



École Pratique
des Hautes Études



Mémoire de fin d'étude Master 2

Étude comparative de différentes méthodes de modélisation de corridors écologiques pour le Lynx boréal en France

Charlotte-Anaïs OLIVIER

Master 2 BGE, axe Écologie Continentale - École pratique des Hautes Études
Année 2017-2018

Stage de fin d'étude réalisé du 1 février au 17 août 2018

Laboratoire d'accueil :

CROC / Centre de Recherche et d'Observation sur les Carnivores
4 Rue de la Banie
57590 LUCY

Tuteurs de stage :

CHARBONNEL Anaïs : Chargée d'études scientifiques au CROC
COULON Aurélie : Maître de Conférences du Muséum National d'Histoire Naturelle
GERMAIN Estelle : Directrice du CROC
GIMENEZ Olivier : Directeur de recherche CNRS au CEFE

RESUME :

La modélisation des corridors écologiques est une étape indispensable à l'évaluation de la connectivité et à la définition de mesures de gestion en faveur de la conservation d'une espèce. Dans la présente étude, trois méthodes de modélisation de la connectivité potentielle pour le Lynx en France ont été comparées : le chemin de moindre coût, la théorie des circuits et le modèle individu-centré spatialement explicite. Les résultats obtenus montrent l'existence d'une connectivité potentielle entre le sud du Massif de Jura et le nord du Massif des Alpes. En revanche, la connectivité entre le Massif du Jura et le Massif des Vosges n'a pas conduit à un consensus. Au vu des résultats contrastés, il apparaît important d'utiliser différentes méthodes pour modéliser la connectivité potentielle. Ces résultats prometteurs nécessitent des investigations supplémentaires afin de stabiliser le diagnostic de connectivité pour le Lynx en France et aboutir à des mesures concrètes de conservation.

Lynx lynx ; connectivité potentielle ; chemin de moindre coût ; théorie des circuits ; modèle individu-centré spatialement explicite ;

ABSTRACT:

Ecological corridor modeling is an essential step in assessing connectivity and defining management actions for species conservation. In the present study, three methods for modeling potential connectivity for Lynx in France were compared: least-cost path, circuit theory and spatially explicit individual-based model. The results obtained show the existence of a potential connectivity between the south of Jura Mountains and the north of Alpes Mountains. Moreover, the connectivity between the Jura Mountains and the Vosges Mountains did not lead to a consensus. Given the contrasting results, it seems important to use different methods to model potential connectivity. These promising results require further investigation in order to stabilize the connectivity diagnosis for Lynx in France and lead to concrete conservation measures.

Lynx lynx; potential connectivity; least-cost path; circuit theory; spatially explicit individual-based model;

REMERCIEMENTS :

En premier lieu, je tiens à remercier l'ensemble des partenaires financiers qui ont permis la réalisation de ce stage dans le cadre du programme ERC-Lynx « Éviter, réduire et compenser la mortalité du Lynx par collision avec les véhicules de transport » porté par le CEFE, le Cerema, le CROC et l'ONCFS :

- Partenaires financiers de ce programme ITTECOP : le Ministère de la Transition Écologique et Solidaire, l'Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Énergie, la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB), l'Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Énergie (ADEME) ;



- Partenaires financiers du CROC : l'Union Européenne dans le cadre du Programme Opérationnel FEDER-FSE Lorraine et Massif des Vosges 2014-2020, la DREAL Grand Est, la Région Grand Est, le Fond National d'Aménagement et de Développement du Territoire (FNADT) / Commissariat à l'Aménagement du Massif des Vosges, ainsi que la Fondation d'Entreprise UEM.



Ensuite, je souhaite remercier toute l'équipe du CROC pour la bonne humeur et les bonnes conditions dans lesquelles j'ai été accueillie.

Je remercie mon équipe encadrante, Anaïs CHARBONNEL et Estelle GERMAIN du CROC ainsi qu'Aurélie COULON et Olivier GIMENEZ du CEFÉ, pour m'avoir fait confiance durant ces six mois et pour m'avoir permis de réaliser ce stage si passionnant. Je les remercie pour tous les conseils ainsi que les différentes relectures qui ont abouti à la réalisation de ce mémoire.

Merci Anaïs pour les réponses à mes très nombreuses questions quotidiennes, tes encouragements, ta bienveillance et ta gentillesse lors de ces six mois. J'ai beaucoup appris à tes côtés. Merci pour tous tes conseils professionnels comme personnels.

Merci Estelle pour ton implication, ton écoute, ton organisation, ta rigueur et pour tout ce que tu m'as appris.

Merci Aurélie pour ta réactivité, ta disponibilité lors de nos échanges et pour toute l'aide apportée lors de la modélisation.

Merci Olivier pour ta réactivité et ta disponibilité également, ainsi que pour ta bonne humeur et ton humour.

Je tiens également à remercier :

- Le Cerema et l'ONCFS, partenaires du programme ERC-Lynx, pour les échanges constructifs qui ont émergé pendant mon stage.
- Sarah BAUDUIN pour son implication, le modèle individu-centré et pour avoir pris le temps de répondre à mes questions sous R.
- Morgane PAPIN pour sa gentillesse, ses conseils et pour les nombreuses discussions qui m'ont beaucoup apporté.

Enfin, je remercie mes parents, mes sœurs et Anh-Phuong pour leur soutien sans faille...

TABLE DES MATIERES

I - INTRODUCTION	1
II - MATERIEL ET METHODES	5
II.I Espèce étudiée	5
II.II Zone d'étude	6
II.III Modélisation de la connectivité potentielle pour le Lynx en France	7
II.III.1 Création de la carte d'habitat du Lynx en France	7
II.III.2 Création de la carte des patchs d'habitat favorable.....	9
II.III.3 Création de la carte de résistance	9
II.III.4 Analyses de la connectivité potentielle	12
II.III.5 Corridors potentiels et zones à enjeux pour le Lynx en France.....	14
III - RESULTATS.....	15
III.I Habitat du Lynx en France, patchs d'habitat favorable et carte de résistance.....	15
III.II Analyses de la connectivité potentielle	16
III.II.1 Analyse du chemin de moindre coût (LCP)	16
III.II.2 Théorie des circuits	17
III.II.3 Modèle IBM.....	17
III.III Description des corridors potentiels et des éléments fragmentants majeurs issus de la méthode LCP (approche ' <i>Barycentre</i> '), de la théorie des circuits et du modèle IBM (sans collision)	18
III.III.1 Corridors et éléments fragmentants majeurs entre les massifs des Vosges (patch 1) et du Jura (patchs 2 et 3)	18
III.III.2 Corridors et éléments fragmentants entre les massifs du Jura (patch 3) et des Alpes (patch 4)	18
III.IV Corridors potentiels et zones à enjeux pour le Lynx en France	20
IV - DISCUSSION.....	21
IV.I Connectivité potentielle pour le Lynx en France.....	21
IV.II Points forts et limites des trois méthodes d'analyse	22
IV.III Pistes d'améliorations des analyses de la connectivité.....	23
IV.IV Enjeux pour l'amélioration de la connectivité pour le Lynx	25
V - CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	26
VI - BIBLIOGRAPHIE	27
VII - ANNEXES	31

