocole est souvent utilisé pour mettre en évidence la fonctionnalité de corridors écologiques en quantifiant l'augmentation des taux de mouvement entre patches connectés par rapport à des patches non connectés, comme cela a été fait notamment avec des papillons (Sutcliffe et al. 2003; Haddad 1999; Andreassen, Halle, and Ims 1996).

1.2.2.3.2 Suivi visuel

En fonction des modèles biologiques et des protocoles, le suivi visuel peut s'avérer efficace. L'individu est suivi au cours de son déplacement par un observateur relevant les changements de trajectoire, les localisations ou toute autre information (Turchin 1998). La présence de l'observateur ne doit pas perturber les mouvements de l'individu. Le suivi visuel est adapté à des déplacements sur de petites distances et des espèces très visibles. Il est utilisé avec des papillons de jour par exemple (Delattre et al. 2010) ou lors de tests de traversée des lisières par des oiseaux (Awade and Metzger 2008).

1.2.2.3.3 Pistage

Les déplacements des individus peuvent être connus à distance par l'utilisation de matériel de pistage (ou tracking). La méthode la plus utilisée dans les études de connectivité est le radiopistage (LaPoint et al. 2015), associant un émetteur VHF fixé sur l'animal et une antenne captant la fréquence radio spécifique de l'émetteur. Le radiopistage nécessite qu'un observateur relève les localisations ponctuellement à proximité de l'individu suivi, contraignant la résolution temporelle du suivi. Les technologies récentes de GPS ou satellite tracking permettent un enregistrement passif des localisations de l'individu. Ces dispositifs donnent accès à une résolution temporelle très fine mais sont limités au niveau de l'autonomie. Les enregistreurs GPS peuvent être associés à des émetteurs VHF pour permettre de les retrouver et le cas échéant récupérer les données enregistrées (Braaker, Moretti, et al. 2014). Les outils de pistage permettent d'étudier de nombreuses espèces, difficilement observables par d'autres méthodes (nocturnes, aquatiques) mais dont la taille est suffisante pour fixer le dispositif.

1.2.2.4 Variables

Différents types de variables associées au mouvement peuvent être mesurées en fonction des composantes du mouvement étudiées.

1.2.2.4.1 Taux de mouvement

La mesure du taux de mouvement entre deux patchs fut à l'origine préconisée par Taylor et al. (1993) pour mesurer la connectivité. Cette mesure est reprise par Tischendorf and Fahrig (2000) en tant que mesure directe de la connectivité, tandis que les autres méthodes de quantification sont considérées comme ne permettant de caractériser qu'une composante partielle de la connectivité. Le taux de mouvement est fréquemment associé aux approches de métapopulation qui vont chercher à quantifier le nombre d'individus immigrant à l'intérieur d'un patch. Plus le flux d'individus est important, plus le mouvement est estimé comme facilité et donc plus le patch est fonctionnellement connecté.

1.2.2.4.2 Traversée de lisière et réponse en bordure

Les mesures de probabilité de traversée des lisières (gap crossing) ou de différents types de matrice (boundary response) documentent des composantes de la connectivité car les lisières influencent les patrons de mouvement et le processus de dispersion. Ces mesures peuvent être reliées à la première étape d'initiation du processus de dispersion, facilitant ou non le départ du patch par l'organisme en fonction des habitats adjacents ([Fig. 5](#)). Des approches expérimentales permettent de mesurer la volonté des individus à traverser certains types de lisière, d'habitat ou d'éléments paysagers. On retrouve ici les protocoles de repasse et de translocation (cf [partie 1.2.2.1.2](#)). On peut aussi mentionner les expériences de réponses aux lisières qui consistent à relâcher des individus face à différentes configurations de lisières et à relever les taux et caractéristiques de mouvement d'un habitat à l'autre, afin d'estimer la résistance des différents types d'habitats (Haynes and Cronin 2006; Bergerot et al. 2013; Kuefler et al. 2010).

1.2.2.4.3 Trajectométrie

Les données de localisation des individus (issues du radiopistage, GPS ou suivi visuel) sont assemblées en chemin afin d'extraire les caractéristiques du mouvement par des analyses de trajectométrie. Les mesures de distances, vitesses, angles, sinuosité sont alors utilisées (Turchin 1998). Ces analyses renseignent notamment sur la seconde phase du processus de dispersion, phase de transfert au sein de la matrice paysagère ([Fig. 5](#)).

Le lien entre trajectométrie et connectivité est source de diverses interprétations (Goodwin and Fahrig 2002). La notion de mouvement « facilité » ou « augmenté » associée à une forte connectivité (Crooks and Sanjayan 2006b) peut être interprétée en tant que mouvement plus long (et rapide) ou au contraire plus court (et lent) dans ces zones favorables. Une forte connectivité peut être associée à des mouvements longs lorsque ces derniers sont le résultat d'une facilité à quitter le patch d'habitat (faible effet lisière) et d'un faible coût associé au mouvement. Par exemple, Stevens et al. (2005) quantifie la connectivité à travers l'estimation de la résistance de différents substrats aux mouvements du crapaud calamite et concluent que les substrats les moins résistants (favorisant la connectivité) sont ceux sur lesquels les individus se déplacent le plus loin. De même pour Caryl, Thomson, and Van der Ree (2013), lorsque les marsupiaux planeurs pénètrent

dans la matrice urbaine sur de longues distances, la matrice est estimée comme perméable. Les mouvements courts sont reliés à une faible perméabilité (Graeter, Rothermel, and Gibbons 2008).

D'autre part, les hypothèses reliant connectivité et patrons de mouvement les plus communes précisent que le mouvement serait plus rapide, long et dirigé dans les zones de faible connectivité, tandis qu'il serait lent, court et tortueux dans les zones de forte connectivité ou à l'intérieur des patches de ressources (Fig. 6). Ces attendus sont tirés des stratégies de recherche optimale de nourriture (optimal foraging, Zollner and Lima 1999) et des modèles d'évolution des traits liés à la dispersion (Fahrig 2007). Ils sont illustrés dans de nombreuses études expérimentales de mesure de perméabilité de la matrice concernant les mouvements entre taches d'habitat (Eycott et al. 2012; Haynes and Cronin 2006), ou la comparaison de mouvements intra-tache et de mouvements de dispersion dans la matrice (Delattre et al. 2010; Baguette and Van Dyck 2007; Schtickzelle et al. 2007; L. M. Brown et al. 2017). L'individu va chercher à fuir les milieux défavorables afin de limiter les risques de mortalité et les dépenses énergétiques. Les mouvements droits et rapides maximisent la probabilité de rencontrer un nouveau patch de ressource tout en diminuant les coûts de la dispersion dans milieu fragmenté (Haynes and Cronin 2006). Les mouvements tortueux maximisent la probabilité de rencontre de ressources agrégées.

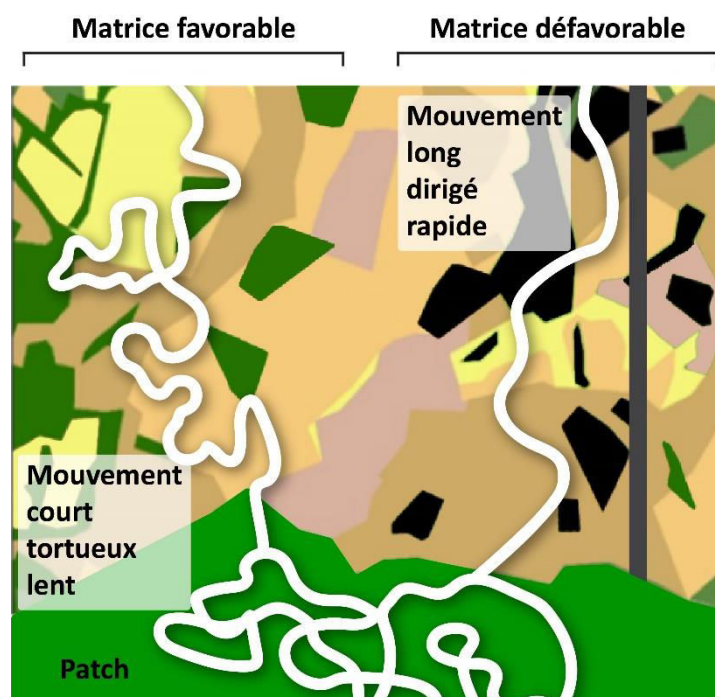


Figure 6 : Différences de trajectométrie en fonction des éléments paysagers rencontrés, en lien avec la connectivité.

1.2.2.4.4 Sélection de ressource

Les données de localisation des individus peuvent être aussi utilisées et mises en relation avec les ressources disponibles telles que l'habitat dans lequel l'individu est présent. Pour schématiser, les localisations ne sont pas reliées entre elles comme pour les analyses de trajectométrie, seul le type d'habitat associé à la localisation est extrait et analysé. De nombreuses méthodes d'analyse de sélection

d'habitat ou de fonctions de sélection de ressource existent telles que: Manly's selection ratio (Manly et al. 2002), compositional analysis (Aebischer, Robertson, and Kenward 1993), eigen analysis of selection ratios (Calenge and Dufour 2006). Ces méthodes ont pour point commun de comparer les types d'habitat utilisés aux habitats disponibles, estimés par une étape de simulation de localisations dans le paysage. Des probabilités d'utilisation sont alors extraites, hiérarchisées et utilisées comme l'inverse des valeurs de résistance de chaque type d'habitat (Zeller, McGarigal, and Whiteley 2012; Abrahms et al. 2017, détails [partie 1.4.2.1.1](#)).

1.3 Méthodes de quantification de la connectivité à plus large échelle

D'autres méthodes, n'utilisant pas le mouvement à l'échelle individuelle, sont considérées comme indicatrices de la connectivité. Les méthodes d'inventaires spécifiques et de génétique du paysage permettent d'étudier de nombreuses espèces et de cibler des échelles temporelles et spatiales larges.

1.3.1 Inventaire spécifique : richesse et distribution des espèces

Les données de distribution des espèces (occurrence ou abondance) et les mesures de richesse et diversité spécifiques peuvent constituer des mesures indirectes de la connectivité à l'échelle des communautés. Ces données sont relativement faciles à recueillir. Diverses méthodes peuvent être utilisées pour détecter les individus d'une même espèce (écoutes de chant, des piégeages, la recherche de nids, etc.). Les inventaires permettent de couvrir de grands espaces et une large diversité d'espèces.

Les inventaires spécifiques sont utilisés dans des approches de biologie des communautés étudiant les effets de la fragmentation. Différentes justifications du lien entre abondance ou richesse spécifique et connectivité sont développées. La synthèse de Gilbert-Norton et al. (2010) considère l'abondance des espèces et la richesse comme des mesures indirectes traduisant un potentiel effet de sauvetage génétique, différent entre les zones connectées et non connectées. Les patchs riches en espèces sont potentiellement connectés à d'autres patchs, ce qui permet le maintien des communautés. Mönkkönen and Mutanen (2003) font l'hypothèse que l'abondance des papillons de nuit est plus forte (ou au moins égale) dans les corridors que dans tous les autres milieux (patch ou matrice) car ce sont des zones de passage (ou d'habitat). Au contraire, si les individus les évitent, leur nombre dans ces zones sera réduit par rapport aux zones d'habitat. Sieving, Willson, and De Santo (2000) recensent les espèces d'oiseaux au sein de corridors forestiers dans le but de distinguer les corridors fonctionnant comme des habitats en comparaison à des corridors utilisés pour le déplacement. Enfin, LaPoint et al. (2013) utilisent des données de détection de Mammifères recueillies par photopiégeage pour tester la fonctionnalité des corridors prédits par des modèles de connectivité.

La relation entre l'occurrence des espèces et la connectivité n'est pas toujours explicitée (Chardon, Adriaensen, and Matthysen 2003; Beier, Majka, and Spencer 2008). Le lien entre la distribution et la connectivité suppose que l'absence d'une espèce d'un patch est due à la composition et la structure du paysage, rendant le patch inaccessible ou défavorable à l'espèce. Les zones reliées par des habitats

dans lesquels l'espèce est souvent détectée sont estimées comme connectées. Les données de détection sont principalement obtenues à l'intérieur du domaine vital de l'individu et peuvent être surreprésentées dans les zones où les indices sont facilement détectables (Zeller, McGarigal, and Whiteley 2012). Au niveau méthodologique, les données de présence peuvent être confrontées à des variables environnementales dans des modèles de distribution des espèces, afin de définir les facteurs limitants de la dispersion en s'inspirant notamment de la mécanique des modèles de niches (Vasudev et al. 2015; Beninde et al. 2016).

1.3.2 Génétique du paysage

La génétique du paysage cherche à comprendre l'influence du paysage sur la dispersion (Manel et al. 2003; Storfer et al. 2010). Elle combine l'écologie du paysage et la génétique des populations pour tester l'influence des éléments paysagers sur la structure génétique des populations et les flux de gènes, ou encore détecter des barrières aux flux de gènes. Ces approches sont reconnues comme parmi les plus puissantes pour renseigner la connectivité et sa variabilité (Baguette et al. 2013; Holderegger and Wagner 2008). Un large panel d'espèces peut être étudié, il n'y a pas de limite de taille des individus, seule une portion de tissu suffit à extraire l'ADN. Les données génétiques permettent d'accéder à des échelles temporelles plus longues que les mesures de mouvement (de l'ordre de plusieurs générations). De plus, elles intègrent des processus supplémentaires qui sont le reflet d'une dispersion effective (ayant entraîné un flux de gènes), dépendant du mouvement mais aussi de la survie et de la reproduction de l'individu (Spear et al. 2010).

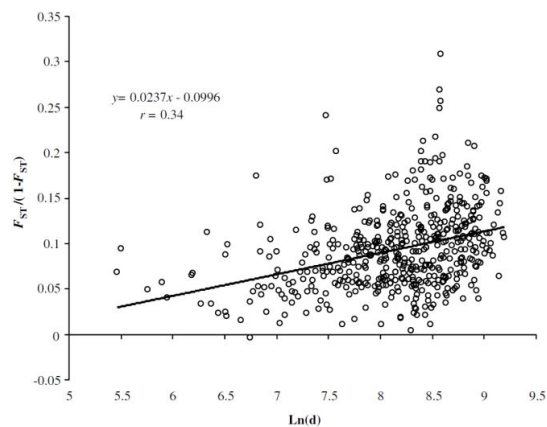
Les données génétiques utilisées sont issues de différents marqueurs moléculaires tels que les microsatellites, AFLP, allozymes, des séquences d'ADN mitochondrial (LaPoint et al. 2015). Les marqueurs microsatellites sont parmi les marqueurs les plus utilisés en génétique du paysage. Ils correspondent à des sections neutres et répétées de l'ADN, soumises à un fort taux de mutation. Les fréquences alléliques issues du génotypage permettent de calculer le degré de différenciation génétique (ou structure génétique) entre populations* ou individus (Prunier et al. 2013). Une des mesures classiques du degré de différenciation entre populations est la mesure de F_{ST} . Elle peut être utilisée pour estimer un nombre de migrations en faisant l'hypothèse que la population est à l'équilibre d'Hardy-Weinberg (Broquet and Petit 2009).

Les degrés de différenciation sont mis en relation avec les éléments paysagers afin de connaître leur rôle dans le processus de dispersion. L'approche classique consiste à comparer la structure génétique des populations à des distances géographiques ou écologiques (issues de modèles de connectivité). Différentes hypothèses sur l'effet du paysage sont associées à différents modèles de connectivité puis évaluées sur la base de leur corrélation avec les distances génétiques (Cushman et al. 2006; McRae and Beier 2007; Niko Balkenhol, Waits, and Dezzani 2009; Short Bull et al. 2011; Garrido-Garduño et al. 2016). Les patrons d'isolement par la distance (Wright 1943) peuvent être mis en évidence, indiquant une augmentation de la différenciation génétique avec l'augmentation

* La population se définit comme un groupe d'individus constituant une unité d'échantillonnage discrète dans l'espace, délimitée par des caractéristiques paysagères limitant les flux de gènes.

de la distance géographique entre les populations (Fig.7). Les modèles d'isolement par la résistance montrent une corrélation positive entre différenciation génétique et distance de résistance (issue des modèles de connectivité).

Figure 7 : Illustration d'un modèle d'isolement par la distance chez l'escargot petit-gris. La distance géographique ($\ln(d)$) est positivement corrélée à l'indice de différenciation ($F_{ST}/(1-F_{ST})$) ; extrait de Arnaud et al (2003).



1.4 Modèles de connectivité et valeurs de résistance

Outre la quantification de la connectivité réelle, à partir de données empiriques telles que les données de mouvement, de richesse spécifique ou les données génétiques, la connectivité fonctionnelle potentielle peut être prédite à partir de différents modèles de connectivité. Nous nous concentrons ici sur les modèles les plus courants, basés sur des valeurs de résistance représentant le degré auquel un élément paysager va faciliter ou empêcher les mouvements.

1.4.1 Algorithmes

Les modèles de connectivité basés sur des valeurs de résistance s'appuient sur différents algorithmes et hypothèses biologiques.

1.4.1.1 Chemins de moindre coût

Les chemins de moindre coût (ci-après LCP pour Least Cost Paths, Adriaensen et al. 2003) sont basés sur la théorie des graphes (Urban and Keitt 2001) et utilisent un algorithme du chemin le plus court (forme classique de l'algorithme de Dijkstra 1959). L'algorithme cherche à relier un patch source et une destination, par le chemin dont le coût cumulé des valeurs de résistance des pixels traversés est le plus faible possible. Les LCP peuvent être calculés au moyen de nombreux outils de SIG, comme le logiciel Graphab (Foltête, Clauzel, and Vuidel 2012), ou du package R gdistance (Van Etten 2017). Les sorties d'une analyse des chemins de moindre coût sont des éléments linéaires (Fig. 8A), permettant l'extraction de deux types de distances : la distance métrique (longueur du LCP en m) et la distance de coût (somme des coûts associés aux pixels traversés). La nuance entre ces deux distances est que la distance métrique est souvent très corrélée à la distance euclidienne (Etherington 2016). Les éléments linéaires constituant les LCP sont régulièrement transformés en éléments surfaciques afin d'avoir une meilleure représentation dans l'espace (e.g. création d'une zone tampon autour du linéaire, Stevenson et al. 2013). Les zones de moindre coût peuvent aussi être révélées à partir de la carte de coût cumulé, par la sélection des valeurs de coût cumulé les plus faibles (Poor et al. 2012; Sawyer, Epps, and Brashares 2011). Toutefois, ces méthodes impliquent le choix d'une valeur seuil subjective

correspondant respectivement à la largeur de la zone tampon et à la part des valeurs de coût considérées comme « faibles ».

La mesure de moindre coût est avant tout une mesure de résistance du paysage entre deux sites. Le LCP identifie les zones minimisant les coûts de mouvement et apportant la plus forte probabilité de survie (Theobald 2006). Il ne permet pas de prédire le comportement ou le chemin emprunté par l'individu (Adriaensen et al. 2003). Les hypothèses sous-jacentes aux chemins de moindre coût sont plus ou moins biologiquement plausibles en fonction des systèmes étudiés. Cette méthode suppose que l'individu ait une connaissance totale du paysage (omniscience) et qu'il se déplace de manière optimale, par un seul chemin, en connaissant sa destination. La connectivité estimée est aussi symétrique entre les deux points. Les chemins de moindre coût sont particulièrement adaptés pour l'étude des routes de migration (McClure, Hansen, and Inman 2016; Poor et al. 2012; Bond et al. 2017) et des déplacements effectués à une échelle locale, où l'animal a connaissance de son environnement (Spear et al. 2010).

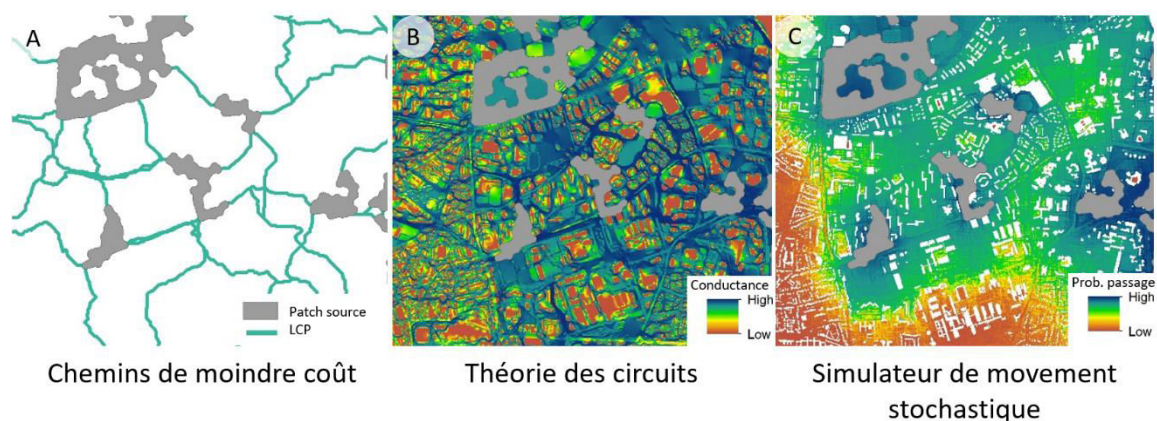


Figure 8 : Exemple de modèles de connectivité basés sur les valeurs de résistance. (A) les chemins de moindre coût, (B) la théorie des circuits et (C) le simulateur de mouvement stochastique.

1.4.1.2 Théorie des circuits

Le modèle basé sur théorie des circuits (McRae 2006; McRae et al. 2008) s'appuie sur les règles appliquées aux circuits électriques et fait l'analogie entre les flux d'individus et les flux d'électrons dans un circuit. Les circuits sont des réseaux de nœuds (correspondant aux patches d'habitat) connectés entre eux par des résistances (la matrice). Cet algorithme prend en compte l'ensemble des chemins disponibles et leur conductance relative (inverse de la résistance) à chaque pas. Cette méthode intègre le fait qu'une plus grande redondance des chemins entre deux patches augmente le flux potentiel d'individus. Les prédictions du modèle peuvent être exprimées en termes de probabilité de marche aléatoire*. Cette méthode est disponible sur le logiciel Circuitscape (McRae 2006). La sortie du modèle est une carte de courant (Fig. 8B).

Le modèle de théorie des circuits fait l'hypothèse que l'individu n'a aucune connaissance de son environnement au-delà des pixels entourant sa localisation et aucun souvenir du paysage. De plus, il inclut le fait que tous les chemins

* La marche aléatoire (*random walk*) est une chaîne de Markov dans laquelle chaque mouvement est indépendant du précédent.

possibles influencent à un certain degré les taux de mouvement. La pertinence de ce type de modèle est illustrée dans les études de génétique du paysage, en relation avec les flux de gènes sur plusieurs générations (Spear et al. 2010; Garrido-Garduño et al. 2016), ou encore dans la mise en évidence de la difficulté à traverser des lisières (St-Louis et al. 2014).

1.4.1.3 Modèles individu-centrés – Exemple du SMS

Les modèles individu-centrés sont une grande famille de modèles dont les unités d'étude sont des individus indépendants, soumis à des règles de décision. Les règles peuvent décrire un panel large de critères tels que la probabilité de dispersion, la capacité de mouvement, le domaine de perception, le taux de mortalité, ou encore le comportement face aux types d'habitat (e.g. Allen, Parrott, and Kyle 2016; Tracey 2006). Les modèles individu-centrés ont l'avantage d'être très flexibles en matière de design mais nécessitent beaucoup de données biologiques.

Appliqué à l'étude de la connectivité, un Simulateur de Mouvement Stochastique (SMS) a été développé (Palmer, Coulon, and Travis 2011; Aben et al. 2014). Ce modèle spatialement explicite simule les chemins comme une série de décisions de mouvements séquentiels, en fonction des informations paysagères disponibles pour l'individu (i.e. la carte de résistance). Les probabilités de mouvement peuvent aussi être influencées par le risque de mortalité, le domaine de perception de l'individu, la persistance de direction (tendance à se déplacer en ligne droite) et le degré de déplacement effectif (Coulon et al. 2015; Moorhouse et al. 2014). SMS est inclus dans le logiciel RangeShifter (Bocedi et al. 2014). Les sorties sont des cartes de probabilité de mouvement ([Fig. 8C](#)).

1.4.2 Valeurs de résistance

Les modèles de connectivité sont basés sur des cartes de résistance où chaque pixel correspond à une valeur de résistance (appelée aussi valeur de friction, de rugosité ou de coût). Ces dernières représentent la facilité qu'exprime une espèce ou un groupe d'espèces pour se déplacer à travers les différents éléments paysagers rencontrés. Les valeurs de résistance doivent refléter la volonté d'un organisme de traverser certains éléments, le coût physiologique et la réduction de la survie ou encore intégrer tous ces facteurs (Zeller, McGarigal, and Whiteley 2012). Une faible valeur de résistance traduit une facilité de mouvement tandis qu'une forte résistance correspond à un effet barrière de l'élément paysager considéré.

1.4.2.1 Supports de détermination des valeurs de résistance

La hiérarchisation des catégories (principalement des types d'habitat) et la détermination des valeurs de résistance sont basées sur diverses données biologiques ou sur des dires d'experts.

1.4.2.1.1 A partir de données biologiques

Toutes les méthodes de quantification de la connectivité présentées dans les parties [1.2](#) et [1.3](#) (données de mouvement, spécifiques ou génétiques) peuvent être utilisées pour déterminer des valeurs de résistance. En fonction de la source et du type de données biologiques utilisés, les valeurs de résistance varient, ce qui limite leur potentiel de généralisation et conduit à des cartes de connectivité différentes

(Braaker et al. 2017; Mateo-Sánchez et al. 2015). Par exemple, les résultats d'analyses de sélection d'habitat et d'analyses de trajectométrie sont difficilement comparables (Keeley et al. 2017).

La sélection de ressource (ou d'habitat) est largement utilisée et permet de calculer la résistance comme l'inverse de la probabilité d'utilisation d'une variable paysagère donnée à partir des données de localisation des individus (Abrahms et al. 2017; Zeller, McGarigal, and Whiteley 2012; McClure, Hansen, and Inman 2016; Coulon et al. 2015). La résistance au mouvement est alors estimée comme inversement corrélée à la qualité de la ressource, ce qui implique que la sélection de ressource par l'individu prédit les éléments paysagers nécessaires à des mouvements de dispersion réussis (Vasudev et al. 2015).

Toutefois, la sélection de ressource n'est pas équivalente à du mouvement. La relation est indirecte et peut dans certains cas ne pas être robuste. L'hypothèse faite est que la fréquentation récurrente d'une ressource serait due aux mouvements lents et tortueux que l'individu exprime, associés à l'exploitation de la ressource et à une exposition faible au risque. Toutefois, le temps long passé sur certains types d'habitat peut être dû à la difficulté de traverser ces habitats, le mouvement y étant empêché ou difficile (e.g. structures verticales hautes – (Stevens et al. 2005; Prevedello, Forero-Medina, and Vieira 2010). De plus, des habitats dans lesquels l'individu est rarement détecté ou dans lesquels il se déplace rapidement, peuvent faciliter la dispersion (Haddad and Tewksbury 2005; Kuefler et al. 2010).

1.4.2.1.2 Dires d'expert et synthèse bibliographique

Lorsque le recueil de données biologiques n'est pas possible, faute de moyens ou de temps, des informations issues de dires d'experts ou de synthèses bibliographiques sont utilisées pour déterminer la résistance des habitats (Krosby et al. 2015; Beier, Majka, and Spencer 2008; LaRue and Nielsen 2008). Pour de nombreuses espèces ou systèmes, les données empiriques n'existent pas encore et des mesures de conservation immédiates sont demandées (Zeller, McGarigal, and Whiteley 2012). Ces méthodes sont donc souvent utilisées par les professionnels de l'environnement.

Les dires d'experts sont toutefois considérés comme subjectifs (Sawyer, Epps, and Brashares 2011; Spear et al. 2010). Ils reposent souvent sur l'hypothèse que les habitats utilisés pour la dispersion sont les mêmes que les habitats quotidiens ou que les habitats où l'espèce est la plus souvent détectée. Le couplage avec des synthèses bibliographiques permet d'améliorer ce type d'étude. On peut noter aussi que des méthodes d'objectivation des dires d'expert peuvent être utilisées (e.g. Analytic Hierarchy Process, Poor et al. 2012; LaRue and Nielsen 2008).

1.4.2.2 Paramétrisation des valeurs de résistance : bornes et fonction de transformation

Lorsque la hiérarchisation des types d'habitats est faite, une étape d'attribution des valeurs « absolues » de résistance est nécessaire. Dans le cas où les valeurs de résistance sont directement extraites de l'analyse des données biologiques, une étape de standardisation des valeurs peut être appliquée. Dans tous les cas, deux paramètres principaux sont à fixer : les bornes des valeurs de résistance et la fonction de transformation. Les bornes des valeurs de résistance sont souvent des

valeurs entières positives, typiquement zéro et 100. La fonction de transformation (e.g. exponentielle, logarithmique) influence les écarts relatifs entre les valeurs de résistance. Les analyses de sensibilité des jeux de valeurs de résistance sont assez rares et montrent que l'écart relatif entre les valeurs a plus d'importance que les valeurs elles-mêmes (Chardon, Adriaensen, and Matthysen 2003; Rayfield, Fortin, and Fall 2010). La fonction de transformation la plus adaptée est dépendante des données biologiques sur lesquelles elle se base. Par exemple, la fonction exponentielle est montrée comme mieux adaptée pour traiter des données de sélection d'habitat (Braaker, Moretti, et al. 2014; Trainor et al. 2013) tandis que la transformation logarithmique est plus performante lorsque les valeurs de résistance sont issues de données de structure génétique (Braaker et al. 2017).

1.4.3 Considérations cartographiques : variables, grain et patches

Lors de la construction de modèles de résistance, il est important de réfléchir au choix des données environnementales auxquelles les valeurs de résistance sont attribuées, aux échelles spatiales utilisées (grain) et à la manière de définir les zones source.

Les variables environnementales les plus utilisées pour déterminer les valeurs de résistance sont les cartes de types d'occupation du sol (Zeller, McGarigal, and Whiteley 2012). Ce type de carte est relativement facile à obtenir par des images satellites et de télédétection. Toutefois, il peut être nécessaire d'adapter la catégorisation des types d'habitat en relation avec l'espèce étudiée. Outre les types d'habitat, d'autres données peuvent être intégrées dans les cartes de résistance comme des paramètres environnementaux continus tels que l'altitude, la pluviométrie ou la distance à une route. Des paramètres biologiques sont aussi disponibles par télédétection comme le NDVI (normalized vegetation index) reflétant l'activité photosynthétique et pouvant être utilisé comme un indicateur de la qualité de fourrage (Poor et al. 2012). Des indices paysagers issus de la structuration en trois dimensions de l'environnement sont aussi de plus en plus disponibles et intégrés dans les modèles de résistance, grâce à la progression de la technologie LiDAR (light detection and ranging). La représentation 3D de la végétation rend possible la séparation des différentes strates de végétation superposées, en fonction de leur hauteur, et permet d'estimer la hauteur de la canopée, sa variabilité, ou encore la densité de végétation du sous-bois (Milanesi et al. 2017; Casalegno et al. 2017; Neumann et al. 2015).

Pour être optimale, la résolution paysagère (grain spatial) doit correspondre au domaine de perception de l'espèce (Baguette and Van Dyck 2007; Anderson et al. 2010), échelle à laquelle l'individu perçoit et répond à l'environnement (Wiens 1989). La résolution la plus fine n'est pas nécessairement la meilleure selon l'espèce considérée. Le choix pragmatique de la résolution est aussi déterminé par la résolution minimale des données cartographiques disponibles et les contraintes de puissance et de temps de calcul nécessaires à la modélisation des cartes de connectivité.

Le choix et la délimitation des patches source (ou nœuds) influencent les prédictions des modèles de connectivité. Ils sont déterminés en fonction de l'échelle du processus considéré (utilisation de ressource, dispersion ou flux entre

populations). Différentes approches sont possibles en fonction des objectifs de l'étude et des données biologiques disponibles. Les patches sources peuvent correspondre à des domaines vitaux déterminés par suivi de mouvement, des zones de reproduction déterminées par des inventaires (Breckheimer et al. 2014) ou encore des zones de présence de l'espèce étudiée. Ils peuvent aussi être délimités par des patches ressources comme des plantes hôtes, ou des patches d'un certain type d'habitat supérieur à une taille minimale, correspondant à un potentiel domaine vital, territoire ou aire minimale nécessaire au maintien d'une population. La définition des patches sources va déterminer le nombre de patches à relier entre eux et donc influencer les zones de connectivité prédite. Plus le nombre de patches est important, plus la connectivité globale du paysage sera forte.

1.5 Validation des modèles de connectivité

La diversité des modèles de connectivité et des paramètres disponibles justifie la comparaison des prédictions des modèles et leur validation à partir de données empiriques (indépendantes de celles ayant servi à paramétrer le modèle). Ainsi, la connectivité potentielle doit être validée par des mesures de connectivité réelle (W. F. Fagan and Calabrese 2006).

La validation des modèles de connectivité, bien que reconnue comme une étape clé dans le processus de construction des modèles, fait encore souvent défaut (Abrahms et al. 2017). Le recueil de données empiriques indépendantes d'individus en cours de dispersion est complexe. Les mouvements de dispersion sont rares, leur étude est coûteuse en ressources, la taille d'échantillon et les échelles spatiales et temporelles sont souvent limitées. En réponse à ces contraintes, différentes méthodes de validation ont été mises en œuvre afin d'évaluer de manière directe la facilitation du mouvement par le taux de mouvement et la caractérisation du comportement, et de manière indirecte, à partir de données de richesse et de données génétiques.

1.5.1 Validation par le mouvement : approches eulériennes et lagrangiennes

Il est important de distinguer ici les approches de description du mouvement dites eulériennes (Eulerian) ou lagrangiennes (Lagrangian, Turchin 1998). Les approches eulériennes sont centrées sur un point dans l'espace. Ce point est caractérisé par la densité et le flux d'individus le traversant. Les approches lagrangiennes sont quant à elle, centrées sur l'individu en mouvement, caractérisant par exemple le mouvement par sa vitesse ou son accélération. Ces deux approches sont en relation très fortes et peuvent être considérées comme les deux faces d'une même pièce (Turchin 1998). Elles sont toutes deux utiles pour renseigner le processus de dispersion et font échos à la notion ambiguë de « mouvement facilité » associée à la définition de la connectivité (Taylor et al. 1993; Bélisle 2005). Ainsi, la distinction de ces approches peut être appliquée au sein des méthodes de quantification de la connectivité réelle.

1.5.1.1 Approches eulériennes

Les approches eulériennes font référence à l'étude du degré de mouvement au sein de zones spatialisées spécifiques, par le comptage d'individus ou le tracé de

chemins parcourus par les individus. Le comptage d'individus, au sein des zones prédites comme fortement connectées, permet de valider leur fonctionnalité. Par exemple, le photopiégeage est utilisé pour détecter le passage de pékans (*Martes pennanti*) et ainsi valider l'utilisation des corridors prédits (LaPoint et al. 2013). Des protocoles de CMR de papillons ont servi à montrer l'efficacité des corridors en comparaison à des zones de matrice forestière (Haddad 2000). D'autre part, le tracé des chemins parcourus par les individus (à partir de l'enregistrement de localisations) peut être comparé aux chemins prédits par les modèles de connectivité, afin de savoir à quel degré l'individu suit le chemin prédit. La comparaison est faite par le calcul du pourcentage de superposition spatiale ou de la proportion d'observations superposées à la zone de forte connectivité (Trainor et al. 2013; McClure, Hansen, and Inman 2016; Abrahms et al. 2017). La déviation du chemin observé par rapport au chemin prédit peut aussi être quantifiée avec le « path deviation index » et comparée à différents scénarios ou modèles nuls (Pullinger and Johnson 2010; Abrahms et al. 2017).

En référence à la définition de la connectivité, le mouvement est déclaré facilité car la probabilité ou le degré de mouvement dans ces zones est plus élevé. Ces mesures sont proposées par Taylor et al. (1993) en tant que mesure de connectivité fonctionnelle. Toutefois, elles n'apportent pas d'information sur le comportement et peuvent être jugées en décalage avec la définition de la connectivité lorsque l'on s'appuie sur des théories d'écologie du comportement ou du mouvement (modèles d'utilisation de ressource et de dispersion). Bélisle (2005) illustre cela en soulignant que deux paysages peuvent avoir la même connectivité et montrer des probabilités de mouvement différentes.

1.5.1.2 Approches lagrangiennes

Les approches lagrangiennes font appel à l'écologie du mouvement et aux indices de trajectométrie. La prise en compte des comportements de mouvement permet d'approfondir la compréhension des processus et de renforcer les bases théoriques de la connectivité (Bélisle 2005; Lima and Zollner 1996). Elle apporte de l'information quant à la motivation, au coût ou à l'énergie que l'individu est prêt à dépenser, reflet du niveau de connectivité fonctionnelle (Betts et al. 2015). La trajectométrie observée permet de valider les prédictions des modèles de connectivité si une différence de comportement de mouvement est mise en évidence entre différentes conditions de connectivité prédite. Les déplacements au sein des zones de forte connectivité sont facilités s'ils sont longs, rapides, et répétés (LaPoint et al. 2013), ou sur la base de toute autre hypothèse justifiant d'un mouvement moins coûteux (comme déjà discuté [partie 1.2.2.4.3](#)). Les études expérimentales de translocation ou de repasse notamment ont un rôle important à jouer dans ce type d'approche (Betts et al. 2015). La caractérisation du mouvement est souvent utilisée pour déterminer la perméabilité de la matrice (L. M. Brown et al. 2017; Goodwin and Fahrig 2002) et des valeurs de résistance (Stevens et al. 2005), mais encore assez peu dans un but de validation des modèles de connectivité.

1.5.2 Validation par des analyses de corrélation

La validation des modèles de connectivité peut aussi faire appel à des méthodes indirectes, non spialisées, de corrélation entre des données biologiques et des variables issues des prédictions des modèles (e.g. longueur des chemins de

moindre coût). Le degré de corrélation est utilisé pour hiérarchiser les performances relatives de différents modèles. Les données biologiques peuvent être des données génétiques ou de richesse spécifique. En génétique du paysage, le degré de différenciation entre populations ou individus est généralement confronté à des distances de connectivité prédites (Manel et al. 2003). Une corrélation positive est attendue afin de valider un scénario d'isolement par la résistance (cf [partie 1.3.2](#)). Concernant les données de richesse spécifique, on peut faire l'hypothèse que les communautés prédites comme connectées seront plus riches ou auront une forte similarité (cf [partie 1.3.1](#)).

1.5.3 Importance de la réplication

Le choix des méthodes de validation est dépendant de nombreuses contraintes (temps, modèle biologique, moyens financiers) et chaque méthode à ses propres limites. Il est donc important de répéter les études de validation et de confronter les résultats obtenus par différentes méthodes, dans différents contextes et avec différentes espèces aux traits d'histoire de vie contrastés (Bélisle 2005). La réplication fait encore souvent défaut dans les études d'écologie du paysage et de connectivité, car sa mise en œuvre est difficile. La plupart des études de connectivité sont ciblées sur un paysage et une espèce (e.g. Braaker, Moretti, et al. 2014; LaPoint et al. 2013; Bond et al. 2017), ce qui limite le potentiel de généralisation des résultats.

2 Paysage urbain et connectivité

Le paysage urbain est un objet d'étude à part entière. Construit pour et par l'homme, la ville applique des contraintes particulières sur la biodiversité, notamment par la forte fragmentation des espaces de végétation. La prise en compte de la connectivité dans ces paysages est devenue un enjeu majeur de l'aménagement urbain.

2.1 Milieu urbain et biodiversité

L'urbanisation est en augmentation constante à travers le monde, autant par le nombre de villes que par leur taille (United Nations 2015). La proportion d'humains vivant en ville dépasse aujourd'hui les 50% et devrait atteindre 66% d'ici 2050 (Fig.9, United Nations 2014). En Europe actuellement, 73% de la population est urbaine.

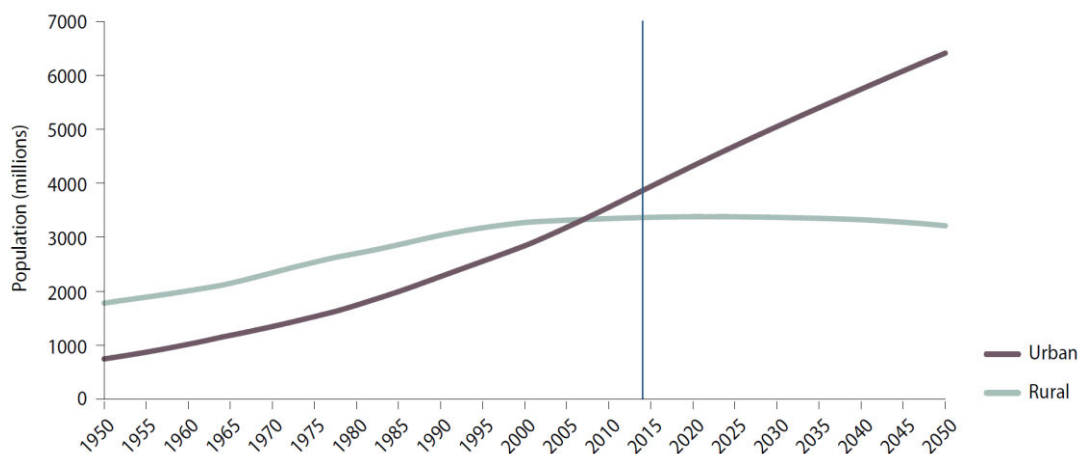


Figure 9 : Effectifs des populations urbaines et rurales mondiales au cours du temps ; extrait d'United Nations 2014.

2.1.1 Milieu urbain : définition et caractéristiques

Le milieu urbain possède des structures, des fonctions et des contraintes partagées entre les villes à travers le monde. Il se définit comme toute zone dominée par des surfaces imperméabilisées et des infrastructures bâties denses et continues concentrant une forte densité de population humaine (McDonnell and Hahs 2008; Pickett et al. 2011; Parris 2016). Le milieu urbain est fortement fragmenté et se caractérise par une mosaïque d'habitats hétérogènes et contrastés (Cadenasso, Pickett, and Schwarz 2007; Forman 2014). Les patches de végétation sont restreints et isolés au sein d'une matrice imperméabilisée inhospitalière.

Les activités humaines, très denses en ville, entraînent différentes perturbations qui affectent l'environnement et la biodiversité à différentes échelles temporelles et spatiales (Fig. 10, McDonnell and Hahs 2015). Nous en détaillons quelques-unes ici en association avec des exemples de réponses exprimées par les organismes.

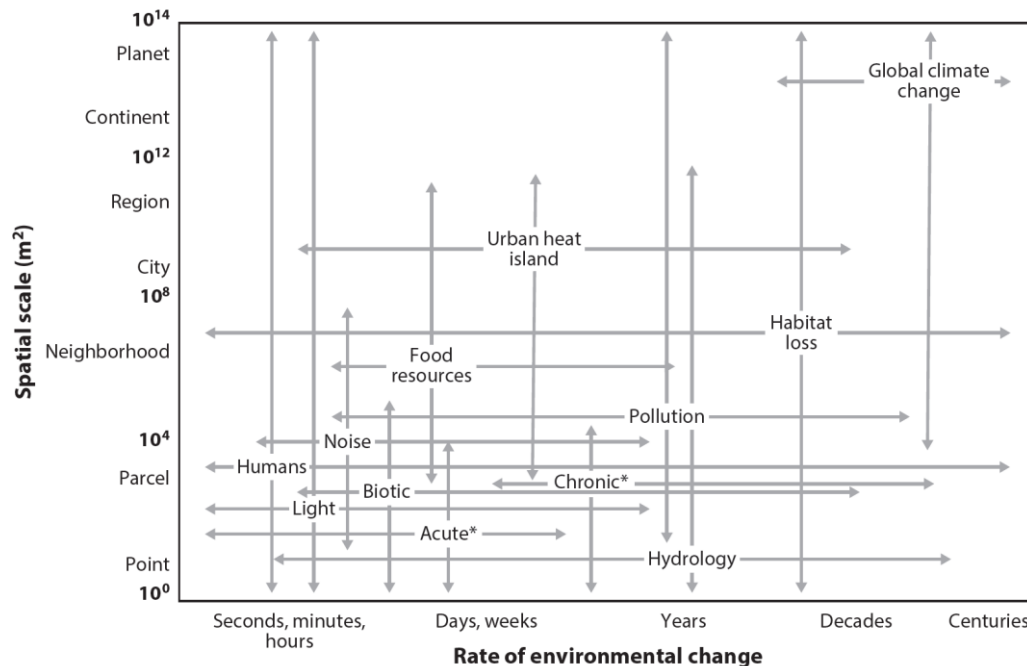


Figure 10 : Conditions de l'environnement urbain présentées en fonction des échelles spatiales et temporelles ; extrait de McDonnell and Hahs (2015).

La localisation du texte indique la prévalence de l'échelle d'impact. Les flèches horizontales (resp. verticales) indiquent les gammes d'échelles temporelles (resp. spatiales) pouvant être impactées. Les interactions biotiques incluent la compétition, la prédation, le parasitisme, etc. Les perturbations physiques ont été divisées en deux catégories (*) : les perturbations aiguës (acute) généralement des événements individuels localisés dans le temps et l'espace (e.g. vandalisme, tempête), les perturbations chroniques (chronic) sont généralement plus répétitives, sur des échelles de temps plus longues et potentiellement des échelles spatiales plus larges (e.g. piétinement).

Les éclairages artificiels en milieu urbain sont très denses (lampadaires, vitrines commerciales, bâtiments publics). La pollution lumineuse nocturne induite par ces éclairages entraîne de nombreuses conséquences écologiques négatives sur un large panel d'espèces (Rich and Longcore 2006). La migration de nombreux oiseaux et poissons peut être perturbée. Les insectes nocturnes, comme les papillons de nuit, vont être piégés et désorientés par ces éclairages entraînant de forts taux de mortalité. Les déplacements de certaines chauves-souris vont être limités dans ces zones éclairées (J. D. Hale et al. 2015).

Les pollutions sonores issues des activités de transport ou industrielles sont plus fortes en milieu urbain qu'en milieu rural et affectent les communications et le comportement des animaux. La densité, la diversité et le succès reproducteur des oiseaux notamment sont plus faibles dans un environnement bruyant comme à proximité des routes (Warren et al. 2006). Les oiseaux vont modifier leur comportement, en évitant de traverser une route si elle est fréquentée et bruyante (Tremblay and St Clair 2009), ou en décalant dans le temps leurs périodes de chant (Fuller, Warren, and Gaston 2007).

Les îlots de chaleur correspondent à des températures localement plus élevées (de plusieurs degrés) en milieu urbain en comparaison à la campagne environnante. La chaleur est emmagasinée la journée par les surfaces d'asphalte et de bâti puis

est restituée au cours de la nuit. L'apport de chaleur est augmenté en ville par les activités industrielles, les voitures, les systèmes de chauffage et de climatisation. La formation d'un îlot de chaleur est influencée par la taille de la ville, le climat, la configuration et la taille des bâtiments ou encore les types d'occupation du sol présents (e.g. la végétation et la présence d'eau apportent de la fraîcheur). Les phénomènes d'îlots de chaleur participent à des changements de phénologie en allongeant la période de croissance de la végétation (Pickett et al. 2011) ou encore à la réduction des comportements de migration chez certains oiseaux (Partecke and Gwinner 2007).

D'autres conditions telles que la pollution chimique, la faible qualité du régime alimentaire ou encore les maladies infectieuses, constituent également des stress environnementaux particuliers au milieu urbain, qui agissent sur l'état global de l'individu et donc potentiellement sur ses capacités de mouvement (Isaksson 2015).

2.1.2 Impact global sur la biodiversité

Le processus d'urbanisation est considéré comme une cause majeure de réduction de la biodiversité (Grimm et al. 2008; McKinney 2006). Par exemple, la densité des espèces d'oiseaux et de plantes est plus faible en ville que dans des milieux non urbains (Aronson et al. 2014). L'étude de gradients d'urbanisation basés sur la proportion de surfaces bâties ou la densité de population humaine, montre une diminution de la diversité en espèces plus on se rapproche des centres urbains (Clergeau et al. 2006). Les communautés tendent à être dominées par des espèces généralistes et abondantes et à montrer une composition similaire entre les villes. Ces observations ont conduit à la notion d'homogénéisation biotique (McKinney 2006), retrouvée notamment chez les oiseaux et les plantes (Pickett et al. 2011). L'homogénéisation biotique est soutenue par des facteurs tels que les caractéristiques physiques communes entre villes et le degré de perturbation élevé du milieu qui tend à sélectionner des espèces aux traits d'histoire de vie communs (Concepción et al. 2015).

Toutefois, le milieu urbain est de plus en plus considéré comme potentiellement favorable à la conservation de certaines espèces. Des espèces régionales, natives et menacées d'extinction sont présentes en ville (Aronson et al. 2014; Ives et al. 2016). La richesse spécifique en plantes est positivement corrélée à la taille de la population humaine urbaine et est plus élevée dans les villes anciennes (Pickett et al. 2011). Les espaces de végétation (jardins privés et espaces verts publics) fournissent des surfaces qui, additionnées, sont importantes, comme en Angleterre, où les jardins privés couvrent une surface dix fois plus grande que les réserves naturelles nationales (Frank 2006). La richesse spécifique augmente avec la taille des espaces verts, la richesse en habitats et la présence de végétation (Beninde, Veith, and Hochkirch 2015). Ainsi, le potentiel de préservation des espèces en ville dépend principalement de l'aménagement et de la gestion des espaces verts urbains (Aronson et al. 2017).

2.1.3 Les espaces verts urbains

Les espaces verts urbains regroupent tous les éléments végétaux présents en ville (Aronson et al. 2017). Leur proportion varie de 2 à 46 % dans les villes d'Europe avec une moyenne de 19% (Fuller and Gaston 2009). Elle augmente avec la taille

de la ville mais diminue légèrement avec l'augmentation de la densité de population. Ces espaces incluent une grande diversité de types d'habitat tels que les terrains vagues, les jardins privés, les arbres d'alignement, les parcs horticoles, ou encore les toits végétalisés (Fig. 11). Chaque type d'espace se caractérise par des attributs particuliers : statut (public ou privé), fonction, coût, intensité du mode de gestion, diversité en espèces, type de végétation (spontanée ou exotique) et montre un potentiel spécifique de conservation de la biodiversité (friches : Eyre, Luff, and Woodward 2003; Angold et al. 2006; Bonthoux et al. 2014; jardins privés : Goddard, Dougill, and Benton 2010; Cameron et al. 2012; toits végétalisés : Braaker, Ghazoul, et al. 2014).

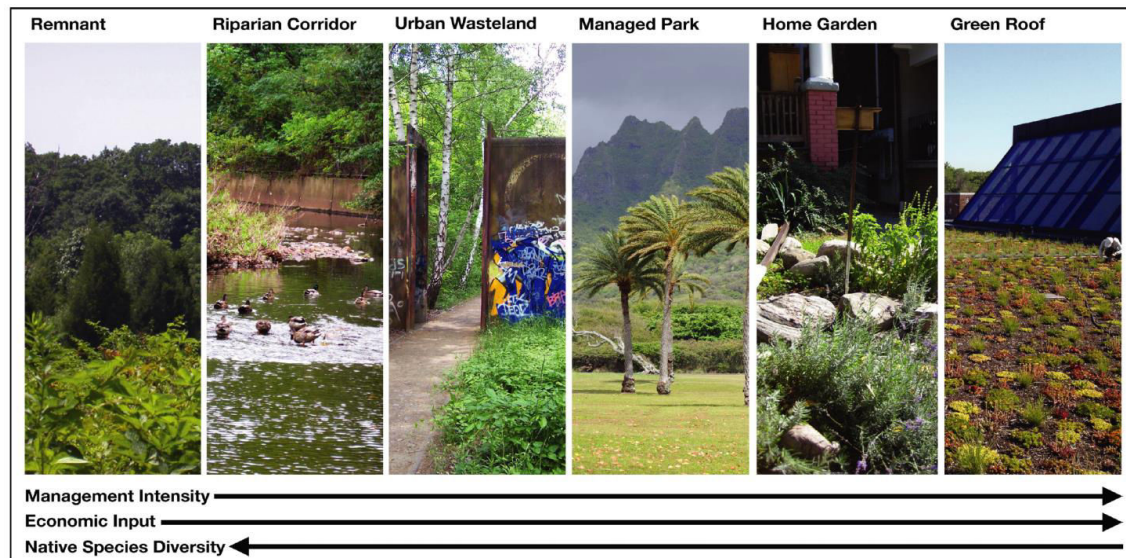


Figure 11 : Les espaces verts urbains incluent une large gamme de types d'habitat allant de la végétation native vestigiale préservée à la construction d'habitats tels que les toits végétalisés. Souvent, le coût économique, la densité de population et l'intensité de gestion suivent le même gradient [...] ; Extrait de Aronson et al. (2017).

De plus, les espaces verts jouent un rôle important pour le bien-être du citoyen. Ils sont source de bénéfices multiples (services écosystémiques culturels), encouragent les activités récréatives et sportives, la détente, et améliorent la santé mentale et physique (Bolund and Hunhammar 1999; Ziter 2016; Ulrich 1984; de Vries et al. 2003; Kaczynski and Henderson 2007; Tzoulas et al. 2007). Les espaces verts constituent des opportunités de contact avec la nature catalysant l'intérêt du citoyen pour les problématiques de conservation de la nature (Miller 2005). La biodiversité présente dans ces espaces participe à la valorisation de ces services. Par exemple, les bénéfices psychologiques des espaces verts augmentent avec la richesse de la biodiversité perçue par le citoyen (Fuller et al. 2007). Les chants des oiseaux sont plus appréciés lorsqu'ils regroupent plusieurs espèces et améliorent l'appréciation de l'espace urbain par les citoyens (Hedblom et al. 2014).