I - INTRODUCTION

Les perturbations naturelles ou anthropiques génèrent des changements dans la structure des paysages. Ces changements peuvent être à l'origine de l'isolement des zones d'habitat favorable aux espèces et contribuer à leur extinction (Noss *et al.*, 1996 ; Woodroffe et Ginsberg, 1998). C'est le cas plus particulièrement de la fragmentation¹ et la destruction des habitats naturels qui contribuent à l'augmentation de la mortalité des individus (Fahrig *et al.*, 1995), à la diminution de leur succès de dispersion² (Gibbs, 1998) induisant ainsi une hausse du taux de consanguinité et une perte de diversité génétique (Reh et Seitz, 1990 ; Wilson et Provan, 2003). Dans certains cas, si la dispersion est empêchée par le fait qu'il n'existe plus de continuité d'habitat favorable, ce sont des populations voire des espèces qui sont susceptibles de décliner puis de disparaître (Brown et Kodric-Brown, 1977 ; Harrison, 1992). Ainsi, la possibilité que des individus puissent traverser des paysages perturbés par l'homme est essentielle pour le maintien à long terme des populations (Fahrig, 2003 ; Cushman, 2006). Aujourd'hui, un des principaux enjeux des gestionnaires de la biodiversité est de permettre les déplacements des individus entre les zones d'habitat favorable (souvent appelés patches), de façon à éviter l'isolement des populations et atténuer ainsi les impacts de la fragmentation ou de la destruction de l'habitat (Crooks et Sanjayan, 2006). Dans un premier temps, il apparaît important d'évaluer la connectivité entre les patches d'habitat favorable, c'est-à-dire le degré avec lequel le paysage facilite ou entrave les mouvements des organismes (Taylor *et al.*, 1993 ; Tischendorf et Fahrig, 2000). Puis, les gestionnaires chercheront à préserver ou à améliorer cette connectivité par la création, la restauration ou la conservation de passages, appelés corridors, existant entre les patches d'habitat favorable (Crooks et Sanjayan, 2006). Ces corridors sont des éléments linéaires qui favorisent le déplacement des individus au sein de leurs domaines vitaux ou leur dispersion vers de nouveaux territoires (Beier *et al.*, 2008). La quantification de la connectivité entre les patches d'habitat favorable pour une espèce est donc une étape importante et essentielle pour la définition et la mise en place de mesures de gestion des corridors (Moilanen et Hanski, 2001 ; Moilanen et Nieminen, 2002).

Trois catégories de méthodes existent actuellement pour mesurer la connectivité du paysage, correspondant à différentes déclinaisons de la connectivité (Calabrese et Fagan, 2004). La *connectivité structurelle* fait référence à la contiguïté de l'habitat, elle se focalise uniquement sur l'agencement spatial du paysage. Elle peut être mesurée par des indicateurs tels que la taille des patches ou leur nombre. L'estimation de la connectivité structurelle a l'avantage de nécessiter des données faciles à collecter, mais a néanmoins un intérêt très limité puisqu'elle ne tient pas compte des caractéristiques

¹ Il y a fragmentation lorsqu'un écosystème est transformé, par action humaine, en de nombreux fragments de taille réduite, spatialement isolés les uns des autres par un ensemble d'habitats différents de ceux d'origine (Wilcove *et al.*, 1986).

² Mouvement d'un animal de son point d'origine vers une autre zone où la reproduction est possible (Howard 1960).

de l'espèce (Moilanen et Nieminen, 2002). La *connectivité potentielle* combine les caractéristiques du paysage avec des données sur la dispersion de l'espèce (Urban et Keitt, 2001). Son évaluation tient compte de l'espèce considérée, de sa manière d'utiliser son habitat et du reste des éléments paysagers, qu'il s'agisse de leur composition ou de leur configuration spatiale (Taylore *et al.*, 1993). Elle repose dans l'estimation des potentialités de déplacement des individus au sein de la zone étudiée, non pas à partir de données d'observations collectées sur cette zone, mais à partir d'estimations fondées notamment sur des caractéristiques écologiques de l'espèces et sur les caractéristiques physiques du paysage (Rathore *et al.*, 2012). Enfin, la dernière déclinaison est la *connectivité fonctionnelle*, qui consiste à estimer des déplacements réels des individus au sein du paysage. Son estimation repose donc sur des données de déplacement d'individus entre les patchs d'habitat favorable, voire d'individus en dispersion. Plus informative, elle est néanmoins plus coûteuse (matériel, moyens humains) et plus difficile à étudier (nécessité de capturer des animaux pour des suivis par radio-télémetrie, GPS, etc. ; Hilty et Merenlender, 2004 ; Fagan et Calabrese, 2006 ; Graves *et al.*, 2007). Elle est généralement utilisée à petite échelle (Calabrese et Fagan, 2004).

Dans un contexte opérationnel (de gestion), l'analyse de la connectivité potentielle semble la meilleure approche pour évaluer la connectivité. Elle présente en effet un bon compromis entre facilité d'obtention des données et prise en compte des caractéristiques des espèces. De plus, les méthodes d'analyse existantes sont applicables à de larges échelles spatiales. Actuellement, on distingue différents modèles permettant d'étudier la connectivité potentielle : les modèles basés sur des estimations de moindres coûts, les modèles modélisant les flux de dispersion et les modèles individu-centré spatialement explicites. Pour les modèles basés sur des estimations de moindres coûts, l'analyse du chemin de moindre coût 'Least-Cost Path' (LCP ; Walker et Craighead, 1997 ; Singleton *et al.*, 2002 ; Larue et Nielsen, 2008) est la méthode la plus couramment utilisée par les gestionnaires et les chercheurs car simple d'utilisation. Elle représente une approche intermédiaire pour l'identification des corridors en termes d'exigences de données et de complexité du modèle (Adriaensen *et al.*, 2003). La LCP évalue les trajectoires potentielles des individus à travers le paysage en se basant sur leur « coût » de déplacement entre les patchs d'habitat favorable (Beier *et al.*, 2009). Ce coût peut représenter la difficulté de déplacement, l'évitement de certains types d'éléments paysagers ou encore le risque de prédation (Beier *et al.*, 2008). Ces coûts sont estimés à partir d'une carte de résistance où chaque maille a une valeur de coût dépendante de l'occupation du sol se trouvant dans cette maille. Parmi les différentes trajectoires possibles, le chemin de moindre coût est celui dont la somme des coûts des mailles traversées est la plus faible. Il représente donc le trajet optimal qu'un individu est susceptible de prendre (Walker et Craighead, 1997). L'approche LCP est critiquée par de nombreux auteurs dans la mesure où elle ne prend en compte que les corridors optimaux et ne donne aucune information sur les corridors alternatifs (Chetkiewicz et Boyce, 2009 ; Cushman *et al.*, 2013). De plus, elle suppose