2.2 Potentiel écologique d'une forte connectivité en ville

Les espaces verts influencent la biodiversité par leurs caractéristiques locales mais aussi par leur degré de connectivité à l'échelle du paysage. La fragmentation des espaces verts, particulièrement prononcée, se traduit par des patches de végétation petits, isolés, et soumis un fort effet lisière, ce qui conduit à une réduction de leur

qualité et de leur capacité à maintenir des populations. L'imperméabilisation dominante des sols comme la présence de routes, de bâti, ou d'autres infrastructures humaines va rendre difficiles et risqués les mouvements entre patchs. Ces éléments peuvent induire un effet barrière et réduire les flux de gènes entre les populations (Delaney, Riley, and Fisher 2010; J. M. Hale et al. 2013). A l'opposé, la connectivité paysagère se montre efficace pour maintenir la biodiversité. La présence de corridors de végétation entre bois urbains et jardins privés permet ainsi d'augmenter la biodiversité des arthropodes et des rongeurs dans les jardins connectés (Vergnes, Viol, and Clergeau 2012; Vergnes, Kerbirou, and Clergeau 2013). De même, des zones restreintes et linéaires de végétation permettent d'augmenter les flux de gènes de souris entre les parcs urbains de New York (Munshi-South 2012). En résumé, l'augmentation en paysage urbain de la taille des patchs de végétation et la création de réseaux de connectivité sont les facteurs les plus déterminants sur la biodiversité, en complément de la structure de végétation (Beninde, Veith, and Hochkirch 2015). La mise en réseau des espaces verts à travers le concept de continuité écologique ou trame verte urbaine est donc importante à intégrer dans les plans de gestion et d'aménagement (Aronson et al. 2017).

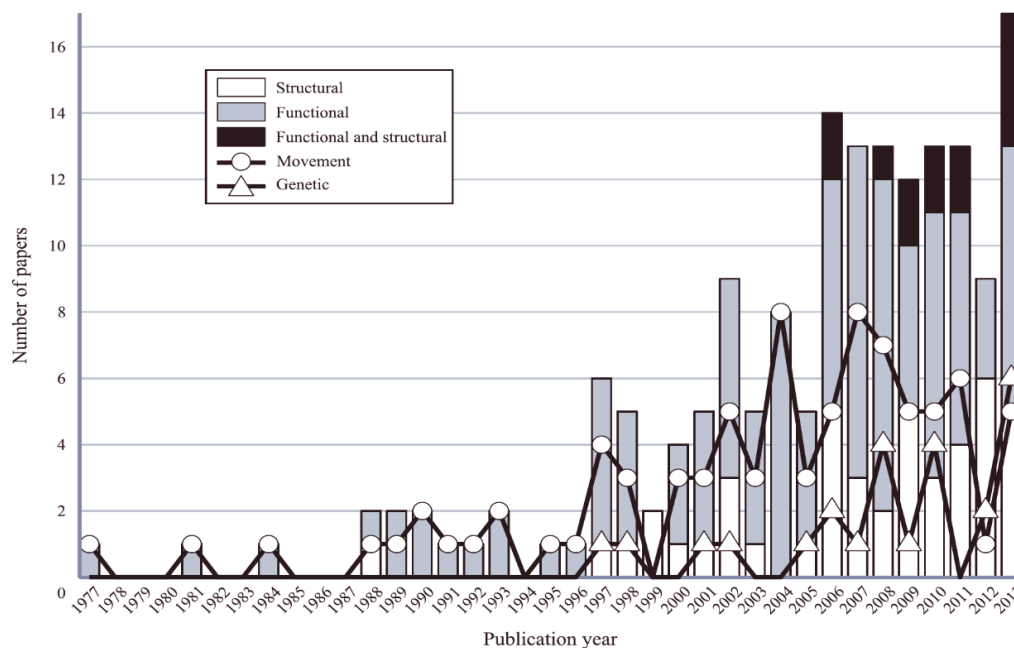


Figure 12 : Nombre de publications étudiant la connectivité en milieu urbain avant 2014. Le nombre de publications (axe vertical) traitant de la connectivité en milieu urbain a augmenté au cours des 35 dernières années (histogrammes), tout comme le nombre de publications utilisant les techniques d'écologie du mouvement (lignes continues avec cercles blancs) et les techniques de génétique (lignes continues avec triangles blancs) pour étudier la connectivité écologique en milieu urbain. Extrait de LaPoint et al. (2015).

Malgré le nombre croissant d'études abordant la connectivité en milieu urbain (Fig. 12, LaPoint et al. 2015), de nombreuses connaissances restent partielles, notamment sur les réponses comportementales (de mouvement) des organismes à la structure du paysage et aux activités humaines. On peut ainsi se demander si les espèces généralistes dominantes en milieu urbain utilisent les zones de forte connectivité (ou corridors), alors que les espèces généralistes paraissent peu sensibles à la présence de corridors (Haddad and Tewksbury 2005) et se déplacent

plus facilement en matrice. De même, Gilbert-Norton et al. (2010) montrent que les oiseaux sont moins sensibles aux corridors que les invertébrés et autres vertébrés, car ils se déplacent facilement au-dessus de la matrice. D'un autre côté, le contraste présent en milieu urbain entre les types d'habitat peut entraîner des coûts de déplacement et de dispersion très élevés, même pour les espèces généralistes (Bonte et al. 2012), car la matrice est très artificialisée et présente des risques de mortalité accrus (prédation, collisions, etc.).

2.3 Mise en application des continuités écologiques en ville

Les villes valorisent leurs espaces verts et tendent de plus en plus à s'approprier le concept de connectivité.

2.3.1 Vers des villes plus vertes

Les intérêts multiples des espaces verts à la fois pour le citoyen et pour la biodiversité sont de plus en plus reconnus par les différents acteurs du paysage urbain. Les citoyens sont en demande de naturalité (Clergeau 2007) et de nombreuses villes s'inscrivent dans des démarches de prise en compte de la biodiversité et des continuités écologiques (Nilon et al. 2017). Plusieurs initiatives montrent le développement de ces démarches et la mise en valeur des villes plus vertes. En France, le concours « Capitales françaises de la biodiversité » récompense les villes ayant développé des actions en faveur de la biodiversité. Depuis le lancement de l'opération en 2010, le nombre de villes candidates ne cesse d'augmenter (91 collectivités ont déposé un dossier en 2017 - www.capitale-biodiversite.fr). A l'échelle européenne, le prix « European green capital » récompense les villes investies dans la préservation de la biodiversité. Un indice de biodiversité (City biodiversity index ou Singapore index) a été développé pour permettre aux villes de s'autoévaluer et mesurer les effets des efforts de conservation (Kohsaka et al. 2013). Le réseau UrBioNet regroupe des scientifiques et des professionnels à travers le monde pour partager et collaborer sur des thématiques en lien avec la biodiversité en ville. Le blog « Nature of cities » lancé en 2012 partage de nombreuses idées pour créer des villes résilientes et durables à partir de contributions multidisciplinaires (écologie, gestion, design, sociologie, etc.) et internationales (27 pays, www.thenatureofcities.com).



Figure 13 : Singapour, une ville verte (A), avec ses emblématiques arbres géants du Garden by the Bay (B). De 25 à 50m, les troncs sont des jardins verticaux composés de milliers de plantes, crédits photographiques Luca Locatelli institute.

L'une des villes les plus vertes dans le monde est Singapour, leader dans la valorisation des espaces verts et de la biodiversité. Singapour, surnommée ville jardin, est une cité-état insulaire d'Asie du Sud-Est densément urbanisée et peuplée, située dans une zone de hotspot de biodiversité (Fig. 13). Par son plan d'aménagement urbain engagé, Singapour a réussi le défi d'augmenter les surfaces en espaces verts (jusqu'à 40% d'espaces verts) tout en augmentant sa population.

2.3.2 Vers des villes plus connectées

Les continuités écologiques font l'objet d'une prise en compte croissante et sont reconnues comme une stratégie de conservation de la biodiversité par les institutions et les politiques. Le développement de réseaux de continuités écologiques fait partie des priorités de la Stratégie biodiversité de l'Union Européenne à l'horizon 2020 (European Commission 2013). L'Union Européenne vise à mettre en place un réseau écologique pan-européen (ou green infrastructure). C'est un réseau de milieux naturels et semi-naturels stratégiquement planifiés pour fournir une large gamme de services écosystémiques.

En France, cette stratégie repose sur l'établissement de la trame verte et bleue (TVB) qui est une mesure phare du Grenelle de l'Environnement et vise à enrayer le déclin de la biodiversité au travers de la préservation et de la restauration des continuités écologiques. Les continuités écologiques comprennent des réservoirs de biodiversité et des corridors écologiques (articles [L.371-1](#) et [R.371-19](#) du code de l'environnement). Les réservoirs de biodiversité sont définis comme des espaces riches en biodiversité dans lesquels les espèces peuvent effectuer la majeure partie de leur cycle de vie. Ils comprennent les espaces naturels et protégés. Les corridors écologiques assurent la connexion entre les réservoirs de biodiversité, offrant aux espèces des conditions favorables à leurs déplacements ou à la réalisation de leur cycle de vie. Les corridors écologiques peuvent être linéaires, en pas japonais ou paysagers (perméabilité de la matrice hétérogène). La TVB est un outil d'aménagement du territoire qui vise à (re)constituer un réseau écologique cohérent et fonctionnel. Elle est le résultat de travaux scientifiques et techniques et de choix politiques en concertation avec les acteurs locaux. Elle concerne toutes les échelles du territoire, nationale, régionale, municipale, ou encore des métropoles.

A niveau national, l'Etat fournit des orientations, des guides méthodologiques et veille à la cohérence de l'ensemble des actions mises en place. Un centre de ressources Trame verte et bleue a été mis en place pour fournir un soutien méthodologique aux professionnels (<http://www.trameverteetbleue.fr>). Au niveau régional, des schémas régionaux de cohérence écologique (SRCE) définissent les moyens et objectifs à atteindre en matière de préservation et de remise en état des continuités écologiques. Ils incluent une cartographie de la TVB régionale pour différentes sous-trames (forestières, milieux ouverts,...), à l'échelle 1/100 000^{ème}. La TVB est intégrée dans les documents d'urbanisme comme les Plan locaux d'urbanisme à l'échelle communale (PLU) ou intercommunale (PLUI) et permet sa mise en œuvre opérationnelle par la déclinaison du SRCE et son affinement au niveau local.

2.3.3 Questions liées à l'établissement des réseaux écologiques

La mise en œuvre de la TVB en ville est encore partielle mais montre une dynamique forte (Kervadec 2012). La prise en compte des continuités écologiques en milieu urbain fait face à des difficultés spécifiques. La densification des centres urbains menace les espaces verts et entraîne de fortes pressions sur le foncier disponible. Le foncier est rare, cher et les processus d'acquisition par les collectivités sont lents et complexes. Les enjeux économiques l'emportent sur les problématiques écologiques. La demande sociale en espaces récréatifs est forte et peut devenir un critère prioritaire sur ceux favorisant la biodiversité. Enfin, les connaissances scientifiques propres à la connectivité fonctionnelle des espèces urbaines sont encore incomplètes.

L'établissement des réseaux écologiques soulève aussi des questions méthodologiques. Aucune méthode n'est imposée pour identifier la TVB. Les choix méthodologiques varient en fonction des territoires, des données disponibles, de la vision des structures porteuses (Amsallem, Deshayes, and Bonneville 2010). De multiples critères d'identification des réservoirs de biodiversité et des corridors ont été utilisés. Les continuités sont identifiées par interprétation visuelle, par des approches de connectivité structurelle en reliant des taches d'habitat proches entre elles ou encore par des approches de connectivité fonctionnelle selon les groupes d'espèces cibles. Suite à ce travail d'identification des continuités, des analyses de conflits identifient des éléments fragmentant les continuités et des avis d'experts sont généralement demandés. Le suivi et l'évaluation des TVB ainsi prédites sont encore rares.

L'impératif politique de diagnostic et de mise en place de la TVB a conduit à une appropriation croissante des concepts de connectivité et des outils de cartographie des réseaux écologiques par les professionnels de l'environnement et les pouvoirs publics. Comme mentionné dans les orientations nationales de la TVB, la mobilisation de toutes les connaissances disponibles sur les espèces, les habitats et l'écologie du paysage sont nécessaires à l'établissement de la TVB (Sordello 2016). Toutefois, un certain nombre de limites ont été rencontrées, dues notamment à l'insuffisance des connaissances scientifiques actuelles. Les lacunes concernant les connaissances fondamentales et appliquées sont relevées par le centre de ressources TVB dans un rapport (Sordello et al. 2017) qui souligne les besoins de :

- mesures de la fonctionnalité des continuités écologiques, notamment par le développement d'étapes méthodologiques ou de méthodes d'évaluation de la fonctionnalité globale d'un territoire et de la hiérarchisation des continuités écologiques ;
- perfectionner les techniques de modélisation des corridors et réservoirs de biodiversité, les valider par des approches de terrain ;
- identifier les leviers et outils permettant une appropriation des TVB locales par les décideurs et les citoyens ;
- mettre en place les continuités écologiques en milieu urbain en intégrant les particularités de ce milieu (intérêts différents, rôle des espaces,...).

La recherche scientifique est donc sollicitée pour fournir des éléments concrets de validation de la fonctionnalité des continuités écologiques à destination des professionnels de l'environnement.

3 Problématique et organisation de la thèse

La connectivité est un objet d'étude complexe, dont les fondements théoriques sont encore en cours de consolidation mais qui, du côté des professionnels de l'environnement est déjà utilisé à travers la mise en place de réseaux de continuités écologiques. Comme nous avons pu le voir, le maintien et la mise en place d'une forte connectivité du paysage sont des enjeux importants de conservation de la biodiversité. De nombreuses approches permettent de quantifier la connectivité avec des intérêts et des limites propres. La connectivité appliquée au milieu urbain est associée à des enjeux particuliers, écologiques mais aussi sociaux et politiques et est de plus en plus mise en avant par les planificateurs urbains. Cette appropriation du concept de connectivité par les professionnels de l'environnement est catalysée par les politiques et notamment en France, avec la mise en place de la trame verte et bleue. Toutefois, les recommandations scientifiques manquent pour guider de manière pratique la mise en place des trames vertes urbaines et valider leur fonctionnalité.

L'objectif de cette thèse est de fournir aux professionnels de l'environnement des éléments et des méthodes de validation de mise en place des continuités écologiques en milieu urbain. Nous avons cherché à valider les prédictions de modèles de connectivité facilement accessibles aux professionnels par de multiples approches afin de maximiser le potentiel de généralisation de nos résultats. Nos approches ont ciblé : (i) plusieurs modèles biologiques, (ii) différents protocoles expérimentaux et (iii) plusieurs paysages urbains.

Les différents modèles biologiques ont été sélectionnés pour couvrir un panel d'espèces le plus large possible et ainsi correspondre au mieux aux objectifs de conservation d'un maximum d'espèces. Ils sont issus de différents groupes taxonomiques (Insectes, Mollusques, Mammifères, Oiseaux), présentent différentes préférences d'habitat (ouvert ou fermé) et varient en termes de capacités et modes de dispersion (vol, marche, reptation).

Plusieurs protocoles expérimentaux sont mis en œuvre en réponse aux contraintes de faisabilité liées au choix des modèles biologiques. Nous avons ciblé l'étude du mouvement par des données de trajectométrie (approche lagrangienne) et des taux de mouvement (approche eulérienne), ainsi que l'étude des flux de gènes par la génétique du paysage. Les approches étaient observatoires ou expérimentales.

Ces protocoles ont été reproduits au sein de plusieurs villes afin de s'affranchir au mieux des effets propres à une zone d'étude. Dans chaque ville, la réplication des systèmes organisme-paysage a conduit à considérer les paysages urbains comme relativement homogènes sans se focaliser sur les distinctions propres à chaque ville, quartier, ou contexte urbain, ceci dans un but de généralisation.

Suite à la présentation des sites d'étude et des modèles biologiques retenus, nous détaillerons la méthode de modélisation des chemins de moindre coût utilisée pour obtenir des cartes de continuités écologiques, propres à chaque modèle biologique et au sein des différentes villes. Dans le cadre des études de mouvement, nous avons sélectionné à partir de ces cartes, des contextes paysagers

contrastés, soit estimés comme fortement connectés par la présence de LCP, soit estimés comme non connectés (absence de LCP).

Ce travail de thèse se divise en trois chapitres ciblant successivement les différents protocoles de validation. La validation des contextes de connectivité prédits est développée par les études de trajectométrie de hérissons (*Erinaceus europaeus*), des taux de mouvement de papillons de nuit, des réponses au chant des passereaux et par la structuration génétique des populations d'escargots petit-gris (*Cornu aspersum*).

1. Nous avons d'abord cherché à valider la fonctionnalité des continuités écologiques prédites pour le hérisson d'Europe, dans la ville de Rennes, par l'étude des comportements de mouvement au sein de contextes paysagers contrastés. Suivant une approche expérimentale, les individus sont transloqués successivement dans des zones prédites comme fortement connectées et non connectées, afin d'observer des comportements de mouvements exploratoires, en dehors du domaine vital, à fines échelles spatiale et temporelle. Nous avons examiné les différences de comportement par des mesures de trajectométrie, en réponse au degré de connectivité prédit. De plus, nous avons étudié si les individus avaient tendance à suivre la même orientation que les tracés de LCP et s'ils exprimaient des préférences marquées pour certains types d'occupation du sol ([Chap. 1](#)).
2. Les protocoles de validation utilisent ensuite les taux de mouvement des papillons de nuit (de milieu ouvert) et le comportement de réponse à la repasse de plusieurs espèces de passereaux forestiers, au sein de deux villes. Les variables de mouvement sont comparées entre contextes paysagers prédits comme fortement connectés ou non connectés afin de mettre en évidence des mouvements augmentés au sein des zones connectées. Les taux de mouvement des papillons de nuit sont estimés par un protocole de capture-marquage-recapture. Le mouvement des passereaux est stimulé par un chant territorial spécifique pour extraire les distances maximales atteintes et les temps de réponse ([Chap. 2](#)).
3. Enfin, la description de la structure génétique des populations d'escargots petit-gris au sein de douze paysages répliqués, permet d'évaluer l'influence du paysage urbain par sa composition, sa structure et son degré de connectivité sur le processus de dispersion. Les performances relatives de différents modèles de connectivité sont quantifiées. De plus, les influences locales et globales du paysage sont caractérisées par deux échelles d'étude. La correspondance entre les informations apportées par chaque paysage et par l'ensemble des paysages est détaillée afin de souligner l'importance de la réplication spatiale ([Chap. 3](#)).

4 Description des sites d'étude

Les études ont principalement ciblé deux agglomérations urbaines : Lens et Rennes.

4.1 Lens

L'agglomération urbaine de Lens se situe dans la région des Hauts de France (anciennement Nord-Pas-de-Calais), pionnière en matière de prise en compte de la biodiversité et de la TVB. Cette région fut l'une des premières à adopter le SRCE-TVNB Nord-Pas-de-Calais en 2014, reposant sur l'actualisation du schéma régional d'orientation trames verte et bleue déjà développé en 2006.

Plus précisément, notre site d'étude inclut la ville de Lens (50° 42' N – 2° 82' W) et plusieurs communes contigües (dont Liévin, Loos-en-Gohelle, Eleu-dit-Leauwette). La densité de population à Lens est de 2 700 habitants/km² (INSEE 2014). Ce site d'étude urbain se situe au cœur du bassin minier du Nord-Pas-de-Calais. Les activités minières aujourd'hui abandonnées marquent encore le paysage urbain avec, notamment, les logements mitoyens à un étage (ou corons) auxquels sont associés des jardins privés individuels et contigus, les terrils (collines construites par accumulation des déchets miniers) et les cavaliers miniers (voies ferrées reliant les terrils aux puits de mine, [Fig. 14](#)). Les terrils et les cavaliers sont considérés comme des atouts écologiques et sont intégrés à la trame verte locale. On trouve au cœur de la ville un parc paysager de vingt hectares dépendant du musée le Louvre Lens depuis 2012.



Figure 14 : Aperçu du site d'étude Lens, (A) terrils (en arrière-plan), (B) maisons mitoyennes avec jardins individuels et (C) cavalier minier aménagé en cheminement piéton, des atouts dans la mise de place de la TVB locale.

Encadré 3 : Acteurs locaux et projet CORBAM

Le projet de recherche CORBAM associe l'UMR 6553 ECOBIO (Rennes), l'UMR 6554 LETG (Rennes) et le CPIE* Chaîne des terrils. Le projet a été financé par la région Nord-Pas-de-Calais en partenariat avec la FRB (Fondation pour la recherche et la biodiversité). Le CPIE Chaîne de terrils, situé près de Lens, constitue un partenaire local et un atout pour la connaissance de la faune et de la flore régionale, les suivis et prélèvements de terrain, ainsi que la communication et l'information auprès des acteurs locaux et du grand public. Le CPIE participe notamment à la mise en œuvre de la Trame Verte et Bleue régionale.



4.2 Rennes

Le site d'étude de l'agglomération urbaine de Rennes inclut la ville de Rennes (48° 06' N – 1° 40' W) et les communes adjacentes de Saint-Grégoire et Cesson-Sévigné (région Bretagne, Rennes métropole). La ville de Rennes a une densité de 4 200 habitants/km² (INSEE 2014). Le site d'étude fait partie du LTER[†]- France Zone Atelier Armorique en tant que paysage urbain.

La ville de Rennes est depuis longtemps reconnue pour ses politiques engagées dans la prise en compte de l'environnement. Dans les années 80, Rennes décide de préserver une ceinture verte au-delà de la rocade et ainsi limite l'étalement urbain selon le modèle de la ville archipel. Dans le même temps, la ville opte pour une gestion différenciée des espaces verts en laissant une place grandissante à la biodiversité spontanée dans certains de ces espaces (AUDIAR 2014). En 2007, la ville comptait 820 ha d'espaces verts publics, allant de très horticole à plus naturel, selon un panel de modes de gestion adaptés (Ville de Rennes 2008). Enfin, la ville de Rennes a été élue capitale française de la biodiversité en 2016 pour récompenser la gestion écologique des espaces verts, le travail de protection des espaces naturels et la prise en compte de la TVB dans les documents d'urbanisme et de planification (Fig. 15).

* CPIE : les Centres Permanents d'Initiatives pour l'Environnement constituent un réseau national d'associations œuvrant en faveur de la sensibilisation à l'environnement et de l'accompagnement des territoires dans les projets de développement durable. <http://www.cpie.fr/>

† LTER : Long Term Ecological Research est un réseau international de sites d'étude suivis sur le long terme par des approches interdisciplinaires. En France, le réseau est décliné sous le terme « Zones Ateliers », porté par le CNRS. <http://www.za-inee.org/>

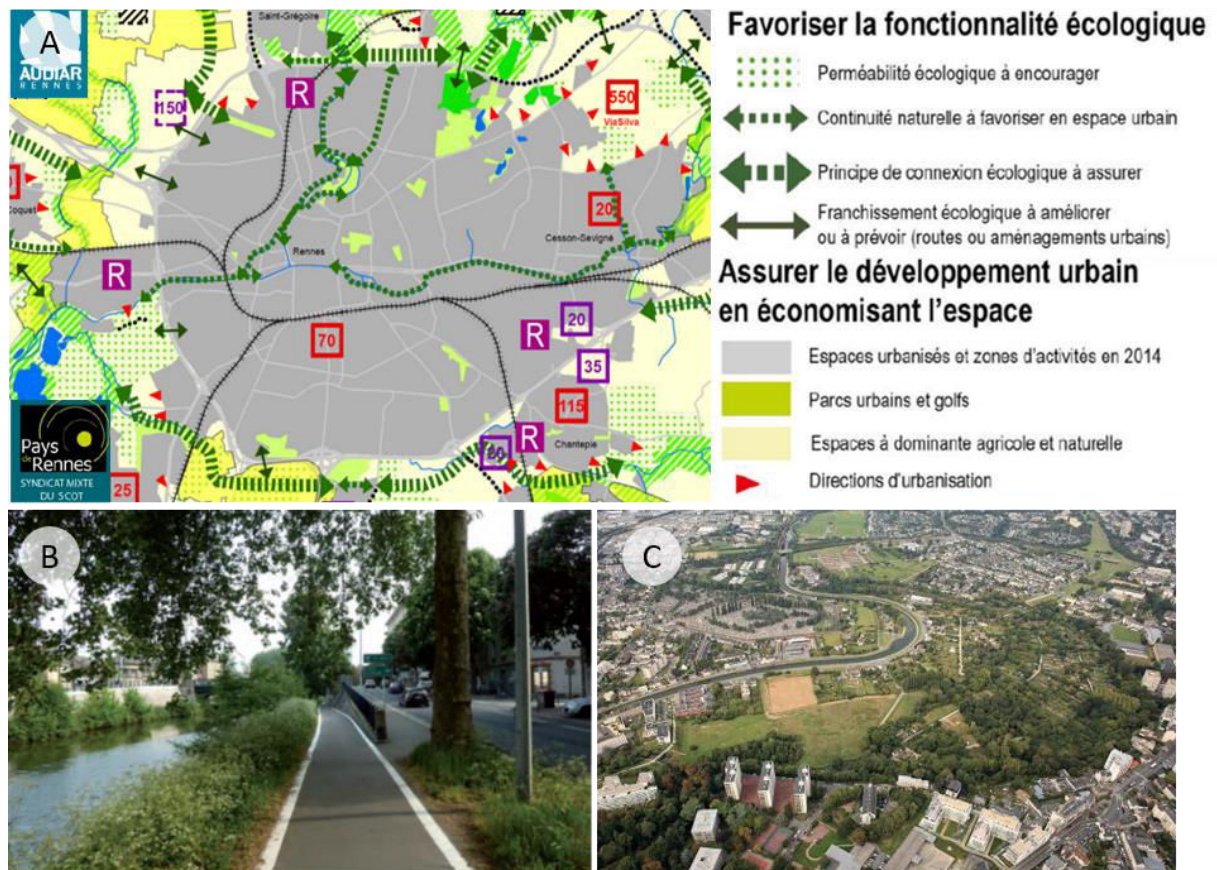


Figure 15 : Localisation des continuités écologiques traversant Rennes retenues par le SCOT du Pays de Rennes (Document d'orientations et d'objectifs, A). Les continuités longent les multiples canaux parcourant la ville (AUDIAR 2014, B) et traversent un grand parc urbain situé au cœur de la ville, les prairies Saint-Martin (C).

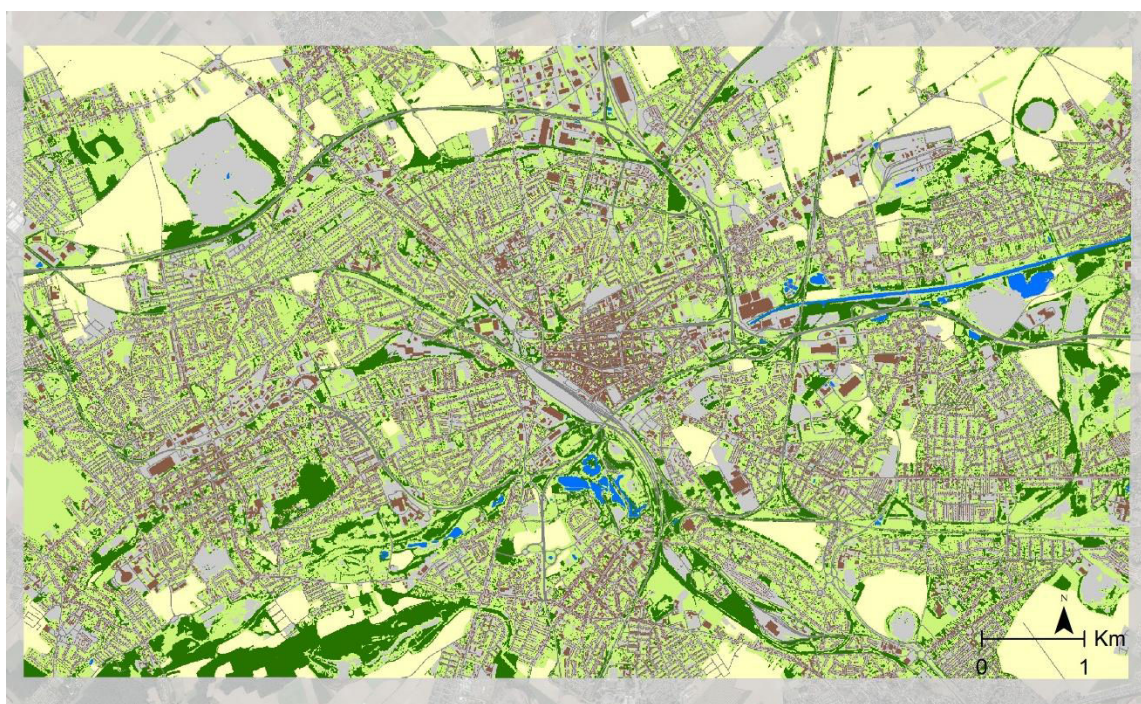
4.3 Comparaison des sites d'étude

Les deux sites d'étude mesurent environ 60 km² ([Tableau 1](#), [Fig. 16A et B](#)). Les surfaces imperméabilisées (incluant les routes, le bâti, les surfaces artificialisées) sont dominantes dans le site de Rennes : 58%). A Lens, la proportion de ces surfaces est sensiblement la même que celle des surfaces végétalisées. Les espaces verts de Lens, largement dominés par les surfaces herbacées, sont identifiés comme de grands patches (surface moyenne de 0.18 ha), probablement en raison du nombre important de jardins privés contigus. A Rennes, les proportions de surfaces boisées et de surfaces herbacées sont très proches (19 et 22%). Les surfaces boisées sont plus grandes à Rennes du fait de la présence des grands parcs urbains. Enfin, la surface moyenne des bâtiments est plus grande à Rennes qu'à Lens.

Tableau 1 : Caractérisation des sites d'étude par différents indices paysagers

Indices paysagers	Lens	Rennes
Surface (km ²)	56	60
Densité totale des patchs (patchs/ha)	15	21
Surfaces imperméabilisées (%)	49	58
<i>Dont bâti (%)</i>	<i>12</i>	<i>16</i>
Surfaces végétalisées (%)	51	41
<i>Dont herbacées et boisées (%)</i>	<i>37 - 14</i>	<i>22 - 19</i>
Taille moyenne des surfaces boisées en ha (ET)	0.03 (0.63)	0.04 (0.69)
Taille moyenne des surfaces herbacées en ha (ET)	0.18 (0.92)	0.03 (0.30)
Taille moyenne du bâti en ha (ET)	0.03 (0.08)	0.05 (0.14)

ET : écart-type



Types d'occupation du sol

 Surfaces agricoles	 Surfaces artificialisées	 Infrastructures de transport
 Surfaces herbacées	 Bâti	 Surfaces en eau
 Surfaces boisées		

Figure 16A : Carte d'occupation du sol du site d'étude de Lens

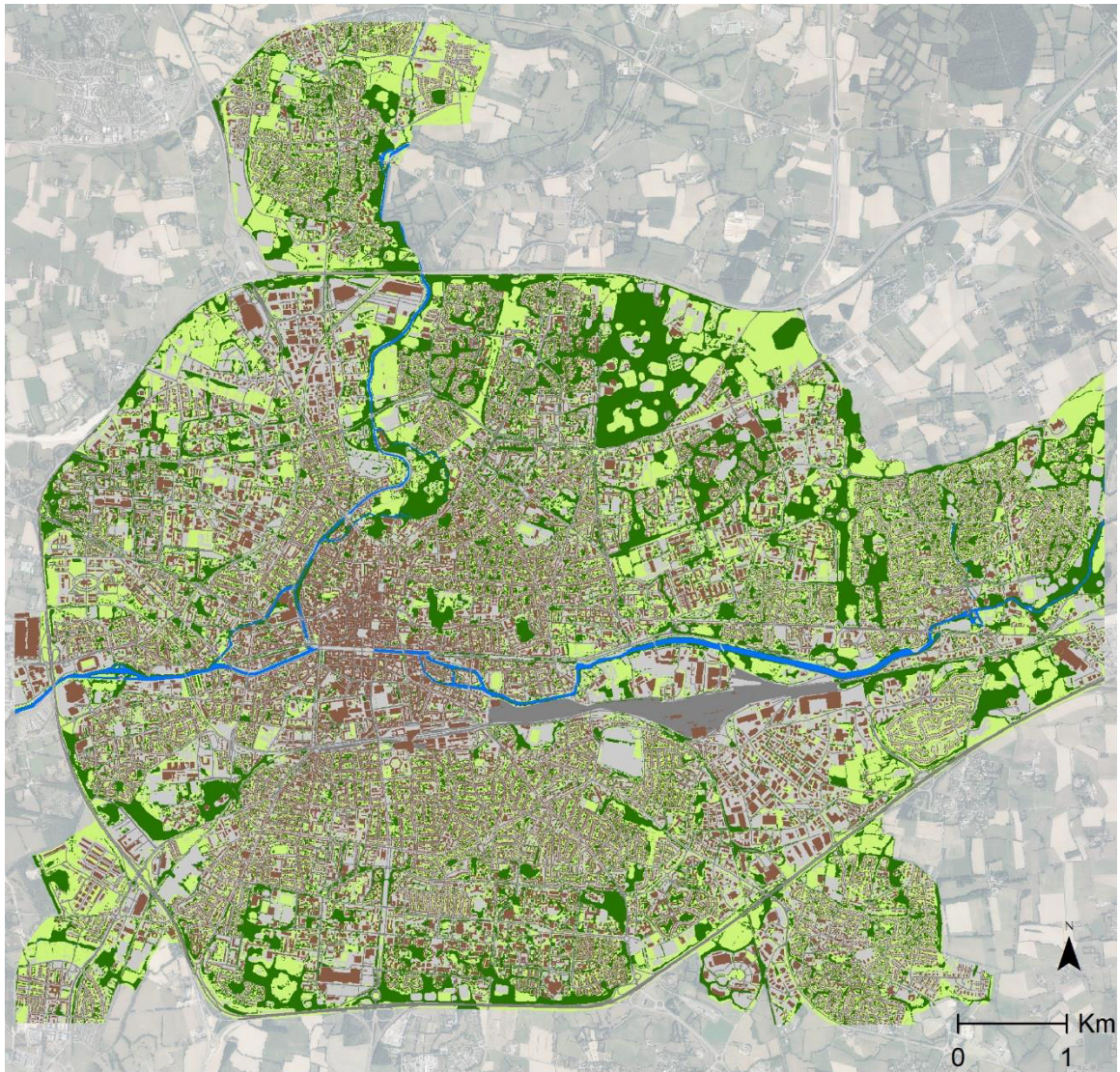


Figure 16B : Carte d'occupation du sol du site d'étude de Rennes

5 Modèles d'étude

Nous avons retenu quatre modèles biologiques variant au niveau de leur écologie et fréquents en milieu urbain.

5.1 Le hérisson d'Europe, *Erinaceus europaeus*

Le hérisson est un petit mammifère nocturne, solitaire et insectivore. Il mesure de 18 à 31 cm de long, 12 à 15 cm de haut et pèse entre 0.8 et 1.2 kg. Le dimorphisme sexuel est faible. Cette espèce est présente dans toute l'Europe et se retrouve dans des habitats très variés, aussi bien en milieu agricole qu'en ville (INPN n.d.). Le hérisson passe la majeure partie de la nuit (60 à 80%) à chercher sa nourriture (insectes, vers, limaces). Il se repose la journée dans un de ses multiples nids situés sous différentes structures (tas de feuilles, tas de bois, sous des haies et sous des bâtiments (Rautio et al. 2013). Il a une assez mauvaise vue, mais une ouïe et un odorat développés. Toutefois, son domaine de perception n'est pas précisément connu. Ses prédateurs principaux sont les blaireaux, les renards et les chiens. De plus, le trafic routier est une source importante de mortalité (Haigh, O'Riordan, and Butler 2014; Lodé 2000).

Le domaine vital du hérisson est de taille variable, en accord avec les milieux et leurs ressources. Les tailles relevées sont généralement comprises entre 10 et 40 ha (Morris and Reeve 2008), mais ont tendance à être réduites en ville (17 ha, Braaker, Moretti, et al. 2014, 5 ha, Rondinini and Doncaster 2002). La délimitation du domaine vital peut être modifiée au cours des mois et des années, en relation avec une dispersion par mouvements de routine plutôt que par une phase de dispersion particulière (Doncaster, Rondinini, and Johnson 2001). Au cours d'une nuit, un individu peut parcourir 1000 à 1500 m en milieu rural (Riber 2006), tandis que les déplacements sont réduits à 150 – 250 m en milieu urbain (Verry 2012). La densité de hérissons tend à être plus importante en milieu urbain qu'en milieu rural, respectivement 35 individus par km² contre 5 individus par km² (Hubert et al. 2011). Cela peut s'expliquer par la réduction des pressions sélectives (agriculture intensive, prédation par les blaireaux) en milieu urbain (Young et al. 2006), associée une plus grande disponibilité des ressources, comme les vers de terre et la nourriture pour animaux domestiques (Hubert et al. 2011).

La qualité de l'habitat et sa connectivité influencent les déplacements des hérissons en ville (Braaker, Moretti, et al. 2014). Les hérissons montrent une forte préférence pour les jardins riches en structures (fleurs, haies, arbres, pierres). Par ailleurs, les espaces verts urbains et les surfaces imperméabilisées (avec peu de trafic) présentent peu de résistance au mouvement. Les routes et bords de route sont les habitats les moins fréquentés par les hérissons (Rondinini and Doncaster 2002). Toutefois, ces derniers ne montrent pas de comportement d'évitement particulier pour traverser une route (Dowding et al. 2010).

Le hérisson est un modèle pertinent pour étudier la connectivité en ville, il se déplace beaucoup, au sol et est donc potentiellement bloqué par les constructions humaines. Ses zones de repos sont principalement à proximité des surfaces

arborées. Il est aussi assez fréquent en ville et plutôt facile à détecter de nuit, par recherche à vue.

5.2 Les passereaux forestiers

Nos travaux reposent sur huit espèces de passereaux : le pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*), le grimpereau des jardins (*Certhia brachydactyla*), la mésange charbonnière (*Parus major*), la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*), la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), l'accenteur mouchet (*Prunella modularis*), le rouge-gorge familier (*Erithacus rubecula*) et le troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*).

Tableau 2 : Biologie des espèces étudiées : longueur du corps (Lgr), envergure (Envrg), distance de dispersion des juvéniles (Dist, moyenne et écart type), taille de territoire (taille terr.), statut migrateur, comportements sociaux (terr : territorial), régime alimentaire (régime alim. ; arthrop. : arthropodes) et habitats.

Espèce	Nom commun	Lgr (cm)	Envrg (cm)	Dist (km)	taille terr. (ha)	Statut migrateur	Système social en été	Système social en hiver	Régime alim.	Habitat
<i>Sylvia atricapilla</i>	Fauvette à tête noire	14	20-23	41.2 (37.9)	1.1	Migrant partiel	Terr.	Solitaire	Arthrop., fruits	Bois, haies, bosquet, parcs et jardins
<i>Cyanistes caeruleus</i>	Mésange bleue	12	14-20	5.3 (15.2)		Migrant partiel	Terr.	Grégaire	Arthrop., graines, fruits	Bois, parcs, jardins
<i>Parus major</i>	Mésange charbonnière	14	23-26	5.3 (17.9)	1.18-1.34	Résident	Terr.	Grégaire	Arthrop., graines, fruits	Bois, parcs, jardins
<i>Phylloscopus collybita</i>	Pouillot véloce	12	-21		0.12-0.3	Migrant	Terr.	Solitaire	Arthrop.	Bois, parcs, jardins
<i>Erithacus rubecula</i>	Rouge-gorge familier	14	20-22	6.0 (20.2)	0.25-0.83	Résident	Terr.	Solitaire	Arthrop., graines, fruits	Bois, haies, bosquet, parcs et jardins
<i>Troglodytes troglodytes</i>	Troglodyte mignon	10	13-17	8.9 (14.7)	0.3-1.7	Résident	Terr.	Solitaire	Arthrop.	Bois
<i>Prunella modularis</i>	Accenteur mouchet	14	21	2.1 (7.2)	0.15-0.3	Résident	Terr.	Solitaire	Arthrop., graines	Bois, haies, parcs, jardins
<i>Certhia brachydactyla</i>	Grimpereaux des jardins	12					Terr.	Solitaire	Arthrop.	Vieux arbres, parcs

Références des informations reportées dans le tableau : Paradis et al. 1998; Cramp et al. 1983; Krebs 1971; Ferry, Frochot, and Leruth 1981.

Les espèces étudiées sont toutes communes en ville et de petite taille. Elles préfèrent les habitats boisés et se nourrissent principalement d'arthropodes (Tableau 2). La taille de leurs territoires dépasse rarement 1 ha. La proportion d'individus migrants est variable au sein de chaque espèce et est susceptible d'être réduite en environnement urbain (Partecke and Gwinner 2007; Adriaensen and Dhondt 1990). Les distances de dispersion des juvéniles sont proches entre

les espèces, seule la fauvette à tête noire montre des capacités de dispersion plus élevées (Paradis et al. 1998).

De manière générale, le mouvement des oiseaux est influencé par le type d'habitat rencontré. Les oiseaux forestiers préfèrent se déplacer au sein de milieux boisés plutôt qu'en milieux ouverts. Ils sont capables de faire des détours jusqu'à 3 fois plus longs que la ligne droite pour emprunter une zone boisée plutôt que de traverser un milieu ouvert (Castellón and Sieving 2006; Desrochers and Hannon 1997). Les infrastructures de transport peuvent constituer des barrières aux mouvements (St Clair 2003).

En milieu urbain, la présence des oiseaux est favorisée par une forte densité des arbres, la présence de vieux arbres (Ferenc, Sedláček, and Fuchs 2014), une structure de la végétation diversifiée et la nourriture supplémentaire fournie par l'homme (Chace and Walsh 2006). A l'opposé, elle est diminuée par la présence de prédateurs domestiques (Chace and Walsh 2006). Les oiseaux sont l'un des groupes les plus étudiés en milieu urbain (Beninde, Veith, and Hochkirch 2015). Ils constituent la biodiversité animale la plus visible pour les citoyens et parmi les plus suivies en sciences participatives avec, par exemple, en France, l'observatoire des oiseaux des jardins porté par le muséum national d'histoire naturelle et la ligue de protection des oiseaux qui compte plus de 30 000 observateurs (MNHN - LPO n.d.). Au Royaume Uni, le RSPB (Royal Society for Protection of Birds) Big Garden Birdwatch réunit près de 500 000 observateurs tous les ans pour l'inventaire des oiseaux présents dans les jardins (RSPB n.d.).

Les oiseaux sont donc des éléments incontournables de la biodiversité urbaine. Notre groupe de huit espèces rassemble des passereaux communs, aux caractéristiques biologiques proches (caractéristiques du vol, affinité pour les milieux fermés).

5.3 Les papillons de nuit (hétérocères)

Les lépidoptères ont un rôle fonctionnel important dans les écosystèmes. Ce sont à la fois des herbivores sélectifs, des pollinisateurs, des détritivores et ils constituent des proies pour de nombreux passereaux, petits mammifères (chiroptères) et invertébrés. Bien que moins étudiés que les papillons de jour, les papillons de nuit représentent 90% de la diversité spécifique des lépidoptères (estimé à 140 000 espèces nommées, New 2004). Un déclin rapide et significatif de la majorité des papillons de nuit communs est mis en évidence depuis quelques années (Conrad et al. 2006).

Les lépidoptères sont des insectes holométaboles. La chenille se déplace assez peu et se nourrit abondamment de plantes hôtes selon un spectre plus ou moins large. Le stade adulte correspond au stade le plus mobile et certaines espèces peuvent alors effectuer de longues migrations (à travers l'Europe par exemple, Frank 2006; Chapman et al. 2010). Les adultes vont principalement chercher à se reproduire et trouver des sites de ponte favorables (ainsi qu'à se nourrir de nectar pour certaines espèces).

La capacité de mouvement des individus est influencée par les traits d'histoire de vie et les traits fonctionnels des espèces. Le degré de mobilité d'une espèce peut

être relié à l'envergure, la forme des ailes, le régime alimentaire de l'adulte et de la chenille (Dulieu et al. 2007; Slade et al. 2013). Les probabilités de mouvement augmentent avec l'envergure, cette dernière étant associée à la capacité d'effectuer des vols rapides et longs (Nieminen 1996; Dulieu et al. 2007). La possibilité de se nourrir pour l'adulte et le régime alimentaire de la chenille ciblé sur les arbustes ou arbres augmentent la probabilité de mouvement des adultes, en lien avec la dispersion des ressources dans l'espace (Slade et al. 2013). Les papillons adultes sont capables de parcourir plusieurs centaines de mètres (Merckx et al. 2009; Slade et al. 2013). Ils sont sensibles à la qualité de l'habitat (e.g. abondance des plantes nectarifères, type de végétation) et à la connectivité du paysage. Ils peuvent utiliser les corridors pour se déplacer (Haddad 2000, 1999) ou des stepping stones (arbres ou bosquets isolés utiles aux espèces forestières, Slade et al. 2013).

Plusieurs centaines d'espèces de papillons de nuit sont présentes en ville (Frank 2006). Les jardins en milieu urbain, présentant une forte diversité de microhabitats, sont associés à de plus fortes richesses spécifique et abondance en papillons de nuit en comparaison à des jardins présents en zone très urbanisée (A. J. Bates et al. 2014). Les papillons de nuit des milieux urbains sont fortement affectés par la pollution lumineuse. Les individus sont attirés par les éclairages artificiels, ce qui augmente le taux de mortalité par prédation, dessèchement, brûlure ou épuisement et rentre en compétition avec le temps alloué au nourrissage ou à la recherche d'un partenaire (Frank 2006).

Au cours de notre étude, nous avons ciblé les communautés de papillons de nuit associées aux milieux ouverts. Tous les individus attirés par les pièges lumineux qui étaient assez gros pour être manipulés ont été marqués. Cela correspond à plus de 200 espèces de macro-hétérocères et quelques gros micro-hétérocères.

5.4 L'escargot petit-gris, *Cornu aspersum*

L'escargot petit-gris, *Cornu aspersum* (précédemment nommé *Helix aspersa*, Helicidae), est un gastéropode terrestre anthropophile, phytophage, largement répandu en milieu urbain (Kerney, Cameron, and Bertrand 2006; Barbato et al. 2017). Il possède une coquille globuleuse mesurant entre 25 et 40 mm à l'âge adulte, habituellement brun pâle avec des rayures sombres interrompues (Kerney, Cameron, and Bertrand 2006; Falkner et al. 2001). Les individus sont actifs à des températures comprises entre 7 et 27 °C et des taux d'humidité entre 60 et 90% (Biannic, Coillot, and Daguzan 1995). Lorsque les conditions climatiques sont défavorables, les individus peuvent entrer en diapause (hibernation ou estivation) ou en quiescence de manière ponctuelle. Le petit-gris est surtout actif la nuit et se réfugie la journée dans des abris, dans la végétation ou des cavités.

Cornu aspersum est un hermaphrodite simultané mais ne peut pas s'auto-fertiliser. Suite à l'accouplement, une centaine d'œufs est pondue. Les œufs d'une même ponte peuvent être issus d'une fécondation par différents individus (Evanno, Madec, and Arnaud 2005). Les juvéniles nouvellement éclos mesurent quelques millimètres et ont une coquille très fragile qui s'épaissit et grandit avec le temps. Le petit-gris atteint sa maturité sexuelle et sa taille adulte en 2 ou 3 ans (Ansart, Madec, and Guiller 2009).

Le mode de locomotion des escargots, nécessitant une contraction musculaire du pied et une abondante production de mucus, est très coûteux en énergie et en eau (Denny 1980). Les capacités de dispersion active sont donc réduites et les distances parcourues estimées entre 10 et 50 m par mois au cours de la période d'activité (Dan 1978; Dahirel, Vardakis, et al. 2016). Le processus de dispersion chez l'escargot est influencé par de nombreux facteurs dont la densité de population, la complexité de l'habitat, les conditions climatiques et les caractéristiques individuelles comme la maturité sexuelle (Dahirel, Vardakis, et al. 2016; Dahirel, Séguret, et al. 2016; Baur and Baur 1990). Le domaine de perception (olfactif) du petit-gris est estimé entre 1 et 2.5 m (Dahirel, Séguret, et al. 2016).

Les petits-gris exploitent un habitat de taille relativement limitée autour de leur abri, de l'ordre du m² et pratiquent le homing (Dan 1978). Ils vivent regroupés en populations discrètes connectées entre elles par de rares flux de gènes. Une population peut s'étaler sur une zone de 25 à 70 m de diamètre (Arnaud et al. 1999a; Madec 1989; Selander and Kaufman 1975). Les échanges entre les populations sont limités par la distance et les types de substrats ou d'habitats rencontrés. Les bords de route et haies peuvent favoriser les mouvements, tandis que les routes jouent le rôle de barrière (Arnaud 2003; Baur and Baur 1990).

L'escargot petit-gris constitue une espèce modèle aux capacités de dispersion active réduites mais très présente en milieu urbain. Le regroupement des individus en populations discrètes et reliées par des flux de gènes influencés par la distance et le paysage, font du petit-gris un très bon modèle d'étude en génétique du paysage.

6 Modélisation des chemins de moindre coût

Une phase de modélisation des chemins de moindre coût a permis de créer les cartes de connectivité pour chaque modèle biologique, suivant une succession d'étapes méthodologiques (Fig. 17). Le travail de SIG a été principalement réalisé avec le logiciel ArcMap (ArcGIS, ESRI). Nous avons utilisé des méthodes de modélisation des LCP très proches entre les modèles biologiques : mêmes catégories de TOS, même taille de pixel des cartes de résistance au sein des mêmes villes. Cela facilite les comparaisons entre modèles et permet de mettre en évidence des convergences entre modèles pour ainsi évaluer le potentiel de généralisation des prédictions.

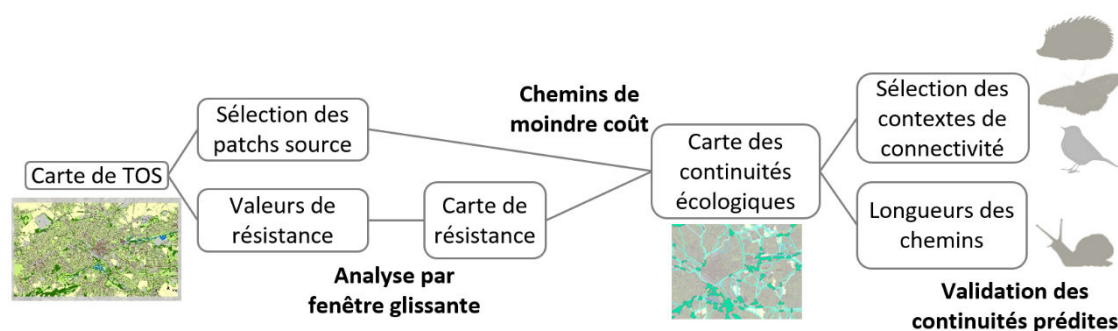


Figure 17 : Les différentes étapes de modélisation des chemins de moindre coût.

6.1 Carte des types d'occupation du sol

Les cartes de types d'occupation du sol (ou d'habitat, au sens large) de Rennes et de Lens ont été fournies par le laboratoire de géographie de Rennes (UMR LETG, Fig. 16). Ce sont des cartes à haute résolution (résolution minimale de 5 m) produites par la combinaison de bases de données SIG et des données de télédétection. La base de données topographiques de l'institut national de l'information géographique et forestière (BD TOPO™ IGN) datée de 2010 a fourni la délimitation du bâti, des routes et des surfaces en eau. Les données de télédétection sont issues du satellite d'observation Worldview II (Digital globe) et datées de 2011. Ces données ont été classifiées par une méthode basée-objet (Definiens™, Trimble) avec une précision de 94%, permettant d'extraire les surfaces imperméabilisées et les surfaces de végétation, séparées en surface herbacées et surfaces boisées. La carte de types d'occupation du sol (TOS) ainsi obtenue compte 8 classes : surfaces boisées (incluant les arbres isolés), surfaces herbacées (incluant les arbustes), surfaces imperméabilisées, bâti, routes, rocades, eau et voies ferrées.

6.2 Sélection des zones source

Pour chaque modèle biologique, des zones source ont été délimitées pour constituer les points de départ et les destinations des chemins de moindre coût. Les zones source correspondent à des taches d'habitat boisé ou herbacé en fonction des préférences d'habitat des espèces étudiées (Tableau 3). Elles sont délimitées par analyse cartographique, par la sélection de zones de taille supérieure à la taille critique d'habitat de l'espèce (e.g. domaine vital), à la taille

de population ou encore à la distance des déplacements quotidiens d'un individu. Les patches source de notre modèle hérisson sont des zones boisées continues (>3 ha), constituées principalement de grands parcs urbains arborés et reconnues pour être des zones de repos et de nourrissage favorables (Rautio et al. 2013). Pour le modèle oiseau, nous avons retenu les zones boisées (>1 ha), constituées de bosquets, haies, et bois peu denses, qui sont considérées comme des espaces propices à la nidification (e.g. Croci, Butet, and Clergeau 2008). Pour les papillons, les zones source sélectionnées sont des zones herbacées (> 2 ha), principalement des parcs urbains dominés par des pelouses et riches en structures de végétation (e.g. arbustes, arbres isolés, herbes hautes), et constituant des zones favorables à l'oviposition et au nourrissage (A. J. Bates et al. 2014).

6.3 Attribution des coefficients de résistance

Des valeurs de résistance ont été attribuées pour chacun des huit TOS à partir des informations disponibles sur chaque modèle biologique dans la littérature (détails [chap.1](#) et [chap.2](#), e.g. Braaker, Moretti, et al. 2014; Grafius et al. 2017; Bergerot et al. 2013). Les TOS ont d'abord été classés en fonction de leur résistance au mouvement. Certains regroupements de TOS sont possibles. Les valeurs de classement subissent une transformation exponentielle (Braaker, Moretti, et al. 2014; Trainor et al. 2013), puis sont ramenées à des valeurs comprises entre 0 et 50 ([Tableau 3](#)). La fonction exponentielle permet d'attribuer aux habitats de qualité moyenne des valeurs de résistance assez faibles (cf. [partie 1.4.2.2](#)). Les valeurs de résistance ont été appliquées sur la carte de résistance en format raster (composée de pixels de 5 m).

Tableau 3 : Valeurs de résistance pour chaque type d'occupation du sol et pour chacun des trois modèles biologiques et caractérisation des patches source.

Types d'occupation du sol	Hérisson	Papillon	Oiseau
Zones boisées	1	2.5	1
Zones herbacées	2.5	1	2.5
Zones agricoles (seulement à Lens)	2.5	2.5	2.5
Zones imperméabilisées	6.8	6.8	6.8
Routes, voies ferrées	18.4	18.4	18.4
Surfaces en eau	50 / NO DATA*	18.4	18.4
Rocade, bâti	50 / NO DATA*	50 / NO DATA*	50
Patches source	zones boisées	zones herbacées	zones boisées
Taille min des patches source (ha)	3	2	1

* Concernant les surfaces en eau, le bâti et la rocade, la valeur de résistance de 50 est utilisée dans la moyenne faite par l'analyse par fenêtre glissante. Lors de la modélisation des LCP, ces surfaces sont considérées comme infranchissables, ainsi une valeur de coût infinie leur est attribuée (no data).

6.4 Analyse par fenêtre glissante

Nous avons ensuite cherché à prendre en compte l'influence du voisinage de chaque pixel pour intégrer le fait, par exemple, qu'un pixel « arbre » entouré de pixels « route » est plus résistant qu'un pixel « arbre » au milieu d'un bois. Ainsi, nous avons effectué une analyse par fenêtre glissante qui permet d'attribuer à chaque pixel la valeur moyenne de résistance des pixels voisins compris dans une fenêtre de taille donnée et centrée sur le pixel (Fig. 18). Les différentes tailles de fenêtre circulaire utilisées sont 3, 5, 7, 11, 15 pixels de diamètre. Les petites tailles soulignent la présence des éléments paysagers particuliers alors que les plus grandes fenêtres intègrent le contexte paysager global. Le paysage est alors considéré à différentes échelles spatiales par la simulation de différentes gammes de perception du paysage. L'analyse par fenêtre glissante a été réalisée avec le logiciel Chloé2012 (Boussard and Baudry 2014). De cette étape résulte un jeu de différentes cartes de résistance moyenne pour chaque modèle. Selon les modèles, certains TOS peuvent être considérés comme infranchissables (rocares, bâti). Ces espaces dont la valeur de résistance était maximale (de 50) lors de l'analyse par fenêtre glissante, sont ensuite effacés des cartes de résistance, équivalant à l'attribution d'une valeur de résistance infinie (NoData, [Tableau 3](#)). Cette étape d'analyse par fenêtre glissante n'a pas été appliquée au modèle escargot.

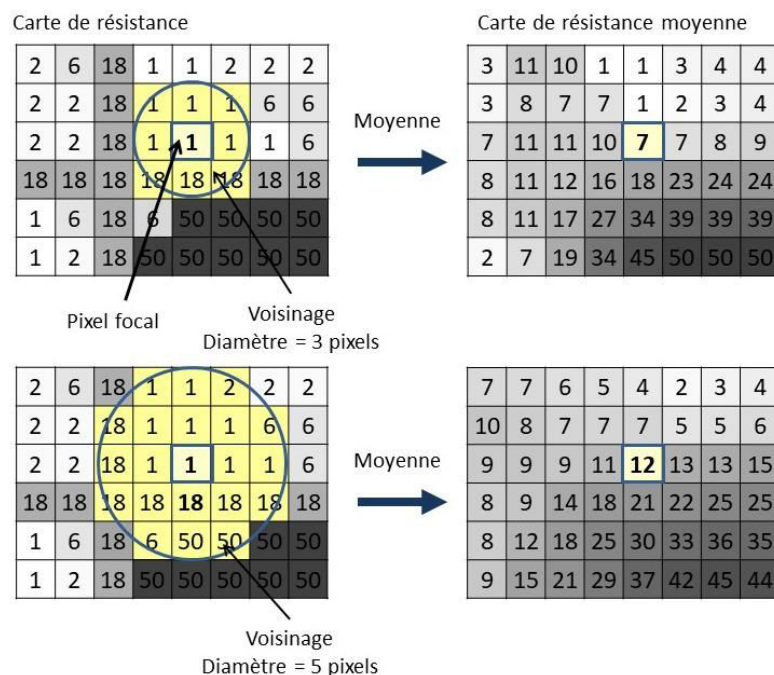
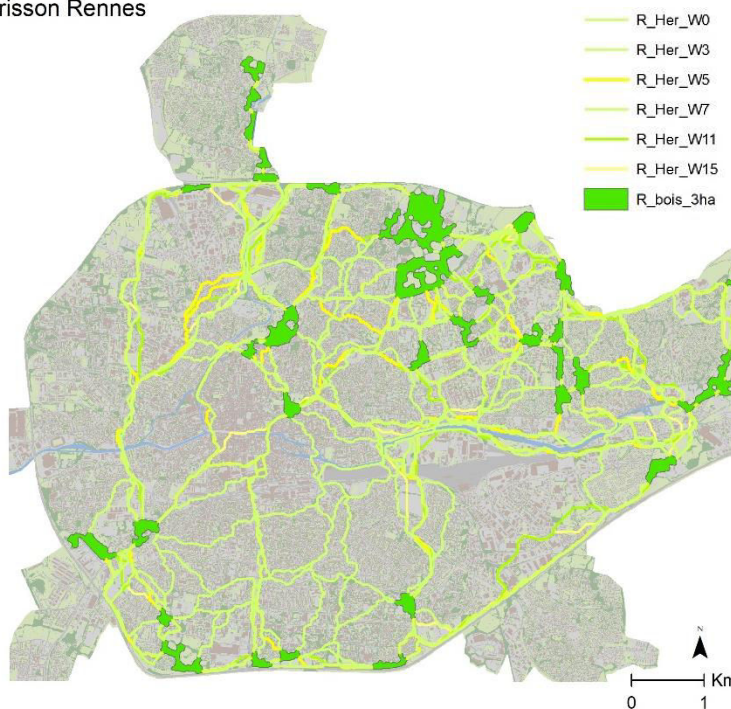


Figure 18 : Représentation schématique de l'analyse par fenêtre glissante.

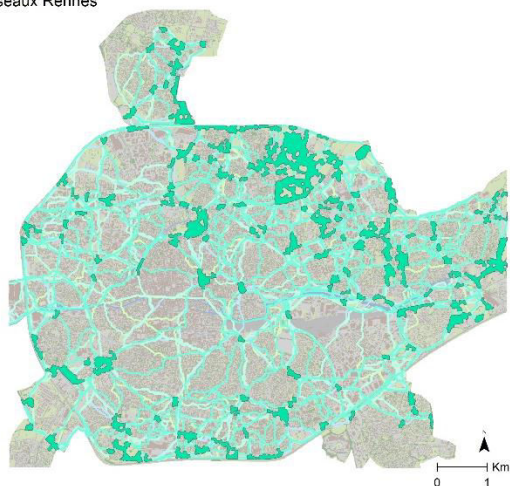
6.5 Modélisation des chemins de moindre coût

A partir des zones source et de la carte de résistance, l'algorithme de chemin de moindre coût va relier toutes les zones source entre elles par le chemin dont la somme des valeurs de résistance est la plus faible. Aucune longueur maximale de chemin n'a été fixée afin de mettre en évidence toutes les zones potentielles de connectivité. Les LCP sont modélisés pour chaque carte de résistance (Fig. 19). Nous avons utilisé le logiciel Graphab (Foltête, Clauzel, and Vuidel 2012) pour réaliser ces calculs.

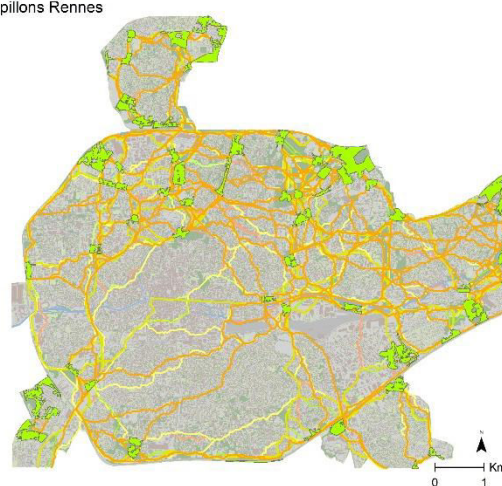
LCP hérisson Rennes



LCP oiseaux Rennes



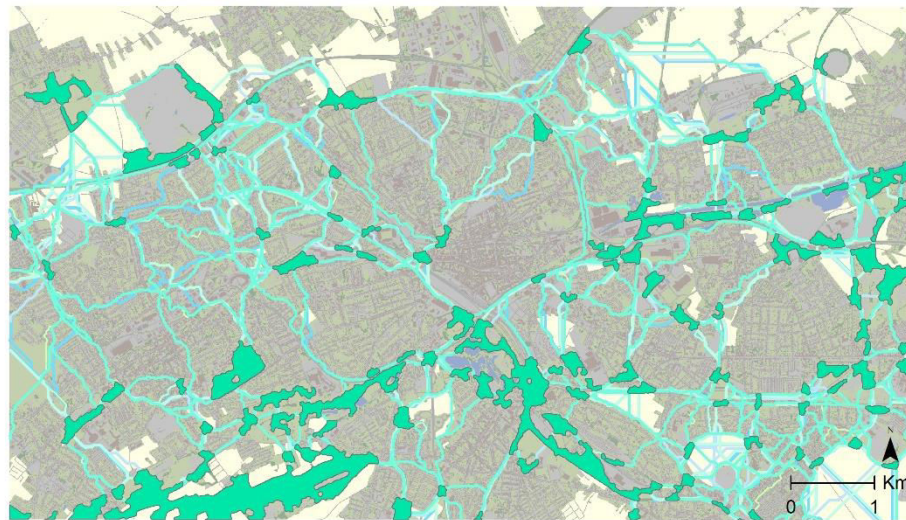
LCP papillons Rennes



LCP hérisson Lens



LCP oiseaux Lens



LCP papillons Lens

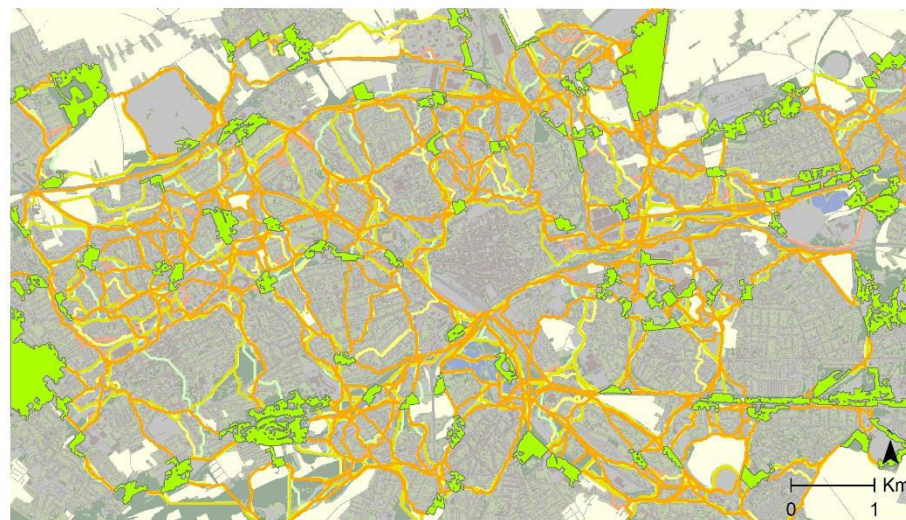


Figure 19 : Cartes des chemins de moindre coût (LCP) pour les différents scénarios et au sein des villes de Rennes et de Lens.

Les patches source sont représentés par les polygones de couleurs et sont reliés entre eux par les LCP, tracés à partir des différentes cartes de résistance moyenne. Un exemple de légende est indiqué sur la carte de LCP hérisson de Rennes.

6.6 Choix des zones de forte et de faible connectivité

Afin de valider les cartes de LCP modélisées, nous avons comparé des zones prédites de forte et de faible connectivité. Pour chaque modèle biologique, nous avons superposé les LCP issus des différentes cartes de résistance moyenne afin de mettre en évidence des zones potentielles de forte connectivité, partagées par différentes échelles spatiales (issues des tailles des fenêtres glissantes). Ces zones potentiellement fortement connectées (nommées ensuite HCC pour highly connected context), déterminées par la présence de LCP, sont hétérogènes, dominées par des espaces verts (herbacés et boisés) mais aussi traversées par quelques routes ou zones imperméabilisées. Les zones dans lesquelles aucun LCP n'est présent et qui sont dominées par du bâti ou des surfaces imperméabilisées

ont été classées comme potentiellement non connectées (UCC, pour unconnected context).

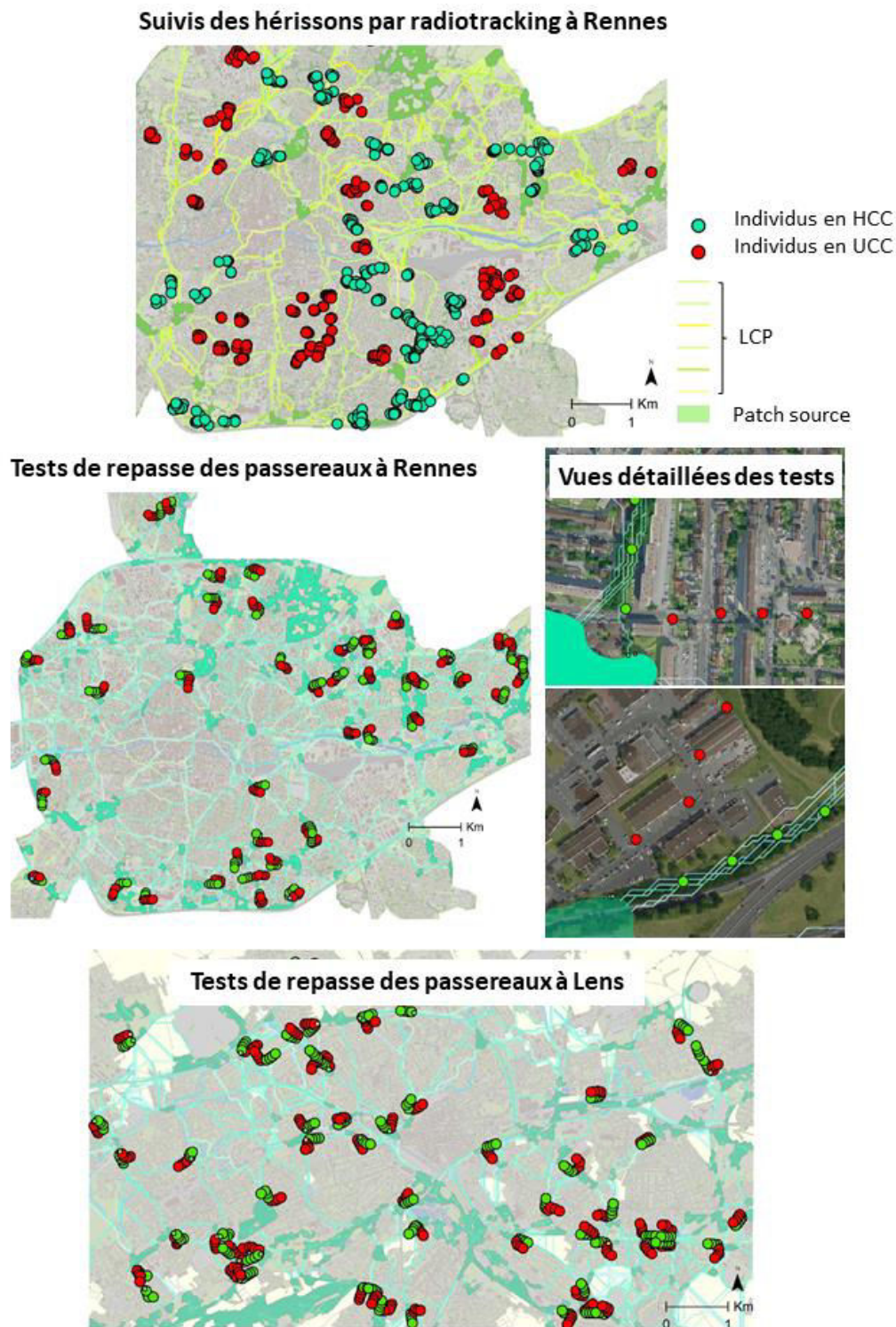


Figure 20 : Localisations des contextes paysagers étudiés distingués comme potentiellement fortement connectés (HCC) ou non connectés (UCC) en fonction des LCP. Cas du suivis de hérissons à Rennes et des tests de repasse des passereaux à Rennes et Lens.

Les zones HCC et UCC sont multiples et réparties dans chaque ville ([Fig.20](#), [Fig.21](#)). Elles constituent des contextes paysagers hétérogènes et contrastés au niveau de leur degré de connectivité prédit. Cette catégorisation du paysage par la présence ou l'absence de LCP permet d'intégrer les effets combinés de la composition, de la configuration et de la résistance du paysage au sein de contextes paysagers hétérogènes. La comparaison des zones HCC et UCC est à la base des différents protocoles expérimentaux dans lesquels, par des approches de terrain, nous avons quantifié les différences de mouvements observés. Cette étape ne s'applique pas au modèle escargot.

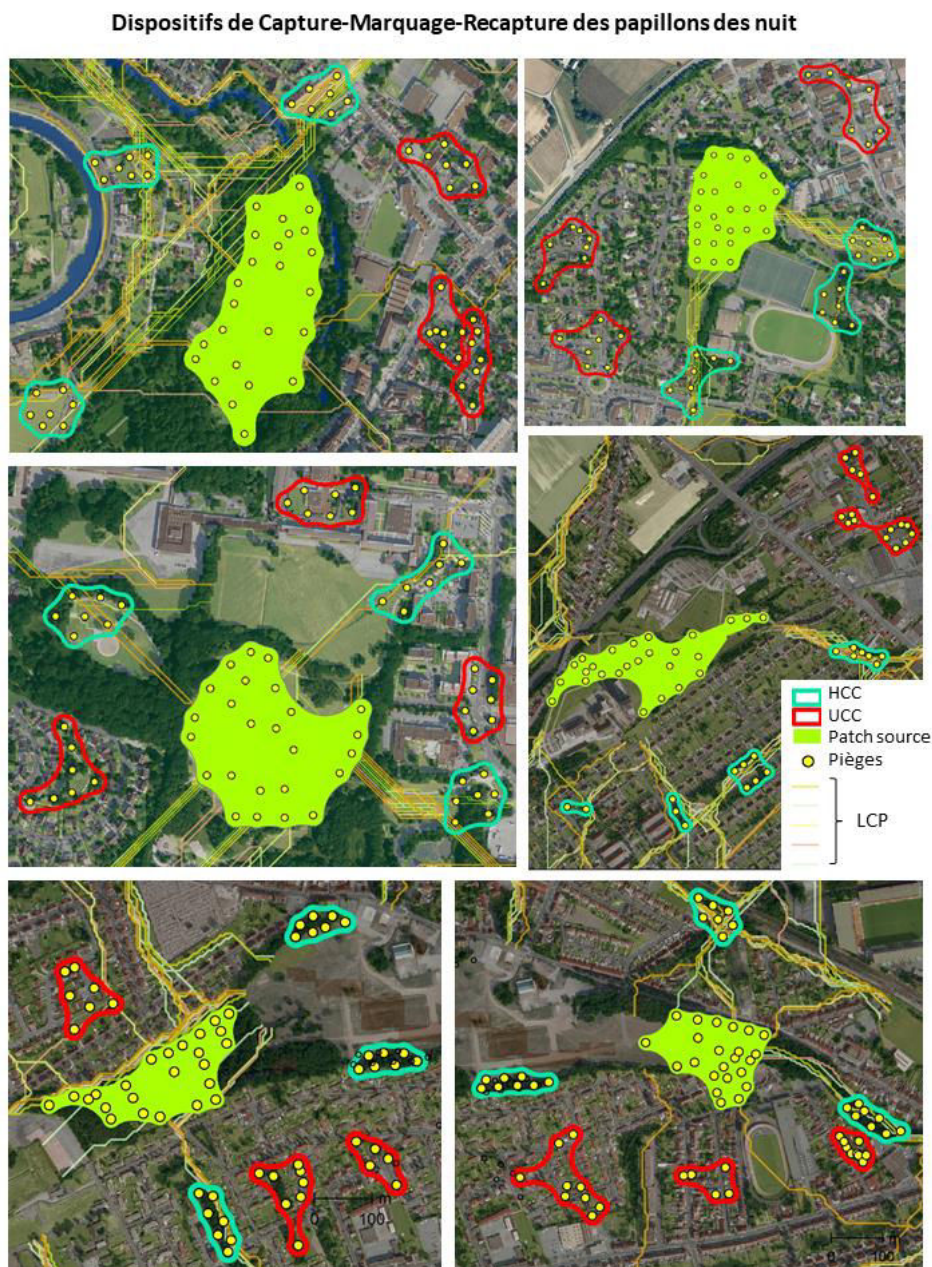


Figure 21 : Localisations des zones prédites comme fortement connectées (HCC) et non connectées (UCC) étudiées lors de l'étude des papillons de nuit par capture-marquage-recapture.

6.7 Particularités de l'étude de génétique du paysage sur les escargots

L'étude de génétique du paysage prend en compte une troisième ville, Angers, qui fait partie du réseau des LTER-France (LTER Zone Atelier Loire). Au sein de chacune des trois villes, nous avons sélectionné quatre fenêtres paysagères d'environ 1,3 km de diamètre dans lesquelles nous avons échantillonné à chaque fois dix populations. Ces fenêtres paysagères constituent 12 réplicas de paysage indépendants (Fig. 22). Des cartes de connectivité ont été modélisées au sein de chaque fenêtre, en reliant les populations entre elles, par l'algorithme des chemins de moindre coût, mais aussi avec l'algorithme basé sur la théorie des circuits. On a ainsi cherché à comparer la pertinence relative des deux types d'analyses quand ils sont confrontés à des données génétiques. En plus de cette échelle d'analyse ciblée sur les paires de populations et la connectivité, nous avons ajouté deux autres échelles d'analyse : la fenêtre paysagère et la population locale. L'échelle d'analyse de la fenêtre paysagère globale (1.3 km de diamètre) permet de mettre en évidence des facteurs paysagers agissant sur l'ensemble des populations. L'échelle de la population locale cible l'environnement présent à proximité de chaque population échantillonnée (dans un rayon de 70 m correspondant à la taille potentielle de la zone sur laquelle s'étend une population, Arnaud et al. 1999a; Madec 1989). Cette échelle permet de cibler le rôle des éléments paysagers locaux en relation avec les caractéristiques génétiques propres à chaque population. Pour chacune de ces deux échelles, nous avons calculé des indices paysagers de composition et de fragmentation, comme la proportion et la taille moyenne des patches de chaque TOS et la proportion de chaque type de lisière combinant deux TOS particuliers. Les logiciels Fragstat (McGarigal et al. 2002) et Chloé2012 ont été utilisés.

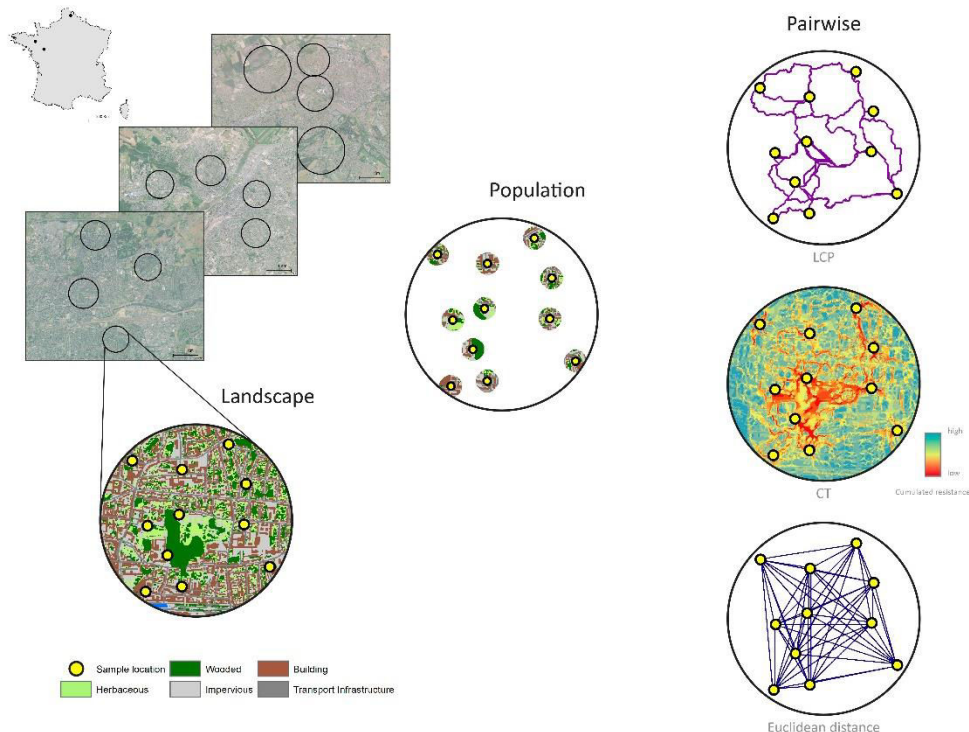


Figure 22 : Plan d'échantillonnage des populations d'escargot dans 12 paysages urbains, associé à des analyses à l'échelle du paysage et de la population et à des modèles de connectivité (chemin de moindre-coût, théorie des circuits).

7 Comparaison des cartes de chemins de moindre coût

Suite au travail de cartographie des LCP, pour les différents modèles biologiques (hors cartes escargots), nous disposons de trois types de cartes de connectivité pour chacune des deux villes (Fig. 19). Nous avons souhaité savoir si les prédictions des modèles de connectivité étaient 1) convergentes ou au contraire différentes en fonction des scénarios réalisés (milieu fermé/ouvert ; mode de déplacement) et 2) si ces résultats variaient en fonction des villes.

Différentes méthodes sont utilisées pour comparer des cartes de connectivités. Des analyses de corrélation des valeurs de coût cumulé des différentes cartes permettent d'étudier le degré de correspondance entre les cartes (Fleishman, Anderson, and Dickson 2017; Breckheimer et al. 2014). Les valeurs de coût cumulé sont issues de carte des distance de coût qui sont des rasters, où chaque pixel possède une valeur de résistance cumulée la plus faible depuis et vers les patchs source (e.g. McClure, Hansen, and Inman 2016). Toutefois, ces analyses de corrélation ne prennent pas en compte la spatialisation des chemins prédits. De plus, les cartes de distance de coût ne permettent pas de cibler des espaces précis dans le paysage et offrent une représentation diffuse de la connectivité, contrairement à la représentation des chemins de moindre coût (linéaires, Fig. 23).

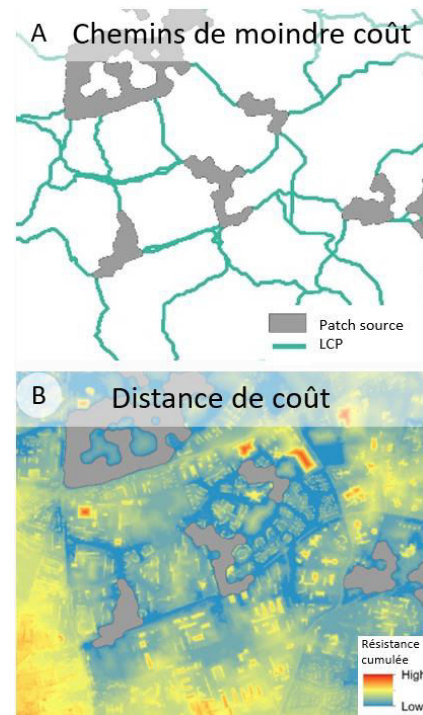


Figure 23 : Cartes de LCP (A) et de distance de coût (B)

Nous avons donc développé une méthode de comparaison spatialisée des cartes de chemins de moindre coût afin de savoir si les chemins prédits étaient communs aux différents modèles. Nous avons extrait les pourcentages de recouvrement entre les cartes de LCP comparées deux à deux (nommées LCP1 et LCP2 pour e.g. LCP hérisson *vs* LCP oiseau, etc.) et les pourcentages de patchs source traversés par les LCP.

Nous avons utilisé les LCP prédits à partir des cartes de résistance moyennées par l'analyse par fenêtre glissante de taille 3 pixels de diamètre, afin de garder une représentation relativement fine du paysage. Les LCP étant des lignes (équivalent à 1 pixel de large), il est peu probable qu'ils se superposent parfaitement même dans les cas où ils se situent dans la même zone de paysage homogène. La prise en compte d'une fenêtre paysagère correspondant à la taille moyenne des surfaces homogènes permet alors de mettre en évidence cette convergence des LCP au sein d'une même zone homogène. La taille moyenne des zones homogènes est estimée par le calcul de la taille moyenne des patchs tous TOS confondus (Fragstats, McGarigal et al. 2002). Elle est donc dans notre cas de 15 m de rayon.

Les cartes de LCP sont comparées deux à deux à l'aide de l'outil « Line Statistics » d'ArcMap (ArcGIS, ESRI). Cet outil permet de connaître l'occurrence des LCP des

différents modèles au sein de fenêtres paysagères (de 15 m de rayon), par une analyse par fenêtre glissante (Fig. 24). Pour chaque comparaison, on obtient un raster dans lequel chaque pixel (5 m de côté) indique le nombre de LCP traversant la fenêtre paysagère (soit 0, 1 ou 2). Il suffit ensuite de compter le nombre de pixel dans lesquelles deux LCP ont été détectés (zone de superposition) et de diviser cette valeur par le total des pixels détectant les lignes des LCP soit du modèle 1 (LCP1) soit du modèle (LCP2). On obtient donc par exemple le pourcentage des LCP hérisson considérés comme superposés aux LCP oiseau (Tableau 5).

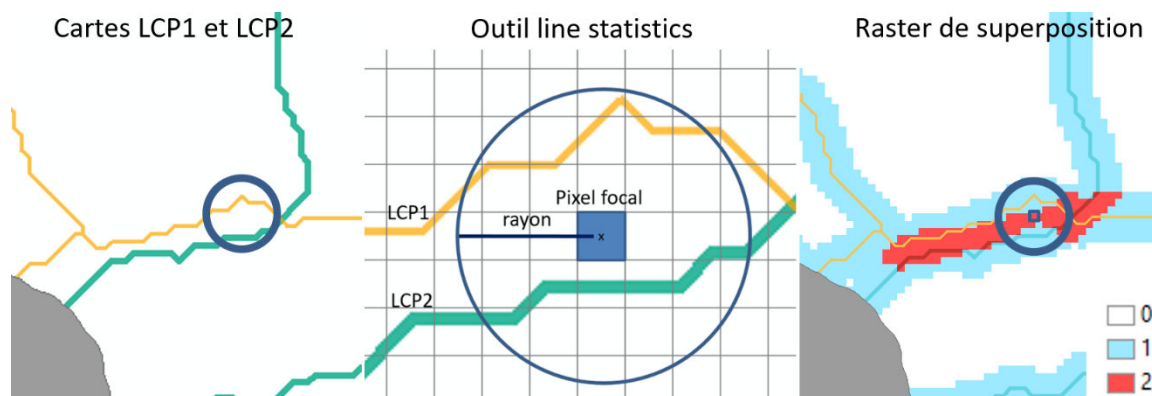


Figure 24 : Comparaison spatialisée des cartes de LCP.

Tableau 4 : Nombre et taille de zones sources pour chaque modèle biologique à Rennes et à Lens.

Modèles biologiques	Hérisson	Papillon	Oiseau
Type d'habitat des patchs source	zones boisées	zones herbacées	zones boisées
Taille min des patchs source (ha)	3	2	1
Nombre patchs source à Lens	45	102	111
Nombre patchs source à Rennes	33	64	139
Taille patchs source (ha), moyenne (SD) à Lens	10.6 (18.3)	5.0 (7.1)	4.9 (11.9)
Taille patchs source (ha), moyenne (SD) à Rennes	7.5 (7.5)	5.4 (5.4)	3.8 (7.5)

De plus, du fait que les LCP, par construction, ne traversent pas les patchs source, nous avons calculé le pourcentage de patchs source d'un modèle 1 traversés par les LCP d'un modèle 2. Ainsi, on peut comparer l'importance de ces surfaces d'habitat entre les différents modèles.

Tableau 5 : Pourcentage de superposition des LCP (A) et de traversée des patchs (B), issus des différents modèles au sein des deux villes. Her : hérisson, pap : papillon, ois : oiseaux

(A) % de LCP 1 superposé à LCP 2

LENS				RENNES			
LCP 2 \ LCP 1	Her	Pap	Ois	LCP 2 \ LCP 1	Her	Pap	Ois
Her		25.6	43.5	Her		16.6	31.6
Pap	35.1		34	Pap	37.8		26.4
Ois	30.3	18.5		Ois	72.2	26.5	

(B) % de patchs source de LCP 1 traversés par LCP2

LENS				RENNES			
LCP 2 \ patch source LCP 1	Her	Pap	Ois	LCP 2 \ patch source LCP 1	Her	Pap	Ois
Her		57.8	82.0	Her		35.9	61.2
Pap	80		72	Pap	93.9		69.8
Ois	NA	54.9		Ois	NA	57.8	

Les différents réseaux de LCP se superposent en moyenne à 33% (SD = 14) et sont compris entre 16.6% et 72.2% ([Tableau 5, A](#)). Ces pourcentages de superposition sont variables, sans montrer de différences marquées en fonction des villes (moyenne de 31.1% (SD=8.6) à Lens et de 35.2% (SD=19.4) à Rennes). On peut remarquer que les pourcentages de superposition des scénarios de milieux fermés (hérisson / oiseaux) ont tendance à être plus élevés que les pourcentages associant milieux ouverts et milieux fermés. Notamment, on peut noter le recouvrement élevé à Rennes des LCP hérisson, superposés à 72% aux LCP oiseaux, en partie dû au fait que les zones sources hérisson (bois >3 ha) sont incluses aux zones source oiseaux (bois >1 ha).

Les patchs source de zones boisées ou herbacées sont en majorité traversés par des LCP des autres modèles que ceux les utilisant. Cela concerne 66% des patchs en moyenne (SD = 17 ; [Tableau 5, B](#)). Les patchs de zones herbacées (utilisés pour le modèle papillon) sont traversés en moyenne à 52% (SD = 11) par des LCP reliant les zones boisées alors qu'à l'inverse, les patchs de zones boisées sont traversés à 79% (SD = 11) par les LCP reliant les zones herbacées. Les zones boisées constituent une part importante du réseau de LCP ciblés sur les milieux herbacés.

Plusieurs facteurs entraînent la non-superposition des LCP. Les emplacements des LCP sont déterminés par le nombre et la localisation des patchs source. Les différents scénarios comparés ne possèdent pas les mêmes types de patch sources, correspondant à des milieux ouverts ou fermés, seuls les patchs hérisson sont inclus dans les patchs oiseaux ([Tableau 4](#)). De plus, plus le nombre de patchs est important plus le nombre de LCP modélisés augmente, ce qui diminue la probabilité de superposition. La valeur de résistance maximale utilisée (pour le bâti et la rocade) varie aussi entre les différents scénarios ([Tableau 3](#)). Elle est

estimée comme infinie pour le hérisson et les papillons, les LCP ne peuvent donc pas traversés ces milieux, alors qu'elle a une valeur de 50 pour les oiseaux.

Il est difficile de comparer les pourcentages de superposition à la littérature car les méthodes de modélisation et de comparaison des cartes sont extrêmement diverses et rarement faites en milieu urbain. Lors de la comparaison des modèles de 4 espèces différentes, Fleishman, Anderson, and Dickson (2017) montrent des coefficients de superposition très variables, compris en 4% et 81%. Ils estiment que la similarité maximale trouvée (entre les continuités de l'ours noir, *Ursus americanus*, et du mouflon du désert, *Ovis canadensis nelsoni*) est due à l'affinité commune des deux espèces pour les milieux à fort dénivelé, un des critères de résistance utilisé le modèle. Breckheimer et al. (2014) en comparant les cartes de connectivité d'un oiseau, d'un papillon et d'une grenouille trouvent un degré de superposition entre les cartes significatif malgré la différence d'écologie et de préférence d'habitat des espèces modèles. Ils ne citent toutefois pas de valeurs de pourcentage de superposition.

CHAPITRE 1 : Mouvements des hérissons en milieu urbain en réponse à différents contextes de connectivité potentielle.



- **Article 1 : Functional connectivity in the urban landscape: Hedgehog (*Erinaceus europaeus*) movements differ between contrasted predicted connectivity contexts**

En résumé :

- 30 hérissons mâles sont transloqués en dehors de leurs domaines vitaux, au sein de la ville de Rennes. Chaque individu est suivi dans les deux contextes de connectivité prédits à partir de la cartographie des LCP (contextes fortement connectés et non connectés).
- Des différences de trajectométrie sont observées en fonction du contexte de connectivité dans lequel l'individu se déplace.
- Les individus se déplacent plus vite, sur de plus longues distances et sont plus actifs en contextes prédits comme fortement connectés.
- Ils expriment des préférences d'habitat différentes suivant les contextes de connectivité.
- Ils ont tendance à suivre la même orientation que les LCP prédits.
- Ces résultats participent à la validation des prédictions du modèle de connectivité utilisé.

Functional connectivity in the urban landscape: Hedgehog (*Erinaceus europaeus*) movements differ between contrasted predicted connectivity contexts

Under review, Landscape and Urban Planning

Manon Balbi, Eric J. Petit, Jean Nabucet, Solène Croci, Romain Georges, Luc Madec, Aude Ernoult

Abstract

Functional connectivity is recognized as a priority in conservation and landscape planning in response to landscape fragmentation. Connectivity modelling allows predicting potential functional connectivity and could thus be used by landscape planners, but this approach requires model predictions to be tested. We proposed to validate the results of potential connectivity models computed in an urban environment with actual movement data. We studied extra home range movements of a terrestrial vertebrate across different heterogeneous landscape contexts varying in levels of potential functional connectivity predicted by least cost path (LCP) analysis. We used a landscape-level behavioral experiment, based on a translocation protocol and individual repeated measures. In the city of Rennes (France), 30 male hedgehogs were translocated into each of the two types of predicted connectivity contexts (i.e. highly connected and unconnected), and radiotracked for two nights. Their movement patterns in the two configurations were compared. Individuals travelled longer distances, moved faster, and were more active in the highly connected context as compared to the unconnected context. Moreover, hedgehog movement was not random, but followed LCPs orientation, with individuals selecting low resistance areas and specific habitats (*e.g.* dominated by herbaceous or wooded habitats) when connectivity was high. This study illustrates the relevance of LCP analysis in urban landscapes and supports the use of these types of models as conservation and urban planning tool.

Key words: least cost paths; city; ground-dwelling animal; resistance based model; fragmentation; translocation

Introduction

Habitat loss and fragmentation linked to anthropogenic activities are major threats to biological diversity. Urban ecosystems which exist worldwide, are characterized by similar structures, functions, and constraints (Savard, Clergeau, and Mennechez 2000). They are heterogeneous, densely populated, dominated by impervious surfaces, and vegetation patches are reduced and isolated (Forman 2014; Cadenasso, Pickett, and Schwarz 2007). Their extreme degree of fragmentation is associated with high disturbance level and risk to wildlife moving through them (LaPoint et al. 2015; Grimm et al. 2008). Both wildlife population managers and urban landscape planners are therefore in demand of increased knowledge about connectivity in urban areas (LaPoint et al. 2015).

Connectivity is widely defined as the degree to which the landscape facilitates (or impedes) movement among resource patches (Taylor et al. 1993). It has become a global conservation priority in response to landscape fragmentation (Beier and Noss 1998; Crooks and Sanjayan 2006a). Promoting landscape connectivity helps to support metapopulation viability through the maintenance of individual movement and flux between populations (Hanski 1998). Connectivity (also specified as “functional connectivity”) fundamentally considers the interaction between behavioral processes and landscape properties. Functional connectivity is organism-orientated, and reflects the ease with which an organism is able to access different locations within its environment by virtue of its mobility, its dispersal capacity, and the suitability of landscape elements (Taylor et al. 1993; Tischendorf and Fahrig 2000; Kadoya 2009).

Potential functional connectivity is predicted by modeling techniques, using resistance-based models (W. F. Fagan and Calabrese 2006; Kool, Moilanen, and Treml 2012). These types of models are based on landscape resistance values that reflect the energetic cost for an individual to move, its willingness to move, and/or the risk of moving across each habitat class (Zeller, McGarigal, and Whiteley 2012). Resistance values can be extracted from diverse metrics based on biological data such as resource selection, dispersal rate, or movement pattern (Sawyer, Epps, and Brashares 2011; Zeller, McGarigal, and Whiteley 2012). These models include least-cost path (LCP) analysis (Adriaensen et al. 2003), circuit theory (McRae et al. 2008), or individual based stochastic simulations (Palmer, Coulon, and Travis 2011).

LCP analysis identifies potential routes (of higher movement probability) between habitat patches that minimize the cumulative resistance (i.e. cost of movement). It is a simple method, with relatively low data requirements (W. F. Fagan and Calabrese 2006), and is easily accessible to landscape planners (Coulon et al. 2015). However, the biological realism of LCP analysis may be questioned, as it assumes that individuals have perfect knowledge of the landscape, leading them to follow one optimal path.

If they are to be used in landscape planning, predictions obtained from resistance-based models have to be validated (LaPoint et al. 2013). Diverse observational or experimental methods have been used to validate these models. Model validation is best achieved when it is possible to directly compare movement trajectories to

predicted connectivity maps (Abrahms et al. 2017; McClure, Hansen, and Inman 2016). Such approaches however require sampling and following the movements of large number of individuals over large time and spatial scales before they can subsequently be classified according to their behavioral states (migrants or dispersers for the two examples in McClure, Hansen, and Inman 2016). Indeed, standardizing for behavioral state is important in functional connectivity research because individuals may not react consistently to landscape features whether they disperse, forage, or migrate (Abrahms et al. 2017; Bélisle 2005; Keeley et al. 2017; Soulsbury et al. 2011; Van Dyck and Baguette 2005). Among the alternatives to direct observational approaches, experimental studies, such as translocation protocols, have the advantage to allow the standardization and replication of motivation for movement (Knowlton and Graham 2010; Bélisle, Desrochers, and Fortin 2001). A second difficulty with observational studies is that they cannot account for individual differences in ontogeny, physiological state, behavioral plasticity, motivation, and other factors that may interact with the way individuals move in given landscapes. Betts et al. (2015) advocated the use of repeated-measures translocation experiments to facilitate strong inference about functional connectivity because they control for the aforementioned individual variations.

We proposed to compare how individuals move in response to different landscape contexts, offering valuable insight for testing connectivity model predictions. We studied post-translocation, extra home range movement patterns through fragmented urban environments by two contrasting degrees of potential landscape connectivity (predicted by least cost path analysis) in hedgehogs. The European hedgehog is a ground-dwelling species common in urban environment, and is recognized as a good model to explore the effects of anthropogenic fragmentation and connectivity (Braaker, Moretti, et al. 2014). Each individual hedgehog was confronted to both predicted highly connected and unconnected contexts to control for inter-individual variation in a repeated-measure design.

We predicted that hedgehogs would move faster and through longer steps in unconnected contexts compared to connected contexts (Doncaster, Rondinini, and Johnson 2001). Indeed, simulation and empirical studies (Baguette and Van Dyck 2007; Eycott et al. 2012; Fahrig 2007; Van Dyck and Baguette 2005; Zollner and Lima 1999) showed that movements in favorable habitats should be tortuous and slow (characterizing foraging or explorative movements). In contrast, movements in an unfavorable matrix would be straight and fast to minimize risks and the time used to reach the next patch of favorable habitat. These general rules are used to interpret movement data both when movements occur between resource patches as regular movements within individual home ranges (e.g. Van Moorter et al. 2016) or as dispersal movements (e.g. Delattre et al. 2010). We also expected that movement would be directed by the LCP direction in connected contexts, but should not exhibit any preferred direction in unconnected contexts.

Finally, we analyzed whether hedgehogs differently responded to their local environment (land cover type and landscape resistance) between connected and unconnected contexts. We predicted that individuals would select low resistance values and express nonrandom habitat use, whatever the degree of connectivity (Braaker, Moretti, et al. 2014; Riber 2006). Our results are expected to increase our knowledge about functional connectivity, which may help understand if

simple resistance-based modeling tool (such as LCP) can be useful for urban landscape planning.

Materials and Methods

Model species and study area

The European hedgehog is a nocturnal, solitary, small crawling mammal. It is an opportunistic species that feeds mainly on a wide range of invertebrates. Hedgehogs spend most of the night foraging (Riber 2006), and rest during the day in one of their multiple nests that are mainly located in forest and semi-natural habitats (Rautio et al. 2013). In urban environments, individuals tend to move less, and their non-territorial overlapping home ranges are smaller, than in the rural environments (Doncaster, Rondinini, and Johnson 2001). They also have developed behavioral strategies to minimize the risks associated with human activities. They avoid foraging near roads and are more active after midnight when road and foot traffic are low (Dowding et al. 2010). Males are more mobile than females (larger home ranges and longer traveling distances into their home range). However, the pattern of habitat use is similar in both sexes (Rondinini and Doncaster 2002).

The current study was conducted across the urban agglomeration of Rennes (48° 06' N–1° 40' W, Brittany, France – Long Term Ecological Research site [LTER] Zone Atelier Armorique). This urban study site covers 50 sq.km, is densely populated (around 4000 inhabitants per sq.km; INSEE, 2012), and built up (proportion of artificial surfaces: 59%). However, the city contains a significant amount of green infrastructure (39%), from isolated trees to major urban parks.

Connectivity modeling

A high resolution (5 m x 5 m) land cover map was developed by the Geography laboratory of Rennes (LETG-CNRS), by a combination of GIS Data from the National Geographic Institute of France (BD TOPO (c) IGN, 2010) and a classification of Worldview II remote sensing data (Digitale Globe (c) - 2011). This classification concerned vegetated and impervious surfaces and has been conducted by using an object based methodology (Definiens (c) Trimble) with an overall accuracy of 94%. The land cover map contained nine classes already described as relevant for hedgehogs (Braaker, Moretti, et al. 2014; Rondinini and Doncaster 2002; Driezen et al. 2007). The land cover classes were: building, large street, small street, highway, water, railway, impervious (all other asphalt surfaces, e.g. parking lots, sidewalks), wooded, and herbaceous (detailed in [Supp. Table 1](#)). Wooded land cover included trees, bushes, groves, and hedgerows. Herbaceous land cover encompassed grasslands, lawns, and ruderal areas.

Potential functional connectivity was modeled by LCP analysis (Adriaensen et al. 2003). First, habitat patches that can harbor hedgehog populations were a priori defined as continuous wooded areas >3 ha, corresponding to major urban parks, dominated by trees and rich in vegetation structures (e.g. grove, scrubs, tall herbs) and estimated as favorable resting and foraging sites for hedgehogs (LaPoint et al. 2013; Rautio et al. 2013). Then, resistance values were adapted from resource selection analysis made by Braaker et al. (2014). Land covers were sorted from the

less resistant to the more resistant as follows: wooded, herbaceous, impervious and small street, large street and railway, building, highway and water. Values were transformed with an exponential function (also used in Driezen et al. 2007) and limited to a maximum value of 50 (detailed in [Supp. Table 1](#)). Resistance was estimated at different spatial scales by a sliding window analysis performed on the resistance map (Chloé2012, Boussard and Baudry 2014). Each cell of the resistance (raster) map was weighted by the mean resistance of neighboring cells included in a specific circular window ([Supp. Fig. 2](#)). Different window sizes were used (15, 25, 35, 55, 75 m diameter), leading to several average resistance maps. LCPs were computed for each average resistance map, linking all habitat patches to one another, using ArcMap 10.3 (Environmental Systems Research Institute, Redlands, California, USA) and Graphab (Foltête, Clauzel, and Vuidel 2012).

Landscapes contexts were categorized into two configurations, based on predicted connectivity by LCPs maps. We defined highly connected contexts (HCC) as areas where LCPs calculated from the different average resistance maps (i.e. at the different spatial scales) were present. At the opposite, unconnected contexts (UCC) were areas where no predicted LCP were present (whatever the spatial scale of analysis), with high resistance values ([Fig.1](#) and [Supp. Table 2](#)). Our categorization of HCC and UCC was thus robust to the spatial scale of analysis.

Translocation and telemetry data

From April to July 2015, hedgehogs were found across the city by nocturnal searching with torchlight. Captured individuals were sexed and weighed. Females were immediately released. A total of 30 males were tagged with radio-transmitters (Biotrack, Dorset, U.K, 10 g) fixed on the lower back onto spines that had been shortened. Each individual was translocated to a release point that was on average 2.25 km from the capture site, which is beyond the potential home range limits of this species (estimated to reach ~17 ha in urban environments by Braaker, Moretti, et al. 2014). Each individual was successively released in the two connectivity contexts defined in the previous section (HCC and UCC) in a random order. Tracking lasted for two nights in each connectivity context ([Fig. 1](#)). The transmitter signal was recorded from 22:00 to 02:30 at 30 min intervals, corresponding to 18 hours of radio-tracking for each individual. After tracking sessions, all hedgehogs were recaptured, their transmitter removed, and they were released at their original capture site.

The set-up of this experiment allowed us to control both for behavioral state (by the translocation beyond the limits of their home ranges, all individuals were in a situation in which they had to explore a new environment) and for inter-individual variations (through the repeated-measure design). Moreover, this design is relevant to the study of dispersal behaviors, and thus for connectivity, because the European hedgehog is known to disperse as a result of routine rather than specific dispersal movements (Braaker, Moretti, et al. 2014; Van Dyck and Baguette 2005).

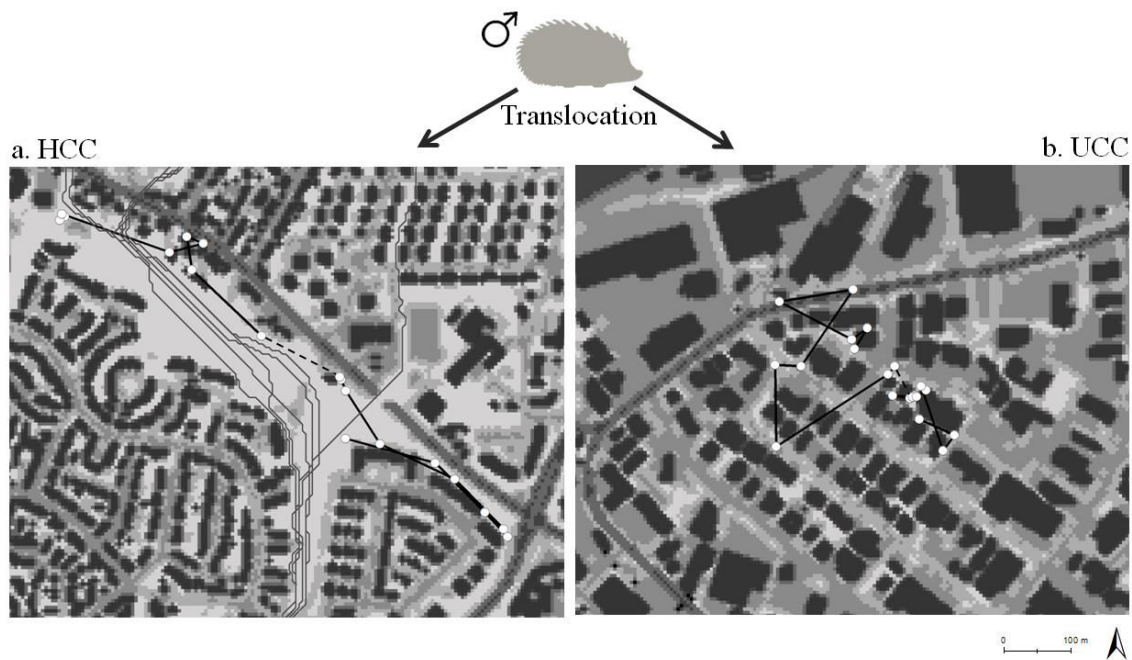


Figure 1. Example of observed paths (the recorded locations are white dots, virtually linked by black lines) over two nights of radio-tracking (paths of the two nights are virtually linked by dotted lines) in both tested connectivity configurations: a. highly connected context (HCC) corresponding to sites where least cost paths (grey lines) computed over different sliding window sizes are redundant and b. unconnected context (UCC). Background is the resistance map (light grey indicates low resistance, dark grey high resistance, and black infinite resistance). See text for details

Movement patterns

We extracted four response variables for each night: Minimal distance = sum of Euclidean distances between successive locations; Effective distance = Euclidean distance between first and last locations; Mean speed = displacement mean length by step of 30 min (m/h); Activity ratio = number of records followed by movement divided by total number of records. Path analysis was performed with the Tracking Analyst extension of ArcMap 10.3.

Each response variable (transformed when necessary) was analyzed separately with linear mixed models. Connectivity configuration (with two levels, HCC and UCC) was considered to be a fixed factor, and was associated in an additive model with individuals and nights (first and second night), which were considered as random factors (with random intercepts) to control for inter-individual and inter-night variation (R package lme4, D. Bates et al. 2014). We used a likelihood ratio test to assess the effect of connectivity configuration on movement variables.

Path orientation

To determine whether individuals followed predicted LCPs, the orientation of each observed path was compared to the corresponding LCP orientation (used to determine the individual release point) in high connectivity contexts (HCC). The difference (i.e. the angle) between orientations ([Supp. Fig. 1](#)) was analyzed with Rayleigh's test of uniformity (after an axial transformation: by doubling the angles). The null hypothesis is a uniform distribution, while the alternative

hypothesis is a unimodal distribution with null mean direction (Jammalamadaka and Sengupta 2001); R package Circular, (Agostinelli and Lund 2011). If individuals followed predicted LCPs, the angle between the individual path and the orientation of the LCP is close to zero, and H_0 is rejected. In contrast, if the angle used for the test is measured between the individual path and an arbitrary orientation, H_0 should not be rejected. We repeated this test with two other angles distributions that we expected to be uniform to assess the robustness of the results. Angles were extracted from individual paths associated to the North (constituting an arbitrary orientation) in both highly connected and unconnected contexts.

Resistance and habitat selections

We studied how landscape resistance and land cover classes were selected by hedgehogs and compared if these behaviors varied between predicted connectivity contexts. Observed resistance and habitat use patterns were compared with simulated locations. Simulations were based on null models assuming random resistance or habitat use (e.g. Martin et al. 2008; Rondinini and Doncaster 2002). For each observed path (group of 10 locations), 500 paths from the same starting location were simulated. Distances between consecutive locations were conserved from each observed path, preserving individual movement capacities. The order of consecutive distances and step orientations varied randomly. Simulated locations ending up on inaccessible land cover classes (where hedgehogs were never observed; i.e. building, highway, and water) were removed from the analysis (Braaker, Moretti, et al. 2014). For simulated and observed locations, we extracted the mean resistance from three average resistance maps (extreme and average sliding window sizes: 15, 35 and 75 m) and the proportions of each land cover. Extracted variables were then examined separately by linear mixed models with fixed factors; specifically, location origin (simulated vs observed) and connectivity configuration (HCC vs UCC), keeping individual and night as random factors (random intercept). A post-hoc interaction analysis was added when the interaction of fixed factors was significant, to test the effect of origin at the different levels of connectivity (R package phia, Rosario-Martinez, Fox, and Team 2015).