que les individus aient une connaissance parfaite du paysage, leur permettant de suivre le chemin optimal (Cushman *et al.*, 2013 ; Coulon *et al.*, 2015). La théorie des circuits électriques est un second modèle qui se base également sur des cartes de résistance aux mouvements des espèces. Proposée par McRae (2006), cette approche est une alternative complétant la LCP puisqu'elle permet de trouver une multitude de corridors modélisés sous forme de flux (flux de dispersion). Le modèle se base sur l'analogie entre le mouvement des individus à travers un paysage et le courant électrique se déplaçant au sein d'éléments de résistance plus ou moins importants (McRae *et al.*, 2008). Il met en évidence les goulots d'étranglement dans les secteurs (patches ou corridors) à enjeux pour la dispersion, où se concentrent les plus forts courants. Il présente également l'avantage de prendre en compte la marche aléatoire des individus (McRae *et al.*, 2008). En revanche, il n'incorpore pas de réponses comportementales variant dans l'espace et dans le temps (Coulon *et al.*, 2015). Pour terminer, la méthode basée sur des modèles individu-centré spatialement explicites (IBM : '*individual-based model*') prend en considération et simule le comportement supposé des individus lorsqu'ils se déplacent dans le paysage (Zollner et Lima, 1999 ; Barton *et al.*, 2012). La connectivité quantifiée par ce modèle est donc le résultat du comportement (les déplacements, la dispersion) des individus en réponse à l'hétérogénéité du paysage, associée à sa composition et sa structure spatiale (Revilla *et al.*, 2004). Cette méthode, bien que très informative (Palmer *et al.*, 2011), présente l'inconvénient d'exiger généralement un grand nombre de paramètres, nécessitant une très bonne connaissance de la biologie de l'espèce (Coulon *et al.*, 2015). A ce jour, il existe peu d'études s'étant focalisées sur la comparaison d'approches méthodologiques différentes (e.g. Coulon *et al.*, 2015 ; Bond *et al.*, 2017).

Parmi les espèces sensibles à la fragmentation de l'habitat, les grands carnivores sont particulièrement concernés (Weaver *et al.*, 1996 ; Crooks 2002). En effet, ces espèces occupent de grands territoires au sein desquels elles se déplacent beaucoup (Hetherington *et al.*, 2006). De plus, certaines espèces de grands carnivores sont aujourd'hui présentes dans des paysages à prédominance humaine, ce qui les amène à se répartir sous forme de petites populations fragmentées et isolées sur l'ensemble de leur aire de répartition. C'est le cas du Lynx boréal (*Lynx lynx*) dont la majorité des populations présentes en Europe sont fragmentées en raison d'un manque de connectivité au sein de paysages anthropisés (Schadt *et al.*, 2002 ; Kramer-Schadt *et al.*, 2004 ; Marboutin *et al.*, 2011). Cette fragmentation rend difficile la colonisation naturelle de territoires jadis occupés par l'espèce (Kramer-Schadt *et al.*, 2004 ; Zimmermann *et al.*, 2005). La fragmentation du milieu forestier est d'ailleurs reconnue comme une menace majeure pesant sur l'espèce de par ses besoins de grands espaces forestiers continus et ses capacités de dispersion relativement limitées (Zimmermann *et al.*, 2007 ; Magg *et al.*, 2016). Les collisions avec les véhicules représentent également une importante cause de mortalité chez l'espèce (Hemery *et al.*, 2011) et donc un frein à sa dispersion. Différents travaux ont été conduits pour évaluer la connectivité potentielle pour le Lynx en Europe afin de localiser, puis décrire, les corridors

identifiés (en Allemagne par Schadt *et al.*, 2002, en Suisse par Zimmermann et Breitenmoser, 2007, en France par Assmann, 2011 et Blanc *et al.*, 2015). La plupart de ces travaux ont utilisé la méthode LCP entre les patches d'habitat favorable. Cependant, aucun d'entre eux n'a jusqu'à présent exploré des méthodes de modélisation plus robustes que l'approche LCP pour explorer la connectivité potentielle pour le Lynx en France. C'est dans ce cadre que s'inscrit la présente étude, qui vise à étudier la connectivité potentielle pour le Lynx en France en appliquant et comparant (similitudes et divergences) trois méthodes de modélisation : l'approche du chemin de moindre coût (LCP), l'analyse fondée sur la théorie des circuits (CircuitScape) et le modèle individu-centré spatialement explicite (IBM).

Ce travail s'intègre dans une problématique majeure qu'est la conservation de l'espèce. En effet, le Lynx est inscrit sur plusieurs listes internationales et européennes justifiant la nécessité d'une protection ou la mise en place de mesures de conservation sur l'ensemble de son aire de répartition. En France, il est réparti en trois noyaux localisés au niveau des massifs des Vosges, du Jura et des Alpes (L'équipe animatrice du Réseau, 2016). La situation au sein de ces trois massifs est contrastée. Le Massif du Jura accueille le cœur de l'aire de présence de l'espèce (un peu plus d'une centaine de lynx ; L'équipe animatrice du Réseau, 2016) tandis que dans le Massif des Vosges, le Lynx est dans un état de conservation critique (CROC, 2017) et dans les Alpes, le noyau de population est en cours d'installation (L'équipe animatrice du Réseau, 2016). Le Massif des Vosges occupe quant à lui une position stratégique à l'échelle de l'Europe occidentale en assurant la connexion entre les populations de lynx suisses, françaises et allemandes (Marboutin, 2013 ; Schwoerer et Scheid, 2016). Cependant, la question se pose actuellement d'un manque de connectivité avec le Massif du Jura empêchant les échanges de lynx entre les populations (Zimmermann et Breitenmoser, 2007 ; Assman, 2011 ; Blanc *et al.*, 2015 ; Morand, 2016).