Results

Movement patterns

Differences were observed for the movement metrics between connectivity configurations. Individuals moved significantly more in the highly connected context, covering longer distances (minimal and effective). Specifically, both distance metrics were 1.58 times higher in HCC compared to UCC ([Table 1](#)). The minimal distance travelled was on average 425 m (SE=39) in HCC and 266 m (SE=32) in UCC. The mean effective distance was 194 m (SE=26) in HCC and 122 m (SE=19) in UCC. Hedgehogs moved faster (increase of 36 m/h in HCC compared to UCC), and were more active in HCC ([Table 1](#)). No movement was detected for 26% of locations in HCC versus 37% in the UCC. Concerning homing behavior, we noticed that individuals were on average at the same distance from their original capture site at the end of the tracking than at the release time (permutation test for paired data, 1000 permutations, $p=0.31$).

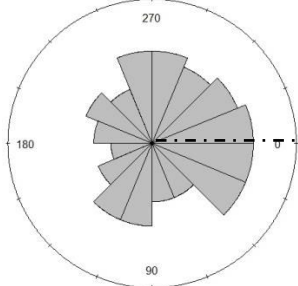
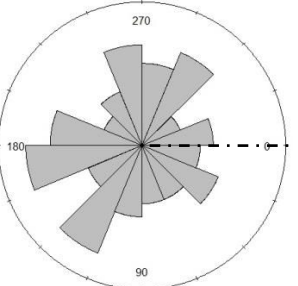
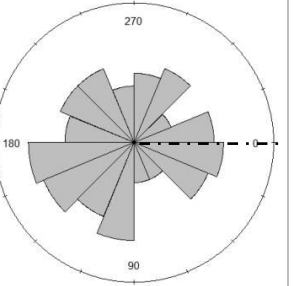
Table 1: Movement data and how they differ between the highly connected context (HCC), and unconnected context (UCC), see text for details on the statistical analyses. **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$

	Minimal distance (m)	Effective distance (m)	Mean speed (m/h)	Activity ratio (%)
HCC -				
Mean (SE)	425 (39)	194 (26)	117 (9)	73.9 (2.8)
<i>Range</i>	<i>8; 1339</i>	<i>6; 953</i>	<i>13; 348</i>	<i>0; 100</i>
UCC -				
Mean (SE)	266 (32)	122 (19)	83 (8)	62.8 (3.4)
<i>Range</i>	<i>5; 1117</i>	<i>5; 678</i>	<i>16; 279</i>	<i>0; 100</i>
Difference (HCC - UCC)	160*** (58)	70 ** (33)	36** (14)	11.1** (4.5)
Mean (SE)				
<i>Range</i>	<i>-433; 1007</i>	<i>-326; 554</i>	<i>-99; 217</i>	<i>-39; 56</i>

Path orientation

Rayleigh's test was only significant for orientations relative to LCP in the HCC configuration (Statistics = 0.22, $p = 0.0077$; [Table 2](#)). The difference between the orientations of observed paths and LCPs was not uniform, but followed a unimodal distribution centered on 0 (mean direction = -0.29 ; mean resultant length = 0.23). This result indicated that individuals tended to follow the direction of LCP. In contrast, the distributions of the angles that were measured with arbitrary orientations (such as North, for both HCC and UCC) were uniform (the statistical test did not reject H_0 - [Table 2](#)).

Table 2: Descriptive statistics, Rayleigh's test results and distribution diagram of angles of individual paths relative to LCP direction (Θ_{LCP}) and relative to north (Θ_N) in HCC (highly connected context), and UCC (unconnected context).

Referential	Θ_{LCP}	Θ_N	
Connectivity configuration	HCC	HCC	UCC
Mean direction	-0.29	-3.06	2.66
Mean resultant length	0.23	0.136	0.16
Statistics	0.22	-0.13	-0.14
p-value	0.0077	0.92	0.94
Angle distributions			

Resistance and habitat selections

Hedgehogs were found more often than expected by chance on less resistant cells for the lowest window size (15 m diameter) and in the high connectivity configuration (HCC). With higher sliding window sizes (35 and 75 m diameter), or in the UCC, observed and simulated locations had similar resistances ([Table 3](#)).

Hedgehogs avoided impervious sites (asphalt surfaces) and roads (large and small streets), preferring wooded areas in both connectivity configurations. Herbaceous habitats were visited more often than expected by chance only in the UCC. They were as frequent in observed and simulated locations in HCC ([Fig. 2](#)).

Table 3: Mean resistance values of locations (weighted by 15 m diameter sliding window analysis) depending on the connectivity configuration and location origin. Post-hoc interaction test associated - HCC: highly connected context, UCC: unconnected context

		HCC	UCC
Mean (SE) resistance by location origin	Observed	5.4 (0.4)	9.5 (0.6)
	Simulated	6.8 (0.3)	9.4 (0.3)
Post-hoc interaction test	Chisq ; df ; p-value	13.1 ; 1 ; 0.0006	0.37 ; 1 ; 0.54

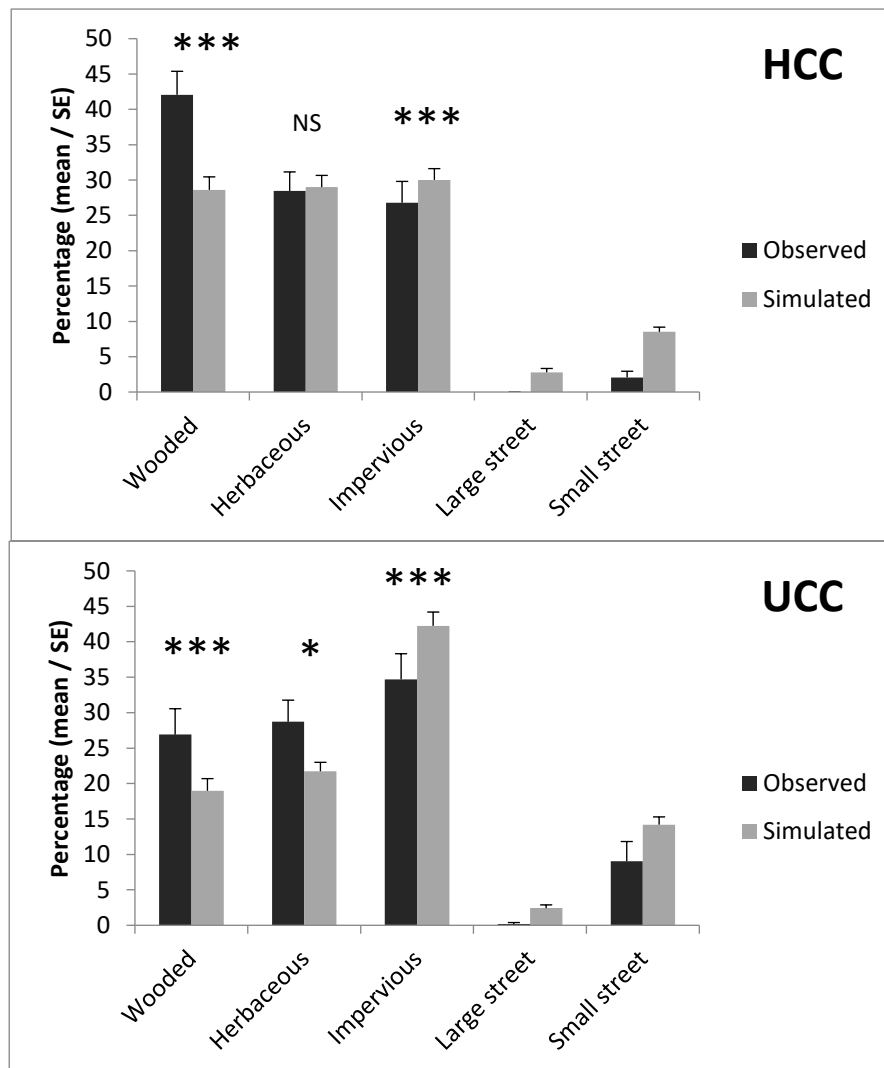


Figure 2. Percentage of each land cover class overlying observed and simulated locations in each connectivity configuration (Highly Connected context, HCC; Unconnected Context, UCC). Each land cover class was analyzed separately. See text for details on the statistical analyses. *: $p < 0.1$; ***: $p < 0.001$. Large and small streets habitat classes were not statistically tested because not enough locations were observed in these classes.

Discussion

We demonstrated that individual movement patterns were different between potential functional connectivity contexts as predicted from a LCP analysis. When predicted connectivity was high, individuals were more active, faster, and travelled longer distances. In contrast, in unconnected contexts, movement was limited and constrained.

Hedgehog movements in an urban landscape

Hedgehogs showed greater distance travelled and greater activity in highly connected contexts. It is difficult to make direct comparisons between movement studies because of differences in methodology, landscapes, and purposes. However, the distances traveled and speeds of travel of hedgehogs in HCC were

similar to what has been observed in non-translocated urban hedgehogs (Rondinini and Doncaster 2002). By contrast, movement and activity were limited in the unconnected contexts, dominated by impervious surfaces. Animals moved less, were slower, and exhibited high pausing rates in UCCs. Due to the tradeoff between dispersal and mortality risk (Knowlton and Graham 2010), optimal search behavior models (Zollner and Lima 1999) predict more directional and faster movement in unfavorable areas. These predictions have been supported by observations made on different species (the meadow brown butterfly *Maniola jurtina*: Delattre et al. 2010; the European hedgehog: Doncaster, Rondinini, and Johnson 2001; the Siberian flying squirrel, *Pteromys Volans*: Mäkeläinen et al. 2016). However, these predictions were not met in our study. Rather, unfavorable urban land covers led to impeded movements, contrasting to what has been observed in farmland (Doncaster, Rondinini, and Johnson 2001). The main contrast between unfavorable farmland and urban areas is that the latter are mostly devoid of vegetation cover. Urban land covers might be perceived as highly costly in terms of predation risk or energy expenditure, supporting the proposal of Bakker and Van Vuren (2004) to explain why the red squirrel shows reduced travel speed and higher pausing rates in forest clearcuts. Alternatively, our observations may simply reflect the reluctance of hedgehogs to move on specific substrates, which has been advocated by Baguette and Van Dyck (2007) to be an important driver of movement patterns in the matrix for ground-dwelling species. Indeed, in addition to differences in movement patterns, we showed that hedgehogs were selecting less resistant areas in highly connected contexts only. Less resistant areas might have been inaccessible or not detected by hedgehogs when predicted connectivity was low. Overall, our results suggest that hedgehog movements are strongly altered by the unfavorable urban matrix.

Connectivity model in an urban landscape

Our results underline the relevance of resistance based models to predict contrasted connectivity contexts in an urban landscape. LCP modeling assumes individual landscape omniscience, optimal movement, and known desired destination (Palmer, Coulon, and Travis 2011; Coulon et al. 2015). Though quite unrealistic, these hypotheses do not seem problematic to predict highly contrasted connectivity contexts in an urban environment. We ran other modeling approaches (a posteriori), such as circuit theory (McRae et al. 2008) or individual-based simulations (Stochastic Movement Simulator; Palmer, Coulon, and Travis 2011). These methods would lead to the same classification of the areas we selected as HCC and UCC (data not shown). Focus on highly contrasted connectivity contexts could partially remove divergences between model predictions, even with models that are based on different assumptions (such as random walk and multiple possible pathways, or behaviorally realistic movement rules, for the circuit theory and the Stochastic Movement Simulator, respectively). This contrast might be greater in urban compared to agricultural or forested landscapes, which are usually studied to discuss LCP performances (Coulon et al. 2015; McClure, Hansen, and Inman 2016). Indeed, urban landscapes are extremely fragmented and contrasted. Vegetated fragments are reduced and adjoin impervious land covers that are highly costly for movement. Highly connected areas might then be rare and highly contrasted with the unfavorable matrix.

Movement data applications in connectivity models

Our validation of model predictions was indirect (based on movement pattern). Then, some uncertainty remains about whether these modified behaviors reflect higher movement probabilities along LCP as compared to less favorable areas. However, the hedgehog having no specific dispersal behavior, its use of specific landscape features and its ability to follow LCPs during exploratory behaviors as documented here should translate into more hedgehogs dispersing along least-cost paths than across less favorable areas in urban environments. This could be tested if enough actual dispersers could be followed during their whole dispersing trajectory, from their departure home range, through the transient phase, and up to their new home range (Abrahms et al. 2017; McClure, Hansen, and Inman 2016).

We illustrated the sensitivity of hedgehogs to local resistance and habitat types, which are the basic components of resistance-based modeling approaches. Habitat selection by hedgehogs that were radiotracked in Rennes was consistent with that observed by previous home range studies (Driezen et al. 2007; Braaker, Moretti, et al. 2014). Hedgehogs were sensitive to fine scale variation in resistance. Non-random movement patterns were revealed in highly connected contexts when resistance was computed using a sliding window of 15 m diameter, but not when it was computed over 35 or 75 m diameter sliding windows. This measure is consistent with the individual perceptual range (the distance over which individuals perceive and respond to landscape connectivity) recently mentioned for this species (Moorhouse et al. 2014).

Experimental studies (such as translocation) enable to reveal how individual movement is influenced over large ranges of land covers and landscape configurations, where observational studies might under-represent some modalities (Betts et al. 2015; Knowlton and Graham 2010). For instance, we showed that hedgehogs may select herbaceous land cover depending on the connectivity context. Habitat selection was similar between landscape contexts, except for this land cover class. Herbaceous areas were randomly visited in HCC whereas they were selected in UCC. Herbaceous land cover could become attractive when more favorable habitats such as wooded land covers are scarce. They could thus be considered as a secondary (movement) habitat at least in highly urbanized areas. These elements are important for parameterizing connectivity models but also realistic movement rules when implementing individual based simulations.

Links with stakeholders and landscape planning

Ecologically relevant tools are needed for stakeholders and urban planning, with the European green infrastructure policy supporting their use (Kettunen et al. 2007). Thus, LCP represent a tool that is widely used in research (Sawyer, Epps, and Brashares 2011), and is a good candidate for use by stakeholders, because, although basic data requirements (resistance maps) are shared with other modeling tools, it is both more simple in its principle and computationally lighter (computation times are short and GIS integrated tools are available). The trade-off between data requirement of the model inputs and the biological relevance of model outputs is constant (W. F. Fagan and Calabrese 2006; Sawyer, Epps, and

Brashares 2011), which justifies the importance of model validation, whatever the modeling tool. Here, we illustrated that this easy modeling tool correctly predicts that connectivity influences the movement behavior of urban hedgehogs. However, this result might stem from the highly contrasted environment found in cities. Thus, more work is required to: 1) validate urban connectivity predictions based on LCPs in other biological models, especially for species with other habitat requirements and/or other dispersal abilities; and 2) evaluate whether additional information provided by other models could enhance our ability to correctly manage connectivity in urban environments. Preliminary comparisons among LCP, the circuit theory, and the Stochastic Movement Simulator show that, while all methods lead to the same minimal network of ecological connections across Rennes, LCP modeling misses some links that might be important when alternatives are to be discussed regarding infrastructure building or for species that are able to move through stepping stone habitats, rather than being dependent on linear ecological links.

Conclusions

In this study, we proposed a rigorous field experimental design to document functional connectivity in an urban environment. This landscape-level experiment was based on an individual repeated-measure design and translocation protocol. Contrasted degrees of connectivity predicted by a simple resistance based model revealed different movement patterns in hedgehogs. In conclusion, movement ecology field data enrich and support landscape ecology models, enhancing the potential use of these models in landscape urban planning.

Acknowledgements

We thank all students and researchers for their participation with the data collection. We thank Yan Ropert-Coudert, David Pinaud and Akiko Kato (UMR CNRS7372 CEBC) for providing helpful comments on the movement analysis. We also thank the anonymous reviewers for their helpful comments on the manuscript. Financial support was provided by the French Nord-Pas-de-Calais and Bretagne regions (Corbam project). We thank the French Direction Départementale des Territoires et de la Mer and the Conseil National de Protection de la Nature for providing hedgehog capture authorization.

Supplementary material

Supplementary Table 1. Hierarchy and resistance coefficients for each land cover.

Land cover	Description	Hierarchy	Resistance values
Wooded	high vegetation layer, wood, hedge of trees and/ or shrubs, bush, grove, isolated tree, mainly public park, private garden	1	1
Herbaceous	lawn, grassland, ruderal area, herbaceous plant, flower garden	2	2.5
Impervious	Asphalt surfaces other than roads, parking lots, sidewalk	3	6.8
Small street	Residential roads		
Large street	Main road with traffic	4	18.4
Railway	Railroad		
Building	Building, construction	5	50/ No data*
Highway	Four-lines road with heavy traffic		
Water	Canal, ditch, pond		

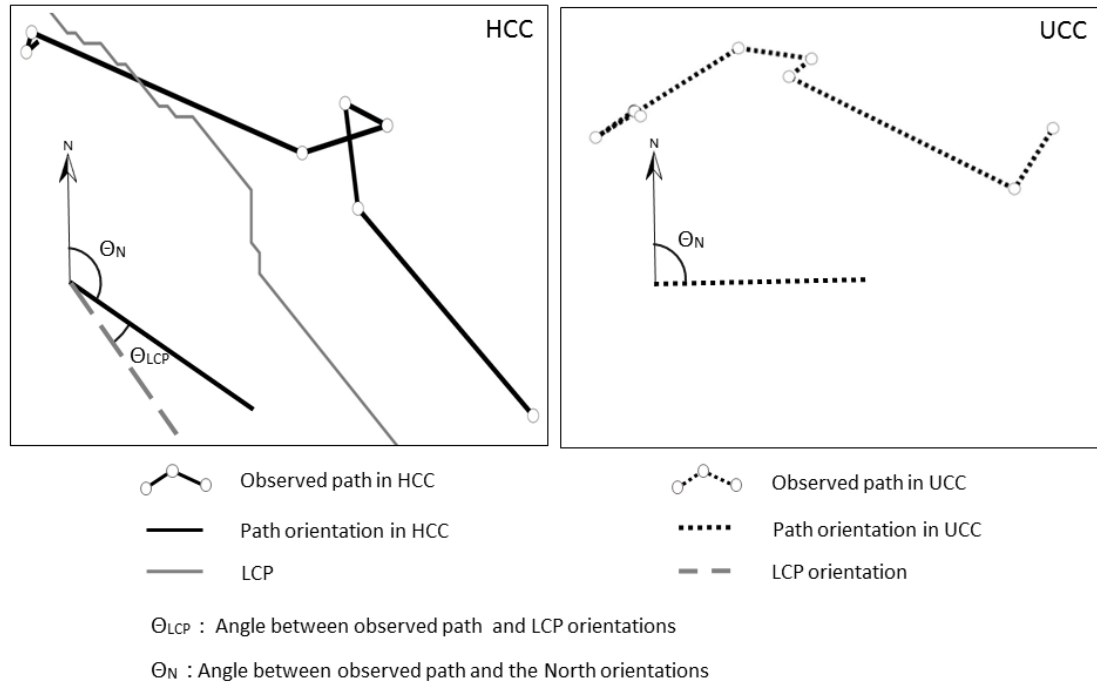
* Concerning building, highway, and water, the resistance value of 50 was used in resistance maps for the sliding window analyses. Concerning LCP analysis, an infinite resistance was applied to these land covers (no data).

Supplementary Table 2. Description of the two connectivity configurations: resistance and land cover percentages in 100 m radius buffer around release points - Mean (SD)

	Highly Connected Context (HCC)	Unconnected Context (UCC)
Resistance	9.2 (2.6)	16.3 (3.5)
% wooded areas	27.0 (15)	13.1 (6)
% herbaceous areas	24.8 (13)	17.0 (7)
% impervious areas	25.0 (12)	32.1 (7)
% built-up areas	12.4 (7)	23.7 (8)
% roads	21.0 (11)	32.4 (2)

Mean resistance between configuration differed (permutation test on paired sample, p-value = 0.0001). Land cover percentages were not compared; they were used here for descriptive purposes.

Supplementary Figure 1. Observed path orientation compared to LCP and North orientations



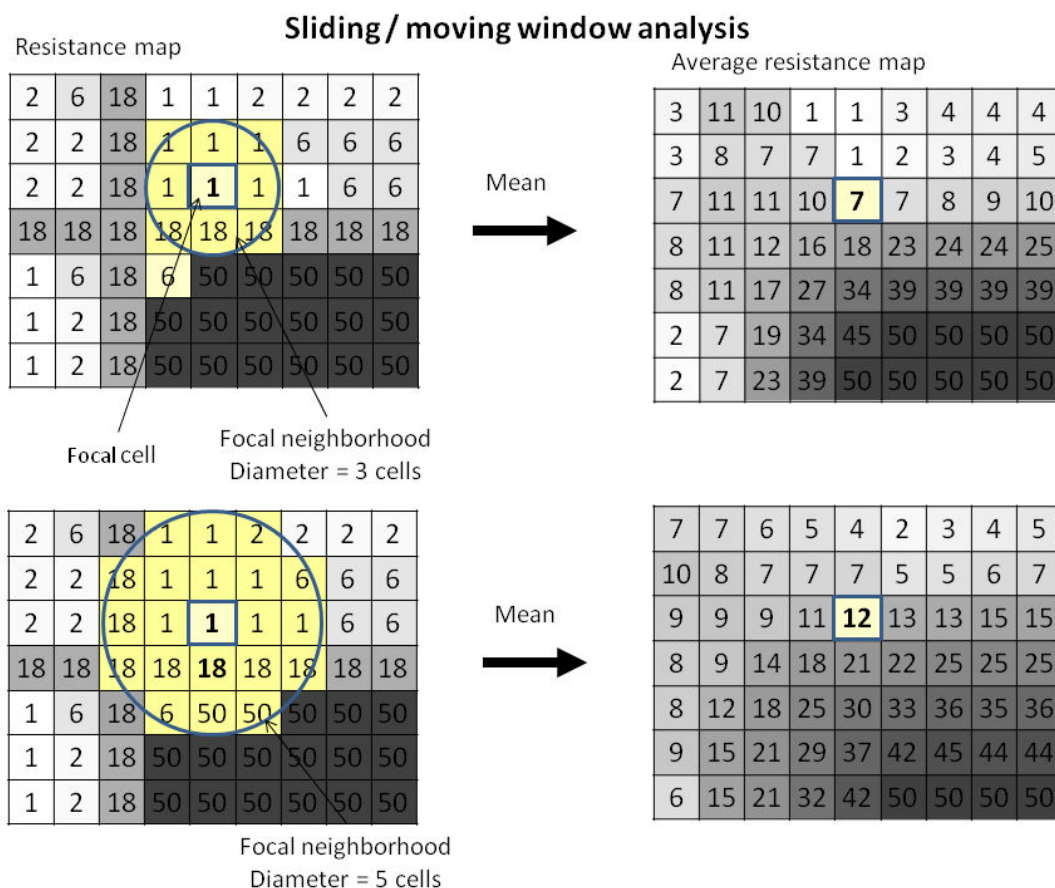
LCP orientation was extracted from the orientation of the corresponding LCP segment included in a circle with a 200 m radius around the individual release location.

Observed path orientation was extracted from the straight line linking the first and the last path locations.

Supplementary Figure 2. Schematic representation of sliding window analysis

The circular window size is defined by the number of cells making up the circle diameter. This size is an uneven number because the circle is centered on a cell. The circular window embedded all cells whose center was included in the circled area.

Cell size was 5 x 5 m. Different window sizes were used (15-, 25-, 35-, 55-, 75-m diameter), leading to several average resistance maps.



CHAPITRE 2 : Mouvements des hétérocères et des passereaux dans différents contextes de connectivité potentielle



- **Article 2 : Experimental and observational movement studies validate functional connectivity model predictions: the case of least-cost path analysis in urban landscapes**

En résumé :

- Une approche d'observation, par un protocole de capture marquage recapture (CMR), est utilisée dans différents contextes de connectivité potentielle, pour quantifier les taux de mouvement des hétérocères en milieu ouvert.
- Une approche expérimentale (tests de repasse de chants territoriaux) est utilisée dans différents contextes de connectivité potentielle pour mettre en évidence les réponses (différentes) des passereaux forestiers.
- Les zones prédites comme fortement connectées pour les papillons de nuit montrent un taux de recapture trois fois plus élevé que les zones non connectées.
- Les zones prédites comme fortement connectées pour les passereaux forestiers montrent au cours des tests des distances maximales atteintes plus grandes et des temps de réponse plus rapides que dans les zones non connectées.
- Les différences de comportements de mouvement observés entre les contextes de connectivité participent à la validation des résultats des

modèles de connectivité par la mise en évidence de mouvements facilités au sein des zones prédites comme fortement connectées.

- Ces résultats sont convergents entre villes, entre modèles biologiques et entre les espèces au sein de chaque modèle biologique.

Experimental and observational movement studies validate functional connectivity model predictions: the case of least-cost path analysis in urban landscapes

Under review, Biological Conservation

Manon Balbi, Eric J. Petit, Solène Croci, Alain Butet, Romain Georges, Luc Madec, Jean-Pierre Caudal, Aude Ernoult

Abstract

Urbanization brings about extremely fragmented landscapes. In response to landscape fragmentation, increasing conservation efforts focus on maintaining landscape connectivity. Several modeling methods permit to identify areas with high potential connectivity. However, model validation from empirical observations and movement data is often missing or lacks replication effort because it is restricted to a single species within a given landscape. We aimed to validate least-cost path (LCP) analysis predictions applied to multiple biological models by studying movements in two cities. The experimental design compared landscape contexts predicted as highly connected by LCP locations or unconnected (unfavorable urban matrices). We used capture-mark-recapture and playback protocols to reveal the movement rates and characteristics of several urban moth and passerine species. Our results show that LCP analysis predictions explained moth movement rates and passerine response times and maximum movement lengths, revealing areas where movement is favored. Results converged between highly different biological models, several species, and across cities, and thereby reinforced our conclusions. This study supports the consideration of LCP analysis as an interesting conservation tool in urban landscape planning.

Keywords: fragmentation; insect; moth; bird; city; resistance-based model.

Introduction

Urbanization is considered as a major threat to biodiversity, mainly due to habitat loss and fragmentation caused by soil transformation into impervious surfaces (Grimm et al. 2008; McKinney 2006). However, many species maintain themselves and adapt to urban constraints (McDonnell and Hahs 2015). Nowadays, cities are increasingly considered as possible opportunities for biodiversity conservation (Ives et al. 2016; Aronson et al. 2014), and provision of multiple ecosystem services especially thanks to urban green spaces. Urban green spaces include a diversity of vegetation forms (remnant vegetation, brownfield sites, gardens, urban parks). They provide multiple benefits to urban citizens that can be increased by high biodiversity, such as wellbeing, recreation, and contact with nature (Tzoulas et al. 2007; Hedblom et al. 2014; Fuller et al. 2007). The objectives of biodiversity conservation and ecosystem service supply are increasingly included in urban green space planning and management (Aronson et al. 2017; Nilon et al. 2017). One of the major planning tools is the development of urban green infrastructures (i.e. interconnected networks of urban green

spaces). For example, the development of green infrastructures is part of the main targets of the European Union Biodiversity Strategy to 2020 (European Commission 2013). Green infrastructures potentially support extensive biodiversity, provide wildlife habitat, and facilitate individual movement, based on ecological principles linked with connectivity (Crooks and Sanjayan 2006a).

Functional connectivity, “the degree to which the landscape facilitates or impedes movement among resource patches” (Taylor et al. 1993), is an important concept in conservation biology (Crooks and Sanjayan 2006a). Two main approaches can be used to quantify functional connectivity, i.e. connectivity models or movement measurements. Potential functional connectivity can be predicted using connectivity models requiring a minimum of relatively little biological information such as least-cost path (LCP) analysis, one of the simplest and most popular resistance-based models (Adriaensen et al. 2003). The second approach documents functional connectivity by assessing how individuals or propagules move through a landscape or by studying the consequences of these movements on populations. Unfortunately, landscape planning is often based on model predictions that are too rarely validated in the field although there exists a broad diversity of methods for quantifying connectivity based on movement measurements (Crooks and Sanjayan 2006a). Capture-mark-recapture (CMR) protocols estimate movement rates between two locations and provide data about dispersal capacity and potential dispersal success (Brouwers and Newton 2009; Turchin 1998). CMR is widely used to quantify corridor efficiency with inter-patch movement rates (Sutcliffe et al. 2003; Haddad 1999). Assessing movement empirically is tedious with many species, so alternative experimental methods have been proposed (e.g. Bélisle 2005). Experimental approaches can be used to quantify individual propensity or reluctance to move across different landscape features or configurations, revealing the movement cost and thus representing an assessment of functional connectivity (St Clair 2003; Bélisle 2005). Playback (as translocation) protocols standardize individual motivation to move. They have been widely used to estimate landscape resistance by testing matrix permeability (Castellón and Sieving 2006), quantifying connectivity (e.g. St-Louis et al. 2014), or extracting resistance values (Shimazaki et al. 2016). These experimental designs are more robust when they are associated with replicated individual measurements that take inter-individual variation into account (Betts et al. 2015).

Replication is a major issue in landscape ecology and connectivity studies (Tischendorf and Fahrig 2000; Beier and Noss 1998; Richardson et al. 2016). It is essential to replicate movement studies across different landscapes such as multiple connectivity contexts or different cities to cover a large panel of landscape configurations and structures and be able to generalize results. Moreover, connectivity analysis has to be validated by multiple biological models varying in habitat requirement or dispersal capacities (e.g. Breckheimer et al. 2014) to ensure biodiversity. However, most connectivity studies are restricted to one species (e.g. Braaker, Moretti, et al. 2014; LaPoint et al. 2013; Bond et al. 2017). These multiple validations can assess the relative interest of different connectivity networks based on different habitat requirements (e.g. herbaceous, forested, Breckheimer et al. 2014) and inform on the possibility to gather several model organisms into one connectivity model.

We focused on the applicability of least-cost path (LCP) analysis in revealing landscape contexts varying in connectivity, in which contrasted fine-scale movement behaviors are expressed. We aimed to test LCP predictions by comparing movement data between landscape contexts predicted as highly connected (LCP location) or unconnected (absence of LCP across the matrix). Landscape contexts were paired, multiple, and replicated across two cities. Several species of birds and moths were used as model organisms differing in habitat requirements (wooded or herbaceous) and dispersal capacities. Movement was characterized by observational (CMR) or experimental (playback) protocols respectively applied to moths and birds across two cities. We expected landscape contexts predicted as highly connected to show facilitated movement as compared to unconnected areas (i.e. high movement rates for moths, short response times and long maximum distance movements for birds, Develey and Stouffer 2001).

Materials and methods

Biological models

Studied moths and passerines differed in habitat requirements, i.e. herbaceous habitats for moths and wooded habitats for the selected passerine species. They were quite abundant in the two urban landscapes and sensitive to landscape connectivity (New 2015; Murgui and Hedblom 2017).

Moths

Although they are less studied than butterflies, moths represent 90% of Lepidoptera species diversity (New 2004). Moth diversity is rapidly declining in many ecosystems (Conrad et al. 2006), and moth assemblages are considered as indicators of the effect of habitat degradation and fragmentation (New 2004; A. J. Bates et al. 2014). Moths are mainly associated with vegetated habitats. Larval stages feed on leaves and herbaceous vegetation. Adults are mainly present in urban gardens where vegetation structure is diverse, heterogeneous, and rich in micro-habitats (A. J. Bates et al. 2014). Adults' flight movements are mainly directed towards reproduction, i.e. mating and oviposition (Scoble 1992). Dispersal distances estimated by CMR studies are ca. several hundred meters (166 to 542 m in Merckx et al. (2009), 348 m on average in Slade et al. (2013), depending on life-history traits (e.g. forested habitat affinity). Moth movements have rarely been studied in urban landscapes even if urban areas may strongly affect them. For example, urban light pollution is an important ecological trap that increases mortality rates (reviewed in Frank 2006). Lepidoptera are sensitive to landscape structure and connectivity (Öckinger et al. 2010): they prefer to move through corridors containing their favorite habitats (Haddad 1999; Slade et al. 2013).

Passerines

Birds have been largely studied in urban areas (Chace and Walsh 2006; Beninde, Veith, and Hochkirch 2015). Bird diversity declines with urbanization and is dependent with vegetation structure, amount, and richness (Chace and Walsh 2006; Ferenc, Sedláček, and Fuchs 2014; Aronson et al. 2014). Urban birds are diversely sensitive to urban constraints (e.g. Croci, Butet, and Clergeau 2008), and their movements are influenced by urban landscape structure. They can avoid crossing roads and open areas (Tremblay and St Clair 2009, 2011), use forested

detour (Bélisle and Desrochers 2002), and be dependent of forest edges and wooded continuities, as in forest landscape (Desrochers and Hannon 1997; St Clair 2003; Creegan and Osborne 2005).

This study focused on eight species of passerines frequently found in urban areas, which are all territorial (at least during breeding) and described as urban adapters (except the Eurasian wren, Croci, Butet, and Clergeau 2008). Territories are spatial areas defended against conspecifics for the purpose of using resources and providing mating opportunities (Potts and Lewis 2014). The eight species were the common chiffchaff (*Phylloscopus collybita*), the short-toed treecreeper (*Certhia brachydactyla*), the great tit (*Parus major*), the blue tit (*Cyanistes caeruleus*), the Eurasian blackcap (*Sylvia atricapilla*), the dunnock (*Prunella modularis*), the European robin (*Erithacus rubecula*), and the Eurasian wren (*Troglodytes troglodytes*). These eight passerine species may be true migrators (e.g. chiffchaff), partial migrators (e.g. Eurasian blackcap) or sedentary species (e.g. great tit). The territory size of each species was around 1ha (e.g. robin, 0.86 ha, Adriaensen and Dhondt 1990; great tit, 1.2 ha, Both and Visser 2000; Krebs 1971; blackcap, 1.1 ha; chiffchaff, 0.8 ha, Ferry, Frochot, and Leruth 1981).

Study areas

The study was replicated in two cities to cover a large panel of landscape contexts. It was conducted across two French urban agglomerations: Rennes (48° 06' N–1° 40' W), located in the Zone Atelier Armorique, a Long Term Ecological Research site (LTER) and Lens (50° 42' N–2° 82' W). Human population density is ca. 4,200 inhabitants per sq.km in Rennes, and 2,700 inhabitants per sq.km in Lens (INSEE 2014). The study sites covered 60 sq.km in Rennes, with 58% artificialized surfaces and 41% urban green spaces, and 56 sq.km in Lens, with 49% artificialized surfaces and 50% urban green spaces.

Connectivity modeling

Habitat maps

For each urban agglomeration, a high-resolution (5 x 5 m) habitat map was produced by combining GIS data from the National Geographic Institute of France (BD TOPO (c) IGN 2010) and a classification of Worldview II remote sensing data (Digitale Globe (c) 2011). The habitat map contained eight land cover classes: buildings, roads, highways, water bodies, railways, impervious surfaces (all other asphalt surfaces, e.g. parking lots, sidewalks), wooded areas, and herbaceous areas. Wooded land cover included trees, bushes, groves, and hedgerows. Herbaceous land cover encompassed grasslands, lawns, and ruderal areas ([Supp. Table 1](#)).

Least-cost path analysis

Potential functional connectivity was modeled by LCP analysis (Adriaensen et al. 2003). Moth habitat patches were defined as continuous herbaceous areas >2 ha, corresponding to major urban parks, dominated by grass, rich in vegetation structures (e.g. grove, scrubs, tall herbs, trees) and estimated to be favorable foraging and laying sites (A. J. Bates et al. 2014). Passerine habitat patches were continuous wooded areas >1 ha, corresponding to small woods, groves, trees, estimated to be favorable nesting sites (e.g. Croci, Butet, and Clergeau 2008).

Land covers were ranked from the least resistant to the most resistant ones as follows: herbaceous, wooded, impervious, then [railway, road, and water body at the same level], and [building and highway] for the moth model. For the passerine model, wooded land cover was the least resistant, followed by herbaceous land cover, then the land cover hierarchy was the same as for the moth model (Grafius et al. 2017). Rank values were transformed with an exponential function also used in (Driezen et al. 2007) and rescaled to vary from 1 to 50, constituting the resistance values (detailed in [Supp. Table 1](#)). Resistance maps were averaged by sliding-window analysis. The resistance value of each cell corresponded to the average of resistance values included in the specified cell neighborhood (different radius sizes, [Supp. Fig. 1](#), using Chlo  2012, Boussard and Baudry 2014). LCPs were computed for the different resistance maps using ArcMap 10.3 (ESRI, USA) and Graphab (Folt  te, Clauzel, and Vuidel 2012).

Connectivity contexts

Our protocols were based on the comparison of landscape contexts predicted as highly connected or unconnected areas. The landscape contexts were visually selected from LCP maps. Highly connected contexts (HCC) were areas where LCPs from the different averaged resistance maps were present. At the opposite end, unconnected contexts (UCC) were areas where predicted LCPs were absent.

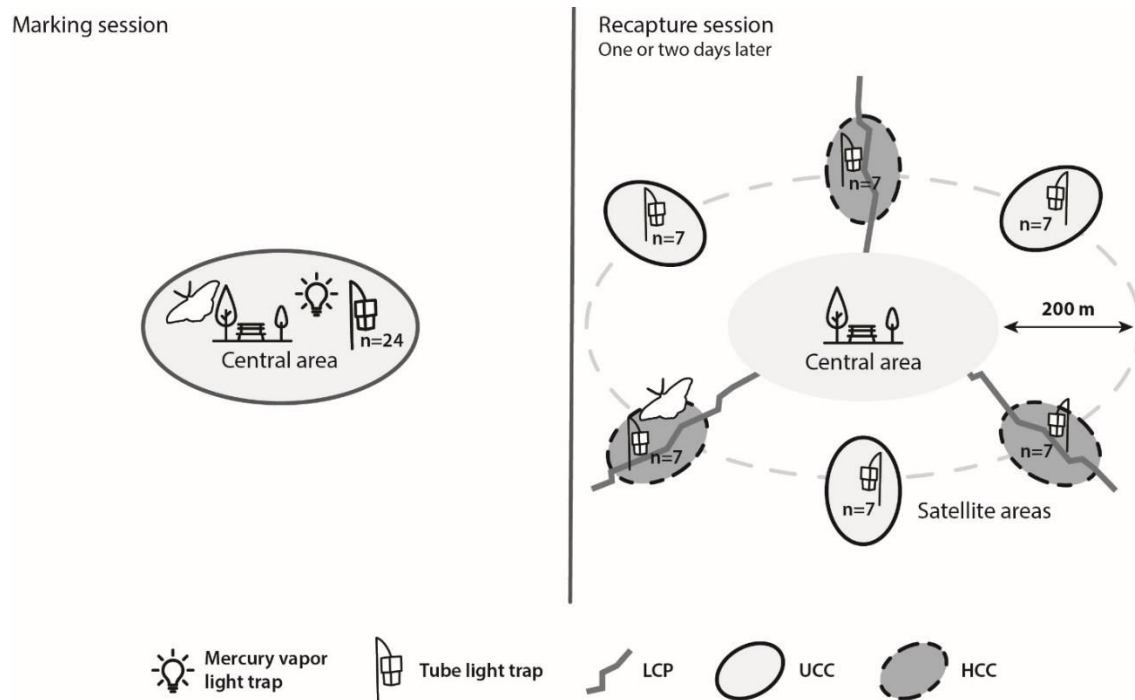


Figure 1: Scheme of the CMR protocol

As regards moths, 6 CMR systems (3 in each city) were selected across urban areas. A CMR system was composed of a habitat patch used in the LCP analysis (a large central herbaceous area with about 37,000 sq.m average surface – SD = 6,000), and 6 satellite areas located around the central area (150 - 250m away from the central area borders, [Fig. 1](#)). Three satellite areas were chosen in HCC, the other three were in UCC. Satellite areas were composed of vegetated surfaces,

such as lawn, private gardens, green spaces at business sites or street trees. HCC and UCC satellite areas were similar in size (mean = 6,464 sq.m - SD = 1,620), light intensity (0 - 38 lux range) and distance from the central area border (mean = 162 m - SD = 59). HCC and UCC satellite areas differed significantly in mean resistance (4 and 13 respectively, [Supp. Table 2](#)), cost distance between central and satellite areas (268 and 446) and land cover percentages (e.g. buildings: 3% in HCC, 15% in UCC; detailed in [Supp. Table 2](#)).

In the passerine study, playback trial systems were composed of a wooded habitat patch used in LCP analysis. This habitat patch, containing a focal individual was considered as a departure patch ([Fig. 2](#)). Adjacent to the departure patch, the two 200-m long contrasted areas (HCC and UCC) were characterized. Paired HCC and UCC contrasted significantly in mean resistance values (5 and 15, respectively) and land cover percentages (e.g. buildings: 1% in HCC and 11% in UCC - [Supp. Table 3](#)).

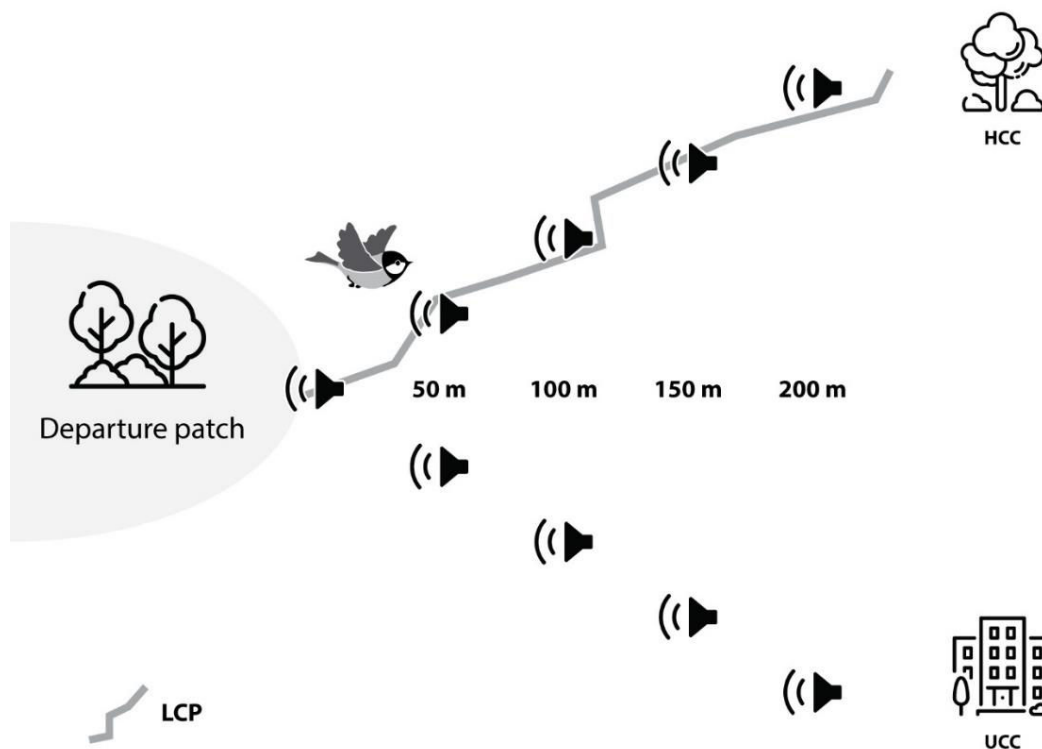


Figure 2: Scheme of the playback trial protocol

Movement data

The moth CMR experiment took place from June to August (peak season of flights), in 2015 in Lens and 2016 in Rennes. The CMR protocol consisted in marking all individuals trapped in the central habitat patch for two consecutive nights, and then controlling recaptures of marked individuals, simultaneously in the 6 satellite areas for the two following nights ([Fig. 1](#)). This CMR protocol was repeated 3 times in each of the 6 CMR systems, at 3-week intervals, when moth communities were renewed. Each CMR night lasted from sunset to 2:00 the next day, and required favorable meteorological conditions (wind <30 km/h, temperature >10°C, no rain, Holyoak, Jarosik, and Novák 1997; Yela and Holyoak 1997). The four successive nights of the CMR protocol were occasionally

interspersed with one CMR-free night due to weather conditions. Moths were trapped using light traps composed of actinic light tubes (8W-G5-30mm-Phillips™), powered by an 18V battery. They were covered with white tulle and suspended 1.5 m high to a metal stake ([Supp. Fig. 2](#)). They were at least 30 m apart because their attraction range was estimated to be 15 m (Merckx and Slade 2014). Twenty-four light traps were set up in the central habitat patch, and reinforced by one classical large moth trap (mercury vapor lamp, 125W) to maximize capture numbers and cover the whole central area (mean surface = 37,222 sq.m; SD = 9,734). Seven light traps were set up in each of the 6 satellite areas (satellite area mean surface = 6,464 sq.m; SD = 1,620, [Fig. 1](#)). All captured moths were marked on the underwing by colored dots using extra-fine (0.4-mm) permanent markers (Stabilo™ – OHPen universal S) and released immediately. Individuals were marked all along the trapping time span to maximize capture numbers. We recorded the numbers, locations, and species identifications of the recaptured individuals.

Passerine studies took place from April to May (song peak and breeding season), in 2015 in Lens and 2016 in Rennes, during clear mornings (no wind, no rain) from sunrise to 13:00. We used specific territorial song sequences of 4 min 30 made of 1 minute of song alternating with 30 seconds of silence (Boscolo, Metzger, and Viellard 2006). We used several portative loudspeakers; each of them was composed of one 12V battery, one speaker and one amplifier linked to mp3 players. The sound was loud enough to be heard at a 50-m distance and to dominate city sounds. Birds' responses were considered as positive when individuals approached less than 10 m from the loudspeaker. The first loudspeaker started a specific song located at the border of a departure wooded patch ([Fig. 2](#)). As soon as a bird responded positively, the playback was stopped, and a second loudspeaker located 50 meters further relayed and started the playback. The successive trials were repeated to reach 200m from the border or until the bird did not respond positively any more. Each focal individual was followed visually. The two landscape contexts were tested in a randomized order, on two successive days, at the same time during the day. Birds attracted to the same place in a departure patch on two consecutive days were considered as a single individual. The different targeted species heard during a preliminary 5-minute period were tested one after the other in random order in trial relays in the same landscape context. Positive responses were recorded to estimate the maximum distance reached during each successive trial (from 0 to 200 m) and the response time. A few negative responses were linked with the presence of another responding individual. We thus added an “other individual” variable to the dataset.

Statistical analysis

We compared the numbers of moths recaptured in HCC and UCC. We used a binomial test to test if recaptured individuals had a 50% chance to be recaptured either in HCC or UCC, equivalent to a probability of 0.5 (R - R Core Team 2015). The two replicated experiments (Lens 2015 and Rennes 2016) were analyzed separately (because the selected statistical analysis could not integrate the city as factor).

For passerines, the individual repeated measurements made in the two landscape contexts allowed comparing response paired by individual birds (controlling for

inter-individuals variations). We used linear mixed models to analyze separately maximum distances and response times and gathered data from the eight species and the two cities. The full linear model explaining the maximum square-root-transformed distance reached during trials included all double interactions between fixed effects: connectivity configuration, species, and “other individual”. The random part of the model (with random intercept) nested city, departure patch identification and individual identification. The full linear model of the square-root-transformed response time had as fixed effects connectivity configuration in interaction with distance from the departure patch and species. The random part (with random intercept) nested city, departure patch identification, individual identification, and path identification (trial relay from 50 to 200m) factors. Stepwise model selection was performed by successive deviance analyses (type III Wald chi-square tests) with the R packages lme4 (D. Bates et al. 2016) and car (Fox et al. 2017). Model fit was reported with the marginal coefficient of determination (based on fixed effects only, R package piecewiseSEM, Lefcheck 2016). A post-hoc test of contrasts was added when the interaction of fixed factors was significant (Holm p-adjustment, R package phia, Rosario-Martinez, Fox, and Team 2015).

Results

Moths

Out of the 8 132 individuals marked in the two cities, 69 were recaptured and identified as belonging to 40 different species ([Table 1](#); [Supp.Table 4](#)). Recaptures were on average 203 m away from the closest central zone border (SD = 54; range = 98 – 428 m). The recapture rate in satellite areas was 0.84%. The probability for an individual to be recaptured in HCC was much higher than in UCC in both cities

	LENS	RENNES	TOTAL
Number of trapped individuals (central + satellite areas)	8 019	9 917	17 936
Number of captured individuals in central area	3 140	4 992	8 132
Approximate number of species or group of species	240	256	250 - 280
Recapture percentage (from central to satellite areas)	0.6%	0.98%	0.84%
Number of recaptured individuals in satellite areas	20	49	69
Number of recaptured individuals in satellite HCC	16	38	
Recapture probability in HCC	80%	78%	
Binomial test (p=0.5), p-value	0.012	0.00014	

([Table 1](#)). The effect size was similar in both cities, with 80% and 78% of the recaptures occurring in HCC in Lens and Rennes, respectively.

Table 1: Summary of moth CMR data.

Passerines

We conducted 830 trials at the border of 104 different departure patches, 551 trials were positive. We only analyzed paired data (77% of the 551 positive responses at

the border), corresponding to 213 individuals (80 in Lens and 133 in Rennes) that positively responded at the departure patch border on the two successive days. The 213 individuals belonged to the following species: 70 *P. collybita*, 31 *P. major*, 28 *E. rubecula*, 23 *T. troglodytes*, 21 *S. atricapilla*, 20 *C. caeruleus*, 13 *P. modularis*, and 7 *C. brachydactyla* (Fig. 3).

The best model explaining the maximum distance included connectivity configuration in interaction with species, and species in interaction with “other individual” (marginal $R^2 = 0.35$). The maximum distance was higher in HCC than in UCC (76 m – SD = 53 and 32 m – SD = 27 on average, respectively), with a positive effect size that varied with species (Fig. 3). The best model that explained the response time included connectivity configuration in interaction with distance and the addition of the species factor (marginal $R^2 = 0.12$). The response time significantly varied among species (mean range = 70 – 116 sec). The response time was different between HCC and UCC, and varied with distance (Fig. 4). At a 50-m distance, the response time was shorter in HCC than in UCC (HCC mean = 88 sec – SE = 5; UCC mean = 109 sec – SE = 6). Then the response time in UCC decreased whereas it remained constant in HCC, leading to similar response times between connectivity configurations.

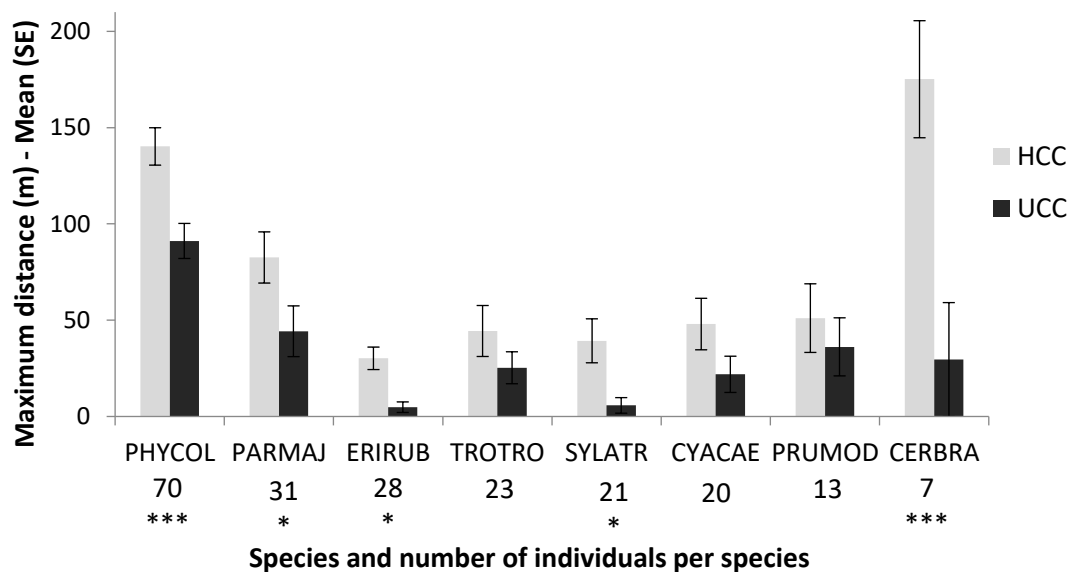


Figure 3: Maximum distance reached during trials linked with species and connectivity configuration.

The numbers of individuals per species are indicated under the x-axis, with the significance of the post-hoc interaction analysis, *: $p < 0.05$; ***: $p < 0.001$. Species codes: PHYCOL: *P. collybita*; PARMAJ: *P. major*; ERIRUB: *E. rubecula*; TROTRO: *T. troglodytes*; SYLATR: *S. atricapilla*; CYACAE: *C. caeruleus*; PRUMOD: *P. modularis*; CERBRA: *C. brachydactyla*.

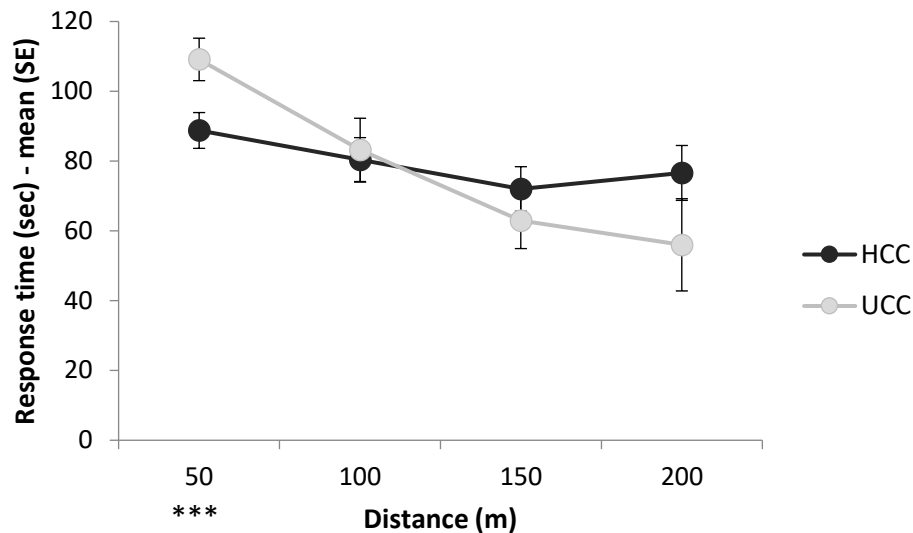


Figure 4: Response time as related to distance and connectivity configuration.
Significance of the post-hoc interaction analysis, ***: $p < 0.001$

Discussion

We aimed to validate LCP analysis predictions by studying movement of multiple biological models in contrasted connectivity contexts. Our different experiments to study movement (rate and behavior) yielded convergent results that validated least-cost path analysis predictions in the two cities; they complement a previous work on the European hedgehog conducted in Rennes (Balbi et al., unpublished data).