Ainsi, toutes analyses confondues, on s'attend à observer un manque de connectivité potentielle entre le Massif des Vosges et le Massif du Jura, et l'inverse entre le Massif du Jura et les Alpes. La théorie des circuits ainsi que le modèle IBM devraient nous apporter des informations complémentaires et supplémentaires à la LCP en modélisant les corridors alternatifs entre ces deux massifs. A l'issue des analyses, des pistes de mesures de gestion conservatoire sont proposées afin de guider l'interprétation de la connectivité potentielle pour le Lynx en France et contribuer à l'amélioration de l'état de conservation de la population.

II - MATERIEL ET METHODES

II.I Espèce étudiée

Le Lynx boréal (*Lynx Lynx*) est un mammifère discret et éluif appartenant à l'ordre des carnivores et la famille des félidés. Il mesure entre 50 et 75 cm au garrot et pèse une vingtaine de kilogrammes (Stahl et Vandel, 1998 ; Raydelet, 2006). Le Lynx a des exigences spécifiques en matière d'habitat et de proies (Breitenmoser 1997). Il vit majoritairement dans les milieux forestiers où vivent ses proies de prédilection (chevreuils, chamois ; Schadt *et al.*, 2002). Ces grands massifs forestiers sont souvent situés en montagne où l'influence humaine y est moindre. Le Lynx présente par ailleurs des capacités de dispersion et de colonisation limitées (e.g. 25,9 km à 63,1 km ; Zimmermann *et al.*, 2005). Ainsi, la présence de grandes surfaces forestières continues est indispensable à son maintien et à la dispersion des jeunes individus (Kramer Schadt *et al.*, 2005). De plus, la structure du paysage forestier définit la localisation des secteurs où le Lynx peut se reproduire et canalise la dispersion (Kramer Schadt *et al.*, 2005). Actuellement, les principales menaces auxquelles le Lynx est confronté sur l'ensemble de son aire de répartition sont la fragmentation de son habitat ainsi que les risques de collisions routières et ferroviaires (Zimmermann *et al.*, 2005 ; Kramer-Schadt *et al.*, 2004).

Le Lynx est une espèce protégée et menacée d'extinction sur le territoire français (article L.411-1 du Code de l'Environnement). Il est également inscrit sur les listes européennes (Directive Habitat Faune Flore, convention de Berne) et internationales (Convention de Washington, Convention CITES), justifiant la nécessité d'une protection ou la mise en place de mesures de conservation sur l'ensemble de son aire de répartition. En France, le Lynx est présent au niveau des massifs des Vosges, du Jura et des Alpes. La superficie de l'aire de présence régulière de l'espèce est stable depuis 2012-2013 (environ 8 000 km² ; L'équipe animatrice du Réseau, 2016). Le Lynx est présent de manière régulière dans le Jura (6 000 km²) tandis que sa présence est occasionnelle dans les Alpes (1 000 km²) (L'équipe animatrice du Réseau, 2014). Dans le Massif des Vosges où des réintroductions ont été organisées entre 1983 et 1993 (Vandel *et al.*, 2006), l'espèce occupe aujourd'hui moins de 500 km² (Portail Carmen 2017).

Dans le Massif du Jura, les dernières estimations publiées en 2012 évoquaient la présence de 76 à 121 individus (Laurent *et al.*, 2012). Les populations vosgienne et alpine étaient quant à elles plus restreintes : de 19 à 31 lynx dans le Massif des Vosges et de 13 à 21 lynx dans les Alpes (Laurent *et al.*, 2012). Dans le Massif des Vosges, cette estimation doit néanmoins être modérée. En effet, après plusieurs années d'investigations de terrain intensives (CROC, 2014, 2015, 2016, 2017), seuls trois lynx ont été identifiés (L'équipe animatrice du Réseau 2016 ; OCS, 2016 ; CROC, 2017) tandis qu'une dizaine/quinzaine d'indices de présence de lynx tout au plus ont été validés ces dernières

années par le Réseau Loup Lynx dans ce massif. L'état de conservation du Lynx est donc actuellement critique dans le Massif des Vosges (CROC, 2017). D'ailleurs, la population Vosges-Palatinat est considérée par l'IUCN en danger critique d'extinction (Liste Rouge France IUCN, 2017).

II.II Zone d'étude

La présente étude vise à identifier les corridors potentiels pour la dispersion du Lynx entre les trois massifs montagneux où l'espèce est présente en France. Elle a donc été conduite sur une zone d'environ 84 000 km² localisée à l'est de la France et incluant les massifs des Vosges, du Jura ainsi que le nord des Alpes (Fig. 1). Ces trois massifs, bien que proches les uns des autres géographiquement, connaissent une fragmentation des habitats importante (Kramer-Schadt *et al.*, 2004 ; Kramer-Schadt *et al.*, 2005). En effet, la présence de barrières difficilement franchissables, telles que des grandes voies de transport terrestre, fragmente à la fois le cœur de ces massifs et les territoires les séparant (Kramer-Schadt *et al.*, 2004).

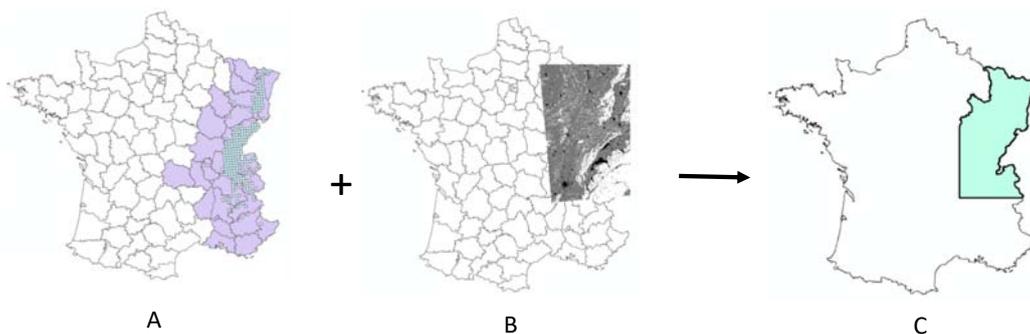


Figure 1 : Étapes de création de la zone d'étude. **(A)** Zone d'étude initiale composée des départements où au moins une maille de présence régulière de Lynx a été observée depuis 1988. **(B)** Zone où les données concernant les collisions de lynx sont disponibles. **(C)** Zone d'étude finale (en bleu clair).

La zone d'étude a été définie en deux temps. Dans un premier temps, les départements où au moins une maille de présence régulière de Lynx (10x10 km) a été observée depuis 1988 ont été sélectionnés grâce aux données de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) disponibles sur le portail de cartographie interactive Carmen (Cartographie du Ministère chargé de l'Environnement ; Carmen 2017). Au total, ce sont 27 départements des régions Grand Est, Bourgogne Franche-Comté et Auvergne Rhône-Alpes qui ont ainsi contribué à définir *la zone d'étude initiale* (Fig. 1A). Puis, compte tenu des données disponibles concernant les collisions de lynx (Blanc *et al.*, 2015 ; Fig. 1B) et nécessaires pour la méthode IBM (voir paragraphe II.III.4.c), *la zone d'étude initiale* a été réduite à l'emprise de Blanc *et al.*, (2015) pour aboutir à *la zone d'étude finale* utilisée pour l'ensemble des analyses de connectivité (Fig. 1C).

II.III Modélisation de la connectivité potentielle pour le Lynx en France

Afin de modéliser la connectivité potentielle pour le Lynx en France, trois méthodes différentes ont été testées : la méthode ‘Least-Cost Path’ (LCP ; Adriaensen *et al.*, 2003), la ‘Théorie des Circuits’ (McRae, 2006 ; McRae *et al.*, 2008) et la modélisation individu-centré spatialement explicite (IBM ‘*individual based model*’ ; Kramer-Schadt *et al.*, 2004 ; 2005 ; 2011). Chacune de ces méthodes nécessite au préalable la construction d’une carte de résistance d’une part, et d’autre part, d’une carte des patches d’habitat favorable, délimitant les zones de départ et d’arrivée des corridors. La création de la carte de résistance requiert le calcul de variables paysagères. Les patches d’habitat favorable sont quant à eux définis grâce à une carte d’habitat pour l’espèce étudiée, associée à des règles de décisions pour définir les patches. La figure 2A illustre les différentes étapes à réaliser en amont des analyses de connectivité et qui sont détaillées ci-après. La résolution choisie pour la réalisation des analyses de connectivité et les cartes associées est de 500x500 m afin de combiner précision des analyses et temps de calculs raisonnables. L’ensemble des calculs et des analyses a été effectué à l’aide des logiciels R Studio (version 3.1.4) et ArcGis (version 10.6).

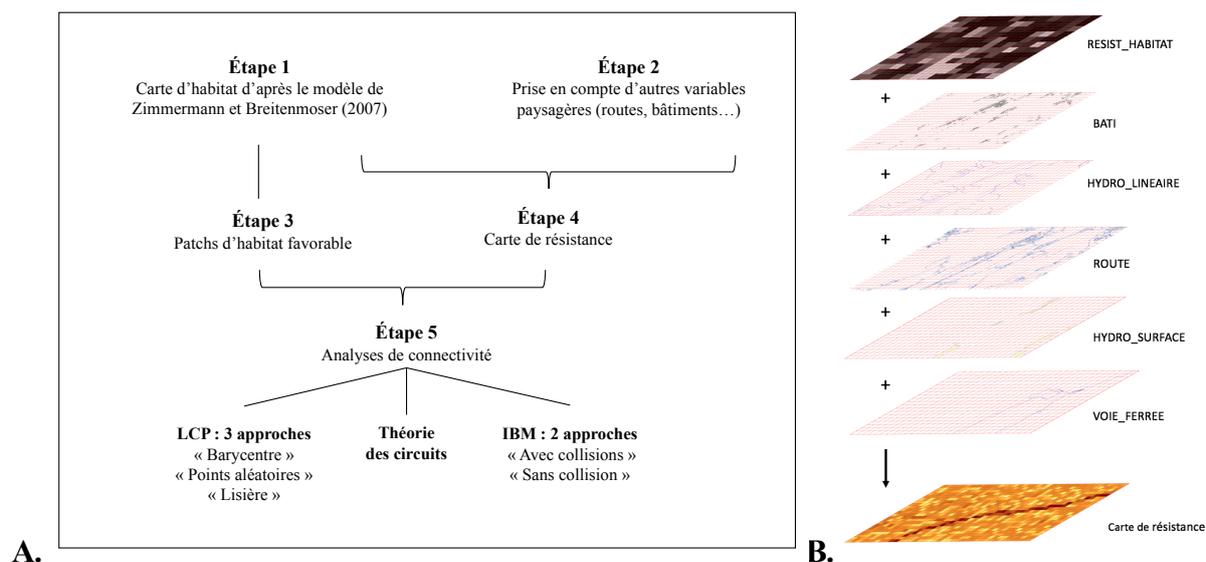


Figure 2 : (A) Schéma récapitulatif des différentes étapes de modélisation de la connectivité potentielle pour le Lynx en France. LCP : méthode du chemin de moindre coût. IBM : modèle individu-centré spatialement explicite. (B) Schéma récapitulatif des six variables paysagères constituant la carte de résistance.

II.III.1 Création de la carte d’habitat du Lynx en France

La carte d’habitat a été créée à partir du modèle d’habitat (HSM ‘*Habitat Suitability Model*’ ; résolution 1x1 km) de Zimmermann et Breitenmoser (2007), initialement construit en testant l’influence de treize variables (choisies sur la base des connaissances existantes sur l’écologie de l’espèce) sur la présence du Lynx. Les données de présence ont été collectées dans le cadre de suivis par radio-télémetrie (localisations) conduits sur 11 lynx entre 1988 et 1998 dans le Massif du Jura. Au

total, 6 282 localisations ont été récoltées (Zimmermann et Breitenmoser, 2007). A l'issue de leur travail de modélisation, ces auteurs ont identifié quatre variables principalement influentes pour le Lynx dans la sélection de son habitat : les arbustes, la forêt, la pente et l'altitude. Le modèle d'habitat *HSM* suivant a ainsi été créé par Zimmermann et Breitenmoser (2007) :

$$\text{Log}(\text{HSM}/(1-\text{HSM})) = -4.5391 + (0.0152 \times \text{ARBUSTE}) + (0.0016 \times \text{ALTITUDE}) + (0.1337 \times \text{PENTE}) + (0.0472 \times \text{FORET})$$

Ce modèle permet d'obtenir dans chaque maille de 1x1 km la probabilité de présence (de 0 à 1) du Lynx. Plus cette probabilité s'approche de 1 et plus l'habitat est favorable au Lynx.