We observed different movement behaviors in landscape areas predicted to be highly connected or unconnected by LCP analysis. The observed increased movement rates and distances easily echoed the original definition of functional connectivity as “the degree to which the landscape facilitates [...] movement” by Taylor et al. (1993). In HCC, four times more moths were recaptured and solicited birds moved on longer distance. Conversely, individuals of the two taxa were reluctant to venture into predicted unconnected contexts corresponding to urban matrices dominated by impervious surfaces, showing few and shorter movements and longer response times (at 50-m distance). These movement variations were strongly related to the connectivity contexts based on connectivity model predictions. LCP prediction validations were multiple and robust across landscapes (systems and cities), biological models, species, and protocol designs.

Our study used multiple biological models that differed in dispersal capacities and in habitat requirement (herbaceous vs. wooded habitats), and from two taxonomic groups (insect and bird). The different biological models were studied in the same urban landscapes, so that comparisons between results were easier. Very few studies have used the same landscapes to validate resistance-based model prediction with movement data applied to different groups of species (but see Breckheimer et al. 2014). The moth and passerine models included many species (more than 250 and 7, respectively) which showed rather homogeneous behaviors

in response to predicted connectivity contexts in each group. Recaptured moths belonged to a wide range of species (40 different species out of the 69 recaptured individuals) covering a large size range (wingspan from 17 mm to 79 mm, Betzholtz and Franzén 2013). We did not detect any particular trait related to the connectivity context of recapture. The moth species recaptured in HCC and UCC were similar in terms of wingspan or larva food regime, two functional traits linked to dispersal abilities in these species (Öckinger et al. 2010; Nieminen 1996; Slade et al. 2013, data not shown). The different passerine species globally responded in the same way to the connectivity contexts even if we detected a species effect. The response time varied among species but independently of connectivity configuration. The maximum distance varied among species, in interaction with configuration. However, the effect size was positive for all species, meaning that connectivity configuration affected all species in the same way but in various intensity. Highly connected contexts were beneficial to numerous species within each biological model, supporting the use of a generic biological model (e.g. forested habitat passerine and herbaceous habitat moth) to build connectivity models rather than the use of a particular species.

The result convergence among different biological models, species and across cities provided robust support on the LCP analysis. LCP analysis is often criticized because it is thought to be based on unrealistic biological assumptions (e.g. landscape omniscience, single optimal path). However, these assumptions can be relevant to movement studied at local scale, migratory roads or when the number of favorable alternative pathway is limited (Spear et al. 2010; McClure, Hansen, and Inman 2016). The characteristics of urban landscapes such as high fragmentation, dominance of impervious surfaces and the contrasted matrix may reduce alternative pathways. Thus urban landscapes may correspond better to the LCP assumption than other types of landscapes such as agricultural or forested landscapes. We used a simple and pragmatic method of LCP analysis, close to the available and used tools by landscape planners. For example, resistance values were based on land cover classification and determined by literature review. Despite the analysis input simplicity, model outputs were supported by biological data, we observed behavioral responses link with connectivity predictions (also observed in Balbi et al., unpublished data).

The diverse protocols yielded observational and experimental data that provided different information types on movement behaviors (natural and induced respectively). CMR supplied measurements of actual movements. Movement length was limited by the maximum distance between traps, known as the Heisenberg effect (Turchin 1998), which was ca. 250 m. Observed movement were likely to be dispersal movements because the main function of Lepidoptera at the adult stage is to disperse and reproduce (Scoble 1992) over a relatively short period of time (from a few days to three weeks, Waring and Townsend 2017). Our moth recapture rate (0.84%) was slightly lower than those found in previous studies. The recapture rate is known to vary depending on species and often includes individuals recaptured at their original site. For example, out of the 3.88% recapture rate cited in Dulieu et al. (2007), only 1.77% corresponded to individuals recaptured away from their original trap site (from 100 to 1,170m). CMR protocols are frequently associated with low capture rates, but this does not matter when recaptured individuals are in sufficient numbers to be analyzed statistically (Turchin 1998). Moreover, the other studies did not take place in

urban landscapes where the recapture probability is lower because light pollution competes with light traps and increases individual mortality (Frank 2006).

In passerine territorial playback, or more generally gap-crossing experiments, the propensity to cross and move through specific landscape elements is measured. As in our study, these types of protocols have been illustrated as efficient to quantify connectivity (Awade and Metzger 2008; Sieving, Willson, and De Santo 2000; Uezu, Metzger, and Viellard 2005; M. E. Fagan et al. 2016). We considered movement at the individual home-range scale, encompassing daily activities and short-distance movements. Territorial song playback simulated conspecific intruder invasion, induced territorial defense movement, and was likely to attract birds outside their territories (Falls 1981). It is hard to know to what extent the conclusion about intra-home-range- (or territory-) induced movement can be applied to dispersal or extra home range movement because motivations are not the same (e.g. Van Dyck and Baguette 2005).

Conclusion

We used diverse observational and experimental protocols to characterize individual movement across a wide range of species and connectivity contexts. LCP model predictions succeeded in explaining moth movement rates and passerine responses (time and distance) in two urban landscapes. These result convergence among strongly different biological models and across cities provided robust conclusions on the relevance of LCP analysis. To generalize these results, it would be interesting to know if a connectivity network based on a generic vegetated habitat would lead to the same conclusions. This study can guide and support landscape planners in the development and the management of green infrastructure to favor movement and survival of multiple urban species.

Acknowledgements

We thank Jean Nabucet (UMR 6554 LETG) for providing habitat maps. We are very grateful to the numerous students for their participation in field data collection, and to the naturalist association CPIE Chaîne des Terrils, partner on the research project. We also thank the anonymous reviewers for their helpful comments on the manuscript.

Role of the funding sources

This work is part of the PhD of Manon Balbi, which was supported by a fellowship from Hauts-de-France and Bretagne regions (Corbam project) and benefited of the help of the “Zone Atelier Armorique”. This paper is a contribution of the UMR 6553 ECOBIO, CNRS-University of Rennes 1, UMR 895 ESE, INRA-Agrocampus ouest and UMR 6554 LETG, CNRS- University of Rennes 2.

Supplementary material:

Supplementary Table 1. Hierarchy and resistance values for each habitat class integrated in the least-cost path analysis

Habitat class	Description	Moth resistance values	Passerine resistance values
Wooded area	high vegetation layer, wood, hedge of trees and/or shrubs, bush, grove, isolated tree	2.5	1
Herbaceous area	lawn, grassland, ruderal area, herbaceous plant	1	2.5
Impervious surfaces	Asphalt surfaces other than roads, parking lots, sidewalks	6.8	6.8
Railway	Railroad	18.4	18.4
Water	Canal, ditch, pond	18.4	18.4
Roads		18.4	18.4
Buildings	Building, construction	50 / no data*	50
Highways		50 / no data*	50

* Concerning buildings, highways, and water, the resistance value of 50 was used in resistance maps for the sliding window analyses. For LCP analysis, an infinite resistance value was applied to these land covers (no data).

Supplementary Table 2: Comparison between connectivity configurations for moth satellite sites - means (SDs).

	HCC	UCC	ALL	significance
Euclidean distance (m)	150.7 (35.9)	175.1 (75.1)	162.5 (58.8)	NS
Luminosity index	1.6 (0.5)	1.6 (0.4)	1.6 (0.5)	NS
Surface (m ²)	5,946 (746)	7,013 (2088)	6,464 (1620)	NS
Resistance	4.0 (2.0)	12.8 (3.8)		***
P_Herbaceous	42.2 (14.9)	30.7 (13.2)		*
P_Wooded	34.9 (15.2)	16.8 (12.3)		**
P_Impervious	14.6 (11.2)	23.5 (8.7)		*
P_Building	3.3 (3.1)	14.6 (6.2)		**
P_Roads	4.4 (5.0)	13.0 (5.5)		**
Cost distance	267.8 (122.2)	446.4 (192.6)		**

P: Percentage of each land cover

Permutation test *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$

Euclidean distances and cost distances were computed from central area borders to satellite areas. Land cover percentages encompassed intermediate buffered (30-m wide) straight lines joining central areas to satellites and satellite areas.

Supplementary Table 3: Comparison between connectivity configurations for passerine sites - mean (SD).

	HCC	UCC	Significance
P_Herbaceous	31.7 (21.9)	20.1 (13.4)	***
P_Wooded	51.8 (22.9)	7.7 (7.7)	***
P_Impervious	7.7 (10.6)	30.0 (12.0)	***
P_Building	1.5 (2.8)	10.9 (7.9)	***
P_Roads	6.6 (10.1)	31.3 (10.2)	***
Resistance	5.5 (3.0)	15.3 (4.2)	***

P: Percentage of each land cover

Permutation test *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$

Supplementary Table 4: Data about recaptured moth individuals, a. recaptured species, abundance in HCC and UCC, and wingspan from Betzholtz and Franzén (2013); b. Number of recaptured individuals and different species in each connectivity context and in general.

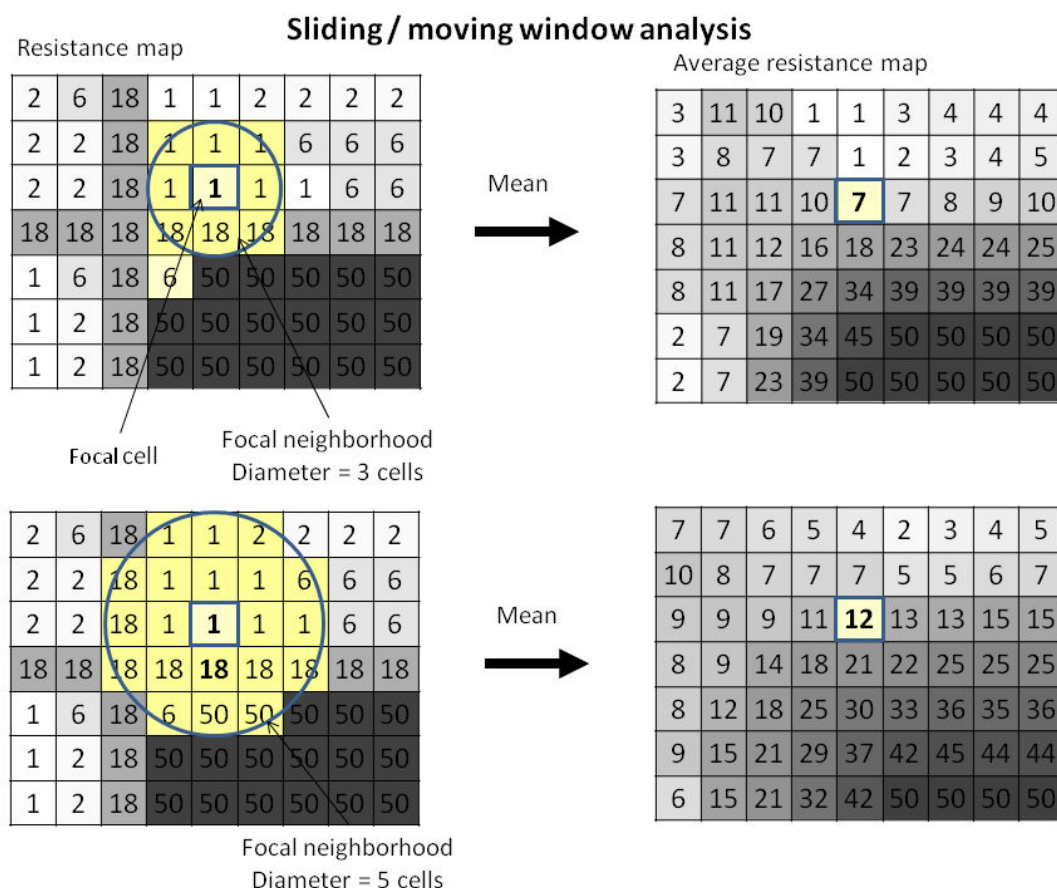
a. Species	Abundance		Wingspan
	HCC	UCC	(mm)
<i>Agrotis exclamationis</i>	5	1	40
<i>Anania coronata</i>	1		24
<i>Apamea monoglypha</i>	1		49
<i>Axylia putris</i>	1		35
<i>Cabera exanthemata</i>	2		28
<i>Cabera pusaria</i>	1		31
<i>Cabera sp</i>	2		29
<i>Cidaria fulvata</i>	2		25
<i>Crocallis elinguaris</i>	1	1	40
<i>Cryphia domestica</i>	1		26
<i>Diachrysis chrysitis</i>	1		37
<i>Diarsia mendica</i>	1		34
<i>Eilema sp</i>	1		31
<i>Ennomos alniaria</i>	2		40
<i>Ennomos quercinaria</i>	1		41
<i>Epirrhoe alternata</i>	1		24
<i>Eupithecia centaureata</i>	1		21
<i>Eupithecia sp</i>	2		19
<i>Eurrhypara hortulata</i>	1		30
<i>Gymnoscelis rufifasciata</i>	1		17
<i>Hoplodrina sp</i>	1	1	34
<i>Hyloicus pinastri</i>	1		79
<i>Hypomecis punctinalis</i>	1		45
Unknown	1		NA
<i>Laspeyria flexula</i>	1		26
<i>Lomaspilis marginata</i>		1	24
<i>Lymantria dispar</i>	2		51
<i>Menophra abruptaria</i>	1	1	40
<i>Mesoligia furuncula</i>	2		23
Micro		1	NA
<i>Mythimna sp</i>	4	1	35
<i>Ochropleura plecta</i>	2		31
<i>Ourapteryx sambucaria</i>		2	49
<i>Peribatodes rhomboidaria</i>		2	38
<i>Pleuroptya ruralis</i>	1		35
<i>Plusia festucae</i>	1		37
<i>Rivula sericealis</i>	1		22
<i>Selenia dentaria</i>		1	39
<i>Spilosoma lubricipeda</i>	3	1	41
<i>Thalpophila matura</i>	1	1	39
<i>Watsonalla binaria</i>	1		33
<i>Xanthorhoe fluctuata</i>	1	1	26

b. Connectivity contexts	HCC	UCC	all
Number of individuals	54	15	69
Number of species	35	13	40
Number of species in common	8		

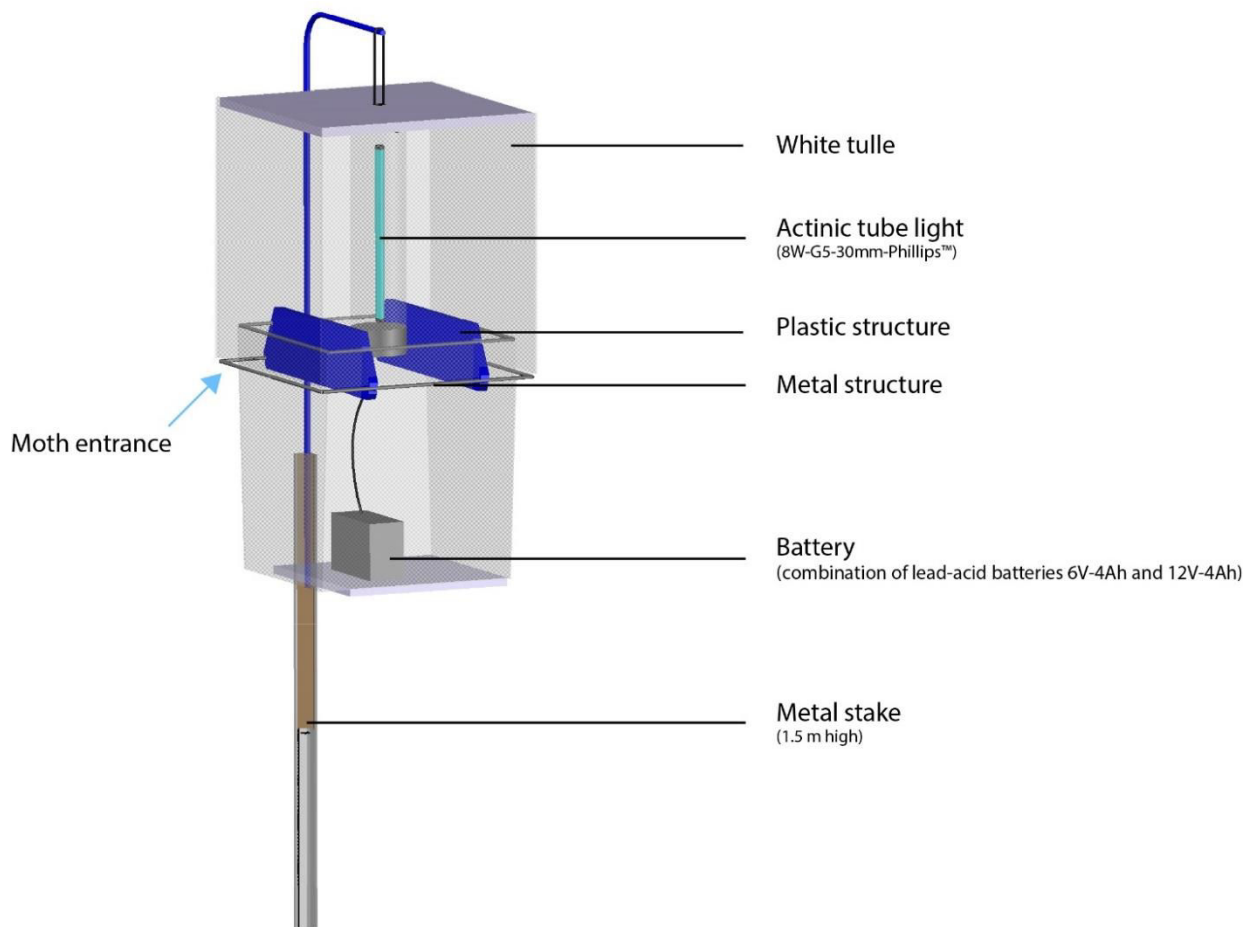
Supplementary Figure 1. Schematic representation of the sliding-window analysis

The circular window size is defined by the number of cells making up the circle diameter. This size is an uneven number because the circle is centered on a cell. The circular window embedded all cells whose center was included in the circled area.

Cell size was 5 x 5 m. Different window sizes were used (15-, 25-, 35-, 55-, 75-m diameter), leading to several average resistance maps.



Supplementary Figure 2. Moth light trap scheme



CHAPITRE 3 : Apports de la génétique de paysages répliqués à travers l'étude de la différenciation des populations d'escargots petits-gris par des approches à différentes échelles



- **Article 3 : Functional connectivity in replicated urban landscapes in the land snail (*Cornu aspersum*)**

En résumé :

- 2600 escargots petits-gris sont échantillonnés au sein de 12 répliques de paysage, répartis dans trois villes. Trois échelles d'analyse sont utilisées : le paysage, la population et les paires de populations.
- Par des analyses de génétique du paysage, la composition et la configuration du paysage ainsi que différents modèles de connectivité sont mis en relation avec la structure des populations.
- A l'échelle du paysage, les infrastructures de transport facilitent les échanges entre les populations.
- A l'échelle des populations, la taille du bâti, la proportion de lisières bois / infrastructures de transport et bois / surfaces imperméabilisées augmentent la différenciation génétique des populations.
- L'analyse des paires de populations, en relation avec les modèles de connectivité, valide le scénario d'isolement par la distance et certains scénarios d'isolement par la résistance. Toutefois, les LCP et la théorie des

circuits ne sont pas beaucoup plus performants que la distance euclidienne pour expliquer le niveau de différenciation génétique entre les populations.

- La réplication des paysages permet de mettre en évidence, grâce à l'utilisation de modèles linéaires mixtes, des effets globaux, communs aux différents réplicas, mais aussi des effets spécifiques à chaque réplica.

Functional connectivity in replicated urban landscapes in the land snail (*Cornu aspersum*)

Under review, Molecular Ecology

Manon Balbi, Aude Ernoult, Pedro Poli, Luc Madec, Annie Guiller, Marie-Claire Martin, Jean Nabucet, Véronique Beaujouan, Eric J. Petit

Abstract

Urban areas are highly fragmented and thereby exert strong constraints on individual dispersal. Some species succeed to maintain, such as the garden snail, *Cornu aspersum*, which is common in cityscapes despite its low mobility. By landscape genetic approaches, we used study area replication and multi-scale analysis to determine how landscape composition, configuration, and connectivity influence snail dispersal across urban areas. At the overall landscape scale, high percentages of landscape occupied by roads decreased genetic differentiation of population. At the population scale, genetic differentiation was positively linked with building surface, the proportion of borders where wooded patches and roads appeared side-by-side and the proportion of borders combining wooded patches and other impervious areas. Analyses based on pairwise genetic distances validated the isolation-by-distance and isolation-by-resistance models for this land snail, with an equal fit to least-cost paths and circuit-theory-based models. Each of the 12 landscapes analyzed separately yielded specific relations to environmental features, whereas analyses integrating all replicates highlighted general common effects. This work upholds the use of replicated landscapes to increase generalization potential of landscape genetics, and defends multi-scale analyses to access the diversity of scale-dependent processes.

Keywords: Gene flow, resistance-based models, city, landscape genetics, gastropoda, isolation by distance

Introduction

Cities are growing around the world, and they concentrate an increasing proportion of the human population (United Nations 2015). Urbanization is regarded as a major threat to global biodiversity (McKinney 2006; Grimm et al. 2008). Urban areas are characterized by their high degree of fragmentation, where habitat patches are generally restricted to small vegetation areas, isolated from each other by an inhospitable matrix (Cadenasso, Pickett, and Schwarz 2007; Forman 2014). Habitat patches are also altered by multiple anthropic disturbances and a frequent turnover of habitat transformation (Ramalho and Hobbs 2012). Habitat fragmentation affects population genetic structure and dynamics, with potential deleterious effects on population persistence (Keyghobadi 2007). To limit fragmentation effects, maintaining landscape connectivity (i.e. the degree to which the landscape facilitates or impedes movement, Taylor et al. 1993) is an important tool in conservation biology. Landscape connectivity is made of structural (referring to the physical relationships of landscape elements) and functional (based on the movement of organisms through the landscape, Taylor, Fahrig, and With 2006) components. Landscape functional connectivity can be assessed by confronting genetic population structure with landscape features (Baguette et al. 2013; Manel et al. 2003). Applied to urban areas, these landscape genetic approaches were used to show that urbanization limits gene flow among populations and thus increases genetic differentiation (M. T. J. Johnson and Munshi-South 2017). Urban areas act as barriers between non-urban populations located around cities (e.g. bobcats, *Lynx rufus*, Lee et al. 2012; pine marten, *Martes martes*, Ruiz-González et al. 2014; solitary bee, *Colletes floralis*, E. S. Davis et al. 2010) and between intra-urban populations (e.g. white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*, Munshi-South 2012; Munshi-South and Kharchenko 2010; Munshi-South, Zolnik, and Harris 2016). Such barrier effects were linked to particular urban features such as major transport infrastructures (Holderegger and Di Giulio 2010; Lee et al. 2012), buildings, or water bodies (common wall lizard, *Podarcis muralis*, Beninde et al. 2016, European hedgehog, *Erinaceus europaeus*, Braaker et al. 2017). Moreover, features favoring gene flow, such as urban green spaces or canopy cover (M. T. J. Johnson and Munshi-South 2017; Munshi-South 2012) have also been identified. However, studies that focus on intra-urban populations are under-represented and knowledge is lacking on the way particular urban landscape features and connectivity influence genetic exchanges, especially for organisms with restricted mobility (LaPoint et al. 2015; Storfer et al. 2010).

Despite the major issues linked to the understanding of the dispersal process across landscapes, landscape genetic studies are still often limited in terms of generalization potential. They often neglect two main issues, (1) landscapes replication and (2) the study of the functional relationship between gene flow and landscape features at multiple scales (Holderegger and Wagner 2008; Pflüger and Balkenhol 2014; Richardson et al. 2016; Segelbacher et al. 2010). Landscape replication is necessary to expand the scope of inference of landscape genetics. Multiple and independent landscapes need to be evaluated (Segelbacher et al. 2010), with the landscape itself as a study unit. Replication offers the opportunity to extract general landscape effects across all replicates but also to focus on the specific contribution of each landscape. The few studies using replicated

landscapes show that generalization was not straightforward and that extrapolating from one landscape to another could be misleading (Castillo et al. 2016; Hand et al. 2016; Richardson et al. 2016; Villemey et al. 2016). For example, by comparing twelve landscapes, Short Bull et al. (2011) found that the features influencing American black bear gene flow were different between landscapes and were those with the highest variation within each landscape. Landscape replicates should be homogeneous in terms of landscape characteristics when seeking generalization. At least, post-hoc statistical controls can justify that landscape metrics vary in the same way across landscapes. Urban landscapes are good candidates for keeping a certain level of homogeneity among replicates because cities broadly share similar compositions and fragmentation levels due to similarly altered environmental conditions (Groffman et al. 2017; Parris 2016). However, to date no studies of urban gene flow have used replicated landscapes across multiple cities (M. T. J. Johnson and Munshi-South 2017).

Central to landscape ecology is the idea that landscape patterns and processes are scale dependent (Wiens 1989). Multiple spatial scale approaches are thus recommended to obtain a thorough picture of landscape effects on the genetic structure of populations (Pflüger and Balkenhol 2014; Wagner and Fortin 2013), with recent research documenting how multiple scale analysis allows to show distinct and scale dependent landscape effects (e.g. Angelone, Kienast, and Holderegger 2011; Hand et al. 2016; Millette and Keyghobadi 2015). However, most studies still evaluate landscape – genetic relationships at a single spatial scale (Manel and Holderegger 2013; Waits, Cushman, and Spear 2016), which exposes to detect no landscape effect but without proving the absence of landscape effect on genetic structure. An additional difficulty is that landscape genetic inferences made at one scale are difficult to extrapolate to another scale and may lead to erroneous management recommendations (Dudaniec et al. 2013). For example, Murphy, Evans, and Storfer (2010) showed that the landscape variables in association with genetic structure of the western toad (*Anaxyrus boreas*) were different when they considered several scales (or hierarchical level, i.e. within or between genetic clusters). Within clusters, significant landscape variables corresponded to localized processes (e.g. growing season precipitation) whereas connectivity between clusters was explained by more general, broad-scale metrics (e.g. topography). Only proportion of impervious surfaces (including roads) was significant both within and between clusters models, showing fragmentation effect at the different scales. Different hierarchical levels of analysis can be used, but so far most landscape genetic studies have focused on pairwise distance analysis (i.e. matrix quality effect between population pairs), so that the effects of overall landscape or local environmental conditions are most often ignored (DiLeo and Wagner 2016).

Analysis at the overall landscape scale is rare because it requires to have replicated landscapes and to integrate these replicates in a single analysis, which is not realized in many replicated landscape studies (Castillo et al. 2016; Hand et al. 2016; Short Bull et al. 2011; Villemey et al. 2016). Consideration of the overall landscape scale allows to assess the intensity of the general gene flow and to compare it among landscapes, using metrics of landscape composition and configuration. The degree of homogeneity among landscapes can be assessed and associated to its potential effects on the overall genetic structure. Moreover, it provides clues to interpret potential overall landscape effects, e.g. urban green

spaces or green waste management, which may influence the probability of passive dispersal events and lead to overall population homogenization.

At a finer spatial scale, local conditions such as habitat amount and habitat spatial structure (respectively linked to resource availability and fragmentation) play a major role in population functioning (DiLeo and Wagner 2016). For example, local conditions can influence population size (and consequently genetic drift) and dispersal through density-dependent processes (Baguette and Van Dyck 2007; Dahirel, Vardakis, et al. 2016; Pflüger and Balkenhol 2014).

Pairwise F_{ST} approaches classically compare genetic differentiation indices to different scenarios testing the effects of matrix quality on dispersal success (Pflüger and Balkenhol 2014). The simplest scenario is the isolation-by-distance model (IBD), which refers to limited dispersal across space based on Euclidean distances between populations. Based on functional connectivity concepts, isolation-by-resistance (IBR) models hypothesize that low resistant areas exchange a greater number of individuals (McRae 2006). The classically used resistance-based models are least-cost-path (LCP, Adriaensen et al. 2003) and circuit-theory- (CT-) based analyses (McRae et al. 2008). The different scenarios based on these two models can vary according to the resistance value sets, habitat types, and environmental conditions, which support assessing of their relative performances (e.g. Braaker et al. 2017; Dupont et al. 2017; Fenderson et al. 2014).

The effects of landscape fragmentation vary depending on organism mobility (Concepción et al. 2015). Low-mobility organisms can survive in relatively small habitat patches (Braaker, Ghazoul, et al. 2014). However, they tend to be intensively affected by fragmentation (and habitat loss, Öckinger et al. 2010; Piano et al. 2017) when they move among distant habitat patches to disperse or move away from disturbances. Despite their low degree of mobility, organisms such as terrestrial Gastropods can persist and are largely spread across urban landscapes (Barbato et al. 2017). The garden snail *Cornu aspersum* (Gastropoda, Helicidae, formerly *Helix aspersa*) is a widespread, synanthropic species (Ansart, Madec, and Guiller 2009; Kerney, Cameron, and Bertrand 2006; Barbato et al. 2017). It is poorly mobile (a maximum of 10-50 meters per month during activity periods, Dahirel, Vardakis, et al. 2016; Dan 1978) due to the extremely high cost associated to movement, in energy (foot muscle contraction) and water (mucus production, Denny 1980). *C. aspersum* lives in aggregated colonies connected by low ongoing gene flow. Spatial distances between populations strongly influence genetic differentiation (Arnaud 2003; Selander and Kaufman 1975; Arnaud et al. 1999). Moreover, snails are very sensitive to the type of substrate they are moving through, so their movements can be facilitated by road verges and hedgerows (Arnaud 2003), while roads drastically limit them (Baur and Baur 1990).

We used methodological approaches which aim at identifying the diversity of landscape effects on dispersal, based on landscape replication and multi-scale analyses. Landscape composition and configuration were characterized in overall landscapes and local environments, and functional connectivity scenarios were applied between population pairs. Resistance-based models (LCP and CT analyses) were compared in association with different sets of resistance values varying in distribution functions. For each scale, population differentiation was quantified using landscape, population, and pairwise F_{ST} , respectively. Based on a replicated study design, the effects of overall landscape, local environment, and

functional connectivity were assessed across and among twelve distinct urban landscapes. We expected the amount of favorable habitats (i.e. vegetation) to decrease population divergence whereas unfavorable land covers (roads, buildings) would increase it through fragmentation and barrier effects. We also expected IBR scenarios to better explain population structure than simple IBD models as snails have restricted dispersal capacities and are sensitive to landscape composition.

Materials and methods

Study sites and sampling design

The sampled sites were located in 3 different French urban agglomerations: Angers (Long-Term Ecological Research site [LTER] Zone Atelier Loire - 47°28'N, 0°33'W), Rennes (LTER Zone Atelier Armorique - 48°06'N, 1°40'W), and Lens (50°25'N, 2°49'W). In each urban agglomeration, we selected 4 landscape windows, named "landscapes". The 12 landscapes measured 1.3 km in diameter (SD = 0.3 – [Fig. 1](#)) with land covers consisting of 43% (SD = 12) of green infrastructures (wooded and herbaceous areas), while all the other surfaces were artificial (buildings, roads, asphalt surfaces, detailed in [Fig. 2](#)).

In each of the 12 landscapes, 10 snail populations were collected. *C. aspersum* discrete colonies have been estimated as panmictic units of 25 - 70 m in diameter (Selander and Kaufman 1975; Madec 1989; Arnaud et al. 1999). In this study, a population referred to individuals spatially aggregated across a maximum distance of 50m. Populations were on average 580 m (SD = 125) apart in each landscape. We sampled 21 individuals (SD = 3) in each population. Sampling took place from June to October 2016 in Angers and Rennes, and from April to November 2015 in Lens. Snails were found on lawns, at the base of hedgerows, along walls or sidewalks. A total of 2,600 snails was sampled.

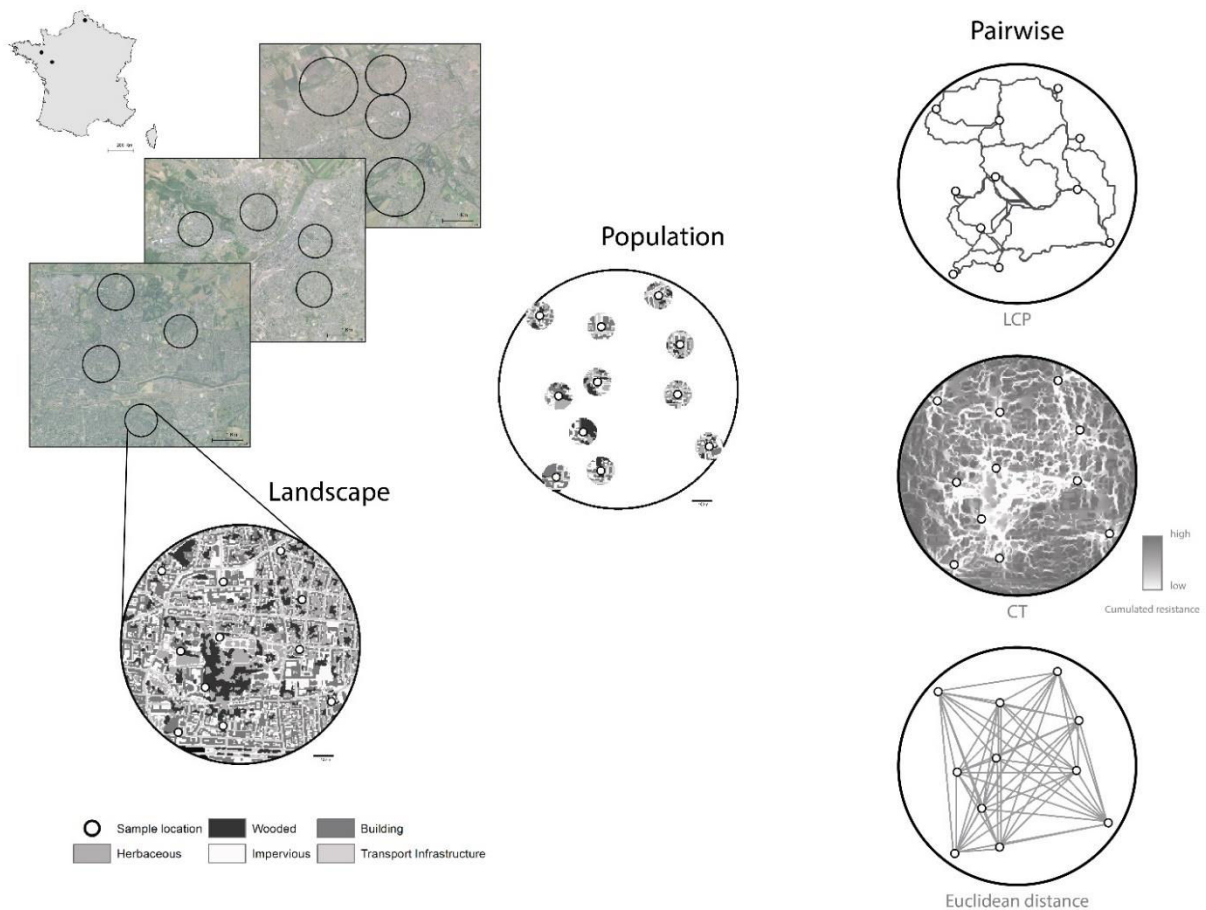


Figure 1: Replicated landscape study design located in three French agglomerations, with 4 landscapes (black circles) per agglomeration. Structural connectivity indices were extracted from land cover maps at the landscape and population scales. Functional connectivity was quantified by least-cost-path (LCP) and circuit-theory- (CT-) based analyses and compared with Euclidean distances through pairwise distance analyses.

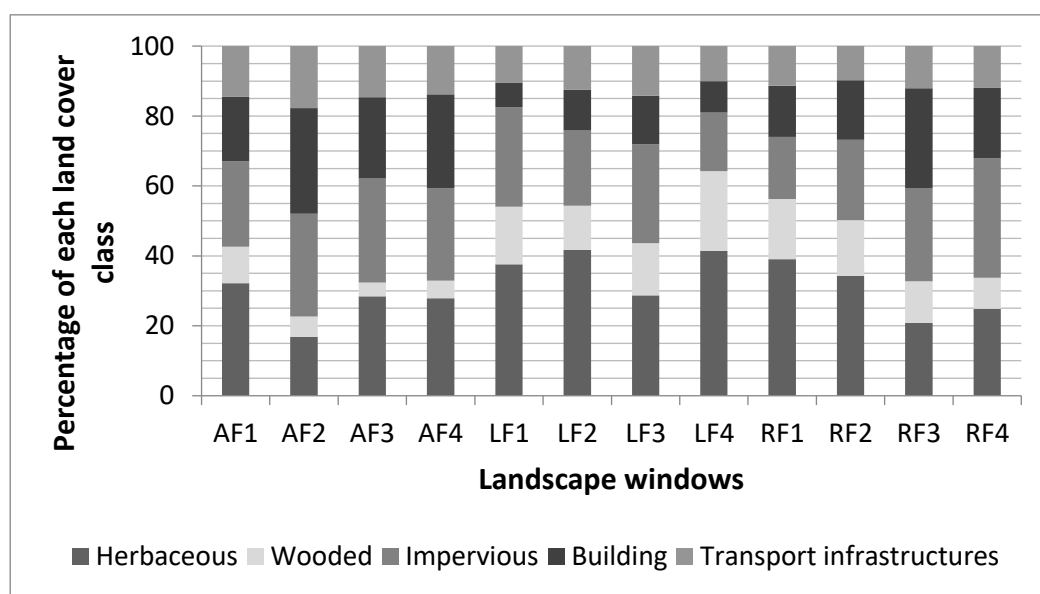


Figure 2: Percentage of each land cover class in the 12 landscapes. AF: Angers, LF: Lens, RF: Rennes.

Genetic data

DNA extraction, locus amplification and genotyping were performed as described in Guiller et al. (2000) and Arnaud et al. (2003), with slight modifications. Garden snails were genotyped at seven microsatellite loci ([Supp mat. Table 1](#)).

Total genomic DNA was extracted from foot muscle tissue (of fresh snails) mixed with 500 μ L of 10% Chelex-100 suspension preheated to 60°C and 15 μ L of Proteinase K (10 mg/mL). Samples were incubated overnight at 55°C. Then they were mixed twice at 100°C for 15 minutes.

The seven microsatellite loci were multiplexed in three distinct PCR reactions ([Ha6, Ha8], [Ha2, Ha10, Ha11], [Ha14, Ha16]). PCR amplifications were carried out in a total volume of 15 μ L containing 7 μ L of MyTaq™ Mix (Bioline), 0.5 μ L of each primer (0.2 μ M concentration), 1.25 μ L of extracted DNA sample, and completed with sterilized water. Cycling was performed with one 5-min step at 94°C, 35 cycles of 30 s at 94°C, 30 s at 51.4°C for [Ha6, Ha8] and [Ha14, Ha16] loci or at 54 °C for [Ha2, Ha10, Ha11], 30 s at 72°C, and one final 5-min step at 72°C before incubation at 4°C. Prior to genotyping with an ABI 3130 XL automated DNA sequencer (Applied Biosystems), 1.25 μ L of amplified DNA were mixed with 0.25 μ L of GeneScan™ 500 ROX™ dye size standard (Applied Biosystems) and 10 μ L of Hi-Di™ Formamide for 5 min at 95°C.

Alleles were scored using GeneMapper 4.1 (Applied Biosystems). Genotypic linkage disequilibrium and departures from Hardy Weinberg (HW) equilibrium were tested in each population using Fstat 2.9 (Goudet 2001). Genotypic (linkage) disequilibrium was altogether non-significant (except for one test in LF1 – adjusted p-value <0.05), so all markers were considered as independent. Significant departures from HW equilibrium (adjusted p-value <0.05) were found in 10 % of the 834 tests, with two loci showing the greatest deviations from HW equilibrium in Rennes landscapes (Ha16 and Ha11 - [Supp mat. Table 2](#)). We suspected null alleles, whose frequencies were mostly low (mean=0.067; SD = 0.064, [Supp mat. Table 3](#)), but occasionally reached >0.2 in Rennes landscapes. We thus computed landscape F_{ST} , population F_{ST} , and pairwise F_{ST} values by correcting for the presence of null alleles with an expectation maximization method using FreeNA software (Chapuis and Estoup 2007). Landscape F_{ST} was estimated including all sampled populations in each landscape. Population-specific F_{ST} was estimated between the focal population and all other populations in each landscape, reflecting the genetic differentiation of a population as compared to all other populations (Pflüger and Balkenhol 2014; Gaggiotti and Foll 2010). Pairwise F_{ST} was estimated between population pairs in each landscape. Allele frequencies and heterozygosities were computed with R (R Core Team 2015) and hierfstat R package (Goudet and Jombart 2015). Mean expected heterozygosity ranged from 0.69 to 0.85 (depending on landscape). The mean number of alleles was 7.7, and ranged between 5.7 and 10.3 ([Table 1](#)).

Table 1: Genetic statistics for each landscape: Number of sampled individuals (Tot nb), Mean Fis, mean observed heterozygosities (Ho), mean expected heterozygosities (He), mean number of alleles per locus, landscape FST (F_{STg}).

Study area	Tot nb	Mean Fis	Ho	He	Mean allele nb	F_{STg}
AF1	224	0.047	0.803	0.843	10.20	0.048
AF2	229	0.091	0.775	0.852	10.33	0.041
AF3	211	0.124	0.736	0.840	9.73	0.035
AF4	212	0.104	0.750	0.838	9.25	0.052
LF1	198	0.103	0.622	0.693	5.88	0.124
LF2	210	0.080	0.669	0.727	5.88	0.116
LF3	174	0.076	0.701	0.759	6.24	0.098
LF4	191	0.065	0.717	0.766	6.68	0.059
RF1	235	0.219	0.596	0.764	8.14	0.081
RF2	233	0.250	0.548	0.731	7.13	0.151
RF3	232	0.289	0.529	0.743	6.94	0.115
RF4	244	0.293	0.509	0.720	5.71	0.110
Grand mean	216	0.145	0.663	0.773	7.68	0.086

Landscape metrics and connectivity map modeling

For each city, a high resolution (5×5 m) land cover map was produced from GIS Data from the National Geographic Institute of France (BD TOPO (c) IGN - 2010). The maps distinguished 6 land cover classes: building, wooded areas, herbaceous areas, water bodies, transport infrastructures (roads and railways), and other impervious asphalt surfaces (e.g. parking lots, sidewalks – [Fig. 1](#) and [Fig. 2](#)). We computed simple landscape metrics applied to each land cover class (except water surfaces, which were rare) using two spatial pattern analysis programs, Fragstat v.4 (McGarigal et al. 2002) and Chloé2012 (Boussard and Baudry 2014). The percentage of landscape occupied by each characterized landscape composition (PLAND) and the mean area of patches for each land cover class (AREA (MN)) reported the landscape fragmentation level. As *Cornu aspersum* can detect boundaries between land cover types during exploration (Dahirel, Séguret, et al. 2016), we quantified another fragmentation metric that was the proportion of borders combining two different specified adjacent land cover classes (RATE COUPLE). These 20 landscape metrics (i.e. 5 land cover classes each for PLAND and AREA metrics, 10 combinations for RATE COUPLE) were computed at the landscape (the 12 landscapes - 1.3 km diameter) and population scales, with a buffer radius of 70 m around each population location, corresponding to the estimated panmictic unit size for the population scale ([Fig. 1](#)).

Regarding pairwise F_{ST} analysis, landscape connectivity was estimated with two different resistance-based models. These models are based on landscape resistance values that reflect the energetic cost for an individual to move, its willingness to move, and/or the risk of moving across each habitat class (Zeller, McGarigal, and Whiteley 2012). Populations are linked to each other across resistance maps (on which resistance values are applied to each land cover class)

by different algorithms, searching for optimal (less resistant) pathways. Least-cost-path (LCP) analyses predict the optimal path with the lowest cumulated resistance, whereas circuit-theory- (CT-) based models integrate all available pathways (McRae et al. 2008). To determine resistance values, hierarchization of land cover classes was adapted from the 4-level fuzzy coding system used by Falkner et al. (2001) to describe the degree of association of molluscan species to habitat types. Herbaceous areas were the most favorable habitat. Wooded and impervious areas were less favorable, followed by transport infrastructures. Building and water bodies were the less permeable areas (Table 2). Resistance-based model performance is known to vary with the transformation function applied to resistance values (Chardon, Adriaensen, and Matthysen 2003; Rayfield, Fortin, and Fall 2010). We created three sets of resistance values varying in transformation function: linear, exponential, and logarithmic functions, bounded from 1 to 100 (Table 2). LCP lengths were extracted with Graphab software (Foltête, Clauzel, and Vuidel 2012) and cumulated resistance (from CT-based analysis) with Circuitscape (McRae et al. 2008). Geographic Euclidean distances were also computed (ArcGIS, ESRI, and R-package g-distance, Van Etten 2017). All Euclidean and resistance distances were log-transformed and used in distinct regression analyses.

Table 2: Habitat classes, description, hierarchization (Hier) and resistance value sets; Exp : exponential, Log: logarithmic, Lin: linear

Habitat class	Description	Hier	Exp	Log	Lin
Herbaceous	Garden, lawn, grassland, ruderal area, herbaceous plant, bush, hedge, isolated trees	1	1	1	1
Wooded	Grove, tree, wood	2	13	50	33
Impervious	Asphalt surfaces other than roads, parking lots, sidewalks	2	13	50	33
Transport infrastructure	Road, railway	3	37	80	67
Building	Building, construction site	4	100	100	100
Water	Canal, ditch, pond	4	100	100	100

Statistical analyses

We first described the overall genetic structure of our data set by means of a hierarchical analysis of molecular variance using the R package hierfstat (Goudet and Jombart 2015).

At the landscape scale, we tested whether landscape F_{ST} was related to any landscape metrics with linear models by frequentist hypothesis testing (F statistics in ANOVA). Because of the small sample size (12 landscapes), landscape metrics were tested one after the other in the linear model.

For both population and pairwise F_{ST} analyses, the whole dataset (i.e. the 120 populations and 574 pairs included in the 12 landscapes) was used in linear mixed

models integrating landscape identity as a random factor. Despite the hierarchical sampling design, landscape identity could not be nested within the three cities because of model overfitting considerations. The number of levels would be too small (four landscapes) per random factor (city; Bolker et al. 2009).

At the population scale, the relation between population F_{ST} and local landscape metrics was analyzed in two steps. First, we used automated model selection (R package MuMin, Bartoń 2016) to compare additive mixed models that included a maximum of 10 variables (the number of 20 landscape metrics was too large for our sample size: 12×10 populations, Forstmeier, Wagenmakers, and Parker 2017). We retained variables included in models that were within 2 AICc units from the best model (Burnham and Anderson 2002) and computed the model-averaged importance of these variables. Then, we focused on landscape-specific effects by analyzing models build with each of the retained variables (fixed factor) and including a random slope to the random factor (D. Bates et al. 2014). Random effect variations were highlighted by likelihood ratio tests (LRT) by comparing models with and without random slopes (see Jaffé et al. 2016).

Pairwise F_{ST} (standardized with a logit function, (Rousset 1997) were used as the dependent variable, and resistance-based (least-cost lengths or cumulated resistances) or Euclidean distances were used as the independent variable in linear mixed models (random intercept and slope). Linear mixed models were compared based on their AICc values (J. B. Johnson and Omland 2004; Row et al. 2017). The correlation structure of the maximum likelihood population effect (MLPE, Peterman et al. 2014; Jaffé et al. 2016; Clarke, Rothery, and Raybould 2002; Van Strien, Keller, and Holderegger 2012) was added to the pairwise F_{ST} models. MLPE parameterization accounted for the covariate structure of allelic frequencies between populations in each landscape, corresponding to the proportion of the variance linked to the correlation between pairwise distances. The R package nmle (Pinheiro et al. 2016) was used with corMLPE R function (<https://github.com/nspope/corMLPE>). The contribution of landscape-specific effects was highlighted by LRT, comparing models with and without a random slope (Jaffé et al. 2016).

Moreover, landscape-specific effects were analyzed by linear models computed for each landscape (as classically done in non-replicated landscape studies, e.g. Dupont et al. 2017). This one-by-one landscape approach was applied to population and pairwise F_{ST} analyses. Metrics were separately tested in each model by hypothesis testing (F statistics in ANOVA). Focusing on population F_{ST} , we tried to determine why some landscape metrics were relevant as fixed factors in the whole dataset linear mixed model whereas they performed satisfactorily only in a few landscapes when landscapes were analyzed separately. We compared landscape metric values with permutation tests between the group of landscapes with relevant metrics and the group of remaining landscapes (see Short Bull et al. 2011).

Results

Landscape F_{ST}

Landscape F_{ST} values varied among landscapes (range: 0.035- 0.15; [Fig. 3](#), [Table 1](#); see also the Supplementary text for a global overview of the genetic structure across cities, landscapes and populations). The percentage of transport infrastructure was the only landscape metric (from a total of 20) with a significant relationship with landscape F_{ST} (slope estimate (SE) = -0.011 (0.004); F value = 8.2 on 1 and 10 DF; p-value = 0.017; $R^2=0.43$ – [Fig. 3](#)). Globally, populations were genetically more differentiated when landscapes comprised a low percentage of transport infrastructure (mainly roads).

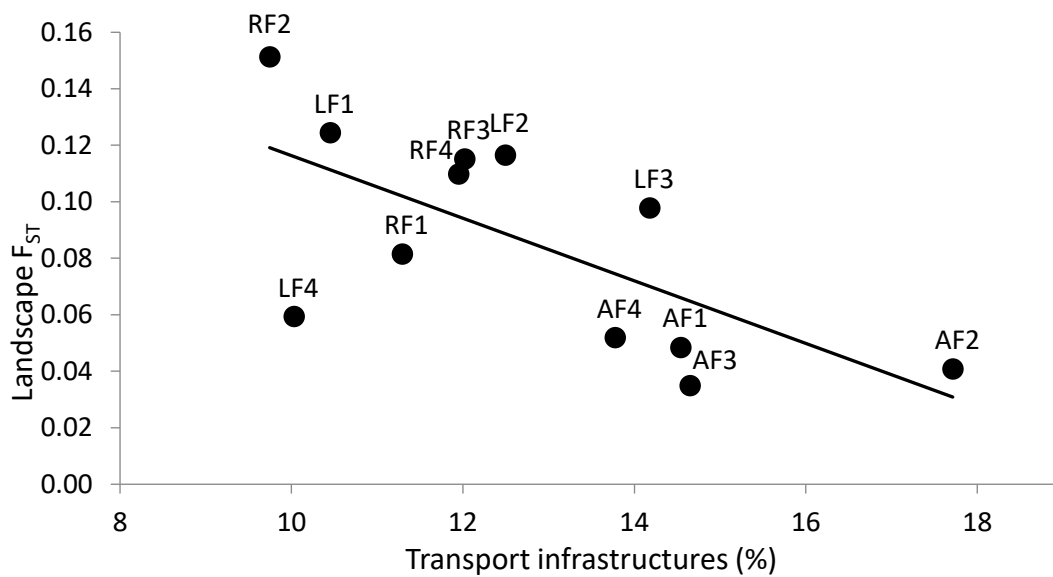


Figure 3: Landscape F_{ST} and percentage of surfaces occupied by transport infrastructures in each landscape; linear regression (line): $R^2=0.43$; slope estimate =-0.011

Population F_{ST}

Model selection retained three metrics included in models within 2 AICc units from the best model. Population F_{ST} values were positively correlated with the average surface of buildings (AREA building), the proportion of wooded/transport infrastructure borders (RATE COUPLE w/t) and wooded/impervious borders (RATE COUPLE w/i – [Table 3](#)). We focused on models associating one of the three retained metrics as a fixed factor and the landscape random factor with random intercept and slope. Variability among landscapes (random effects) was detected for these three models (LRT and random estimate ranges – [Table 3](#)). When each landscape was analyzed separately, the links between population F_{ST} and landscape metrics were not consistent across landscapes (fixed factor p-value <0.05 in less than three landscapes out of the 12 landscapes for each of the 20 landscape metrics: PLAND, AREA, RATE COUPLE for each land cover class). Only the average surface of buildings (AREA building) and proportion of wooded/transport infrastructure borders (RATE COUPLE w/t) were positively related with population F_{ST} in 3 different landscapes ([AF2, AF4, RF2] and [LF2, RF2, RF3],

respectively). We tested whether the non-significance of the average surface of buildings in some landscapes was linked with a reduced surface occupied by buildings, which may have been non-limiting for individual dispersal. AREA building was higher in the group of significant landscapes (mean (SD) = 437 (288) sq.m *vs.* mean (SD) = 315 (297) sq.m – permutation test, $p = 0.04$). No difference was detected for RATE COUPLE w/t values.

Table 3: Population F_{ST} analysis, regressions summarized according to landscape metrics associated with model-averaged importance, fixed estimate, standard error and range of the random estimates from random slope models; LRT ratio and level of significance, p-value: ***<0.001; *<0.05.

Landscape metrics	Model-averaged importance	Fixed estimate	Fixed SE	Random estimate range	LRT
RATE COUPLE wooded / transport infr.	0.56	0.61	0.49	[-1.82; 2.78]	24.4 ***
AREA building	0.51	0.27	0.17	[-0.53; 1.13]	30.1 ***
RATE COUPLE wooded/ impervious	0.74	0.63	0.32	[-0.68; 0.88]	4.7 *

Pairwise F_{ST}

Regarding pairwise analysis with the whole dataset (landscapes as a random factor), several models had lower AICc values than the null model (i.e. without any fixed factor – [Table 4](#)). These models included Euclidean distances or LCP distances for exponential, linear and logarithmic distributions of resistance values, and CT distances for all distributions of resistance values. Among those, three models equally outperformed the model with Euclidean distances: two models with LCP distances (logarithmic and exponential distributions) and one model with CT distances (exponential distribution – [Table 4](#)). We focused on the Euclidean distance model (i.e. the isolation by distance [IBD] model) to study variability among landscape random effects because among satisfactory models it was the most parsimonious model (regarding its intrinsic simplicity relatively to resistance-based models). The likelihood ratio test of this IBD model with or without a random slope was significant (LR = 7.98; $p = 0.018$). The magnitude of the landscape-specific IBD effect varied across landscapes. The mean IBD slope for all landscapes (fixed effect estimate) was 0.010, while landscape-specific IBD slopes (random effect estimates) ranged from -0.010 (AF2) to 0.014 (LF1, Fig. 4). When landscapes were analyzed separately (one linear model per landscape), null models (without any fixed effect) had the lowest AICc values in 11 landscapes. Only landscape LF3 had LCP distance models (all distributions of resistance values) better than the null model (delta AICc > 2).