Dans le cadre de la présente étude, les quatre variables ont dans un premier temps été calculées sur l'ensemble de la zone d'étude à la résolution de 1x1 km (même résolution que Zimmermann et Breitenmoser, 2007). Elles ont été calculées de la façon suivante :

- ARBUSTE : le pourcentage de surface d'arbustes a été calculé dans chaque maille grâce aux couches Corine Land Cover[®] (CLC © DB, 2012). Les codes suivants ont été pris en compte : 321, 322, 323 et 324 (Natural grassland ; Moors and heathland ; Sclerophyllous vegetation ; Transitionnal woodland Shrub)
- FORET : le pourcentage de surface de forêts a été également calculé dans chaque maille grâce aux couches Corine Land Cover[®] (source : CLC © DB, 2012). Les codes suivants ont été pris en compte : 311, 312, 313 (broad-leaved forest ; coniferous forest ; mixed forest)
- ALTITUDE : l'altitude a été calculée à partir des données de la base de données BD ALTI[®] disponible à une résolution de 25x25 m (source : © IGN, 2011). L'altitude moyenne a été calculée dans les mailles de 1x1 km.
- PENTE est issue des données d'élévation de la base de données GTOPO30[®] disponible à une résolution de 1x1 km (Global 30 Arc-Second Elevation, 1993). Les valeurs d'élévation ont en effet été utilisées pour calculer les valeurs de pente dans chaque maille de 1x1 km de la zone d'étude (boite à outil « slope » sous ArcGIS).

Une fois les quatre variables calculées sur l'ensemble de la zone d'étude, le modèle de Zimmermann et Breitenmoser (2007) a été appliqué afin de créer la carte d'habitat du Lynx. Enfin, la résolution de la carte d'habitat a été affinée à 500x500 m afin d'avoir la même résolution que la carte de résistance. Cette carte d'habitat a servi par la suite à définir les patches d'habitat favorable et à créer la carte de résistance (Fig. 2B).

II.III.2 Création de la carte des patches d'habitat favorable

Pour définir les patches, trois règles de décision ont été fixées en partie sur la base de la littérature scientifique sur le sujet. Dans un premier temps, les mailles ont été sélectionnées en tenant compte du seuil de $p > 0,5$ (probabilité de présence supérieure à 0.5 dans la carte d'habitat) défini par Schadt *et al.*, (2002b) comme le seuil d'habitat favorable nécessaire pour que les lynx puissent s'installer et se reproduire. Ensuite, parmi ces mailles, seuls les ensembles de mailles adjacentes dont la superficie était d'au moins 100 km² ont été retenus (Blanc *et al.*, 2015). Cette superficie représente la taille minimale du domaine vital d'une femelle Lynx installée (estimée en Suisse par Breitenmoser *et al.*, 1993), domaine vital depuis lequel les jeunes lynx dispersent pour aller s'installer dans leurs propres domaines vitaux. Pour terminer, une troisième règle a été appliquée : les patches obtenus ($p > 0.5$ et superficie > 100 km²) ont été croisés avec l'aire de présence régulière cumulée du Lynx sur la période 1988-2017. Seuls les patches de 100 km² qui intersectent au moins une maille de présence régulière ont été conservés (patches entiers, pas seulement les zones d'intersection).

II.III.3 Création de la carte de résistance

Dans l'idéal, les cartes de résistance se basent sur des données décrivant l'utilisation du paysage lors de la dispersion des individus (Cushman *et al.*, 2013). Cependant, dans le cas du Lynx en France (comme dans la grande majorité des cas), ces données sont difficiles à obtenir car très peu d'individus sont équipés de collier VHF/GPS. Dans notre étude la résistance a donc été quantifiée à l'aide de la connaissance disponible sur les variables paysagères susceptibles d'influencer les déplacements de l'espèce notamment pendant sa dispersion. La carte de résistance a ainsi été construite en s'appuyant sur la carte d'habitat du Lynx en France (voir II.III.1.) complétée par d'autres éléments paysagers potentiellement importants pour la dispersion et non pris en compte dans le modèle de Zimmermann et Breitenmoser (2007). Le choix de ces variables paysagères complémentaires s'est basé sur des données provenant de la littérature sur l'écologie et la dispersion du Lynx (Zimmermann *et al.*, 2005 ; Zimmermann *et al.*, 2007), des consultations d'experts et des études similaires à la présente étude (Lynx du Canada : Bates *et al.*, 2007 ; Jaguar : Rabinowitz *et al.*, 2010 ; Tigre : Rathore *et al.*, 2012). Finalement, six variables paysagères ont été utilisées afin de créer la carte de résistance :

- L'habitat du Lynx (« HABITAT »)
- Les constructions humaines (« BATI »)
- Les surfaces en eau (« HYDRO_SURFACE »)
- Les cours d'eau naturels et artificiels (« HYDRO_LINEAIRE »)
- Les routes goudronnées (« ROUTE »)

- Les voies ferrées (« VOIE_FERREE »)

Pour chaque variable à l'exception de HABITAT, une valeur de résistance allant de 0 (résistance nulle aux déplacements du Lynx en dispersion) à 10 (résistance très forte aux déplacements du Lynx en dispersion) a été attribuée à partir de dires d'experts (3 experts), méthode couramment utilisée dans les études de connectivité bien que sujette à controverses (Rathore *et al.*, 2012). Pour les variables avec plusieurs catégories (HYDRO_LINEAIRE, ROUTE et VOIE_FERREE), une valeur de résistance a été attribuée pour chacune des catégories par les experts. La valeur de résistance finale pour chaque variable ou catégorie a été la moyenne des valeurs de résistance données par les experts (arrondie à l'entier supérieur ou inférieur ; voir Annexe 1) Une fois ces valeurs de résistance attribuées, elles ont été utilisées pour calculer une note globale de résistance dans chaque maille de 500x500 m, selon les démarches de calcul pour les 6 variables présentées ci-après.

Pour le calcul de la valeur de résistance de BATI, HYDRO_SURFACE, LINEAIRE_SURFACE, ROUTE et VOIE_FERREE, la BD TOPO® a été utilisée (source : © IGN 2017).