Table 4: Pairwise F_{ST} analyses with distances as a fixed factor, fixed estimate, AICc, and $\Delta AICc$. Distances were extracted from least-cost-path (LCP) or circuit-theory (CT) analyses based on different distributions of resistance values: exponential (exp), logarithmic (log), linear (lin), and Euclidean distance (Euc)

Distance	Fixed estimate	Fixed SE	AICc	$\Delta AICc$
LCP.log	0.0094	0.0035	-2287.6	0
CT.exp	0.0272	0.0090	-2287.1	0.5
LCP.exp	0.0096	0.0032	-2286.9	0.7
Euc	0.0100	0.0035	-2284.3	3.3
LCP.lin	0.0091	0.0032	-2284.1	3.5
CT.lin	0.0223	0.0074	-2283.0	4.6
CT.log	0.0203	0.0068	-2281.4	6.2
null	NA	NA	-2270.5	17.1

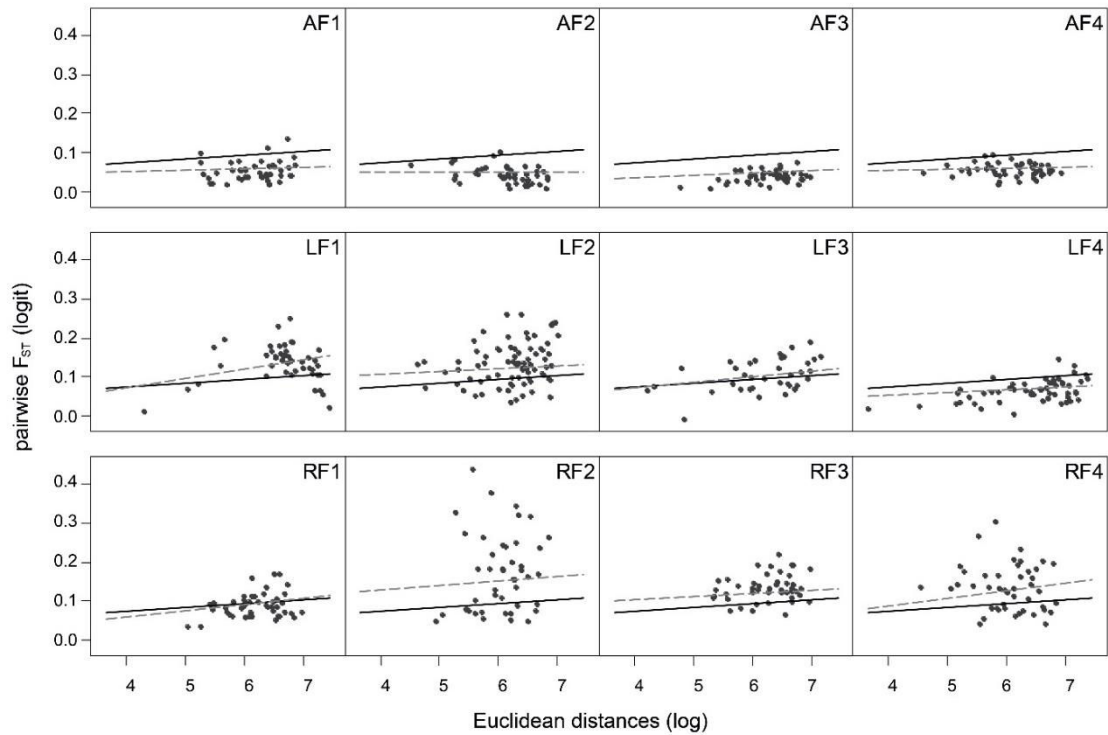


Figure 4: Isolation by Euclidean distance (IBD) in the 12 landscapes, fixed effect (black line) and landscape-specific random effect (grey dotted lines).

Discussion

We studied the population genetic structure of the garden snail (*Cornu aspersum*), an organism with restricted dispersal, across 12 fragmented urban landscapes. We aimed to obtain results with high generalization potential, and highlight the diversity of relationships between landscape and genetic patterns, by means of landscape replication and multi-scale analyses. Three different scales of analysis yielded diverse relationships between landscape structure, composition, functional connectivity, and population differentiation. We showed at the landscape scale that transport infrastructures decreased genetic differentiation. At the population scale, building surfaces, the proportions of borders combining wooded areas and roads or wooded areas and impervious surfaces increased genetic differentiation. We also documented isolation by distance and isolation by resistance for the species in urban matrices. Relationships between genetic differentiation and landscape characteristics were highly variable among landscapes, supporting the necessity to replicate landscapes.

Landscape structure and scales

At the landscape scale, populations were genetically more differentiated when roads were in low proportions. Roads are mainly recognized to act as barriers to dispersal (N. Balkenhol and Waits 2009; M. T. J. Johnson and Munshi-South 2017). However, in our case, no barrier effect was detected. Instead, we detected a positive effect of road on gene flow, meaning that roads were not only permeable but also facilitated gene flow. The potential role of roads as dispersal corridor has already been documented in the alpine newt (*Ichthyosaura alpestris*, Prunier et al. 2014) and is often linked with road verge effects. Gene flow can be favored by the presence of vegetated road verges known to facilitate animal dispersal (Holderegger and Di Giulio 2010) and favor snail dispersal movements (Baur and Baur 1990; Arnaud 2003). Another interpretation could be that roads increase events of passive dispersal. Snails have a great potential for passive dispersal associated with human activities (e.g. Aubry et al. 2006): some of their biological traits favor passive dispersal events, such as easily transported dormant stages or human-associated habitat requirements (Medley, Jenkins, and Hoffman 2015).

At the local environment scale, populations located close to large (enough) building areas were genetically different from the others. Based on these results, buildings can be considered as local fragmenting elements that impede gene exchanges between the focal population and the others, and limit population size. Despite the wide acceptance that buildings fragment cityscapes, this effect has rarely been precisely identified (but see Beninde et al. 2016) and is more often included in a general effect attributed to urban infrastructures (associated with roads and impervious areas, e.g. E. S. Davis et al. 2010; Delaney, Riley, and Fisher 2010; Munshi-South, Zolnik, and Harris 2016; Ruiz-González et al. 2014; Watts et al. 2004). The amount of borders associating wooded areas and roads or wooded and impervious areas was related to increased population differentiation, and by consequence showed a barrier effect. Wooded areas are not an optimal habitat for *Cornu aspersum* (Falkner et al. 2001). At this local scale, the proximity of wooded areas to roads (or other impervious areas) resulted in fragmented wooded patches and may have decreased habitat quality. A typical case was street trees associated with asphalt, covering the ground under the tree canopy (e.g. Fernández-Juricic

2000). We could also hypothesize that garden snails present in these wooded/road borders ran higher risks of mortality due to the negative effects of roads (e.g. crushing, dehydration, pollution, Balkenhol and Waits 2009; Forman 2003). Landscape- and population-related analyses extracted different significant landscape feature effects, which constituted examples of scale-dependent effects. Extrapolation across spatial scales can be misleading, so our results call for the study of multiple scales in landscape genetic studies.

Relevance of resistance-based models

IBD was validated as expected for a species with limited and highly costly dispersal movements (Bohonak 1999). Few resistance-based models outperformed the IBD model (LCP associated with logarithmic and exponential resistance value distribution and CT with exponential distribution). It was difficult to determine which distribution of resistance values performed best. Basically, the difference between distributions was the classification of intermediate-quality habitat classes, considered as rather favorable and similar to a secondary habitat (exponential distribution) or largely costly and risky (logarithmic distribution). Exponential distribution has been illustrated as a better distribution to apply to resistance values (e.g. Braaker, Moretti, et al. 2014; Driezen et al. 2007; Trainor et al. 2013). However, the best transformation may depend on the type of biological data confronted with resistance values (e.g. genetic distance or daily movement, Braaker et al. 2017). In our study, LCP and CT performed equally when associated with exponential distribution, and did not permit to conclude about the specific assumptions discriminating LCP and CT models (e.g. single or multiple optimal paths). Circuit-theory-based analysis is commonly highlighted as more informative than LCP about gene flow (McRae et al. 2008; Coulon et al. 2004; LaPoint et al. 2013; Garrido-Garduño et al. 2016), but comparisons have seldom been made in urban landscapes. Urban landscape characteristics could lead to different relative performances between LCP and CT-based models. Highly contrasted land covers, restricted habitat, or high landscape fragmentation may indeed reduce the number of potential pathways and movement success probability and thereby limit the added value of CT analysis.

Landscape replication

We showed that single landscape analyses led to various (sometimes opposite) conclusions about the effects of landscape on genetic structure. Gathering several landscape data in linear mixed models increased statistical power and provided general robust conclusions: for example, we validated the IBD model and identified landscape characteristics that influence dispersal that would not have been detected otherwise. Moreover, the mixed model offered the opportunity to study specific effects of landscape through random effect analysis. However, this opportunity to study the whole dataset of replicated landscapes with a mixed model seems to be rarely used (Short Bull et al. 2011; Villemey et al. 2016; Castillo et al. 2016; but see Jaffé et al. 2016, who did not replicate landscapes but species).

The correspondence between our general conclusions and landscape-specific contributions (single landscape analyses) was not straightforward. For example, at the population F_{ST} scale, landscape metrics that were significant in at least 3 landscapes were also significant in the analysis of the whole dataset. Variability in

landscape-specific results illustrates the difficulty to generalize results from single-landscape studies. Several arguments can be advanced to explain this variability across landscapes (Richardson et al. 2016). First, landscapes influence organisms in a heterogeneous way (e.g. Short Bull et al. 2011). In the case of the garden snail, the average surface occupied by buildings was a significant and positive predictor of population differentiation only in the three landscapes in which building surface was the highest. Second, statistical power may be too low to detect and quantify landscape effects when analyzing single landscapes (Jaquiéry et al. 2011). For example, analyses of pairwise distances in single landscape sorted the null model as the best one although a highly significant IBD was found when analyzing the whole dataset. Disentangling the relative importance of these and other factors on the differences expressed across landscapes is an interesting topic linked to replicated study designs that would deserve further investigations.

F_{ST}

F_{ST} is a robust metric widely used to describe population genetic structure (Holsinger and Weir 2009) and indirectly measures effective dispersal (successful gene flow) across evolutionary time scales (Broquet and Petit 2009). It is important to keep in mind that patterns of genetic differentiation result from a dynamic equilibrium between drift and dispersal, which are forces with opposite effects on population divergence. Genetic drift induces lower genetic differentiation between large populations than small ones independently of dispersal rate (Jaquiéry et al. 2011). However, the contribution of genetic drift is rarely discriminated (but see Prunier et al. 2015). Moreover, genetic structures need a certain amount of time to reach equilibrium after a landscape transformation or a disturbance. This time lag is difficult to assess because it depends on multiple demographic and landscape factors (Epps and Keyghobadi 2015). A time lag between landscape and genetic patterns may be frequent in urban landscapes due to high rates of area transformations and disturbances (Ramalho and Hobbs 2012).

We studied three different scales separately with three F_{ST} computing variations (landscape, population, and pairwise F_{ST}). It could be interesting to integrate data from each scale analysis into one model to quantify the relative contribution of each scale. The use of gravity models may be promising by explaining gene flow as a function of landscape predictors measured at both population and pairwise levels (DiLeo and Wagner 2016; Murphy et al. 2010; Pflüger and Balkenhol 2014).

Conclusion

We used landscape replication to highlight the effects of landscape composition, configuration and connectivity models on genetic differentiation of garden snail populations. Replication gave access to robust conclusions about the overall effects of landscape on population structure by linear mixed model analysis and the consideration of different scales of analysis. Relationships between landscape and genetic structure were also partly landscape- and scale-dependent.

Acknowledgements

We thank Stephane Dreano (UMR 6061, IGDR, Rennes) for technical help; Hervé Daniel, Arnaud Cochard, Guillaume Pain, Romain Georges and all students for their participation to snail collection. We also thank Maxime Dahirel, and the anonymous reviewers for their helpful comments on the manuscript. Financial support was provided by the French Nord-Pas-de-Calais and Bretagne regions (CORBAM project) and the French LTER “zones ateliers” network.

Data accessibility

The datasets with *C. aspersum* microsatellite genotypes are available from the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.p9f13>

Authors' Contributions

E.J.P., A.E., L.M. initiated and designed the study. M.B., A.E., P.P., L.M., V.B., E.J.P. collected the data, and M.C.M, A.G., M.B., P.P. performed molecular analyses. J.N. and V.B. provided maps. M.B. and P.P. conducted connectivity and landscape genetics analyses. M.B. performed statistical analyses and wrote the manuscript, supervised by E.J.P., A.E. and L.M..

Supplementary material

Supplementary table 1: Primer sequences and characteristics of microsatellite loci; *: N_{all}, total number of alleles and size-range were extracted from the dataset of the present study.

Locus	GenBank Accession no.	Primer Sequences (5'–3')	Annealing temp. (°C)	N _{all} *	Size- range (bp)*	Reference
Ha14	MF182629	AATGTTGCGCATCTGTTTG TGATGGTGCAATGGCGTAGT	51.4	34	100-165	This study
Ha16	MF182630	ACGTTTCATGTCTTTCCACAG CCACTCTGACTACAGGGGTAT	51.4	34	110-178	This study
Ha6	AF204932	TTATCCGCTTGATATATCCT ACTCGTACATGGTTGAAAAC	51.4	46	155-236	Guiller et al., 2000
Ha8	AF204937	AGTTTGCTGGTTTGTAACCTCG CGTTTTTAGCTCTTGAATACGG	51.4	36	148-212	Guiller et al., 2000
Ha2	AF204939	CGAAGCCTTTGGCACAATGT TCCCTGACACTGGAAGATGGA	54	22	290-332	Guiller et al., 2000
Ha10	AF204940	GCGTTCAATGTAGTTTATGTGCG GAGAACATGCATACAAACAAACATG	54	20	225-258	Guiller et al., 2000
Ha11	AF204938	CGTGTAATACTGGGCAACGT ACGGAAAGAGACAGAAAGTGAG	54	39	140-260	Guiller et al., 2000

Supplementary table 2: Summary of Hardy-Weinberg equilibrium tests in each population for each locus – P-values for Fis are indicated for each sample.

Landscape	Number of permutations	Adjusted p-value for 5% nominal level	Number of tests	Number of significant tests - heterozygosity deficiencies	Number of significant tests - heterozygosity excesses
AF1	1400	0.00071	70	3	0
AF2	1400	0.00071	70	5	0
AF3	1400	0.00071	70	6	0
AF4	1540	0.00065	77	4	0
LF1	1200	0.00083	60	3	0
LF2	1560	0.00064	78	2	0
LF3	1080	0.00093	54	4	0
LF4	1320	0.00076	66	0	0
RF1	1400	0.00071	70	17	0
RF2	1540	0.00065	77	17	0
RF3	1400	0.00071	70	14	0
RF4	1400	0.00071	70	11	0
			Total : 834	Percentage : 10.3	

Supplementary table 3: Mean (SD) null allele frequencies per landscape and per locus from population-specific data.

	AF1	AF2	AF3	AF4	LF1	LF2	LF3	LF4	RF1	RF2	RF3	RF4
Ha6	0.01 (0.02)	0.03 (0.05)	0.04 (0.06)	0.03 (0.03)	0.04 (0.05)	0.02 (0.04)	0.02 (0.02)	0.07 (0.08)	0.05 (0.07)	0.07 (0.07)	0.09 (0.08)	0.11 (0.07)
Ha8	0.02 (0.03)	0.02 (0.03)	0.01 (0.03)	0.02 (0.04)	0.00 (0.01)	0.04 (0.11)	0.02 (0.06)	0.01 (0.03)	0.05 (0.07)	0.04 (0.06)	0.07 (0.06)	0.07 (0.10)
Ha10	0.02 (0.03)	0.00 (0.00)	0.03 (0.04)	0.03 (0.05)	0.01 (0.01)	0.06 (0.11)	0.02 (0.04)	0.03 (0.04)	0.02 (0.03)	0.02 (0.03)	0.02 (0.04)	0.04 (0.04)
Ha11	0.05 (0.05)	0.07 (0.05)	0.04 (0.06)	0.10 (0.07)	0.04 (0.04)	0.02 (0.04)	0.03 (0.05)	0.04 (0.06)	0.20 (0.11)	0.20 (0.13)	0.22 (0.07)	0.22 (0.09)
Ha14	0.04 (0.05)	0.08 (0.06)	0.06 (0.06)	0.04 (0.06)	0.19 (0.09)	0.09 (0.10)	0.16 (0.12)	0.07 (0.08)	0.02 (0.03)	0.02 (0.03)	0.04 (0.09)	0.01 (0.02)
Ha16	0.01 (0.01)	0.05 (0.04)	0.06 (0.05)	0.04 (0.04)	NA	NA	NA	NA	0.27 (0.06)	0.25 (0.10)	0.24 (0.11)	0.21 (0.13)
Ha2	0.09 (0.05)	0.08 (0.09)	0.15 (0.12)	0.05 (0.05)	0.03 (0.05)	0.04 (0.05)	0.04 (0.08)	0.01 (0.04)	0.06 (0.07)	0.09 (0.11)	0.07 (0.07)	0.09 (0.11)

Supplementary text: Hierarchical F-statistics analysis

We performed a hierarchical F-statistic analysis over all loci (varcomp.glob function of hierfstat R package, Goudet & Jombart, 2015) and tested the effects of the different hierarchical levels on genetic differentiation (Goudet, 2005). Hierarchical levels were cities, landscapes and populations. We obtained $F_{\text{city/total}} = 0.098$; $F_{\text{landscape/city}} = 0.015$; $F_{\text{population/landscape}} = 0.085$. Each level, “city”, “landscape” and “population”, showed strong effects on genetic differentiation (p-values < 0.01 for each hierarchical level). Differentiation was similar for the “city” and “population” levels, and lower between landscapes within cities. The high differentiation between cities can be explained by the colonization and evolutionary histories (or other global process) differing between cities, while the lower differentiation observed between landscapes within cities shows in contrast that different landscapes in a city share a common history. Indeed, this lower differentiation between landscapes within cities cannot be explained solely by gene flow given the high differentiation between populations within landscapes. The high F_{ST} between populations within landscapes is consistent with former studies (Arnaud et al., 2003) and with the view that the garden snail is not moving too much at the scale we sampled.

Discussion générale et perspectives



1. Comportement et taux de mouvement
2. Génétique du paysage
3. Généralisation du modèle de connectivité
4. Outils d'aménagement en milieu urbain
5. Au-delà de la connectivité

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Face à la prise en compte croissante de la connectivité du paysage par les professionnels de l'environnement, le besoin d'outils accessibles, écologiquement fonctionnels et validés par des approches scientifiques est de plus en plus exprimé. Les modèles cartographiques de connectivité, comme les chemins de moindre coût, sont de bons candidats pour constituer des outils pertinents de cartographie des continuités écologiques. Toutefois, leur validation par des approches de terrain est encore lacunaire, surtout en milieu urbain, et couvre rarement plusieurs espèces. Notre objectif était donc de valider les continuités écologiques prédites par la méthode des chemins de moindre coût en milieu urbain par la prise en compte d'un large panel d'espèces, dans différentes villes.

Dans sa globalité, ce travail a cherché à répliquer et multiplier les modalités de validation des prédictions des LCP. Nous avons choisi des modèles biologiques aux capacités et modes de dispersion divers et aux préférences d'habitat ciblées sur les milieux ouverts ou les milieux fermés. Au sein de certains modèles biologiques (oiseaux et papillons), plusieurs espèces sont considérées. Nous avons réalisé les études sur plusieurs villes et les protocoles étaient répétés au sein d'un large panel de contextes paysagers répartis dans les villes. Nos approches de validation par l'observation ou l'expérimentation ont ciblé l'étude du mouvement à travers des taux de mouvement, de la trajectométrie et de la génétique des populations.

Pour chaque modèle biologique, un réseau de continuités écologiques a été modélisé puis étudié suivant un protocole spécifique, permettant de cibler différents aspects de la connectivité. Des différences de comportement sont observées entre les contextes paysagers prédits comme fortement connectés ou non connectés au niveau de la trajectométrie du hérisson, de la réponse à la repasse des passereaux forestiers et des taux de mouvement des papillons de nuit. La structure des populations d'escargots petits-gris est influencée quant à elle par certains éléments paysagers, mais ne montre qu'un lien partiel avec les modèles de connectivité. Ainsi, nous avons pu montrer que les zones de forte connectivité prédites par les LCP facilitent les mouvements par rapport à des zones moins connectées. La méthode des LCP s'avère donc pertinente dans les cas étudiés mais montre certaines limites dans le cas de l'escargot petit-gris.

1 Comportement et taux de mouvement

1.1 Différences de comportement en fonction de la connectivité prédite

Nos trois études de mouvement (hérisson, oiseaux, papillons) montrent des résultats convergents. Des différences de comportement sont détectées en fonction des contextes paysagers testés. Le mouvement apparaît facilité dans les zones prédites comme fortement connectées et au contraire réduit dans les zones non connectées.

1.1.1 Mouvement facilité en contexte prédit de forte connectivité

Les distances parcourues par le hérisson sont augmentées de 60% en HCC par rapport aux zones UCC. La distance atteinte par les passereaux lors des tests de repasse est plus que doublée et la probabilité de recapture des papillons de nuit est quatre fois plus élevée en HCC qu'en UCC. Le mouvement est augmenté de manière qualitative avec l'augmentation des distances parcourues et quantitative avec la probabilité de recapture. Ces différents mouvements observés peuvent être reliés à diverses activités telles que le nourrissage (pour le hérisson), la défense du territoire (pour les passereaux), ou encore la dispersion (pour les papillons). Ces activités correspondent à autant de fonctions attribuées aux continuités écologiques notamment aux corridors (Forman and Godron 1986; Rosenberg, Noon, and Meslow 1997). Différentes caractéristiques des zones prédites de forte connectivité peuvent être liées à la facilitation du mouvement. Ces zones sont dominées par des espaces de végétation pouvant constituer des habitats secondaires et une source de nourriture. Elles sont proches en structure du patch d'habitat et les lisières sont moins contrastées par rapport aux patches d'habitat que dans les zones d'UCC, ce qui entraîne une forte perméabilité (Haynes and Cronin 2006; Eycott et al. 2012). Appliqué au milieu urbain, une forte connectivité maintenue entre les espaces verts, par des corridors, des pas japonais ou une matrice de bonne qualité est utile aux mouvements, aux flux de gènes ou encore au maintien de la diversité spécifique (Caryl, Thomson, and Van der Ree 2013; Munshi-South 2012; Vergnes, Viol, and Clergeau 2012).

1.1.2 Mouvement limité mais présent en dehors des continuités écologiques

Nous avons observé des mouvements plus courts et moins fréquents dans les zones prédites comme non connectées, dominées par des surfaces imperméabilisées, des routes, et des surfaces bâties. Ces mouvements limités peuvent être dus à l'évitement de ces zones par les individus (comme illustré avec les préférences d'habitat du hérisson), ou encore au refus de traverser les routes, comme observé lors des tests de repasse (observations personnelles). Le mouvement peut aussi être empêché par les structures verticales, particulièrement pour les animaux « marcheurs » qui peuvent être bloqués par la présence de clôtures, de murs, mais aussi pour les animaux volants lorsque le bâti est de taille supérieure à leur hauteur de vol. Ce dernier point peut être illustré par la réduction de la diversité en insectes lorsque la hauteur des toits végétalisés augmente (MacIvor 2016). Le mouvement au sein de ces zones très imperméabilisées est potentiellement plus coûteux, le risque de mortalité est élevé et la ressource alimentaire y est plus rare que dans les espaces verts. D'autres études ont montré que différentes espèces évitent de traverser ce type de milieu comme les écureuils volants (Mäkeläinen et al. 2016), hérissons (Braaker, Moretti, et al. 2014), ou oiseaux (Tremblay and St Clair 2009; Shimazaki et al. 2016).

Bien que le mouvement soit réduit dans les zones de matrice très urbanisée, on peut remarquer qu'il n'y est pas totalement absent. Certaines espèces d'oiseaux comme le pouillot véloce (*P. collybita*) ou la mésange charbonnière (*P. major*) ont répondu à la repasse en UCC jusqu'à, en moyenne, 91 m et 44 m respectivement. Quelques papillons de nuit y ont été recapturés mais aussi simplement capturés, indiquant la présence d'individus autour des pièges en UCC (observations personnelles). On peut donc supposer que certains mouvements sont possibles à

travers ces zones de matrice en fonction du degré de tolérance de l'espèce aux perturbations anthropiques ou encore du risque de mortalité (Driscoll et al. 2013). L'augmentation de la qualité de la matrice pourrait bénéficier aux mouvements de ces individus.

1.2 De la mesure du mouvement à la dispersion

La majorité des études de connectivité est confrontée à la difficulté d'étudier les mouvements de dispersion entre populations. Ces derniers sont rares, difficilement observables et leur étude nécessite de recueillir des données sur de larges échelles temporelles et spatiales. Les mouvements que nous avons étudiés sont de plusieurs types : induits ou naturels, à l'intérieur ou à l'extérieur du domaine vital. Nos suivis sont ponctuels et s'étalent de quelques minutes à quelques jours. Les informations recueillies correspondent à des échelles temporelles et spatiales fines et restent donc partielles sur différents points : les mouvements dans les contextes de forte connectivité conduisent-ils avec succès à un autre patch ? Les milieux dans lesquels le mouvement n'est pas détecté sont-ils évités lors la dispersion ? De plus, cette échelle d'étude ne fournit pas d'information directe sur le rôle de la connectivité dans des processus globaux souvent cités comme objectifs de conservation (e.g. persistance des métapopulations, préservation de la biodiversité ou déplacement des aires de répartition des espèces faisant face aux changements climatiques (Crooks and Sanjayan 2006a; Beier et al. 2011).

Les mouvements étudiés à l'intérieur des domaines vitaux, ou encore induits, sont informatifs et complémentaires des mouvements de dispersion. Ils peuvent partager certaines caractéristiques communes avec ces derniers, comme les capacités et mode de déplacement, le coût du mouvement et les préférences d'habitat, permettant de considérer ces mouvements comme des proxys de mouvements de dispersion. Les préférences d'habitat lors de la dispersion peuvent être influencées par les expériences passées de l'individu telles que son habitat natal (J. M. Davis and Stamps 2004). Par exemple, le milan des marais, un rapace pourtant très mobile, montre lors de la dispersion une forte préférence pour des habitats similaires à son habitat natal induisant une connectivité réalisée faible (Fletcher et al. 2015). Dans certains cas, la dispersion peut être le sous-produit de mouvements de routine, exploratoires, exprimés lors de l'exploitation de ressources, sans l'expression de mouvements dirigés et spécifiques (Van Dyck and Baguette 2005). Enfin, des données recueillies à fines échelles spatiales et temporelles peuvent montrer une certaine correspondance et être utilisées pour prédire des mouvements à plus larges échelles (Revilla et al. 2004).

Sans avoir à chercher des points communs avec les mouvements de dispersion dirigés, comprendre comment la connectivité impacte les mouvements de routine est intéressant en soit car ces mouvements correspondent à des étapes particulières du cycle de vie de l'individu, influencent sa survie, et s'expriment à une échelle spécifique. Les mouvements de routine interviennent lors des activités de nourrissage, d'établissement, de défense du territoire, d'accès à un abri ou un nid. Ces mesures de mouvement à différentes échelles temporelles ou lors des différents états de mouvement peuvent être comparées et imbriquées dans des modèles de connectivité afin de tendre vers l'intégration de l'ensemble du cycle de vie de l'espèce (e.g. network modularity, Reichert et al. 2016, life-cycle based

approach, Zetterberg, Mörtberg, and Balfors 2010). Ces mesures de mouvement, continues et sur de longues périodes, sont de plus en plus accessibles ([encadré 4](#)).

Encadré 4 : Progrès techniques dans l'étude du mouvement

Les progrès techniques récents dans le suivi du mouvement et le développement rapide des biologgers (ou sensors) offrent de nombreuses opportunités de recherche (Kays et al. 2015; LaPoint et al. 2015; Neumann et al. 2015). Les nouveaux dispositifs de pistage sont miniaturisés ([Fig. 1A](#)), ce qui permet d'élargir le spectre des espèces pouvant être suivies. Ils permettent d'augmenter la résolution temporelle et spatiale des localisations enregistrées ([Fig. 1B](#)), tout en réduisant la force de main d'œuvre. En plus de relever des localisations GPS de manière continue, différents sensors peuvent être combinés pour mesurer un très large panel de variables d'environnement, de physiologie, de comportement de l'individu (e.g. luminosité : Dominoni 2017, rythme cardiaque : Duriez et al. 2014, accélérations : Sommerfeld et al. 2013; D. D. Brown et al. 2012, activité de nourrissage, altitude).

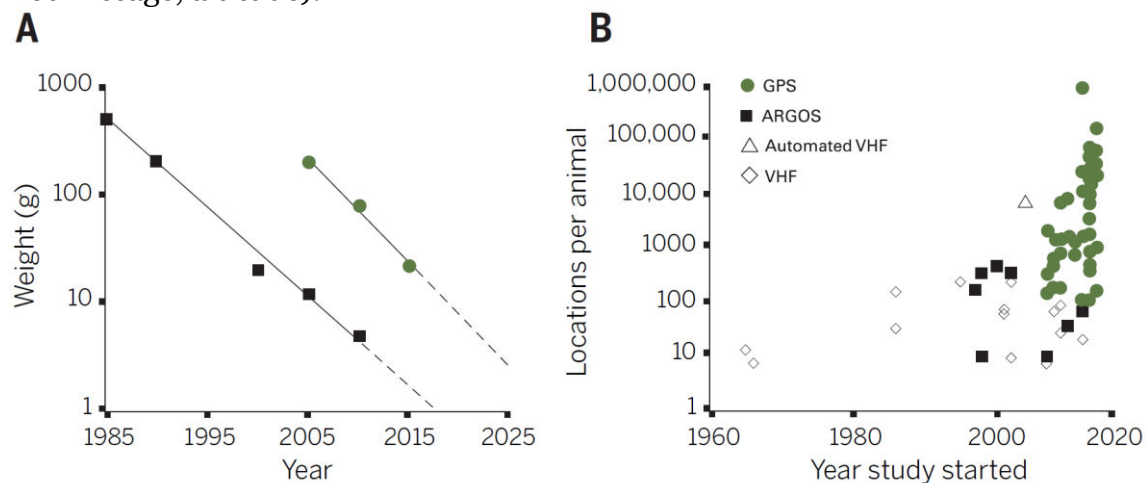


Figure 1 : deux exemples de l'intérêt des développements technologiques récents : diminution du poids des appareils au cours du temps (A) et augmentation de la quantité de données recueillies pour chaque individu suivi. Extrait de Kays et al. (2015).

Ces progrès technologiques rendent plus accessible l'étude des mouvements de dispersion, à l'extérieur du domaine vital ainsi que l'observation des réponses comportementales aux microstructures paysagères. Il serait intéressant de comparer les mouvements de dispersion réels aux mouvements mis en évidence par les protocoles expérimentaux que nous avons utilisés.

2 Génétique du paysage

La génétique du paysage apporte une vision complémentaire à l'étude du mouvement pour caractériser la connectivité. Elle offre une échelle d'étude beaucoup plus large que l'étude de mouvements.

2.1 Modèles de connectivité et escargot petit-gris

Les modèles de connectivité présentent certaines limites face à la structure des populations d'escargots petits-gris. Ils se montrent légèrement plus performants que le modèle d'isolement par la distance mais il est difficile de savoir si la méthode des LCP est plus adaptée que celle basée sur la théorie des circuits, ou encore quelle fonction de distribution des valeurs de résistance convient le mieux. La structure des populations est en lien avec différents éléments paysagers, illustrant les influences variées du paysage sur la dispersion du petit-gris. Les limites des modèles de connectivité peuvent provenir du décalage entre le modèle et l'écologie de l'espèce : caractérisation des types d'occupation du sol pas assez fine, résolution spatiale trop grossière, manque d'information sur la structure en trois dimensions de l'espace. D'autre part, la caractérisation de la structure des populations n'est pas le reflet direct de la dispersion active des individus et est donc influencée par d'autres processus telles la dispersion passive et la dérive génétique. L'échelle temporelle considérée est très longue (i.e. plusieurs générations), ce qui augmente le risque d'un décalage dans les dynamiques temporelles du paysage et des structures de population observées (Broquet and Petit 2009). Ceci est d'autant plus problématique pour l'étude du milieu urbain où les perturbations et les transformations de types d'occupation du sol sont fréquentes (Ramalho and Hobbs 2012). Pour répondre à ces limites, une cartographie plus fine du paysage et la caractérisation de la structure des populations sur une échelle temporelle plus courte pourraient augmenter la performance des modèles de connectivité.

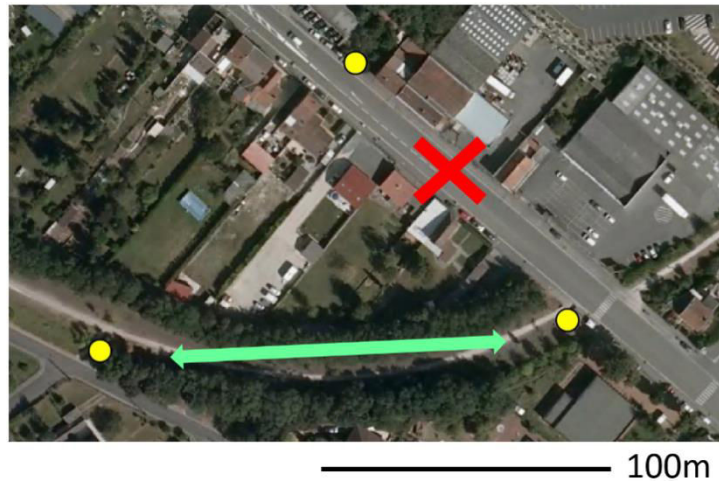
2.2 Génétique du paysage à l'échelle d'une génération

L'étude des flux génétiques sur un temps court permet d'isoler l'effet de la dispersion par rapport à d'autres forces évolutives comme la dérive (Broquet and Petit 2009). De plus, elle garantit la synchronie entre les dynamiques temporelles du paysage et des taux de dispersion observés. Le taux de dispersion instantané entre populations peut être estimé à partir des changements de distribution des fréquences alléliques entre les deux périodes d'échantillonnage (avant et après la saison de dispersion, Broquet et al. 2009). L'estimation des fréquences alléliques doit être assez précise pour mettre en évidence des événements de dispersion et constitue un défi technique au regard des méthodes de biologie moléculaire utilisées.

Nous avons cherché à développer ces méthodes dans une étude de connectivité encore en cours. Notre objectif est de quantifier les taux de dispersion entre populations séparées par différents éléments paysagers (surfaces herbacées ou routes) et ainsi faire le lien entre connectivité structurelle et connectivité fonctionnelle réalisée. Nous faisons l'hypothèse que la présence d'espaces verts entre les populations augmente le taux de dispersion et, à l'opposé, que la

dominance de surfaces imperméabilisées entre populations limite les échanges ([Fig. 2](#)).

Figure 2 : Localisation d'un groupe de trois populations de petits-gris (cercles jaunes) connectées par une zone de végétation continue ou séparées par une route



Nous avons échantillonné des escargots petits-gris sub-adultes au sein des mêmes populations, avant et après la période de dispersion (en Mai et en Octobre/Novembre 2016). Le plan d'échantillonnage est basé sur des groupes de trois populations, dont une population centrale connectée à la seconde population par une surface herbacée et séparée par une route de la troisième population ([Fig. 2](#)). Les populations sont éloignées d'environ 100 m, au sein de 6 groupes de trois populations, répartis dans les villes de Lens et de Rennes. Environ 30 individus sont prélevés au sein de chaque population, à la fois avant et après la phase de dispersion pour un total de 1200. Un protocole de génotypage à haut débit, développé à l'origine chez l'homme (Nguyen-Dumont et al. 2013, 2015), est en cours d'adaptation sur le petit-gris. Il consiste à amplifier en multiplex 192 SNPs (single-nucleotide polymorphism) pour chaque échantillon puis à séquencer les amplicons. Les travaux de biologie moléculaire sont en cours et réalisés en partenariat avec l'UMR ESE et la plateforme génomique environnementale et humaine (GEH).

3 Généralisation du modèle de connectivité : espèces et milieux

Nos études de mouvement montrent des convergences de sensibilité à la connectivité au sein d'un même modèle biologique mais aussi entre modèles biologiques. Nous discutons ici de la possibilité de généraliser les résultats et de construire des modèles de connectivité multi-espèces ou basés sur le degré de naturalité des habitats.

3.1 Biodiversité urbaine et continuités écologiques

La convergence des résultats entre espèces et modèles biologiques supporte l'hypothèse que les continuités écologiques sont utilisées par de nombreuses espèces présentes en ville. Cette généralisation peut être appuyée par le fait que la ville constitue un filtre important pour les communautés et entraîne la sélection de traits biologiques, partagés par les espèces urbaines (e.g. Croci, Butet, and Clergeau 2008). Cela conduit à une homogénéisation biotique propre aux milieux urbains (McKinney 2006). L'utilisation des zones de forte connectivité pourrait être une adaptation comportementale aux paysages fragmentés (LaPoint et al. 2013), partagée par les différentes espèces. Généralement, la connectivité paysagère est reconnue comme importante pour les grands animaux, qui ont de grands territoires et de bonnes capacités de mouvement (Beier and Noss 1998; Crooks and Sanjayan 2006a). Les espèces généralistes sont supposées moins sensibles à la présence de corridors car elles utilisent facilement la matrice pour se déplacer (Haddad and Tewksbury 2006; Gilbert-Norton et al. 2010). On peut se demander si ces principes généraux sont retrouvés en ville. Les espèces étudiées montrent une sensibilité à la présence de zones de forte connectivité, alors que plusieurs d'entre elles sont qualifiées de généralistes (e.g. mésanges, Mimet et al. 2013 et certaines espèces de papillons de nuit recapturées, Betzholtz and Franzén 2013). De même, d'autres espèces urbaines généralistes, ou « urban adapter », montrent un effet des continuités sur les flux de gènes (cas de la souris à pattes blanches, *Peromyscus leucopus*, Munshi-South 2012), et sur l'abondance des individus (cas de l'étourneau sansonnet, *Sturnus vulgaris*, présent dans la majorité des villes, Aronson et al. 2014; Fernández-Juricic 2000). Le rôle des continuités écologiques, en milieu urbain, pour les espèces généralistes et anthropophiles est encore à préciser (mais voir B. S. Evans et al. 2017).

3.2 Milieux ouverts, milieux fermés

Au cours de nos études, nous avons ciblé la modélisation des continuités écologiques sur les milieux ouverts ou les milieux fermés. Toutefois, on peut se poser la question de la pertinence de cette séparation entre milieux quand elle est appliquée au milieu urbain. Le paysage urbain tend à constituer une mosaïque fine et complexe de surfaces très contrastées, vertes et grises (Zhu et al. 2006). La plupart des espaces verts sont de taille réduite, par exemple au Royaume-Uni, seulement 13% des arbres urbains se trouvent dans des patchs de taille supérieure à 0.25 ha (K. L. Evans, Newson, and Gaston 2009). Les espèces strictement forestières ou de milieux herbacés nécessitant de grandes surfaces d'habitats continus sont donc rares en milieu urbain (Chace and Walsh 2006; Beninde, Veith, and Hochkirch 2015). De plus, les espaces verts présentent une hétérogénéité interne de composition et de structure de la végétation (Norton,

Evans, and Warren 2016). Dans nos paysages, les zones boisées sont le plus souvent en contact avec des zones herbacées, plutôt qu'avec tout autre type d'occupation du sol (les lisières des zones boisées sont à 77% à Lens et 47% à Rennes en contact avec des zones herbacées). Enfin, au niveau des modèles de connectivité, l'écart entre les valeurs de résistance utilisées pour les milieux herbacés et boisés est très faible car ceux-ci constituent les milieux les plus favorables du paysage urbain, l'utilisation de la transformation exponentielle minimisant cet écart. De plus, les cartes de LCP prédites basées sur les différents milieux convergent à environ 33%. La considération d'une classe espaces verts (réunissant milieux ouverts et fermés) dans un modèle de connectivité serait donc justifiée. On se rapprocherait alors des modèles multi-espèces ou basés sur le degré de naturalité des types d'occupation du sol.

On peut toutefois noter que cette généralisation n'est sans doute pas valable pour des espèces pour lesquelles la traversée des milieux fermés s'avère être plus difficile que la traversée de milieux imperméabilisés (cas du lézard, *Podarcis muralis*, Beninde et al. 2016).

3.3 Mise en pratique : Espèces cibles, multi-espèces et degré de naturalité

Lors de la construction de modèles de connectivité, plusieurs stratégies sont possibles : choisir une espèce cible, considérer un large groupe d'espèces différentes, ou s'appuyer sur le degré de naturalité de l'habitat. Le choix d'une espèce cible peut s'orienter sur une espèce dite « parapluie ». Appliqué à l'étude de la connectivité, c'est une espèce pour laquelle la conservation ou la restauration de ses habitats de dispersion favorisent la dispersion d'autres espèces (Breckheimer et al. 2014). Les besoins de l'espèce parapluie vont permettre de guider la gestion d'un plus grand nombre d'espèces pour lesquelles les informations sont plus rares. Cette approche a l'avantage de fournir une information directe des préférences d'habitat et des capacités de dispersion de l'espèce choisie, qui sont des éléments clés à renseigner dans le modèle de connectivité. Une bonne espèce parapluie peut être celle qui va avoir un grand domaine vital (e.g. les grands carnivores), ou qui sera plutôt généraliste, avec de bonnes capacités de dispersion (Cushman and Landguth 2012), ou au contraire très exigeante au regard de qualité d'habitat et de dispersion (faible pouvoir de dispersion, Baguette et al. 2013). Le choix d'une espèce patrimoniale, menacée ou emblématique, peut permettre une large adhésion du public au plan de conservation développé (Brodie et al. 2016). Toutefois, les réseaux écologiques ciblés sur une espèce peuvent avoir un intérêt limité face à des objectifs de conservation multi-espèces (Beier, Majka, and Spencer 2008).

Les modèles multi-espèces prennent en compte de nombreuses espèces aux traits d'histoire de vie et à l'écologie du mouvement différents (Albert et al. 2017). Les réseaux peuvent être créés espèce par espèce puis combinés ensuite (Xiu et al. 2017), ou bien un seul réseau est créé à partir d'un modèle biologique « fictif » reflétant les exigences écologiques du groupe d'espèces (Sahraoui, Foltête, and Clauzel 2017). Allant encore plus loin dans la généralisation, des réseaux s'appuyant sur le degré de naturalité des TOS ou au contraire le degré de perturbation par l'homme peuvent être modélisés (Theobald et al. 2012) et permettent de s'affranchir du choix d'espèces cibles. La résistance des TOS est alors reliée au degré de modification ou d'intensité d'utilisation par l'homme. Ces modèles peuvent être plus difficiles à valider car ils ne ciblent pas un flux

spécifique et mesurable comme les mouvements d'individus d'une espèce précise (Beier et al. 2011). Toutefois, ils sont faciles à répéter, relativement simples et nécessitent moins de puissance d'analyse. La comparaison de modèles de connectivité montre que les modèles de naturalité tendent à se rapprocher des modèles basés sur des espèces de grande taille et dispersant sur de longues distances (Krosby et al. 2015), mais ce sujet reste encore à approfondir, notamment en paysage urbain.

4 Outils d'aménagement en milieu urbain

Ce travail montre que les espaces verts connectés sont utilisés pour le déplacement des individus au sein de la ville. Il fournit des arguments scientifiques pour appuyer la préservation des espaces de nature en ville et souligne l'importance de leur mise en réseau.

4.1 Pertinence des LCP en milieu urbain

Ce travail montre que l'utilisation de la méthode d'analyse des chemins de moindre coût est adaptée au milieu urbain pour prédire des contextes de connectivité contrastés. Bien que les hypothèses biologiques associées à l'algorithme soient parfois jugées irréalistes (e.g. connaissance totale du paysage, un chemin optimal unique), différentes particularités du paysage urbain pourraient malgré tout les soutenir. Les chemins alternatifs en milieu urbain sont peu nombreux car les espaces verts sont rares. Le milieu urbain est très contrasté, les surfaces imperméabilisées y sont dominantes et globalement défavorables aux mouvements des animaux car coûteuses en énergie, dangereuses et pauvres en ressources alimentaires. Ce contraste conduit à canaliser les chemins au sein des mêmes espaces verts. La comparaison de différents modèles de connectivité appliqués au milieu urbain (LCP, théorie des circuits) montre une convergence des continuités écologiques prédites (données non publiées), mais ce type de comparaison est à notre connaissance encore rare dans la littérature. Braaker et al. (2017) montrent que la théorie des circuits est plus performante que les LCP pour expliquer la différenciation génétique de hérissons en ville, mais ils ne donnent pas d'indication sur le degré de superposition des continuités prédites par les deux méthodes.

On peut préciser ici que les contextes de connectivité contrastés utilisés dans les protocoles de validation représentent de façon bimodale le paysage (HCC et UCC). Cette dichotomie cherche à maximiser le contraste entre les contextes paysagers étudiés et gomme le panel de degrés de connectivité existant dans les LCP prédits et les variations de qualité de la matrice urbaine. Les différences entre les prédictions des modèles de connectivité (LCP ou théorie des circuits) ou encore les différences de comportement seraient moins visibles si elles se situaient dans des gammes de connectivités intermédiaires.

4.2 Une méthode de cartographie simple

Nous avons choisi de tester la pertinence d'une méthode de cartographie accessible, recommandée et utilisée par les professionnels de l'environnement (e.g. European Environment Agency 2014; Beier et al. 2011). Pour résumer, notre cartographie utilise moins d'une dizaine de types d'habitat, la taille des pixels est de 5 m, les zones source sont déterminées a priori et les valeurs de résistance ne sont pas directement issues de l'analyse de données biologiques. Nous n'avons pas complexifié le modèle en ajoutant des informations autres que les types d'occupation du sol, ou encore en cherchant à optimiser les valeurs de résistance. La méthode de modélisation testée est facilement accessible aux professionnels tant par la quantité de données nécessaire, que la disponibilité des logiciels de SIG et les temps en calcul.

Les continuités écologiques prédites par ce modèle montrent des comportements de mouvements facilités. Nos interprétations sont toutefois limitées quant à l'évaluation de la performance relative de notre modèle par rapport à d'autres types d'analyses plus ou moins complexes. Des modèles plus complexes pourraient être des modèles individu-centrés, utilisant des valeurs de résistance basées sur des données biologiques, ajoutant des variables autres que les types d'habitat telles que l'intensité de la pollution lumineuse, le volume du trafic, l'intensité du bruit, les modes de gestion des espaces verts (e.g. utilisation de produits phytosanitaires, Sordello 2017). A l'opposé, des modèles de connectivité plus simples pourraient être basés sur une approche structurelle en prenant simplement en compte la proportion d'espaces verts dans le paysage. Une procédure possible pour connaître la performance relative de tous ces types de modèle débiterait par l'évaluation de la performance des modèles complexes d'estimation de la connectivité pour ensuite tester progressivement des modèles de plus en plus simples (Baguette and Van Dyck 2007). Il est important de prendre en compte dans cette évaluation les compromis entre la quantité de données, le niveau de précision demandé, la simplification des méthodes d'analyse et la perte d'information.

5 Au-delà de la connectivité

Au-delà de la prise en compte des continuités écologiques à l'échelle de la ville, les stratégies de conservation doivent considérer les échanges possibles entre le milieu urbain et sa périphérie ainsi que la préservation des patchs d'habitats.

5.1 Echanges ville / périphérie

Notre étude a ciblé la connectivité au sein de la ville, il est toutefois important de considérer la ville à l'échelle régionale et d'intégrer les interfaces ville/campagne afin d'avoir une vision plus globale de la connectivité. Les continuités urbaines reconnues dans une ville doivent prendre en compte les continuités extérieures, par exemple celles reconnues à l'échelle régionale (SRCE), pour permettre les échanges et la traversée des villes par les espèces lors des processus de migration, dispersion ou modifications des aires de répartition (Theobald 2006; Gilchrist, Barker, and Handley 2016).

La prise en compte du contexte extérieur à la ville peut mener à une réflexion sur rôle potentiel de piège écologique du milieu urbain. Le piège écologique existe quand un animal sélectionne un habitat de faible qualité, plutôt qu'un autre habitat disponible de meilleure qualité, ne permettant pas d'assurer des taux de survie et de reproduction suffisants pour maintenir une population (Donovan and Thompson 2001). Rapporté à la théorie source-puits, le piège écologique correspond à un habitat puits qui est préféré plutôt qu'évité (Battin 2004). Par exemple, le halo de pollution lumineuse au-dessus des villes attire potentiellement les papillons de nuit des paysages environnants dans des habitats urbains peu favorables (A. J. Bates et al. 2014). Dans un contexte différent, la prédation par les chats domestiques de certaines espèces d'oiseaux menace le maintien des populations si celles-ci ne sont pas alimentées par l'immigration d'individus non urbains (van Heezik et al. 2010). Les connaissances précises pour prédire dans quelles conditions un espace vert urbain agit comme un piège écologique sont encore limitées et contrastées (e.g. Leston and Rodewald 2006; Bonnington, Gaston, and Evans 2015) et les exemples empiriques manquent (Lepczyk et al. n.d.). Parallèlement au phénomène de piège écologique, certaines populations sont capables de se maintenir en ville, comme le montrent de nombreuses adaptations ou modifications de comportement observées chez les espèces urbaines (Alberti 2015; McDonnell and Hahs 2015).

5.2 Importance de l'habitat

La préservation de la taille et de la qualité des patchs d'habitat constitue un enjeu de conservation complémentaire au maintien des continuités écologiques. L'influence relative des facteurs locaux et des variables paysagères à plus large échelle sur la biodiversité urbaine est souvent discutée. La taille des espaces verts urbains et leur qualité sont considérés comme les facteurs les plus importants pour le maintien de la biodiversité (Beninde, Veith, and Hochkirch 2015; Aronson et al. 2014). Ils garantissent la survie des individus, notamment chez les invertébrés (New 2015), et la viabilité des populations (Hodgson et al. 2011). De plus, taille des espaces verts et richesse spécifique sont corrélées positivement pour de nombreux taxa (Goddard, Dougill, and Benton 2010), notamment des papillons de nuit (A. J. Bates et al. 2014). Par ailleurs, certaines études ont montré

que les corridors étaient peu efficaces pour certains carabes et papillons de jour (Angold et al. 2006). Néanmoins, maintien de continuités écologiques et préservation de la taille des patchs d'habitat sont complémentaires quant à leur influence sur la richesse spécifique de nombreux taxa (Prevedello and Vieira 2010; Beninde, Veith, and Hochkirch 2015). Les continuités écologiques permettent de maintenir des surfaces de végétation qui, considérées individuellement possèdent une valeur intrinsèque, et qui surtout, considérées au sein d'un réseau, possède une valeur globale et fonctionnelle importante.

Cette distinction entre grande taille de patch et continuités constituées de multiples espaces verts de taille réduite nous amène à la distinction des stratégies de conservation du partage de l'espace (land sharing) ou de l'économie de l'espace (land sparing). Les intérêts relatifs des deux stratégies, souvent discutés, sont importants à considérer dans les villes, où l'espace et les moyens accordés à la conservation de la biodiversité sont limités (Lin and Fuller 2013). Le partage de l'espace implique que l'étalement urbain soit peu dense et entrecoupé uniformément d'espaces verts (petits parcs, jardins), tandis que l'économie de l'espace opte pour une urbanisation intensive et extrêmement compacte en marge de grands espaces de nature continus (grands parcs, réserves). Des analyses de scénarios avancent un effet négatif du partage de l'espace sur la diversité et l'abondance d'espèces peu adaptées à l'environnement urbain (Sushinsky et al. 2013; Norton, Evans, and Warren 2016). La stratégie d'économie de l'espace prévaut pour la conservation de nombreux services écosystémiques (stockage carbone, infiltration eau, pollinisation), mais le bien-être humain est augmenté par le partage de l'espace (Stott et al. 2015). Un compromis doit donc être adopté au sein de ce gradient en fonction de l'optimal recherché dans un contexte local. De nombreux points restent encore à approfondir comme l'influence des modes de gestion des espaces verts (Aronson et al. 2017), la taille limite et la configuration de patchs pour limiter la perte de biodiversité (Lin and Fuller 2013).