a) L'habitat du Lynx

La valeur de résistance de l'habitat dans chaque maille de la zone d'étude a été calculée à partir des probabilités de présence issues de la carte d'habitat du Lynx (voir II.III.1.). Afin de convertir la probabilité de présence du Lynx en valeur de résistance, la formule 1-probabilité de présence a été appliquée. Les valeurs de résistance ainsi obtenues vont de 0 (pour une résistance nulle et une probabilité de présence du Lynx élevée) à 1 (pour une résistance élevée et une probabilité de présence du Lynx faible). Ces valeurs ont ensuite été multipliées par 10 pour les ramener à une valeur de résistance bornée entre 0 et 10. La formule finale pour le calcul de la résistance de HABITAT dans chaque maille i est donc la suivante :

$$\text{HABITAT}_i = (1 - \text{Probabilité de présence du Lynx}_i) \times 10$$

b) Les constructions humaines

Afin de calculer la valeur de résistance des constructions humaines dans chaque maille i (500x500 m), la proportion de surface de constructions humaines a été calculée dans chaque maille i puis multipliée par le coût attribué par dires d'experts (8, Annexe 1). La formule finale pour le calcul de la résistance de BATI dans chaque maille i est donc la suivante :

$$\text{BATI}_i = \frac{\text{Surface BATI}_i}{0,25} \times 8$$

(0,25 étant la surface totale d'une maille de 500x500 m soit 0,25 km²)

c) Les surfaces en eau

Pour la variable HYDRO_SURFACE, la proportion de surfaces en eau a été calculée dans chaque maille i puis multipliée par le coût attribué par dires d'experts (5, Annexe 1). La formule finale pour le calcul de la résistance de HYDRO_SURFACE dans chaque maille i est donc la suivante :

$$\text{HYDRO_SURFACE}_i = \frac{\text{Surface HYDRO_SURFACE}_i}{0,25} \times 5$$

d) Les cours d'eau naturels et artificiels

Pour les cours d'eau, leur nature (artificielle ou naturelle) ainsi que leur largeur ont été prises en compte, conduisant à 6 catégories j de HYDRO_LINEAIRE (voir Annexe 1). La densité de cours d'eau pour chaque catégorie j a également été prise en compte dans chaque maille i (km/km²). Finalement, la valeur de résistance de HYDRO_LINEAIRE dans chaque maille i a été calculée grâce à une moyenne pondérée tenant compte de la nature, de la largeur et de la densité des cours d'eau :

$$\text{LINEAIRE HYDRO}_i = \frac{\sum i (\text{Valeurs de résistance LINEAIRE_HYDRO } j \times \text{densité LINEAIRE_HYDRO } j)}{\sum \text{Valeurs de résistance LINEAIRE_HYDRO}}$$

Puis ces valeurs ont été bornées entre 0 et 10 à l'aide d'un produit en croix.

e) Les routes goudronnées

Pour la variable ROUTE, la nature des routes (autoroutes, routes à deux chaussées, routes à une chaussée) ainsi que l'intensité du trafic (faible, moyen, fort) ont été prises en compte, conduisant à 7 catégories j de ROUTE (voir Annexe 1). La densité de routes pour chaque catégorie j a également été prise en compte dans chaque maille i (km/km²). Finalement, la valeur de résistance de ROUTE dans chaque maille i a été calculée grâce à une moyenne pondérée tenant compte de la nature, de l'importance et de la densité de routes :

$$\text{ROUTE}_i = \frac{\sum i (\text{Valeurs de résistance ROUTE } j \times \text{densité ROUTE } j)}{\sum \text{Valeurs de résistance ROUTE}}$$

Puis, ces valeurs ont été bornées entre 0 et 10 à l'aide d'un produit en croix.

f) Les voies ferrées

Concernant la variable VOIE_FERREE, deux catégories j ont été distinguées : les LGV (Ligne Grande Vitesse) d'une part, et les voies ferrées principales et de service d'autre part (voir Annexe 1). La densité de VOIE FERREE a également été prise en compte dans chaque maille i (km/km²). Finalement, la valeur de résistance de VOIE_FERREE dans chaque maille i a été calculée grâce à une moyenne pondérée tenant compte de la nature et de la densité de voies ferrées :

$$\text{VOIE_FERREE}_i = \frac{\sum i (\text{Valeurs de résistance VOIE_FERREE } j \times \text{densité VOIE_FERREE } j)}{\sum \text{Valeurs de résistance VOIE_FERREE}}$$

Puis, ces valeurs ont été bornées entre 0 et 10 à l'aide d'un produit en croix.

g) Carte de résistance

Pour obtenir la carte de résistance finale, les valeurs de résistances calculées pour les 6 variables ont été sommées dans chaque maille i (Fig. 2B) :

Valeur totale de résistance $i = \text{HABITAT}_i + \text{BATI}_i + \text{ROUTE}_i + \text{HYDRO_SURFACE}_i + \text{HYDRO_LINEAIRE}_i + \text{VOIE_FERREE}_i$

Ces valeurs peuvent aller de 0 (pas de résistance aux déplacements des lynx) à 52 (forte résistance aux déplacements des lynx).

II.III.4 Analyses de la connectivité potentielle

Dans le cadre de cette étude, un travail approfondi de recherches bibliographiques a été conduit afin de réaliser une synthèse comparative des trois méthodes d'analyse utilisées : la méthode LCP, la théorie des circuits et le modèle IBM. Une description des méthodes est présentée ci-dessous. Un tableau récapitulatif détaillé est également proposé en Annexe 3 présentant leurs avantages et leurs inconvénients.

a) Méthode 'Least-Cost Path'

La méthode LCP est une analyse du chemin de moindre coût (Adriaensen *et al.*, 2003 ; Driezen *et al.*, 2007). Cette méthode calcule le chemin ayant le coût cumulatif le plus faible entre deux patches d'habitat favorable. Elle suppose cependant que l'individu ait une connaissance parfaite de son paysage, ce qui n'est pas souvent le cas (Adriaensen *et al.*, 2003 ; Pinto et Keitt, 2009 ; Cushman *et al.*, 2013 ; Annexe 3). Dans le cadre de la présente étude, les chemins de moindres coûts ont été obtenus sous SIG en utilisant les fonctions « Least cost Path » de la boîte à outil « Landscape connectivity » du logiciel ArcGis. Trois approches ont été utilisées pour sélectionner les lieux de départ et d'arrivée des corridors et ce, afin de tester leurs influences dans la quantification de la connectivité. Pour les trois approches, les points de départ et d'arrivée sont situés à l'intérieur des patches d'habitat favorable. La première approche a consisté à prendre le barycentre de chacun des patches (LaRue, 2005). Pour la seconde approche, 100 points ont été pris aléatoirement parmi tous les patches (Bond *et al.*, 2017). Enfin, la troisième approche a consisté à prendre des points en bordure des patches, espacés de 15 km les uns des autres (Cushman *et al.*, 2009). Cette distance de 15 km a été choisie comme compromis entre temps de calcul et précision des résultats.

b) Méthode « Théorie des Circuits »