5.3 Planification urbaine et considérations multiples

L'application opérationnelle des réseaux écologiques est dépendante de considérations multiples, à la fois écologiques, économiques, sociales et culturelles. La planification est le résultat de l'équilibre entre des contraintes sociales, environnementales, techniques au sein d'un cadre législatif dans lequel les connaissances scientifiques sont impliquées. Les villes sont confrontées au défi de conserver une certaine biodiversité, tout en assurant le bien-être des citoyens et leur développement économique. Il peut donc y avoir un décalage entre les considérations propres à un maintien de la biodiversité et les plans d'urbanisation mis en place. Les continuités écologiques sont d'abord considérées par les planificateurs pour leur fonction support de récréation et de santé humaine (Gippoliti and Battisti 2017; Sandström, Angelstam, and Khakee 2006). Pour favoriser la prise en compte appliquée de la biodiversité, les scientifiques peuvent intégrer dans leurs analyses ces contraintes multidisciplinaires et proposer des modèles de réseaux socio-écologiques (Xiu et al. 2017). Un travail de priorisation peut permettre de définir des stratégies de gestion optimisant les intérêts multiples (biodiversité, services écosystémiques, coûts financiers, (Snäll et al. 2016). Les scientifiques ont aussi le rôle important de traduire leurs connaissances parfois complexes et partielles sur la biodiversité et l'écologie du paysage au moyen de recommandations et des outils efficaces, simples, compréhensibles et

pratiques pour augmenter leur approbation et leur application par les planificateurs (Norton, Evans, and Warren 2016).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

- Aben, Job, Diederik Strubbe, Frank Adriaensen, Stephen C. F. Palmer, Justin M. J. Travis, Luc Lens, and Erik Matthysen. 2014. "Simple Individual-Based Models Effectively Represent Afrotropical Forest Bird Movement in Complex Landscapes." *Journal of Applied Ecology* 51 (3):693–702. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12224>.
- Abrahms, Briana, Sarah C. Sawyer, Neil R. Jordan, J. Weldon McNutt, Alan M. Wilson, and Justin S. Brashares. 2017. "Does Wildlife Resource Selection Accurately Inform Corridor Conservation?" *Journal of Applied Ecology* 54 (2):412–422. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12714>.
- Adriaensen, F., J. P. Chardon, G. De Blust, E. Swinnen, S. Villalba, H. Gulinck, and E. Matthysen. 2003. "The Application of 'Least-Cost' Modelling as a Functional Landscape Model." *Landscape and Urban Planning* 64 (4):233–47. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00242-6](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00242-6).
- Adriaensen, F., and A. A. Dhondt. 1990. "Population Dynamics and Partial Migration of the European Robin (*Erithacus Rubecula*) in Different Habitats." *Journal of Animal Ecology* 59 (3):1077–90.
- Aebischer, Nicholas J., Peter A. Robertson, and Robert E. Kenward. 1993. "Compositional Analysis of Habitat Use From Animal Radio-Tracking Data." *Ecology* 74 (5):1313–25. <https://doi.org/10.2307/1940062>.
- Agostinelli, C., and U. Lund. 2011. "R Package Circular: Circular Statistics (Version 0.4-7)." 2011. <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>.
- Albert, Cécile H., Bronwyn Rayfield, Maria Dumitru, and Andrew Gonzalez. 2017. "Applying Network Theory to Prioritize Multi-Species Habitat Networks That Are Robust to Climate and Land-Use Change." *Conservation Biology*, April, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1111/cobi.12943>.
- Alberti, Marina. 2015. "Eco-Evolutionary Dynamics in an Urbanizing Planet." *Trends in Ecology & Evolution* 30 (2):114–26. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.007>.
- Allen, Corrie H., Lael Parrott, and Catherine Kyle. 2016. "An Individual-Based Modelling Approach to Estimate Landscape Connectivity for Bighorn Sheep (*Ovis Canadensis*)." *PeerJ* 4:e2001. <https://doi.org/10.7717/peerj.2001>.
- Amsallem, J., M. Deshayes, and M. Bonneville. 2010. "Analyse Comparative de Méthodes d'élaboration de Trames Vertes et Bleues Nationales et Régionales." *Sciences Eaux & Territoires*, no. 3:40–45.
- Anderson, Corey Devin, Bryan K. Epperson, Marie-Josée Fortin, Rolf Holderegger, Patrick M. A. James, Michael S. Rosenberg, Kim T. Scribner, and Stephen Spear. 2010. "Considering Spatial and Temporal Scale in Landscape-Genetic Studies of Gene Flow." *Molecular Ecology* 19 (17):3565–75. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04757.x>.
- Andreassen, H. P., S. Halle, and R. A. Ims. 1996. "Optimal Width of Movement Corridors for Root Voles : Not Too Marrow and Not Too Wide." *Journal of Applied Ecology* 33 (1):63–70.
- Angelone, Sonia, Felix Kienast, and Rolf Holderegger. 2011. "Where Movement Happens: Scale-Dependent Landscape Effects on Genetic Differentiation in the European

- Tree Frog." *Ecography* 34 (5):714–22. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06494.x>.
- Angold, P. G., J. P. Sadler, M. O. Hill, A. Pullin, S. Rushton, K. Austin, E. Small, et al. 2006. "Biodiversity in Urban Habitat Patches." *Science of The Total Environment* 360 (1–3):196–204. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2005.08.035>.
- Ansart, A., L. Madec, and A. Guiller. 2009. "Cornu Aspersum (Common Garden Snail)." CABI Invasive Species Compendium. 2009. <http://www.cabi.org/isc/datasheet/26821>.
- Arnaud, J. F. 2003. "Metapopulation Genetic Structure and Migration Pathways in the Land Snail *Helix Aspersa*: Influence of Landscape Heterogeneity." *Landscape Ecology* 18 (3):333–46. <https://doi.org/10.1023/A:1024409116214>.
- Arnaud, J. F., L. Madec, A. Bellido, and A. Guiller. 1999. "Microspatial Genetic Structure in the Land Snail *Helix Aspersa* (Gastropoda: Helicidae)." *Heredity* 83 (2):110–19. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.1999.00565.x>.
- Arnaud, J. F., L. Madec, A. Guiller, and J. Deunff. 2003. "Population Genetic Structure in a Human-Disturbed Environment: A Case Study in the Land Snail *Helix Aspersa* (Gastropoda: Pulmonata)." *Heredity* 90 (6):451–58. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800256>.
- Aronson, Myla FJ, Christopher A Lepczyk, Karl L Evans, Mark A Goddard, Susannah B Lerman, J Scott MacIvor, Charles H Nilon, and Timothy Vargo. 2017. "Biodiversity in the City: Key Challenges for Urban Green Space Management." *Frontiers in Ecology and the Environment* 15 (4):189–96. <https://doi.org/10.1002/fee.1480>.
- Aronson, Myla FJ, Frank A. La Sorte, Charles H. Nilon, Madhusudan Katti, Mark A. Goddard, Christopher A. Lepczyk, Paige S. Warren, et al. 2014. "A Global Analysis of the Impacts of Urbanization on Bird and Plant Diversity Reveals Key Anthropogenic Drivers." *Proc. R. Soc. B* 281 (1780):20133330. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3330>.
- Aubry, S., C. Labaune, F. Magnin, P. Roche, and L. Kiss. 2006. "Active and Passive Dispersal of an Invading Land Snail in Mediterranean France." *Journal of Animal Ecology* 75 (3):802–13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01100.x>.
- AUDIAR. 2014. "Place de La Nature En Ville à Rennes, Trame Écologique Urbaine." <http://www.audiar.org/etude/place-de-la-nature-en-ville-rennes>.
- Awade, Marcelo, and Jean Paul Metzger. 2008. "Using Gap-Crossing Capacity to Evaluate Functional Connectivity of Two Atlantic Rainforest Birds and Their Response to Fragmentation." *Austral Ecology* 33 (7):863–71. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2008.01857.x>.

B

- Baguette, Michel, Simon Blanchet, Delphine Legrand, Virginie M. Stevens, and Camille Turlure. 2013. "Individual Dispersal, Landscape Connectivity and Ecological Networks." *Biological Reviews* 88 (2):310–26. <https://doi.org/10.1111/brv.12000>.
- Baguette, Michel, and Gwénnaëlle Mennechez. 2004. "Resource and Habitat Patches, Landscape Ecology and Metapopulation Biology: A Consensual Viewpoint." *Oikos* 106 (2):399–403. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13120.x>.
- Baguette, Michel, Virginie M. Stevens, and Jean Clobert. 2014. "The Pros and Cons of Applying the Movement Ecology Paradigm for Studying Animal Dispersal." *Movement Ecology* 2 (1):13.

- Baguette, Michel, and Hans Van Dyck. 2007. "Landscape Connectivity and Animal Behavior: Functional Grain as a Key Determinant for Dispersal." *Landscape Ecology* 22 (8):1117–29. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9108-4>.
- Bakker, Victoria J. 2006. "Microhabitat Features Influence the Movements of Red Squirrels (*Tamiasciurus Hudsonicus*) on Unfamiliar Ground." *Journal of Mammalogy* 87 (1):124–30. <https://doi.org/10.1644/04-MAMM-A-050R2.1>.
- Bakker, Victoria J., and Dirk H. Van Vuren. 2004. "Gap-Crossing Decisions by the Red Squirrel, a Forest-Dependent Small Mammal." *Conservation Biology* 18 (3):689–97. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00149.x>.
- Balkenhol, N., and L.P. Waits. 2009. "Molecular Road Ecology: Exploring the Potential of Genetics for Investigating Transportation Impacts on Wildlife." *Molecular Ecology* 18 (20):4151–64. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04322.x>.
- Balkenhol, Niko, Lisette P. Waits, and R. J. Dezzani. 2009. "Statistical Approaches in Landscape Genetics: An Evaluation of Methods for Linking Landscape and Genetic Data." *Ecography* 32 (5):818–30. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05807.x>.
- Barbato, Debora, Andrea Benocci, Tancredi Caruso, and Giuseppe Manganeli. 2017. "The Role of Dispersal and Local Environment in Urban Land Snail Assemblages: An Example of Three Cities in Central Italy." *Urban Ecosystems*, January, 1–13. <https://doi.org/10.1007/s11252-017-0643-8>.
- Bartoń, K. 2016. *MuMIn: Multi-Model Inference* (version 1.15.6). <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>.
- Bates, Adam J, Jon P. Sadler, Dave Grundy, Norman Lowe, George Davis, David Baker, Malcolm Bridge, et al. 2014. "Garden and Landscape-Scale Correlates of Moths of Differing Conservation Status: Significant Effects of Urbanization and Habitat Diversity." *PLOS ONE* 9 (1):e86925. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086925>.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, and S. Walker. 2014. "Fitting Linear Mixed-Effects Models Using Lme4." *ArXiv:1406.5823 [Stat]*, June. <http://arxiv.org/abs/1406.5823>.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, S. Walker, R. Christensen, H. Singmann, B. Dai, G. Grothendieck, and P. Green. 2016. *Lme4: Linear Mixed-Effects Models Using Eigen and S4* (version 1.1-12). <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>.
- Battin, James. 2004. "When Good Animals Love Bad Habitats: Ecological Traps and the Conservation of Animal Populations." *Conservation Biology* 18 (6):1482–91. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00417.x>.
- Baur, A., and B. Baur. 1990. "Are Roads Barriers to Dispersal in the Land Snail *Arianta arbustorum*?" *Canadian Journal of Zoology* 68 (3):613–17. <https://doi.org/10.1139/z90-091>.
- Beier, Paul, Daniel R. Majka, and Wayne D. Spencer. 2008. "Forks in the Road: Choices in Procedures for Designing Wildland Linkages." *Conservation Biology* 22 (4):836–51. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00942.x>.
- Beier, Paul, and Reed F. Noss. 1998. "Do Habitat Corridors Provide Connectivity?" *Conservation Biology* 12 (6):1241–52. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.98036.x>.

- Beier, Paul, Wayne Spencer, Robert F. Baldwin, and Brad H. McRae. 2011. "Toward Best Practices for Developing Regional Connectivity Maps." *Conservation Biology* 25 (5):879–92. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01716.x>.
- Bélisle, Marc. 2005. "Measuring Landscape Connectivity: The Challenge of Behavioral Landscape Ecology." *Ecology* 86 (8):1988–95. <https://doi.org/10.1890/04-0923>.
- Bélisle, Marc, and André Desrochers. 2002. "Gap-Crossing Decisions by Forest Birds: An Empirical Basis for Parameterizing Spatially-Explicit, Individual-Based Models." *Landscape Ecology* 17 (3):219–31. <https://doi.org/10.1023/A:1020260326889>.
- Bélisle, Marc, André Desrochers, and Marie-Josée Fortin. 2001. "Influence of Forest Cover on the Movements of Forest Birds: A Homing Experiment." *Ecology* 82 (7):1893–1904. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1893:IOFCOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1893:IOFCOT]2.0.CO;2).
- Bélisle, Marc, and Colleen Cassady St Clair. 2001. "Cumulative Effects of Barriers on the Movements of Forest Birds." *Conservation Ecology* 5 (2):9.
- Bender, Darren J., and Lenore Fahrig. 2005. "Matrix Structure Obscures the Relationship Between Interpatch Movement and Patch Size and Isolation." *Ecology* 86 (4):1023–33. <https://doi.org/10.1890/03-0769>.
- Beninde, Joscha, Stephan Feldmeier, Maike Werner, Daniel Peroverde, Ulrich Schulte, Axel Hochkirch, and Michael Veith. 2016. "Cityscape Genetics: Structural vs. Functional Connectivity of an Urban Lizard Population." *Molecular Ecology* 25 (20):4984–5000. <https://doi.org/10.1111/mec.13810>.
- Beninde, Joscha, Michael Veith, and Axel Hochkirch. 2015. "Biodiversity in Cities Needs Space: A Meta-Analysis of Factors Determining Intra-Urban Biodiversity Variation." *Ecology Letters* 18 (6):581–92. <https://doi.org/10.1111/ele.12427>.
- Bennett, Andrew F. 1999. *Linkages in the Landscape: The Role of Corridors and Connectivity in Wildlife Conservation*. Gland, Switzerland/Cambridge, UK: IUCN.
- Bergerot, Benjamin, Pierline Tournant, Jean-Pierre Moussus, Virginie-M. Stevens, Romain Julliard, Michel Baguette, and Jean-Christophe Foltête. 2013. "Coupling Inter-Patch Movement Models and Landscape Graph to Assess Functional Connectivity." *Population Ecology* 55 (1):193–203. <https://doi.org/10.1007/s10144-012-0349-y>.
- Betts, Matthew G., Kevin J. Gutzwiller, Matthew J. Smith, W. Douglas Robinson, and Adam S. Hadley. 2015. "Improving Inferences about Functional Connectivity from Animal Translocation Experiments." *Landscape Ecology* 30 (4):585–93. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0156-x>.
- Betzholtz, Per-Eric, and Markus Franzén. 2013. "Ecological Characteristics Associated with High Mobility in Night-Active Moths." *Basic and Applied Ecology* 14 (3):271–79. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.01.004>.
- Biannic, M., J. P. Coillot, and J. Daguzan. 1995. "Circadian Cardiac Rhythm in Relation to Environmental Variables in the Snail *Helix Aspersa* Müller." *Journal of Molluscan Studies* 61 (2):289–92. <https://doi.org/10.1093/mollus/61.2.289>.
- Bocedi, Greta, Stephen C.F. Palmer, Guy Pe'er, Risto K. Heikkinen, Yiannis G. Matsinos, Kevin Watts, and Justin M.J. Travis. 2014. "RangeShifter: A Platform for Modelling Spatial Eco-Evolutionary Dynamics and Species' Responses to Environmental Changes." *Methods in Ecology and Evolution* 5 (4):388–96. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12162>.
- Bohonak, Andrew J. 1999. "Dispersal, Gene Flow, and Population Structure." *The Quarterly Review of Biology* 74 (1):21–45. <https://doi.org/10.1086/392950>.

- Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H.H. Stevens, and J-S. S. White. 2009. "Generalized Linear Mixed Models: A Practical Guide for Ecology and Evolution." *Trends in Ecology & Evolution* 24 (3):127–35. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>.
- Bolund, Per, and Sven Hunhammar. 1999. "Ecosystem Services in Urban Areas." *Ecological Economics* 29 (2):293–301. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00013-0](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00013-0).
- Bond, Monica L., Curtis M. Bradley, Christian Kiffner, Thomas A. Morrison, and Derek E. Lee. 2017. "A Multi-Method Approach to Delineate and Validate Migratory Corridors." *Landscape Ecology*, May, 1–17. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0537-4>.
- Bonnington, C., K. J. Gaston, and K. L. Evans. 2015. "Ecological Traps and Behavioural Adjustments of Urban Songbirds to Fine-Scale Spatial Variation in Predator Activity." *Animal Conservation* 18 (6):529–38. <https://doi.org/10.1111/acv.12206>.
- Bonte, Dries, Hans Van Dyck, James M. Bullock, Aurélie Coulon, Maria Delgado, Melanie Gibbs, Valerie Lehouck, et al. 2012. "Costs of Dispersal." *Biological Reviews* 87 (2):290–312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x>.
- Bonthoux, Sébastien, Marion Brun, Francesca Di Pietro, Sabine Greulich, and Sabine Bouché-Pillon. 2014. "How Can Wastelands Promote Biodiversity in Cities? A Review." *Landscape and Urban Planning* 132 (December):79–88. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.08.010>.
- Boscolo, Danilo, Jean Paul Metzger, and Jacques M. E. Viellard. 2006. "Efficiency of Playback for Assessing the Occurrence of Five Bird Species in Brazilian Atlantic Forest Fragments." *Anais Da Academia Brasileira de Ciências* 78 (4):629–44. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652006000400003>.
- Both, Christiaan, and Marcel E. Visser. 2000. "Breeding Territory Size Affects Fitness: An Experimental Study on Competition at the Individual Level." *Journal of Animal Ecology* 69 (6):1021–30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2000.00458.x>.
- Boussard, H., and J. Baudry. 2014. *Chloe212 : A Software for Landscape Pattern Analysis*. <http://www.rennes.inra.fr/sad/Outils-Produits/Outils-informatiques/Chloe>.
- Boyce, Mark S., Conor D. Mallory, Andrea T. Morehouse, Christina M. Prokopenko, Matthew A. Scrafford, and Camille H. Warbington. 2017. "Defining Landscapes and Scales to Model Landscape–Organism Interactions." *Current Landscape Ecology Reports*, September, 1–7. <https://doi.org/10.1007/s40823-017-0027-z>.
- Braaker, S., J. Ghazoul, M. K. Obrist, and M. Moretti. 2014. "Habitat Connectivity Shapes Urban Arthropod Communities: The Key Role of Green Roofs." *Ecology* 95 (4):1010–21. <https://doi.org/10.1890/13-0705.1>.
- Braaker, S., U. Kormann, F. Bontadina, and M. K. Obrist. 2017. "Prediction of Genetic Connectivity in Urban Ecosystems by Combining Detailed Movement Data, Genetic Data and Multi-Path Modelling." *Landscape and Urban Planning* 160 (April):107–14. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2016.12.011>.
- Braaker, S., M. Moretti, R. Boesch, J. Ghazoul, M. K. Obrist, and F. Bontadina. 2014. "Assessing Habitat Connectivity for Ground-Dwelling Animals in an Urban Environment." *Ecological Applications* 24 (7):1583–95. <https://doi.org/10.1890/13-1088.1>.

- Breckheimer, Ian, Nick M. Haddad, William F. Morris, Anne M. Trainor, William R. Fields, R. Todd Jobe, Brian R. Hudgens, Aaron Moody, and Jeffrey R. Walters. 2014. "Defining and Evaluating the Umbrella Species Concept for Conserving and Restoring Landscape Connectivity." *Conservation Biology* 28 (6):1584–93. <https://doi.org/10.1111/cobi.12362>.
- Brodie, Jedediah F., Midori Paxton, Kangayatkarasu Nagulendran, G. Balamurugan, Gopalasamy Reuben Clements, Glen Reynolds, Anuj Jain, and Jason Hon. 2016. "Connecting Science, Policy, and Implementation for Landscape-Scale Habitat Connectivity." *Conservation Biology* 30 (5):950–61. <https://doi.org/10.1111/cobi.12667>.
- Broquet, Thomas, and Eric J. Petit. 2009. "Molecular Estimation of Dispersal for Ecology and Population Genetics." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:193–216.
- Broquet, Thomas, Jonathan Yearsley, Alexandre H. Hirzel, Jérôme Goudet, and Nicolas Perrin. 2009. "Inferring Recent Migration Rates from Individual Genotypes." *Molecular Ecology* 18 (6):1048–60. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04058.x>.
- Brouwers, Niels C., and Adrian C. Newton. 2009. "Movement Rates of Woodland Invertebrates: A Systematic Review of Empirical Evidence." *Insect Conservation and Diversity* 2 (1):10–22. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2008.00041.x>.
- Brown, Danielle D., Scott LaPoint, Roland Kays, Wolfgang Heidrich, Franz Kümmerh, and Martin Wikelski. 2012. "Accelerometer-Informed GPS Telemetry: Reducing the Trade-off between Resolution and Longevity." *Wildlife Society Bulletin* 36 (1):139–46. <https://doi.org/10.1002/wsb.111>.
- Brown, Leone M., Rebecca K. Fuda, Nicolas Schtickzelle, Haley Coffman, Audrey Jost, Alice Kazberouk, Eliot Kemper, Emma Sass, and Elizabeth E. Crone. 2017. "Using Animal Movement Behavior to Categorize Land Cover and Predict Consequences for Connectivity and Patch Residence Times." *Landscape Ecology* 32 (8):1657–70. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0533-8>.
- Brudvig, Lars A., Shawn J. Leroux, Cécile H. Albert, Emilio M. Bruna, Kendi F. Davies, Robert M. Ewers, Douglas J. Levey, Renata Pardini, and Julian Resasco. 2017. "Evaluating Conceptual Models of Landscape Change." *Ecography* 40 (1):74–84. <https://doi.org/10.1111/ecog.02543>.
- Burnham, Kenneth P., and David R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer Science & Business Media.
- Burt, William Henry. 1943. "Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals." *Journal of Mammalogy* 24 (3):346–52.

C

- Cadenasso, Mary L., Steward T. A. Pickett, and Kirsten Schwarz. 2007. "Spatial Heterogeneity in Urban Ecosystems: Reconceptualizing Land Cover and a Framework for Classification." *Frontiers in Ecology and the Environment* 5 (2):80–88. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[80:SHIUER\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[80:SHIUER]2.0.CO;2).
- Calabrese, Justin M., and William F. Fagan. 2004. "A Comparison-Shopper's Guide to Connectivity Metrics." *Frontiers in Ecology and the Environment* 2 (10):529–36. <https://doi.org/10.2307/3868383>.

- Calenge, C., and A. B. Dufour. 2006. "Eigenanalysis of Selection Ratios from Animal Radio-Tracking Data." *Ecology* 87 (9):2349–55. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2349:EOSRFA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2349:EOSRFA]2.0.CO;2).
- Cameron, Ross W. F., Tijana Blanuša, Jane E. Taylor, Andrew Salisbury, Andrew J. Halstead, Béatrice Henricot, and Ken Thompson. 2012. "The Domestic Garden – Its Contribution to Urban Green Infrastructure." *Urban Forestry & Urban Greening* 11 (2):129–37. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2012.01.002>.
- Caryl, Fiona M., Katrina Thomson, and Rodney Van der Ree. 2013. "Permeability of the Urban Matrix to Arboreal Gliding Mammals: Sugar Gliders in Melbourne, Australia." *Austral Ecology* 38 (6):609–16. <https://doi.org/10.1111/aec.12006>.
- Casalegno, Stefano, Karen Anderson, Daniel TC Cox, Steven Hancock, and Kevin J. Gaston. 2017. "Ecological Connectivity in the Three-Dimensional Urban Green Volume Using Waveform Airborne Lidar." *Scientific Reports* 7. <https://doi.org/10.1038/srep45571>.
- Castellón, Traci D., and Kathryn E. Sieving. 2006. "An Experimental Test of Matrix Permeability and Corridor Use by an Endemic Understory Bird." *Conservation Biology* 20 (1):135–45. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00332.x>.
- Castillo, Jessica A., Clinton W. Epps, Mackenzie R. Jeffress, Chris Ray, Thomas J. Rodhouse, and Donelle Schwalm. 2016. "Replicated Landscape Genetic and Network Analyses Reveal Wide Variation in Functional Connectivity for American Pikas." *Ecological Applications* 26 (6):1660–76. <https://doi.org/10.1890/15-1452.1>.
- Chace, Jameson F., and John J. Walsh. 2006. "Urban Effects on Native Avifauna: A Review." *Landscape and Urban Planning* 74 (1):46–69. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.08.007>.
- Chapman, Jason W., Rebecca L. Nesbit, Laura E. Burgin, Don R. Reynolds, Alan D. Smith, Douglas R. Middleton, and Jane K. Hill. 2010. "Flight Orientation Behaviors Promote Optimal Migration Trajectories in High-Flying Insects." *Science* 327 (5966):682–85. <https://doi.org/10.1126/science.1182990>.
- Chapuis, Marie-Pierre, and Arnaud Estoup. 2007. "Microsatellite Null Alleles and Estimation of Population Differentiation." *Molecular Biology and Evolution* 24 (3):621–31. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl191>.
- Chardon, J. P., F. Adriaensen, and E. Matthysen. 2003. "Incorporating Landscape Elements into a Connectivity Measure: A Case Study for the Speckled Wood Butterfly (*Pararge Aegeria* L.)." *Landscape Ecology* 18 (6):561–73. <https://doi.org/10.1023/A:1026062530600>.
- Clarke, Ralph T., Peter Rothery, and Alan F. Raybould. 2002. "Confidence Limits for Regression Relationships between Distance Matrices: Estimating Gene Flow with Distance." *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 7 (3):361. <https://doi.org/10.1198/108571102320>.
- Clergeau, Philippe. 2007. *Une écologie du paysage urbain*. Rennes: Editions Apogée.
- Clergeau, Philippe, Solene Croci, Jukka Jokimäki, Marja-Liisa Kaisanlahti-Jokimäki, and Marco Dinetti. 2006. "Avifauna Homogenisation by Urbanisation: Analysis at Different European Latitudes." *Biological Conservation* 127 (3):336–44. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.035>.
- Concepción, Elena D., Marco Moretti, Florian Altermatt, Michael P. Nobis, and Martin K. Obrist. 2015. "Impacts of Urbanisation on Biodiversity: The Role of Species

- Mobility, Degree of Specialisation and Spatial Scale." *Oikos* 124 (12):1571–82. <https://doi.org/10.1111/oik.02166>.
- Conrad, Kelvin F., Martin S. Warren, Richard Fox, Mark S. Parsons, and Ian P. Woiwod. 2006. "Rapid Declines of Common, Widespread British Moths Provide Evidence of an Insect Biodiversity Crisis." *Biological Conservation* 132 (3):279–91. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.020>.
- Cooney, Scott A., Eric M. Schaubert, and Eric C. Hellgren. 2015. "Comparing Permeability of Matrix Cover Types for the Marsh Rice Rat (*Oryzomys Palustris*).¹" *Landscape Ecology* 30 (7):1307–20. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0185-5>.
- Cote, Julien, Elvire Bestion, Staffan Jacob, Justin Travis, Delphine Legrand, and Michel Baguette. 2017. "Evolution of Dispersal Strategies and Dispersal Syndromes in Fragmented Landscapes." *Ecography* 40 (1):56–73. <https://doi.org/10.1111/ecog.02538>.
- Coulon, A., J. Aben, S. C. F. Palmer, V. M. Stevens, T. Callens, D. Strubbe, L. Lens, E. Matthysen, M. Baguette, and J. M. J. Travis. 2015. "A Stochastic Movement Simulator Improves Estimates of Landscape Connectivity." *Ecology* 96 (8):2203–13. <https://doi.org/10.1890/14-1690.1>.
- Coulon, A., J. F. Cosson, J. M. Angibault, B. Cargnelutti, M. Galan, N. Morellet, E. J. Petit, S. Aulagnier, and A. J. M. Hewison. 2004. "Landscape Connectivity Influences Gene Flow in a Roe Deer Population Inhabiting a Fragmented Landscape: An Individual-based Approach." *Molecular Ecology* 13 (9):2841–50. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02253.x>.
- Cramp, S., K. E. L. Simmons, D. C. Brooks, N. J. Collar, E. Dunn, R. Gillmor, P. a. D. Hollom, et al. 1983. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic: 3. Waders to Gulls*. <http://www.vliz.be/en/imis?refid=4894>.
- Creegan, Helen P., and Patrick E. Osborne. 2005. "Gap-Crossing Decisions of Woodland Songbirds in Scotland: An Experimental Approach." *Journal of Applied Ecology* 42 (4):678–87. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01057.x>.
- Croci, Solène, Alain Butet, and Philippe Clergeau. 2008. "Does Urbanization Filter Birds on the Basis of Their Biological Traits." *The Condor* 110 (2):223–40. <https://doi.org/10.1525/cond.2008.8409>.
- Crooks, Kevin R., and M. Sanjayan. 2006a. *Connectivity Conservation*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- . 2006b. "Connectivity Conservation: Maintaining Connections for Nature." In *Connectivity Conservation*, 1–20. Cambridge University Press.
- Cushman, Samuel A., and Erin L. Landguth. 2012. "Multi-Taxa Population Connectivity in the Northern Rocky Mountains." *Ecological Modelling* 231 (April):101–12. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.02.011>.
- Cushman, Samuel A., Kevin S. McKelvey, Jim Hayden, and Michael K. Schwartz. 2006. "Gene Flow in Complex Landscapes: Testing Multiple Hypotheses with Causal Modeling." *The American Naturalist* 168 (4):486–99. <https://doi.org/10.1086/506976>.

D

- Dahirel, Maxime, Alice Séguret, Armelle Ansart, and Luc Madec. 2016. "Dispersal-Related Traits of the Snail *Cornu Aspersum* along an Urbanisation Gradient: Maintenance

- of Mobility across Life Stages despite High Costs." *Urban Ecosystems* 19 (4):1847–59. <https://doi.org/10.1007/s11252-016-0564-y>.
- Dahirel, Maxime, Michalis Vardakis, Armelle Ansart, and Luc Madec. 2016. "Density-Dependence across Dispersal Stages in a Hermaphrodite Land Snail: Insights from Discrete Choice Models." *Oecologia* 181 (4):1117–28. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3636-z>.
- Dan, N. 1978. "Studies on the Growth and Ecology of *Helix Aspersa* Müller." Manchester: University of Manchester.
- Davis, Emily S., Tomás E. Murray, Úna Fitzpatrick, Mark J. F. Brown, and Robert J. Paxton. 2010. "Landscape Effects on Extremely Fragmented Populations of a Rare Solitary Bee, *Colletes Floralis*." *Molecular Ecology* 19 (22):4922–35. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04868.x>.
- Davis, Jeremy M., and Judy A. Stamps. 2004. "The Effect of Natal Experience on Habitat Preferences." *Trends in Ecology & Evolution* 19 (8):411–16. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.006>.
- Deconchat, Marc, and Clélia Sirami. n.d. "RO4 : Nouveaux Horizons Pour l'Ecologie Des Paysages." *Sfecologie.Org* (blog). Accessed July 31, 2017. <https://www.sfecologie.org/regard/ro4-ecologie-des-paysages-m-deconchat-et-c-sirami/>.
- Delaney, Kathleen Semple, Seth P. D. Riley, and Robert N. Fisher. 2010. "A Rapid, Strong, and Convergent Genetic Response to Urban Habitat Fragmentation in Four Divergent and Widespread Vertebrates." *PLOS ONE* 5 (9):e12767. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012767>.
- Delattre, Thomas, Françoise Burel, Antoine Humeau, Virginie M. Stevens, Philippe Vernon, and Michel Baguette. 2010. "Dispersal Mood Revealed by Shifts from Routine to Direct Flights in the Meadow Brown Butterfly *Maniola Jurtina*." *Oikos* 119 (12):1900–1908. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18615.x>.
- Denny, Mark. 1980. "Locomotion: The Cost of Gastropod Crawling." *Science* 208 (4449):1288–90. <https://doi.org/10.1126/science.208.4449.1288>.
- Desrochers, André, and Susan J. Hannon. 1997. "Gap Crossing Decisions by Forest Songbirds during the Post-Fledging Period." *Conservation Biology* 11 (5):1204–10. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96187.x>.
- Develey, Pedro F., and Philip C. Stouffer. 2001. "Effects of Roads on Movements by Understory Birds in Mixed-Species Flocks in Central Amazonian Brazil." *Conservation Biology* 15 (5):1416–22. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.00170.x>.
- Dijkstra, E. W. 1959. "A Note on Two Problems in Connexion with Graphs." *Numerische Mathematik* 1 (1):269–71. <https://doi.org/10.1007/BF01386390>.
- DiLeo, Michelle F., and Helene H. Wagner. 2016. "A Landscape Ecologist's Agenda for Landscape Genetics." *Current Landscape Ecology Reports* 1 (3):115–26. <https://doi.org/10.1007/s40823-016-0013-x>.
- Dominoni, Davide M. 2017. "Ecological Effects of Light Pollution: How Can We Improve Our Understanding Using Light Loggers on Individual Animals?" In *Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments*, edited by Enrique Murgui and Marcus Hedblom, 251–70. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-43314-1_13.

- Doncaster, C. Patrick, Carlo Rondinini, and Paul C. D. Johnson. 2001. "Field Test for Environmental Correlates of Dispersal in Hedgehogs *Erinaceus Europaeus*." *Journal of Animal Ecology* 70 (1):33–46.
- Donovan, Therese M., and Frank R. Thompson. 2001. "Modeling the Ecological Trap Hypothesis: A Habitat and Demographic Analysis for Migrant Songbirds." *Ecological Applications* 11 (3):871–82. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[0871:MTETHA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0871:MTETHA]2.0.CO;2).
- Dowding, Claire V., Stephen Harris, Simon Poulton, and Philip J. Baker. 2010. "Nocturnal Ranging Behaviour of Urban Hedgehogs, *Erinaceus Europaeus*, in Relation to Risk and Reward." *Animal Behaviour* 80 (1):13–21. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.04.007>.
- Driezen, Kassandra, Frank Adriaensen, Carlo Rondinini, C. Patrick Doncaster, and Erik Matthysen. 2007. "Evaluating Least-Cost Model Predictions with Empirical Dispersal Data: A Case-Study Using Radiotracking Data of Hedgehogs (*Erinaceus Europaeus*)." *Ecological Modelling* 209 (2–4):314–22. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.07.002>.
- Driscoll, Don A., Sam C. Banks, Philip S. Barton, David B. Lindenmayer, and Annabel L. Smith. 2013. "Conceptual Domain of the Matrix in Fragmented Landscapes." *Trends in Ecology & Evolution* 28 (10):605–13. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.06.010>.
- Dudaniec, Rachael Y., Jonathan R. Rhodes, Jessica Worthington Wilmer, Mitchell Lyons, Kristen E. Lee, Clive A. McAlpine, and Frank N. Carrick. 2013. "Using Multilevel Models to Identify Drivers of Landscape-Genetic Structure among Management Areas." *Molecular Ecology* 22 (14):3752–65. <https://doi.org/10.1111/mec.12359>.
- Dulieu, RL, THOMAS Merckx, NICHOLAS Paling, and GRAHAM Holloway. 2007. "Using Mark-Release-Recapture to Investigate Habitat Use in a Range of Common Macro-Moth Species." *Centre for Wildlife Assessment & Conservation E-Journal* 1:1–9.
- Dunning, John B., Brent J. Danielson, and H. Ronald Pulliam. 1992. "Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes." *Oikos* 65 (1):169–75. <https://doi.org/10.2307/3544901>.
- Dupont, L., M. Torres-Leguizamon, P. René-Corail, and J. Mathieu. 2017. "Landscape Features Impact Connectivity between Soil Populations: A Comparative Study of Gene Flow in Earthworms." *Molecular Ecology* 26 (12):3128–40. <https://doi.org/10.1111/mec.14102>.
- Duriez, Olivier, Akiko Kato, Clara Tromp, Giacomo Dell'Omo, Alexei L. Vyssotski, François Sarrazin, and Yan Ropert-Coudert. 2014. "How Cheap Is Soaring Flight in Raptors? A Preliminary Investigation in Freely-Flying Vultures." *PLOS ONE* 9 (1):e84887. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084887>.

E

- Epps, Clinton W., and Nusha Keyghobadi. 2015. "Landscape Genetics in a Changing World: Disentangling Historical and Contemporary Influences and Inferring Change." *Molecular Ecology* 24 (24):6021–40. <https://doi.org/10.1111/mec.13454>.
- Etherington, Thomas R. 2016. "Least-Cost Modelling and Landscape Ecology: Concepts, Applications, and Opportunities." *Current Landscape Ecology Reports* 1 (1):40–53. <https://doi.org/10.1007/s40823-016-0006-9>.

- European Commission. 2013. "Green Infrastructure (GI)—Enhancing Europe's Natural Capital." COM/2013/0249 final. Brussels: Communication from the Commission to the European Parliament, the Council, the European Economic and Social Committee and the committees of the Regions. <http://eurlex.europa.eu/legal-content/EN/TXT>.
- European Environment Agency. 2014. "Spatial Analysis of Green Infrastructure in Europe." Technical report 2. <https://www.eea.europa.eu/publications>.
- Evanno, Guillaume, Luc Madec, and Jean-François Arnaud. 2005. "Multiple Paternity and Postcopulatory Sexual Selection in a Hermaphrodite: What Influences Sperm Precedence in the Garden Snail *Helix Aspersa*?" *Molecular Ecology* 14 (3):805–12. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02449.x>.
- Evans, Brian S., A. Marm Kilpatrick, Allen H. Hurlbert, and Peter P. Marra. 2017. "Dispersal in the Urban Matrix: Assessing the Influence of Landscape Permeability on the Settlement Patterns of Breeding Songbirds." *Frontiers in Ecology and Evolution* 5. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00063>.
- Evans, Karl L., Stuart E. Newson, and Kevin J. Gaston. 2009. "Habitat Influences on Urban Avian Assemblages." *Ibis* 151 (1):19–39. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00898.x>.
- Ewers, Robert M., and Raphael K. Didham. 2006. "Confounding Factors in the Detection of Species Responses to Habitat Fragmentation." *Biological Reviews* 81 (1):117–42. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006949>.
- Eycott, Amy E., Gavin B. Stewart, Lisette M. Buyung-Ali, Diana E. Bowler, Kevin Watts, and Andrew S. Pullin. 2012. "A Meta-Analysis on the Impact of Different Matrix Structures on Species Movement Rates." *Landscape Ecology* 27 (9):1263–78. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9781-9>.
- Eyre, M. D., M. L. Luff, and J. C. Woodward. 2003. "Beetles (Coleoptera) on Brownfield Sites in England: An Important Conservation Resource?" *Journal of Insect Conservation* 7 (4):223–31. <https://doi.org/10.1023/B:JICO.0000021020.66549.1e>.

F

- Fagan, Matthew E., Ruth S. DeFries, Steven E. Sesnie, J. Pablo Arroyo-Mora, and Robin L. Chazdon. 2016. "Targeted Reforestation Could Reverse Declines in Connectivity for Understory Birds in a Tropical Habitat Corridor." *Ecological Applications* 26 (5):1456–74. <https://doi.org/10.1890/14-2188>.
- Fagan, William F., and Justin M. Calabrese. 2006. "Quantifying Connectivity: Balancing Metric Performance with Data Requirements." In *Connectivity Conservation*, edited by Kevin R. Crooks and M. Sanjayan, 297–317. Cambridge University Press.
- Fahrig, L. 2003. "Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34 (1):487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>.
- . 2007. "Non-Optimal Animal Movement in Human-Altered Landscapes." *Functional Ecology* 21 (6):1003–15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01326.x>.
- Falkner, Gerhard, Petr Obrdlík, Emmanuel Castella, and Cartin CD Speight. 2001. *Shelled Gastropoda of Western Europe*. München: Friedrich-Held-Gesellschaft.

- Falls, J. B. 1981. "Mapping Territories with Playback: An Accurate Census Method for Songbirds." In *Estimating Numbers of Terrestrial Birds*, edited by C. J. Ralph and J. M. Scott, Studies in avian biology, 6:86–91. Kansas: Allen press.
- Fenderson, Lindsey E., Adrienne I. Kovach, John A. Litvaitis, Kathleen M. O'Brien, Kelly M. Boland, and Walter J. Jakubas. 2014. "A Multiscale Analysis of Gene Flow for the New England Cottontail, an Imperiled Habitat Specialist in a Fragmented Landscape." *Ecology and Evolution* 4 (10):1853–75. <https://doi.org/10.1002/ece3.1068>.
- Ferenc, Michal, Ondřej Sedláček, and Roman Fuchs. 2014. "How to Improve Urban Greenspace for Woodland Birds: Site and Local-Scale Determinants of Bird Species Richness." *Urban Ecosystems* 17 (2):625–40. <https://doi.org/10.1007/s11252-013-0328-x>.
- Fernández-Juricic, Esteban. 2000. "Avifaunal Use of Wooded Streets in an Urban Landscape." *Conservation Biology* 14 (2):513–21. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98600.x>.
- Ferry, C., B. Frochot, and Y. Leruth. 1981. "Territory and Home Range of the Blackcap (*Sylvia atricapilla*) and Some Other Passerines, Assessed and Compared by Mapping and Capture–recapture." *Studies in Avian Biology* 6:119–120.
- Fischer, Joern, and David B. Lindenmayer. 2006. "Beyond Fragmentation: The Continuum Model for Fauna Research and Conservation in Human-Modified Landscapes." *Oikos* 112 (2):473–80. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14148.x>.
- Fleishman, Erica, Jesse Anderson, and Brett G. Dickson. 2017. "Single-Species and Multiple-Species Connectivity Models for Large Mammals on the Navajo Nation." *Western North American Naturalist* 77 (2):237–51. <https://doi.org/10.3398/064.077.0212>.
- Fletcher, Robert J., Ellen P. Robertson, Rebecca C. Wilcox, Brian E. Reichert, James D. Austin, and Wiley M. Kitchens. 2015. "Affinity for Natal Environments by Dispersers Impacts Reproduction and Explains Geographical Structure of a Highly Mobile Bird." *Proc. R. Soc. B* 282 (1814):20151545. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1545>.
- Foltête, Jean-Christophe, Céline Clauzel, and Gilles Vuidel. 2012. "A Software Tool Dedicated to the Modelling of Landscape Networks." *Environmental Modelling & Software* 38 (December):316–27. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2012.07.002>.
- Forman, Richard T. T. 2003. *Road Ecology: Science and Solutions*. Island Press.
- . 2014. *Urban Ecology: Science of Cities*. Cambridge University Press.
- Forman, Richard T. T., and M. Godron. 1986. *Landscape Ecology*. New York: John Wiley & Sons.
- Forstmeier, Wolfgang, Eric-Jan Wagenmakers, and Timothy H. Parker. 2017. "Detecting and Avoiding Likely False-Positive Findings – a Practical Guide." *Biological Reviews* 92 (4):1941–1968. <https://doi.org/10.1111/brv.12315>.
- Fox, John, Sanford Weisberg, Daniel Adler, Douglas Bates, Gabriel Baud-Bovy, Steve Ellison, David Firth, et al. 2017. *car: Companion to Applied Regression* (version 2.1-5). <https://cran.r-project.org/web/packages/car/index.html>.
- Frank, K. D. 2006. "Effects of Artificial Night Lighting on Moths." In *Ecological Consequences of Artificial Night Lighting*, by C. Rich and T. Longcore, Island Press. Washington DC.

- Fuller, Richard A., and Kevin J. Gaston. 2009. "The Scaling of Green Space Coverage in European Cities." *Biology Letters* 5 (3):352–55. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0010>.
- Fuller, Richard A., Katherine N. Irvine, Patrick Devine-Wright, Philip H. Warren, and Kevin J. Gaston. 2007. "Psychological Benefits of Greenspace Increase with Biodiversity." *Biology Letters* 3 (4):390–94. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0149>.
- Fuller, Richard A., Philip H. Warren, and Kevin J. Gaston. 2007. "Daytime Noise Predicts Nocturnal Singing in Urban Robins." *Biology Letters* 3 (4):368–70. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0134>.

G

- Gaggiotti, Oscar E., and Matthieu Foll. 2010. "Quantifying Population Structure Using the F-Model." *Molecular Ecology Resources* 10 (5):821–30. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02873.x>.
- Garrido-Garduño, T., O. Téllez-Valdés, S. Manel, and E. Vázquez-Domínguez. 2016. "Role of Habitat Heterogeneity and Landscape Connectivity in Shaping Gene Flow and Spatial Population Structure of a Dominant Rodent Species in a Tropical Dry Forest." *Journal of Zoology* 298 (4):293–302. <https://doi.org/10.1111/jzo.12307>.
- Gilbert-Norton, Lynne, Ryan Wilson, John R. Stevens, and Karen H. Beard. 2010. "A Meta-Analytic Review of Corridor Effectiveness." *Conservation Biology* 24 (3):660–668.
- Gilchrist, Anna, Adam Barker, and John F. Handley. 2016. "Pathways through the Landscape in a Changing Climate: The Role of Landscape Structure in Facilitating Species Range Expansion through an Urbanised Region." *Landscape Research* 41 (1):26–44. <https://doi.org/10.1080/01426397.2015.1045466>.
- Gilpin, Michael E., and Michael E. Soulé. 1986. "Minimum Viable Populations: Processes of Species Extinction." In *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, edited by Michael E. Soulé, 19–34. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Gippoliti, Spartaco, and Corrado Battisti. 2017. "More Cool than Tool: Equivoques, Conceptual Traps and Weaknesses of Ecological Networks in Environmental Planning and Conservation." *Land Use Policy* 68 (Supplement C):686–91. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.08.001>.
- Goddard, Mark A., Andrew J. Dougill, and Tim G. Benton. 2010. "Scaling up from Gardens: Biodiversity Conservation in Urban Environments." *Trends in Ecology & Evolution* 25 (2):90–98. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.016>.
- Goodwin, Brett J., and Lenore Fahrig. 2002. "How Does Landscape Structure Influence Landscape Connectivity?" *Oikos* 99 (3):552–70. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.11824.x>.
- Goudet, J. 2001. *FSTAT, a Program to Estimate and Test Gene Diversities and Fixation Indices (Version 2.9.3)*.
- Goudet, J., and T. Jombart. 2015. *Hierfstat: Estimation and Tests of Hierarchical F-Statistics* (version 0.04-22). <https://cran.r-project.org/web/packages/hierfstat/index.html>.
- Graeter, Gabrielle J., Betsie B. Rothermel, and J. Whitfield Gibbons. 2008. "Habitat Selection and Movement of Pond-Breeding Amphibians in Experimentally Fragmented Pine Forests." *Journal of Wildlife Management* 72 (2):473–82. <https://doi.org/10.2193/2006-330>.

- Grafius, Darren R., Ron Corstanje, Gavin M. Siriwardena, Kate E. Plummer, and Jim A. Harris. 2017. "A Bird's Eye View: Using Circuit Theory to Study Urban Landscape Connectivity for Birds." *Landscape Ecology*, June, 1–17. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0548-1>.
- Grimm, Nancy B., Stanley H. Faeth, Nancy E. Golubiewski, Charles L. Redman, Jianguo Wu, Xuemei Bai, and John M. Briggs. 2008. "Global Change and the Ecology of Cities." *Science* 319 (5864):756–60. <https://doi.org/10.1126/science.1150195>.
- Groffman, Peter M., Meghan Avolio, Jeannine Cavender-Bares, Neil D. Bettez, J. Morgan Grove, Sharon J. Hall, Sarah E. Hobbie, et al. 2017. "Ecological Homogenization of Residential Macrosystems." *Nature Ecology & Evolution* 1 (7):s41559–017.
- Guiller, A., J.-F. Arnaud, D. Vautrin, and M. Solignac. 2000. "Highly Polymorphic Microsatellite Markers in the Landsnail *Helix Aspersa* (Mollusca Gastropoda)." *Molecular Ecology* 9 (8):1191–93. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00954-13.x>.

H

- Haddad, Nick M. 1999. "Corridor and Distance Effects on Interpatch Movements: A Landscape Experiment with Butterflies." *Ecological Applications* 9 (2):612–22. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[0612:CADEOI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[0612:CADEOI]2.0.CO;2).
- . 2000. "Corridor Length and Patch Colonization by a Butterfly, *Junonia Coenia*." *Conservation Biology* 14 (3):738–45. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99041.x>.
- Haddad, Nick M., Lars A. Brudvig, Jean Clobert, Kendi F. Davies, Andrew Gonzalez, Robert D. Holt, Thomas E. Lovejoy, et al. 2015. "Habitat Fragmentation and Its Lasting Impact on Earth's Ecosystems." *Science Advances* 1 (2):e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>.
- Haddad, Nick M., and Josh J. Tewksbury. 2006. "Impacts of Corridors on Populations and Communities." In *Connectivity Conservation*, edited by Kevin R. Crooks and M. Sanjayan, 390–415. Cambridge University Press. <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511754821.018>.
- Haddad, Nick M., and Joshua J. Tewksbury. 2005. "Low-Quality Habitat Corridors as Movement Conduits for Two Butterfly Species." *Ecological Applications* 15 (1):250–57. <https://doi.org/10.1890/03-5327>.
- Haigh, Amy, Ruth M. O'Riordan, and Fidelma Butler. 2014. "Hedgehog *Erinaceus Europaeus* Mortality on Irish Roads." *Wildlife Biology* 20 (3):155–60. <https://doi.org/10.2981/wlb.12126>.
- Hale, James D., Alison J. Fairbrass, Thomas J. Matthews, Gemma Davies, and Jon P. Sadler. 2015. "The Ecological Impact of City Lighting Scenarios: Exploring Gap Crossing Thresholds for Urban Bats." *Global Change Biology* 21 (7):2467–78. <https://doi.org/10.1111/gcb.12884>.
- Hale, Joshua M., Geoffrey W. Heard, Katie L. Smith, Kirsten M. Parris, Jeremy J. Austin, Michael Kearney, and Jane Melville. 2013. "Structure and Fragmentation of Growling Grass Frog Metapopulations." *Conservation Genetics* 14 (2):313–22. <https://doi.org/10.1007/s10592-012-0428-9>.
- Hand, Brian K., Clint C. Muhlfeld, Alisa A. Wade, Ryan P. Kovach, Diane C. Whited, Shawn R. Narum, Andrew P. Matala, et al. 2016. "Climate Variables Explain Neutral and Adaptive Variation within Salmonid Metapopulations: The Importance of

- Replication in Landscape Genetics." *Molecular Ecology* 25 (3):689–705. <https://doi.org/10.1111/mec.13517>.
- Hanski, Ilkka. 1998. "Metapopulation Dynamics." *Nature* 396 (6706):41–49. <https://doi.org/10.1038/23876>.
- Hanski, Ilkka, and Michael E. Gilpin. 1991. "Metapopulation Dynamics: Brief History and Conceptual Domain." *Biological Journal of the Linnean Society* 42 (1–2):3–16. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00548.x>.
- Harris, Rebecca J., and J. Michael Reed. 2001. "Territorial Movements of Black-Throated Blue Warblers in a Landscape Fragmented by Forestry." *The Auk* 118 (2):544–49. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2001\)118\[0544:TMOBTB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2001)118[0544:TMOBTB]2.0.CO;2).
- Haynes, Kyle J., and James T. Cronin. 2006. "Interpatch Movement and Edge Effects: The Role of Behavioral Responses to the Landscape Matrix." *Oikos* 113 (1):43–54. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.13977.x>.
- Hedblom, Marcus, Erik Heyman, Henrik Antonsson, and Bengt Gunnarsson. 2014. "Bird Song Diversity Influences Young People's Appreciation of Urban Landscapes." *Urban Forestry & Urban Greening* 13 (3):469–74. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2014.04.002>.
- Heezik, Yolanda van, Amber Smyth, Amy Adams, and Joanna Gordon. 2010. "Do Domestic Cats Impose an Unsustainable Harvest on Urban Bird Populations?" *Biological Conservation* 143 (1):121–30. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.013>.
- Hodgson, Jenny A., Atte Moilanen, Brendan A. Wintle, and Chris D. Thomas. 2011. "Habitat Area, Quality and Connectivity: Striking the Balance for Efficient Conservation." *Journal of Applied Ecology* 48 (1):148–52. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01919.x>.
- Holderegger, Rolf, and Manuela Di Giulio. 2010. "The Genetic Effects of Roads: A Review of Empirical Evidence." *Basic and Applied Ecology* 11 (6):522–31. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.06.006>.
- Holderegger, Rolf, and Helene H. Wagner. 2008. "Landscape Genetics." *BioScience* 58 (3):199–207. <https://doi.org/10.1641/B580306>.
- Holsinger, Kent E., and Bruce S. Weir. 2009. "Genetics in Geographically Structured Populations: Defining, Estimating and Interpreting FST." *Nature Reviews Genetics* 10 (9):639–50. <https://doi.org/10.1038/nrg2611>.
- Holyoak, M., V. Jarosik, and I. Novák. 1997. "Weather-Induced Changes in Moth Activity Bias Measurement of Long-Term Population Dynamics from Light Trap Samples." *Entomologia Experimentalis et Applicata* 83 (3):329–35. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00188.x>.
- Hubert, Pauline, Romain Julliard, Sylvie Biagianti, and Marie-Lazarine Poulle. 2011. "Ecological Factors Driving the Higher Hedgehog (*Erinaceus Europeanus*) Density in an Urban Area Compared to the Adjacent Rural Area." *Landscape and Urban Planning* 103 (1):34–43. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.05.010>.
- Ims, Rolf A., and Nigel G. Yoccoz. 1997. "11 - Studying Transfer Processes in Metapopulations: Emigration, Migration, and Colonization." In *Metapopulation Biology*, edited by Ilkka HanskiMichael E. Gilpin, 247–65. San Diego: Academic Press. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123234452500158>.

- INPN. n.d. "Erinaceus Europaeus Linnaeus, 1758 - Hérisson d'Europe." Inventaire National Du Patrimoine Naturel. Accessed August 7, 2017. https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/60015.
- INSEE. 2012. "Institut National de La Statistique et Des Études Économiques." 2012. <http://www.insee.fr/fr/themes/comparateur.asp?codgeo=com-35238#resume>.
- . 2014. "Institut National de La Statistique et Des Études Économiques." 2014. <https://www.insee.fr/fr/statistiques/1405599?geo=COM-62498+COM-35238>.
- Isaksson, Caroline. 2015. "Urbanization, Oxidative Stress and Inflammation: A Question of Evolving, Acclimatizing or Coping with Urban Environmental Stress." *Functional Ecology* 29 (7):913–23. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12477>.
- Ives, Christopher D., Pia E. Lentini, Caragh G. Threlfall, Karen Ikin, Danielle F. Shanahan, Georgia E. Garrard, Sarah A. Bekessy, et al. 2016. "Cities Are Hotspots for Threatened Species." *Global Ecology and Biogeography* 25 (1):117–26. <https://doi.org/10.1111/geb.12404>.

J

- Jaffé, Rodolfo, Nathaniel Pope, André L. Acosta, Denise A. Alves, Maria C. Arias, Pilar De la Rúa, Flávio O. Francisco, et al. 2016. "Beekeeping Practices and Geographic Distance, Not Land Use, Drive Gene Flow across Tropical Bees." *Molecular Ecology* 25 (21):5345–58. <https://doi.org/10.1111/mec.13852>.
- Jammalamadaka, S. Rao, and Ambar Sengupta. 2001. *Topics in Circular Statistics*. World Scientific.
- Jaquière, J., T. Broquet, A. H. Hirzel, J. Yearsley, and N. Perrin. 2011. "Inferring Landscape Effects on Dispersal from Genetic Distances: How Far Can We Go?" *Molecular Ecology* 20 (4):692–705. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04966.x>.
- Johnson, Jerald B., and Kristian S. Omland. 2004. "Model Selection in Ecology and Evolution." *Trends in Ecology & Evolution* 19 (2):101–8. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>.
- Johnson, Marc T. J., and Jason Munshi-South. 2017. "Evolution of Life in Urban Environments." *Science* 358 (6363):eaam8327. <https://doi.org/10.1126/science.aam8327>.

K

- Kaczynski, Andrew T., and Karla A. Henderson. 2007. "Environmental Correlates of Physical Activity: A Review of Evidence about Parks and Recreation." *Leisure Sciences* 29 (4):315–54. <https://doi.org/10.1080/01490400701394865>.
- Kadoya, Taku. 2009. "Assessing Functional Connectivity Using Empirical Data." *Population Ecology* 51 (1):5–15. <https://doi.org/10.1007/s10144-008-0120-6>.
- Kays, Roland, Margaret C. Crofoot, Walter Jetz, and Martin Wikelski. 2015. "Terrestrial Animal Tracking as an Eye on Life and Planet." *Science* 348 (6240):aaa2478. <https://doi.org/10.1126/science.aaa2478>.
- Keeley, Annika T. H., Paul Beier, Brian W. Keeley, and Matthew E. Fagan. 2017. "Habitat Suitability Is a Poor Proxy for Landscape Connectivity during Dispersal and Mating Movements." *Landscape and Urban Planning* 161 (May):90–102. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.01.007>.
- Kerney, M.-P., R.-A.-D. Cameron, and A. Bertrand. 2006. *Guide des escargots et limaces d'Europe*. Paris: Delachaux et Niestlé.

- Kervadec, T. 2012. "Mettre En Œuvre La Trame Verte et Bleue En Milieu Urbain." le centre de ressources du développement territorial.
- Kettunen, Marianne, Andrew Terry, Graham Tucker, and A. Jones. 2007. "Guidance on the Maintenance of Landscape Connectivity Features of Major Importance for Wild Flora and Fauna -Guidance on the Implementation of Article 3 of the Birds Directive (79/409/EEC) and Article 10 of the Habitats Directive (92/43/EEC)." *Institute for European Environmental Policy (IEEP), Brussels*, 114.
- Keyghobadi, Nusha. 2007. "The Genetic Implications of Habitat Fragmentation for Animals." *Canadian Journal of Zoology* 85 (10):1049–64. <https://doi.org/10.1139/Z07-095>.
- Knowlton, Jessie L., and Catherine H. Graham. 2010. "Using Behavioral Landscape Ecology to Predict Species' Responses to Land-Use and Climate Change." *Biological Conservation* 143 (6):1342–54. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.011>.
- Kohsaka, Ryo, Henrique M. Pereira, Thomas Elmqvist, Lena Chan, Raquel Moreno-Peñaranda, Yukihiro Morimoto, Takashi Inoue, et al. 2013. "Indicators for Management of Urban Biodiversity and Ecosystem Services: City Biodiversity Index." In *Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities*, 699–718. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7088-1_32.
- Kool, Johnathan T., Atte Moilanen, and Eric A. Treml. 2012. "Population Connectivity: Recent Advances and New Perspectives." *Landscape Ecology* 28 (2):165–85. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9819-z>.
- Krebs, John R. 1971. "Territory and Breeding Density in the Great Tit, *Parus Major* L." *Ecology* 52 (1):3–22. <https://doi.org/10.2307/1934734>.
- Krosby, Meade, Ian Breckheimer, D. John Pierce, Peter H. Singleton, Sonia A. Hall, Karl C. Halupka, William L. Gaines, et al. 2015. "Focal Species and Landscape 'Naturalness' Corridor Models Offer Complementary Approaches for Connectivity Conservation Planning." *Landscape Ecology* 30 (10):2121–32. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0235-z>.
- Kuefler, Daniel, Brian Hudgens, Nick M. Haddad, William F. Morris, and Nicole Thurgate. 2010. "The Conflicting Role of Matrix Habitats as Conduits and Barriers for Dispersal." *Ecology* 91 (4):944–50. <https://doi.org/10.1890/09-0614.1>.
- L**
- LaPoint, Scott, Niko Balkenhol, James Hale, Jonathan Sadler, and Rodney Van der Ree. 2015. "Ecological Connectivity Research in Urban Areas." *Functional Ecology* 29 (7):868–78. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12489>.
- LaPoint, Scott, Paul Gallery, Martin Wikelski, and Roland Kays. 2013. "Animal Behavior, Cost-Based Corridor Models, and Real Corridors." *Landscape Ecology* 28 (8):1615–30. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9910-0>.
- LaRue, Michelle A., and Clayton K. Nielsen. 2008. "Modelling Potential Dispersal Corridors for Cougars in Midwestern North America Using Least-Cost Path Methods." *Ecological Modelling* 212 (3):372–81. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.10.036>.
- Lee, Justin S., Emily W. Ruell, Erin E. Boydston, Lisa M. Lyren, Robert S. Alonso, Jennifer L. Troyer, Kevin R. Crooks, and S. U. E. VandeWOUDE. 2012. "Gene Flow and Pathogen Transmission among Bobcats (*Lynx Rufus*) in a Fragmented Urban

- Landscape." *Molecular Ecology* 21. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05493.x>.
- Lefcheck, Jon. 2016. *PiecewiseSEM: Piecewise Structural Equation Modeling* (version 1.2.1). <https://cran.r-project.org/web/packages/piecewiseSEM/index.html>.
- Legrand, Delphine, Julien Cote, Emanuel A. Fronhofer, Robert D. Holt, Ophélie Ronce, Nicolas Schtickzelle, Justin M. J. Travis, and Jean Clobert. 2017. "Eco-Evolutionary Dynamics in Fragmented Landscapes." *Ecography* 40 (1):9–25. <https://doi.org/10.1111/ecog.02537>.
- Lepczyk, Christopher A., Myla F. J. Aronson, Karl L. Evans, Mark A. Goddard, Susannah B. Lerman, and J. Scott MacIvor. n.d. "Biodiversity in the City: Fundamental Questions for Understanding the Ecology of Urban Green Spaces for Biodiversity Conservation." *BioScience*. Accessed August 29, 2017. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix079>.
- Leston, Lionel F. V., and Amanda D. Rodewald. 2006. "Are Urban Forests Ecological Traps for Understory Birds? An Examination Using Northern Cardinals." *Biological Conservation* 131 (4):566–74. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.03.003>.
- Lima, Steven L., and Patrick A. Zollner. 1996. "Towards a Behavioral Ecology of Ecological Landscapes." *Trends in Ecology & Evolution* 11 (3):131–35. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81094-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81094-9).
- Lin, Brenda B., and Richard A. Fuller. 2013. "FORUM: Sharing or Sparing? How Should We Grow the World's Cities?" *Journal of Applied Ecology* 50 (5):1161–68. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12118>.
- Lodé, Thierry. 2000. "Effect of a Motorway on Mortality and Isolation of Wildlife Populations." *Ambio* 29 (3):163–66.

M

- MacArthur, Robert H., and Edward O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- MacIvor, J. Scott. 2016. "Building Height Matters: Nesting Activity of Bees and Wasps on Vegetated Roofs." *Israel Journal of Ecology & Evolution* 62 (1–2):88–96. <https://doi.org/10.1080/15659801.2015.1052635>.
- Madec, Luc. 1989. "Etude de La Différenciation de Quelques Populations Géographiquement Séparées de l'espèce *Helix Aspersa* Müller (Mollusque Gastéropode Pulmone): Aspects Morphologiques, Écophysiologiques et Biochimiques." University of Rennes I. <http://cat.inist.fr/?aModele=afficheN&cpsidt=6832234>.
- Mäkeläinen, Sanna, Henrik J. de Knegt, Otso Ovaskainen, and Ilpo K. Hanski. 2016. "Home-Range Use Patterns and Movements of the Siberian Flying Squirrel in Urban Forests: Effects of Habitat Composition and Connectivity." *Movement Ecology* 4:5. <https://doi.org/10.1186/s40462-016-0071-z>.
- Manel, Stéphanie, and Rolf Holderegger. 2013. "Ten Years of Landscape Genetics." *Trends in Ecology & Evolution* 28 (10):614–21. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.012>.
- Manel, Stéphanie, Michael K. Schwartz, Gordon Luikart, and Pierre Taberlet. 2003. "Landscape Genetics: Combining Landscape Ecology and Population Genetics." *Trends in Ecology & Evolution* 18 (4):189–97. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00008-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00008-9).

- Manly, B. F., L. McDonald, Dana Thomas, Trent L. McDonald, and Wallace P. Erickson. 2002. *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*. Springer Netherlands.
- Martin, Jodie, Clément Calenge, Pierre-Yves Quenette, and Dominique Allainé. 2008. "Importance of Movement Constraints in Habitat Selection Studies." *Ecological Modelling* 213 (2):257–62. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.12.002>.
- Mateo-Sánchez, Maria C., Niko Balkenhol, Sam Cushman, Trinidad Pérez, Ana Domínguez, and Santiago Saura. 2015. "Estimating Effective Landscape Distances and Movement Corridors: Comparison of Habitat and Genetic Data." *Ecosphere* 6 (4):art59. <https://doi.org/10.1890/ES14-00387.1>.
- McClure, Meredith L., Andrew J. Hansen, and Robert M. Inman. 2016. "Connecting Models to Movements: Testing Connectivity Model Predictions against Empirical Migration and Dispersal Data." *Landscape Ecology*, February, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0347-0>.
- McDonnell, Mark J., and Amy K. Hahs. 2008. "The Use of Gradient Analysis Studies in Advancing Our Understanding of the Ecology of Urbanizing Landscapes: Current Status and Future Directions." *Landscape Ecology* 23 (10):1143–55. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9253-4>.
- . 2015. "Adaptation and Adaptedness of Organisms to Urban Environments." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46 (1):261–80. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054258>.
- McGarigal, Kevin, Samuel A. Cushman, M. C. Neel, and E. Ene. 2002. "FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps." <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>.
- McKinney, Michael L. 2006. "Urbanization as a Major Cause of Biotic Homogenization." *Biological Conservation* 127 (3):247–60. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>.
- McRae, Brad H. 2006. "Isolation by Resistance." *Evolution* 60 (8):1551–61. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb00500.x>.
- McRae, Brad H., and Paul Beier. 2007. "Circuit Theory Predicts Gene Flow in Plant and Animal Populations." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (50):19885–90. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706568104>.
- McRae, Brad H., Brett G. Dickson, Timothy H. Keitt, and Viral B. Shah. 2008. "Using Circuit Theory to Model Connectivity in Ecology, Evolution, and Conservation." *Ecology* 89 (10):2712–24. <https://doi.org/10.1890/07-1861.1>.
- Medley, Kim A., David G. Jenkins, and Eric A. Hoffman. 2015. "Human-Aided and Natural Dispersal Drive Gene Flow across the Range of an Invasive Mosquito." *Molecular Ecology* 24 (2):284–95. <https://doi.org/10.1111/mec.12925>.
- Merckx, Thomas, Ruth E. Feber, Rebecca L. Dulieu, Martin C. Townsend, Mark S. Parsons, Nigel AD Bourn, Philip Riordan, and David W. Macdonald. 2009. "Effect of Field Margins on Moths Depends on Species Mobility: Field-Based Evidence for Landscape-Scale Conservation." *Agriculture, Ecosystems & Environment* 129 (1):302–309.
- Merckx, Thomas, and Eleanor M. Slade. 2014. "Macro-Moth Families Differ in Their Attraction to Light: Implications for Light-Trap Monitoring Programmes." *Insect Conservation and Diversity* 7 (5):453–61. <https://doi.org/10.1111/icad.12068>.

- Merckx, Thomas, and Hans Van Dyck. 2007. "Habitat Fragmentation Affects Habitat-Finding Ability of the Speckled Wood Butterfly, *Pararge Aegeria* L." *Animal Behaviour* 74 (4):1029–37. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.12.020>.
- Milanesi, P., R. Holderegger, K. Bollmann, F. Gugerli, and F. Zellweger. 2017. "Three-Dimensional Habitat Structure and Landscape Genetics: A Step Forward in Estimating Functional Connectivity." *Ecology* 98 (2):393–402. <https://doi.org/10.1002/ecy.1645>.
- Miller, James R. 2005. "Biodiversity Conservation and the Extinction of Experience." *Trends in Ecology & Evolution* 20 (8):430–34. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.013>.
- Millette, Katie L., and Nusha Keyghobadi. 2015. "The Relative Influence of Habitat Amount and Configuration on Genetic Structure across Multiple Spatial Scales." *Ecology and Evolution* 5 (1):73–86. <https://doi.org/10.1002/ece3.1325>.
- Mimet, Anne, Thomas Houet, Romain Julliard, and Laurent Simon. 2013. "Assessing Functional Connectivity: A Landscape Approach for Handling Multiple Ecological Requirements." *Methods in Ecology and Evolution* 4 (5):453–63. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12024>.
- MNHN - LPO. n.d. "Accueil - Www.Oiseauxdesjardins.Fr." Accessed August 9, 2017. <http://www.oiseauxdesjardins.fr/index.php>.
- Moilanen, Atte, and Ilkka Hanski. 2001. "On the Use of Connectivity Measures in Spatial Ecology." *Oikos* 95 (1):147–51. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.950116.x>.
- Moilanen, Atte, and Marko Nieminen. 2002. "Simple Connectivity Measures in Spatial Ecology." *Ecology* 83 (4):1131–45. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1131:SCMISE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1131:SCMISE]2.0.CO;2).
- Mönkkönen, Mikko, and Marko Mutanen. 2003. "Occurrence of Moths in Boreal Forest Corridors." *Conservation Biology* 17 (2):468–75. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01414.x>.
- Moorhouse, Tom P., Stephen C. F. Palmer, Justin M. J. Travis, and David W. Macdonald. 2014. "Hugging the Hedges: Might Agri-Environment Manipulations Affect Landscape Permeability for Hedgehogs?" *Biological Conservation* 176 (August):109–16. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.05.015>.
- Morris, P. A., and N. J. Reeve. 2008. "Hedgehog *Erinaceus europaeus*." In *Mammals of the British Isles: Handbook*, edited by S. Harris and D.W. Yalden, 4th Revised edition, 241–48. Southampton: Mammal Society.
- Munshi-South, Jason. 2012. "Urban Landscape Genetics: Canopy Cover Predicts Gene Flow between White-Footed Mouse (*Peromyscus Leucopus*) Populations in New York City." *Molecular Ecology* 21 (6):1360–78. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05476.x>.
- Munshi-South, Jason, and Katerina Kharchenko. 2010. "Rapid, Pervasive Genetic Differentiation of Urban White-Footed Mouse (*Peromyscus Leucopus*) Populations in New York City." *Molecular Ecology* 19 (19):4242–54. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04816.x>.
- Munshi-South, Jason, Christine P. Zolnik, and Stephen E. Harris. 2016. "Population Genomics of the Anthropocene: Urbanization Is Negatively Associated with Genome-Wide Variation in White-Footed Mouse Populations." *Evolutionary Applications* 9 (4):546–64. <https://doi.org/10.1111/eva.12357>.

- Murgui, Enrique, and Marcus Hedblom, eds. 2017. *Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments*. Springer.
- Murphy, Melanie A., R. Dezzani, D. S. Pilliod, and A. Storfer. 2010. "Landscape Genetics of High Mountain Frog Metapopulations." *Molecular Ecology* 19 (17):3634–49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04723.x>.
- Murphy, Melanie A., Jeffrey S. Evans, and Andrew Storfer. 2010. "Quantifying Bufo Boreas Connectivity in Yellowstone National Park with Landscape Genetics." *Ecology* 91 (1):252–61. <https://doi.org/10.1890/08-0879.1>.

N

- Nathan, Ran, Wayne M. Getz, Eloy Revilla, Marcel Holyoak, Ronen Kadmon, David Saltz, and Peter E. Smouse. 2008. "A Movement Ecology Paradigm for Unifying Organismal Movement Research." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (49):19052–59. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105>.
- Neumann, Wiebke, Sebastian Martinuzzi, Anna B. Estes, Anna M. Pidgeon, Holger Dettki, Göran Ericsson, and Volker C. Radeloff. 2015. "Opportunities for the Application of Advanced Remotely-Sensed Data in Ecological Studies of Terrestrial Animal Movement." *Movement Ecology* 3 (May):8. <https://doi.org/10.1186/s40462-015-0036-7>.
- New, T. R. 2004. "Moths (Insecta: Lepidoptera) and Conservation: Background and Perspective." *Journal Of Insect Conservation* 8 (2–3):79–94. <https://doi.org/10.1007/s10841-004-1329-0>.
- . 2015. "Landscape Connectivity for Urban Insects." In *Insect Conservation and Urban Environments*, 203–12. Springer International Publishing. http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-319-21224-1_10.
- Nguyen-Dumont, Tu, Fleur Hammet, Maryam Mahmoodi, Bernard J. Pope, Graham G. Giles, J. L. Hopper, Melissa C. Southey, and Daniel J. Park. 2015. "Abridged Adapter Primers Increase the Target Scope of Hi-Plex." *Biotechniques* 58 (1):33–36.
- Nguyen-Dumont, Tu, Bernard J. Pope, Fleur Hammet, Melissa C. Southey, and Daniel J. Park. 2013. "A High-Plex PCR Approach for Massively Parallel Sequencing." *Biotechniques* 55 (2):69–74.
- Nieminen, Marko. 1996. "Migration of Moth Species in a Network of Small Islands." *Oecologia* 108 (4):643–51. <https://doi.org/10.1007/BF00329038>.
- Nilon, Charles H., Myla F. J. Aronson, Sarel S. Cilliers, Cynnamon Dobbs, Lauren J. Frazee, Mark A. Goddard, Karen M. O'Neill, et al. 2017. "Planning for the Future of Urban Biodiversity: A Global Review of City-Scale Initiatives." *BioScience* 67 (4):332–42. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix012>.
- Norton, Briony A., Karl L. Evans, and Philip H. Warren. 2016. "Urban Biodiversity and Landscape Ecology: Patterns, Processes and Planning." *Current Landscape Ecology Reports* 1 (4):178–92. <https://doi.org/10.1007/s40823-016-0018-5>.

O

- Öckinger, Erik, Oliver Schweiger, Thomas O. Crist, Diane M. Debinski, Jochen Krauss, Mikko Kuussaari, Jessica D. Petersen, et al. 2010. "Life-History Traits Predict Species Responses to Habitat Area and Isolation: A Cross-Continental Synthesis." *Ecology Letters* 13 (8):969–979.

P

- Palmer, Stephen C. F., Aurélie Coulon, and Justin M. J. Travis. 2011. "Introducing a 'Stochastic Movement Simulator' for Estimating Habitat Connectivity." *Methods in Ecology and Evolution* 2 (3):258–68. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00073.x>.
- Paradis, Emmanuel, Stephen R. Baillie, William J. Sutherland, and Richard D. Gregory. 1998. "Patterns of Natal and Breeding Dispersal in Birds." *Journal of Animal Ecology* 67 (4):518–36. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00215.x>.
- Parris, Kirsten M. 2016. *Ecology of Urban Environments*. John Wiley & Sons.
- Partecke, Jesko, and Eberhard Gwinner. 2007. "Increased Sedentariness in European Blackbirds Following Urbanization: A Consequence of Local Adaptation?" *Ecology* 88 (4):882–90.
- Peterman, William E., Grant M. Connette, Raymond D. Semlitsch, and Lori S. Eggert. 2014. "Ecological Resistance Surfaces Predict Fine-Scale Genetic Differentiation in a Terrestrial Woodland Salamander." *Molecular Ecology* 23 (10):2402–13. <https://doi.org/10.1111/mec.12747>.
- Pflüger, Femke J., and Niko Balkenhol. 2014. "A Plea for Simultaneously Considering Matrix Quality and Local Environmental Conditions When Analysing Landscape Impacts on Effective Dispersal." *Molecular Ecology* 23 (9):2146–56. <https://doi.org/10.1111/mec.12712>.
- Piano, Elena, Katrien De Wolf, Francesca Bona, Dries Bonte, Diana E. Bowler, Marco Isaia, Luc Lens, et al. 2017. "Urbanization Drives Community Shifts towards Thermophilic and Dispersive Species at Local and Landscape Scales." *Global Change Biology* 23 (7):2554–2564. <https://doi.org/10.1111/gcb.13606>.
- Pickett, S. T. A., M. L. Cadenasso, J. M. Grove, Christopher G. Boone, Peter M. Groffman, Elena Irwin, Sujay S. Kaushal, et al. 2011. "Urban Ecological Systems: Scientific Foundations and a Decade of Progress." *Journal of Environmental Management* 92 (3):331–62. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.08.022>.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and R-core Team. 2016. *Nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models* (version 3.1-128). <https://cran.r-project.org/web/packages/nlme/index.html>.
- Poor, Erin E., Colby Loucks, Andrew Jakes, and Dean L. Urban. 2012. "Comparing Habitat Suitability and Connectivity Modeling Methods for Conserving Pronghorn Migrations." *PLoS ONE* 7 (11):e49390. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049390>.
- Potts, Jonathan R., and Mark A. Lewis. 2014. "How Do Animal Territories Form and Change? Lessons from 20 Years of Mechanistic Modelling." *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281 (1784):20140231. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0231>.
- Prevedello, Jayme Augusto, Germán Forero-Medina, and Marcus Vinícius Vieira. 2010. "Movement Behaviour within and beyond Perceptual Ranges in Three Small Mammals: Effects of Matrix Type and Body Mass." *Journal of Animal Ecology* 79 (6):1315–23. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01736.x>.
- Prevedello, Jayme Augusto, and Marcus Vinícius Vieira. 2010. "Does the Type of Matrix Matter? A Quantitative Review of the Evidence." *Biodiversity and Conservation* 19 (5):1205–23. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9750-z>.

- Prunier, J. G., B. Kaufmann, S. Fenet, D. Picard, F. Pompanon, P. Joly, and J. P. Lena. 2013. "Optimizing the Trade-off between Spatial and Genetic Sampling Efforts in Patchy Populations: Towards a Better Assessment of Functional Connectivity Using an Individual-Based Sampling Scheme." *Molecular Ecology* 22 (22):5516–30. <https://doi.org/10.1111/mec.12499>.
- Prunier, J.G., Vincent Dubut, Lounes Chikhi, and Simon Blanchet. 2015. "Isolation-by-Drift: Quantifying the Respective Contributions of Genetic Drift and Gene Flow in Shaping Spatial Patterns of Genetic Differentiation." *BioRxiv*, November, 031633. <https://doi.org/10.1101/031633>.
- Prunier, J.G., Bernard Kaufmann, Jean-Paul Lena, Serge Fenet, Francois Pompanon, and Pierre Joly. 2014. "A 40-Year-Old Divided Highway Does Not Prevent Gene Flow in the Alpine Newt *Ichthyosaura Alpestris*." *Conservation Genetics* 15 (2):453–468.
- Pullinger, Michael G., and Chris J. Johnson. 2010. "Maintaining or Restoring Connectivity of Modified Landscapes: Evaluating the Least-Cost Path Model with Multiple Sources of Ecological Information." *Landscape Ecology* 25 (10):1547–60. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9526-6>.

R

- R Core Team. 2015. *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (version 3.2). Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>.
- Ramalho, Cristina E., and Richard J. Hobbs. 2012. "Time for a Change: Dynamic Urban Ecology." *Trends in Ecology & Evolution* 27 (3):179–88. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.10.008>.
- Rautio, Anni, Anu Valtonen, Miina Auttila, and Mervi Kunnasranta. 2013. "Nesting Patterns of European Hedgehogs (*Erinaceus Europaeus*) under Northern Conditions." *Acta Theriologica* 59 (1):173–81. <https://doi.org/10.1007/s13364-013-0150-0>.
- Rayfield, Bronwyn, Marie-Josée Fortin, and Andrew Fall. 2010. "The Sensitivity of Least-Cost Habitat Graphs to Relative Cost Surface Values." *Landscape Ecology* 25 (4):519–32. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9436-7>.
- Reichert, Brian E., Robert J. Fletcher, Christopher E. Cattau, and Wiley M. Kitchens. 2016. "Consistent Scaling of Population Structure across Landscapes despite Intraspecific Variation in Movement and Connectivity." *Journal of Animal Ecology* 85 (6):1563–73. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12571>.
- Revilla, Eloy, Thorsten Wiegand, Francisco Palomares, Pablo Ferreras, and Miguel Delibes. 2004. "Effects of Matrix Heterogeneity on Animal Dispersal: From Individual Behavior to Metapopulation-Level Parameters." *The American Naturalist* 164 (5):E130–53. <https://doi.org/10.1086/424767>.
- Riber, Anja B. 2006. "Habitat Use and Behaviour of European Hedgehog *Erinaceus Europaeus* in a Danish Rural Area." *Acta Theriologica* 51 (4):363–71. <https://doi.org/10.1007/BF03195183>.
- Rich, C., and T. Longcore. 2006. *Ecological Consequences of Artificial Night Lighting*. Island Press.
- Richardson, Jonathan L., Steven P. Brady, Ian J. Wang, and Stephen F. Spear. 2016. "Navigating the Pitfalls and Promise of Landscape Genetics." *Molecular Ecology* 25 (4):849–63. <https://doi.org/10.1111/mec.13527>.

- Ricketts, Taylor H., and Associate Editor: William F. Morris. 2001. "The Matrix Matters: Effective Isolation in Fragmented Landscapes." *The American Naturalist* 158 (1):87–99. <https://doi.org/10.1086/320863>.
- Ronce, Ophélie. 2007. "How Does It Feel to Be like a Rolling Stone? Ten Questions about Dispersal Evolution." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:231–53.
- Rondinini, C., and C. P. Doncaster. 2002. "Roads as Barriers to Movement for Hedgehogs." *Functional Ecology* 16 (4):504–9. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00651.x>.
- Rosario-Martinez, Helios De, John Fox, and R. Core Team. 2015. *Phia: Post-Hoc Interaction Analysis* (version 0.2-1). <https://cran.r-project.org/web/packages/phia/index.html>.
- Rosenberg, Daniel K., Barry R. Noon, and E. Charles Meslow. 1997. "Biological Corridors: Form, Function, and Efficacy." *BioScience*, 677–687.
- Rousset, François. 1997. "Genetic Differentiation and Estimation of Gene Flow from F-Statistics Under Isolation by Distance." *Genetics* 145 (4):1219–28.
- Row, Jeffrey R., Steven T. Knick, Sara J. Oyler-McCance, Stephen C. Loughheed, and Bradley C. Fedy. 2017. "Developing Approaches for Linear Mixed Modeling in Landscape Genetics through Landscape-Directed Dispersal Simulations." *Ecology and Evolution* 7 (11):3751–61. <https://doi.org/10.1002/ece3.2825>.
- RSPB. n.d. "The RSPB's Big Garden Birdwatch: 2017 Results." The RSPB. Accessed August 9, 2017. <https://ww2.rspb.org.uk/get-involved/activities/birdwatch/results/>.
- Ruffell, Jay, Mick N. Clout, and Raphael K. Didham. 2017. "The Matrix Matters, but How Should We Manage It? Estimating the Amount of High-Quality Matrix Required to Maintain Biodiversity in Fragmented Landscapes." *Ecography* 40 (1):171–78. <https://doi.org/10.1111/ecog.02097>.
- Ruiz-González, Aritz, Mikel Gurrutxaga, Samuel A. Cushman, María José Madeira, Ettore Randi, and Benjamin J. Gómez-Moliner. 2014. "Landscape Genetics for the Empirical Assessment of Resistance Surfaces: The European Pine Marten (*Martes martes*) as a Target-Species of a Regional Ecological Network." *PLOS ONE* 9 (10):e110552. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110552>.

S

- Sahraoui, Yohan, Jean-Christophe Foltête, and Céline Clauzel. 2017. "A Multi-Species Approach for Assessing the Impact of Land-Cover Changes on Landscape Connectivity." *Landscape Ecology* 32 (9):1819–35. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0551-6>.
- Sandström, Ulf G., Per Angelstam, and Abdul Khakee. 2006. "Urban Comprehensive Planning – Identifying Barriers for the Maintenance of Functional Habitat Networks." *Landscape and Urban Planning* 75 (1):43–57. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.11.016>.
- Saura, Santiago, Örjan Bodin, and Marie-Josée Fortin. 2014. "Stepping Stones Are Crucial for Species' Long-Distance Dispersal and Range Expansion through Habitat Networks." *Journal of Applied Ecology* 51 (1):171–82. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12179>.
- Savard, Jean-Pierre L, Philippe Clergeau, and Gwenaelle Mennechez. 2000. "Biodiversity Concepts and Urban Ecosystems." *Landscape and Urban Planning* 48 (3–4):131–42. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00037-2](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00037-2).

- Sawyer, Sarah C., Clinton W. Epps, and Justin S. Brashares. 2011. "Placing Linkages among Fragmented Habitats: Do Least-Cost Models Reflect How Animals Use Landscapes?" *Journal of Applied Ecology* 48 (3):668–78. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.01970.x>.
- Schtickzelle, Nicolas, Augustin Joiris, Hans Van Dyck, and Michel Baguette. 2007. "Quantitative Analysis of Changes in Movement Behaviour within and Outside Habitat in a Specialist Butterfly." *BMC Evolutionary Biology* 7 (1):4. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-4>.
- Scoble, M. J. 1992. *The Lepidoptera: Form, Function, and Diversity*. Oxford University Press.
- Segelbacher, Gernot, Samuel A. Cushman, Bryan K. Epperson, Marie-Josée Fortin, Olivier Francois, Olivier J. Hardy, Rolf Holderegger, Pierre Taberlet, Lisette P. Waits, and Stéphanie Manel. 2010. "Applications of Landscape Genetics in Conservation Biology: Concepts and Challenges." *Conservation Genetics* 11 (2):375–85. <https://doi.org/10.1007/s10592-009-0044-5>.
- Selander, Robert K., and Donald W. Kaufman. 1975. "Genetic Structure of Populations of the Brown Snail (*Helix Aspersa*). I. Microgeographic Variation." *Evolution* 29 (3):385–401. <https://doi.org/10.2307/2407252>.
- Shimazaki, Atsushi, Yuichi Yamaura, Masayuki Senzaki, Yuki Yabuhara, Takumi Akasaka, and Futoshi Nakamura. 2016. "Urban Permeability for Birds: An Approach Combining Mobbing-Call Experiments and Circuit Theory." *Urban Forestry & Urban Greening* 19 (September):167–75. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2016.06.024>.
- Short Bull, R. A., S. A. Cushman, R. Mace, T. Chilton, K. C. Kendall, E. L. Landguth, M.k. Schwartz, K. Mckelvey, Fred W. Allendorf, and G. Luikart. 2011. "Why Replication Is Important in Landscape Genetics: American Black Bear in the Rocky Mountains." *Molecular Ecology* 20 (6):1092–1107. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04944.x>.
- Sieving, Kathryn E., Mary F. Willson, and Toni L. De Santo. 2000. "Defining Corridor Functions for Endemic Birds in Fragmented South-Temperate Rainforest." *Conservation Biology* 14 (4):1120–32. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98417.x>.
- Slade, Eleanor M., Thomas Merckx, Terhi Riutta, Daniel P. Bebber, David Redhead, Philip Riordan, and David W. Macdonald. 2013. "Life-History Traits and Landscape Characteristics Predict Macro-Moth Responses to Forest Fragmentation." *Ecology* 94 (7):1519–1530.
- Snäll, Tord, Joona Lehtomäki, Anni Arponen, Jane Elith, and Atte Moilanen. 2016. "Green Infrastructure Design Based on Spatial Conservation Prioritization and Modeling of Biodiversity Features and Ecosystem Services." *Environmental Management* 57 (2):251–56. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0613-y>.
- Sommerfeld, Julia, Akiko Kato, Yan Ropert-Coudert, Stefan Garthe, and Mark A. Hindell. 2013. "Foraging Parameters Influencing the Detection and Interpretation of Area-Restricted Search Behaviour in Marine Predators: A Case Study with the Masked Booby." *PLOS ONE* 8 (5):e63742. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063742>.
- Sordello, R. 2016. "Trame Verte et Bleue - Bilan Technique Sur La Première Génération Des Schémas Régionaux de Cohérence Écologique - Lacunes, Enjeux et Actions de Connaissances." MNHN-SPN.

- . 2017. "R72 : Trame Verte, Bleue et Autres Trames." *Sfecologie.Org* (blog). 2017. <https://www.sfecologie.org/regard/r72-mai-2017-r-sordello-corridors-ecologiques/>.
- Sordello, R., J. Amsallem, L. Bertrand, L. Billon, S. Vanpeene-Bruhier, and I. Vial. 2017. "Feuille de Route Pour La Recherche En Matière de Continuités Écologiques : Synthèse Des Éléments Mis En Évidence Par Le Centre de Ressources TVB Sur La Base de Ses Productions." Centre de ressources TVB / MNHN / Irstea / AFB.
- Soulsbury, Carl D., Graziella Iossa, Philip J. Baker, Piran C. L. White, and Stephen Harris. 2011. "Behavioral and Spatial Analysis of Extraterritorial Movements in Red Foxes (*Vulpes Vulpes*)." *Journal of Mammalogy* 92 (1):190–99. <https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-187.1>.
- Spear, Stephen F., Niko Balkenhol, Marie-Josée Fortin, Brad H. Mcrae, and Kim Scribner. 2010. "Use of Resistance Surfaces for Landscape Genetic Studies: Considerations for Parameterization and Analysis." *Molecular Ecology* 19 (17):3576–91. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04657.x>.
- St Clair, Colleen Cassady. 2003. "Comparative Permeability of Roads, Rivers, and Meadows to Songbirds in Banff National Park." *Conservation Biology* 17 (4):1151–60. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02156.x>.
- Stevens, Virginie M., Emmanuelle Polus, Renate A. Wesselingh, Nicolas Schtickzelle, and Michel Baguette. 2005. "Quantifying Functional Connectivity: Experimental Evidence for Patch-Specific Resistance in the Natterjack Toad (*Bufo Calamita*)." *Landscape Ecology* 19 (8):829–42. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-0166-1>.
- Stevenson, Claire D., Mark Ferryman, Owen T. Nevin, Andrew D. Ramsey, Sallie Bailey, and Kevin Watts. 2013. "Using GPS Telemetry to Validate Least-Cost Modeling of Gray Squirrel (*Sciurus Carolinensis*) Movement within a Fragmented Landscape." *Ecology and Evolution* 3 (7):2350–61. <https://doi.org/10.1002/ece3.638>.
- St-Louis, V., J. D. Forester, D. Pelletier, M. Bélisle, A. Desrochers, B. Rayfield, M. A. Wulder, and J. A. Cardille. 2014. "Circuit Theory Emphasizes the Importance of Edge-Crossing Decisions in Dispersal-Scale Movements of a Forest Passerine." *Landscape Ecology* 29 (5):831–41. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0019-x>.
- Storfer, Andrew, Melanie A. Murphy, Stephen F. Spear, Rolf Holderegger, and Lisette P. Waits. 2010. "Landscape Genetics: Where Are We Now?" *Molecular Ecology* 19 (17):3496–3514. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04691.x>.
- Stott, Iain, Masashi Soga, Richard Inger, and Kevin J Gaston. 2015. "Land Sparing Is Crucial for Urban Ecosystem Services." *Frontiers in Ecology and the Environment* 13 (7):387–93. <https://doi.org/10.1890/140286>.
- Sushinsky, Jessica R., Jonathan R. Rhodes, Hugh P. Possingham, Tony K. Gill, and Richard A. Fuller. 2013. "How Should We Grow Cities to Minimize Their Biodiversity Impacts?" *Global Change Biology* 19 (2):401–10. <https://doi.org/10.1111/gcb.12055>.
- Sutcliffe, Odette L., Vegar Bakkestuen, Gary Fry, and Odd E. Stabbetorp. 2003. "Modelling the Benefits of Farmland Restoration: Methodology and Application to Butterfly Movement." *Landscape and Urban Planning* 63 (1):15–31. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00153-6](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00153-6).

T

- Taylor, Philip D., L. Fahrig, and K. A. With. 2006. "Landscape Connectivity: A Return to the Basics." In *Connectivity Conservation*, edited by Kevin R. Crooks and M. Sanjayan, 29–43. Cambridge University Press.
- Taylor, Philip D., Lenore Fahrig, Kringen Henein, and Gray Merriam. 1993. "Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure." *Oikos* 68 (3):571–73. <https://doi.org/10.2307/3544927>.
- Theobald, David M. 2006. "Exploring the Functional Connectivity of Landscapes Using Landscape Networks." In *Connectivity Conservation*, edited by Kevin R. Crooks and M. Sanjayan, 416–43. Cambridge University Press.
- Theobald, David M., Sarah E. Reed, Kenyon Fields, and Michael Soulé. 2012. "Connecting Natural Landscapes Using a Landscape Permeability Model to Prioritize Conservation Activities in the United States." *Conservation Letters* 5 (2):123–33. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2011.00218.x>.
- Tischendorf, Lutz, and Lenore Fahrig. 2000. "On the Usage and Measurement of Landscape Connectivity." *Oikos* 90 (1):7–19.
- . 2001. "On the Use of Connectivity Measures in Spatial Ecology. A Reply." *Oikos* 95 (1):152–55. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.950117.x>.
- Tracey, J. A. 2006. "Individual-Based Modeling as a Tool for Conserving Connectivity." In *Connectivity Conservation*, edited by Kevin R. Crooks and M. Sanjayan, 343–68. Cambridge University Press.
- Trainor, Anne M., Jeffrey R. Walters, William F. Morris, Joseph Sexton, and Aaron Moody. 2013. "Empirical Estimation of Dispersal Resistance Surfaces: A Case Study with Red-Cockaded Woodpeckers." *Landscape Ecology* 28 (4):755–67. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9861-5>.
- "Trame Verte et Bleue, Centre de Ressources Pour La Mise En Œuvre de La Trame Verte et Bleue." n.d. Accessed October 2, 2017. <http://www.trameverteetbleue.fr/>.
- Tremblay, Marie A., and Colleen Cassady St Clair. 2009. "Factors Affecting the Permeability of Transportation and Riparian Corridors to the Movements of Songbirds in an Urban Landscape." *Journal of Applied Ecology* 46 (6):1314–22. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01717.x>.
- . 2011. "Permeability of a Heterogeneous Urban Landscape to the Movements of Forest Songbirds." *Journal of Applied Ecology* 48 (3):679–88. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.01978.x>.
- Turchin, Peter. 1998. *Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. Vol. 1. Sinauer Associates Sunderland. <http://library.wur.nl/WebQuery/clc/950885>.
- Tzoulas, Konstantinos, Kalevi Korpela, Stephen Venn, Vesa Yli-Pelkonen, Aleksandra Kaźmierczak, Jari Niemela, and Philip James. 2007. "Promoting Ecosystem and Human Health in Urban Areas Using Green Infrastructure: A Literature Review." *Landscape and Urban Planning* 81 (3):167–78. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2007.02.001>.

U

- Uezu, Alexandre, Jean Paul Metzger, and Jacques M. E. Vielliard. 2005. "Effects of Structural and Functional Connectivity and Patch Size on the Abundance of Seven

- Atlantic Forest Bird Species.” *Biological Conservation* 123 (4):507–19. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.001>.
- Ulrich, R. S. 1984. “View through a Window May Influence Recovery from Surgery.” *Science (New York, N.Y.)* 224 (4647):420–21.
- United Nations. 2014. “World Urbanization Prospects: The 2014 Revision, Highlights.” *Department of Economic and Social Affairs*.
- . 2015. “World Urbanization Prospects: The 2014 Revision.” *Department of Economic and Social Affairs, Population Division*.
- Urban, Dean, and Timothy Keitt. 2001. “Landscape Connectivity: A Graph-Theoretic Perspective.” *Ecology* 82 (5):1205–18. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1205:LCAGTP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1205:LCAGTP]2.0.CO;2).
- V**
- Van Dyck, Hans, and Michel Baguette. 2005. “Dispersal Behaviour in Fragmented Landscapes: Routine or Special Movements?” *Basic and Applied Ecology* 6 (6):535–45. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.03.005>.
- Van Etten, Jacob. 2017. “R Package Gdistance: Distances and Routes on Geographical Grids.” *Journal of Statistical Software* 76 (13):1–21. <https://doi.org/10.18637/jss.v076.i13>.
- Van Moorter, Bram, Christer M. Rolandsen, Mathieu Basille, and Jean-Michel Gaillard. 2016. “Movement Is the Glue Connecting Home Ranges and Habitat Selection.” *Journal of Animal Ecology* 85 (1):21–31. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12394>.
- Van Strien, Maarten J., Daniela Keller, and Rolf Holderegger. 2012. “A New Analytical Approach to Landscape Genetic Modelling: Least-Cost Transect Analysis and Linear Mixed Models.” *Molecular Ecology* 21 (16):4010–23. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05687.x>.
- Vasudev, Divya, Robert J. Fletcher, Varun R. Goswami, and Meghna Krishnadas. 2015. “From Dispersal Constraints to Landscape Connectivity: Lessons from Species Distribution Modeling.” *Ecography* 38 (10):967–78. <https://doi.org/10.1111/ecog.01306>.
- Vergnes, Alan, Christian Kerbiriou, and Philippe Clergeau. 2013. “Ecological Corridors Also Operate in an Urban Matrix: A Test Case with Garden Shrews.” *Urban Ecosystems* 16 (3):511–25. <https://doi.org/10.1007/s11252-013-0289-0>.
- Vergnes, Alan, Isabelle Le Viol, and Philippe Clergeau. 2012. “Green Corridors in Urban Landscapes Affect the Arthropod Communities of Domestic Gardens.” *Biological Conservation* 145 (1):171–78. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.002>.
- Verry, Marianne. 2012. “Les cheminements du hérisson d’Europe, *Erinaceus europaeus*, dans deux quartiers de la ville de Nantes.” Thèse d’exercice, France: Université de Nantes. Unité de Formation et de Recherche de Médecine et des Techniques Médicales.
- Ville de Rennes. 2008. “L’entretien Des Espaces Verts à Rennes - Guide Pratique.” http://metropole.rennes.fr/fileadmin/rmm/documents/Politiques_publicques/Elus_et_institutions/La_Politique_quartiers/Docs/Villejean_-_Beauregard/Entretien_des_espaces_verts_a_Rennes.pdf.
- Villemey, Anne, William E. Peterman, Murielle Richard, Annie Ouin, Inge van Halder, Virginie M. Stevens, Michel Baguette, Philip Roche, and Frédéric Archaux. 2016. “Butterfly Dispersal in Farmland: A Replicated Landscape Genetics Study on the

- Meadow Brown Butterfly (*Maniola Jurtina*).” *Landscape Ecology* 31 (7):1629–41. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0348-z>.
- Volpe, Noelia L., Adam S. Hadley, W. Douglas Robinson, and Matthew G. Betts. 2014. “Functional Connectivity Experiments Reflect Routine Movement Behavior of a Tropical Hummingbird Species.” *Ecological Applications* 24 (8):2122–31. <https://doi.org/10.1890/13-2168.1>.
- Vries, Sierp de, Robert A Verheij, Peter P Groenewegen, and Peter Spreeuwenberg. 2003. “Natural Environments—Healthy Environments? An Exploratory Analysis of the Relationship between Greenspace and Health.” *Environment and Planning A* 35 (10):1717–31. <https://doi.org/10.1068/a35111>.

W

- Wagner, Helene H., and Marie-Josée Fortin. 2013. “A Conceptual Framework for the Spatial Analysis of Landscape Genetic Data.” *Conservation Genetics* 14 (2):253–61. <https://doi.org/10.1007/s10592-012-0391-5>.
- Waits, Lisette P., Samuel A. Cushman, and Steve F. Spear. 2016. “Applications of Landscape Genetics to Connectivity Research in Terrestrial Animals.” In *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications*, edited by Niko Balkenhol, Samuel A. Cushman, Andrew T. Storfer, and Lisette P. Waits, 199–219. Wiley-Blackwell.
- Waring, Paul, and Martin Townsend. 2017. *Field Guide to the Moths of Great Britain and Ireland*. 3rd Revised edition. London: Featherstone Education.
- Warren, Paige S., Madhusudan Katti, Michael Ermann, and Anthony Brazel. 2006. “Urban Bioacoustics: It’s Not Just Noise.” *Animal Behaviour* 71 (3):491–502. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.07.014>.
- Watts, P. C., J. R. Rouquette, I. J. Saccheri, S. J. Kemp, and D. J. Thompson. 2004. “Molecular and Ecological Evidence for Small-Scale Isolation by Distance in an Endangered Damselfly, *Coenagrion Mercuriale*.” *Molecular Ecology* 13 (10):2931–45. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02300.x>.
- Wiens, J. A. 1989. “Spatial Scaling in Ecology.” *Functional Ecology* 3 (4):385–97.
- Wilson, Maxwell C., Xiao-Yong Chen, Richard T. Corlett, Raphael K. Didham, Ping Ding, Robert D. Holt, Marcel Holyoak, et al. 2016. “Habitat Fragmentation and Biodiversity Conservation: Key Findings and Future Challenges.” *Landscape Ecology* 31 (2):219–27. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0312-3>.
- Wright, Sewall. 1943. “Isolation by Distance.” *Genetics* 28 (2):114–38.

X

- Xiu, Na, Maria Ignatieva, Cecil Konijnendijk van den Bosch, Yongyu Chai, Fei Wang, Tengfei Cui, and Fengping Yang. 2017. “A Socio-Ecological Perspective of Urban Green Networks: The Stockholm Case.” *Urban Ecosystems* 20 (4):729–42. <https://doi.org/10.1007/s11252-017-0648-3>.

Y

- Yela, José Luis, and Marcel Holyoak. 1997. “Effects of Moonlight and Meteorological Factors on Light and Bait Trap Catches of Noctuid Moths (Lepidoptera: Noctuidae).” *Environmental Entomology* 26 (6):1283–1290.
- Young, R. P., J. Davison, I. D. Trewby, G. J. Wilson, R. J. Delahay, and C. P. Doncaster. 2006. “Abundance of Hedgehogs (*Erinaceus Europaeus*) in Relation to the Density and

Distribution of Badgers (*Meles Meles*).” *Journal of Zoology* 269 (3):349–56. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00078.x>.

Z

- Zeller, Katherine A., Kevin McGarigal, and Andrew R. Whiteley. 2012. “Estimating Landscape Resistance to Movement: A Review.” *Landscape Ecology* 27 (6):777–97. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9737-0>.
- Zetterberg, Andreas, Ulla M. Mörtberg, and Berit Balfors. 2010. “Making Graph Theory Operational for Landscape Ecological Assessments, Planning, and Design.” *Landscape and Urban Planning* 95 (4):181–91. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.01.002>.
- Zhu, M., N. Jiang, J. Li, J. Xu, and Y. Fan. 2006. “The Effects of Sensor Spatial Resolution and Changing Grain Size on Fragmentation Indices in Urban Landscape.” *International Journal of Remote Sensing* 27 (21):4791–4805. <https://doi.org/10.1080/01431160600702442>.
- Ziter, Carly. 2016. “The Biodiversity–ecosystem Service Relationship in Urban Areas: A Quantitative Review.” *Oikos* 125 (6):761–68. <https://doi.org/10.1111/oik.02883>.
- Zollner, Patrick A., and Steven L. Lima. 1999. “Search Strategies for Landscape-Level Interpatch Movements.” *Ecology* 80 (3):1019–30. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1019:SSFLI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1019:SSFLI]2.0.CO;2).

REMERCIEMENTS

Ce travail est l'aboutissement d'une aventure, d'un projet dans lequel de nombreuses personnes se sont investies et que je tiens remercier ici.

Tout d'abord, je tiens à remercier les membres du jury de thèse, Marc Bélisle, Luc Barbaro et Sandra Luque, qui ont pris le temps d'évaluer, de commenter et de juger ce travail. Je remercie également les membres de mon comité de thèse, Philippe Clergeau, Thomas Delattre, Julie Jaquiéry et Manuel Plantegenest pour leurs conseils et leurs questions pertinentes, qui m'ont permis d'affiner ma réflexion dans ce travail.

Un immense merci à mes encadrants de thèse, Luc, Aude et Eric. Merci pour m'avoir accordé votre confiance et confié ce projet. Merci de m'avoir apporté tout ce que l'on peut espérer de la part de ses encadrants, merci pour votre disponibilité, vos encouragements, vos conseils, vos analyses, votre rigueur scientifique, votre bonne humeur, votre capacité à trouver des solutions, les nombreuses relectures et votre aide sur le terrain. Merci enfin de m'avoir aidé à avancer et à progresser.

Je tiens également à remercier tous les membres du CPIE chaîne des terrils pour leur participation à ce projet et pour leur accueil. Merci particulièrement à Vincent, Valériane, Bruno et Stéphanie pour leur investissement et leur aide sur le terrain.

Un grand merci à Solène, Alain et Romain pour leur participation au projet, les relectures, le terrain, l'encadrement des stagiaires. Merci à Jean-Pierre pour le travail énorme de création et de fabrication des pièges à papillons. Merci à Marie-Claire et Annie de m'avoir formée au génotypage des petits-gris et m'avoir accueillie sur le campus de Villejean. Merci à Stéphane pour son impressionnante efficacité. Merci à Jean pour le travail de cartographie, l'aide en SIG et sa bonne humeur. Merci à Stéphanie pour son aide sur le terrain papillon.

Un très grand merci à la trentaine de stagiaires qui se sont investis, souvent volontairement, dans le projet et ont apporté une force de travail considérable et essentielle à la réussite de ce projet. Par ordre chronologique, je remercie Nicolas, Alban et Sébastien, ma première équipe de stagiaires, avec qui il a fallu ajuster la mise en place des protocoles oiseaux et papillons, lors du terrain à Lens. Merci pour votre bonne humeur, votre confiance et votre motivation. Virginie, Laura, Ezio, merci pour votre aide, notamment au cours du porte à porte afin de convaincre les habitants de Lens d'accueillir un piège à papillons dans leur jardin ! Charles-Henri, Thomas, Axel, Sophie et Ludivine, merci pour ces longues nuits de capture papillons, partagées dans la bonne humeur. Merci à Pedro pour ton investissement récurrent dans le projet, d'abord pour les nuits hérissons puis pour les heures de biologie moléculaire avec l'escargot. Merci à Kaina pour l'important travail de modélisation. Merci à Saverio pour ta cafetière à l'italienne électrique et pour nous avoir fait découvrir la meilleure galette saucisse de Rennes, un matin

de terrain pluvieux. Merci à Cindy, Eloïse, Bastien et Ewen pour vous être levés à l'aube pour écouter les oiseaux chanter. Merci aux stagiaires papillons de Rennes pour leur motivation et leur investissement au cours des multiples nuits de terrain : Gwen, Marie, Anaïs, Axelle, Nicolas, Rose, Mathilde, Maxime, Charlotte, Floriane, Gwilherm, Marion, Eloïse (encore) et Manon. De plus, merci aux nombreux autres stagiaires que je n'ai pas eu l'occasion de connaître mais envers lesquels je suis reconnaissante pour la qualité des données recueillies et pour leur investissement dans le travail de terrain difficile.

Merci à Aude, Benjamin et Julie pour m'avoir fait participer à leur cours en tant que moniteur.

Je remercie chaleureusement mes collègues d'ECOBIO. Merci à l'équipe administrative, Sandra, Valérie, Bertrand, Fabienne, Valérie, Tifenn, Isabelle pour leur efficacité, leur patience et leur gentillesse. Merci à mes collègues de bureau successifs, Lisa, Diane, Alice, Lou. Lisa, merci de m'avoir transmis le flambeau de la couture des pièges en tout genre, pour m'avoir sauvée de Genemapper! Merci à Diane pour tes encouragements. Merci à mes camarades de fortune dispersés dans les bâtiments ou déjà partis vers de nouveaux horizons : Morgane, Maud, Nathalie, Tiphaine, Grégoire, Alice, Youn, Diana, Kévin, Hector. Merci à Nadège, en particulier pour avoir partagé la visite d'une usine de camembert. Merci à Jean pour ses tequilas sunrise. Merci à Maxime pour tes conseils, pâtisseries et propositions de sorties en tout genre.

Merci à Isabelle pour m'avoir accueilli à Lens pendant mes quatre mois de terrain et pour m'avoir fait partager quelques-unes de ses activités. Je tenais également à remercier mes proches, Alix, Marion, Clarisse, Claudie pour avoir écouté patiemment mes aventures de thèse. Merci aussi à toutes les personnes qui ont pu participer de près ou de loin à la réalisation de ce projet.

Je remercie enfin, de tout mon cœur, ma famille, pour votre soutien et votre écoute ainsi que Maxime, merci d'illuminer mon quotidien, de m'avoir soutenue et suivie dans mes choix professionnels et pour ton aide tout au long de la thèse.

Pour conclure, j'adresse une pensée attendrie et mes excuses pour le dérangement aux 50 hérissons, 18 000 papillons de nuit, 338 oiseaux et 3 800 escargots (parfois un peu plus que dérangés), sans qui je n'aurais pas eu tant de choses à raconter dans ce manuscrit.

Validation de la fonctionnalité des continuités écologiques en milieu urbain : approches plurispécifiques et multi-sites

Résumé : Le maintien de la connectivité à travers les paysages urbains, par nature très fragmentés, est un enjeu majeur de conservation de la biodiversité urbaine. On observe une prise en compte croissante de la connectivité dans les politiques d'aménagement du territoire, notamment avec l'établissement de la trame verte et bleue. De multiples outils cartographiques permettent de mettre en évidence les continuités écologiques (zones de forte connectivité), mais leur validation fonctionnelle fait souvent défaut. L'objectif de cette thèse est de valider les prédictions d'un modèle de chemin de moindre coût, sur plusieurs villes et avec différents modèles biologiques. Les espèces étudiées présentent différents modes et capacités de dispersion (vol, marche, reptation) et des exigences écologiques spécifiques (préférences pour les milieux herbacés ou boisés). Des protocoles de validation basés sur l'écologie du mouvement et la génétique du paysage sont appliqués, dans un souci de réplication (au sein de plusieurs villes) et de contrôle de la variabilité inter-individuelle. Nos résultats montrent des mouvements accrus au sein des continuités écologiques comparés à ceux observés en contextes paysagers prédits comme non connectés : les hérissons transloqués s'y déplacent sur des distances plus longues, plusieurs passereaux répondent à la repasse de chant sur de plus longues distances et les papillons de nuit montrent des taux de recapture beaucoup plus élevés. Par ailleurs, les analyses indirectes réalisées sur l'escargot petit-gris montrent une relation assez faible entre la différenciation génétique des populations et les modèles de connectivité. Ce travail fournit des arguments scientifiques pour soutenir la mise en place de continuités écologiques en milieu urbain.

Mots-clés : Connectivité, paysage urbain, mouvement, génétique du paysage, chemin de moindre coût, hérisson, oiseau, papillon, escargot

Validation of the green infrastructure functionality in urban landscape: multi-species and multi-sites approaches

Abstract: Maintaining connectivity across urban landscape, intrinsically fragmented, is a major issue of urban biodiversity conservation. Connectivity is increasingly taken into account by policy and stakeholders, especially through the establishment of the blue-green infrastructure. Multiple mapping tools allow to detect ecological networks (highly connected areas), however their functional validation is often lacking. The objective of this study is to validate least cost path analysis predictions in several cities with different biological models. Studied species vary in terms of dispersal means and capacities (flight, walk, crawling) and habitat requirement (e.g. herbaceous or forested habitats). Several protocols based on movement ecology and landscape genetic are applied, focusing on replication (within and among cities) and control of inter-individual variability. Our results indicate that movement is increased in predicted ecological networks when compared with areas predicted as poorly connected: the translocated hedgehogs travelled longer distances, several passerine responded to song playback over longer distances, and moths showed increased recapture rates. Indirect analysis on the garden snail showed a weak relation between population genetic differentiation and connectivity models. This work provides scientific support for the establishment of ecological networks in urban landscapes.

Keywords: Connectivity, urban landscape, movement, landscape genetic, least cost path, hedgehog, bird, moth, snail