Les flux de dispersion issus de la méthode de la théorie des circuits électriques ont été modélisés à l'aide du logiciel « CircuitScape » qui utilise les algorithmes de la théorie des circuits électriques (McRae, 2006 ; McRae *et al.*, 2008). L'analyse de la théorie des circuits électrique utilise l'analogie

entre le mouvement des individus à travers un paysage et le mouvement du courant à travers un circuit électrique : un plus grand nombre de chemins de déplacement entre les nœuds améliore les flux entre eux (McRae *et al.*, 2008). Ainsi, chaque nœud représente un patch d'habitat favorable et chaque ligne représente les connexions entre ces patches (Avon et Bergès, 2014 ; Annexe 2). La théorie des circuits permet de déceler les zones où les déplacements sont les plus faciles entre deux patches d'habitat favorable en analysant toutes les routes possibles au sein d'un paysage donné (McRae et Shah, 2009). Les zones présentant une plus grande résistance aux déplacements des individus se voient attribuer un courant plus faible dans le circuit. Dans notre cas, les corridors ont été modélisés par paire de patches (mode '*pairwise*') du logiciel « CircuitScape » où chaque maille est connectée à ses huit mailles voisines. Il en ressort une matrice où chacune des mailles a une valeur reflétant la probabilité d'emprunt du chemin dans le paysage : plus la valeur au sein de la maille est élevée et plus la probabilité d'utilisation de cette maille pour la dispersion est élevée (Walpole *et al.*, 2012).

c) Modèle individu-centré spatialement explicite

Le modèle individu-centré spatialement explicite utilisé a été précédemment élaboré afin de simuler le mouvement de dispersion du Lynx en France (Kramer-Schadt *et al.*, 2004 ; Kramer-Schadt *et al.*, 2011). Le modèle IBM a par ailleurs été développé sous R par Sarah Bauduin avec le package NetLogoR (<http://netlogor.predictiveecology.org/>). Ce modèle a l'avantage de pouvoir incorporer des réponses comportementales qui varient dans l'espace et dans le temps (Annexe 3). Ainsi, il prend en considération le comportement supposé d'un individu lorsqu'il se déplace dans le paysage (ici la carte de résistance) en fonction du temps.

Pour l'application du modèle, des règles ont été définies pour les déplacements des lynx dans les mailles de 500x500 m sur la zone d'étude :

- Le déplacement des individus est conditionné par les valeurs de chaque maille de la carte de résistance.
- Une probabilité de direction allant de 0.9 (en face de l'individu) à 0.1 (derrière lui) est également attribuée à chaque maille afin d'intégrer dans le modèle une corrélation dans les angles successifs de déplacement (c'est-à-dire le fait qu'un individu va avoir tendance, d'un pas à l'autre, à suivre une direction similaire) (Fig.3).
- Chaque individu peut effectuer, s'il survit, jusqu'à 5 000 pas (un pas représentant le déplacement d'une maille à l'autre) depuis sa position initiale avant que le modèle ne s'arrête et redémarre une nouvelle simulation.
- Si un individu sort de la zone d'étude, il meurt.

Ces règles sont définies de manière à être le plus proche possible de la réalité, afin que les corridors identifiés par la méthode soient les corridors potentiels pour la population de Lynx actuelle. Enfin,

pour chacune des 20 répliques, un échantillonnage aléatoire de 10 000 lynx préalablement « lâchés » dans chacune des mailles de 500x500 m des patches d'habitat favorable a été effectué.

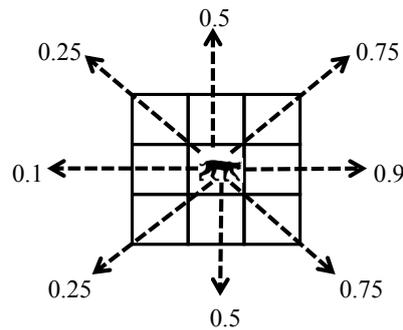


Figure 3 : Schéma des différentes probabilités de direction du Lynx concernant les règles de déplacement du modèle IBM. Pour un pas de temps, le Lynx a une probabilité de 0,9 d'aller dans la maille se trouvant en face de lui et une probabilité de 0,1 d'aller dans la maille se trouvant derrière lui. La probabilité de faire une rotation de 90 degrés est de 0,5.

En plus de la carte de résistance, le modèle IBM permet de prendre en compte la probabilité de mortalité par collision au sein de chaque maille. Le modèle IBM a ainsi été utilisé avec et sans cette probabilité de collision. La carte finale obtenue avec le modèle IBM informe sur la connectivité en renseignant dans chacune des mailles le nombre de fois où un lynx (quel qu'il soit) est passé. Au total, vingt répliques du modèle IBM ont été réalisés (avec et sans collision) pour estimer la robustesse des résultats.

II.III.5 Corridors potentiels et zones à enjeux pour le Lynx en France

Afin de pouvoir identifier et caractériser visuellement les corridors potentiels de déplacement pour le Lynx en France, la méthode proposée par Bond *et al.*, (2017) pour un travail similaire sur les Gnous en Afrique a été appliquée. Ainsi, les cartes issues de la théorie des circuits et du modèle IBM sans collision ont été combinées (additionnées) afin d'obtenir une seule carte cumulant les corridors modélisés avec les deux méthodes. Les valeurs au sein de chaque maille des deux cartes ont été bornées entre 0 et 1 avant d'être additionnées entre elles afin d'obtenir une carte unique avec des valeurs par maille allant de 0 à 2. La carte obtenue permet de visualiser et délimiter les zones du paysage présentant la plus forte probabilité d'être un corridor (Bond *et al.*, 2017). Plus la valeur au sein des mailles est élevée et plus la méthode IBM et la méthode théorie des circuits s'accorde sur la potentialité d'un corridor (en revanche lorsque la valeur est de 0, les deux méthodes s'accordent à dire qu'il n'y a pas de corridor).

III - RESULTATS

III.I Habitat du Lynx en France, patches d'habitat favorable et carte de résistance

La carte d'habitat illustre la probabilité de présence du Lynx au sein de la zone d'étude (Fig. 4A). Elle met en évidence trois grandes entités d'habitat favorable que sont les massifs montagneux de l'est de la France, à savoir les massifs des Vosges, du Jura et des Alpes (vert foncé).

A partir de cette carte d'habitat et des données de présence régulière du Lynx (voir Fig. 1A), quatre patches d'habitat favorable ont été identifiés (Fig. 4B). Le patch 1 d'une superficie de 4 062 km² recouvre quasiment tout le Massif des Vosges. Le patch 2 (186 km²) se situe au nord-ouest du Massif du Jura, en dehors du massif et en limite de l'aire de présence régulière du Lynx. Le patch 3 (2 765 km²) occupe quant à lui la moitié sud du Massif du Jura. La partie nord du Massif du Jura n'est pas concernée par un patch d'habitat favorable du fait de l'absence de patch d'habitat favorable de 100 km² minimum et ce, malgré la présence régulière de lynx. Enfin, le patch 4 (5 840 km²) est localisé dans le nord du Massif des Alpes.

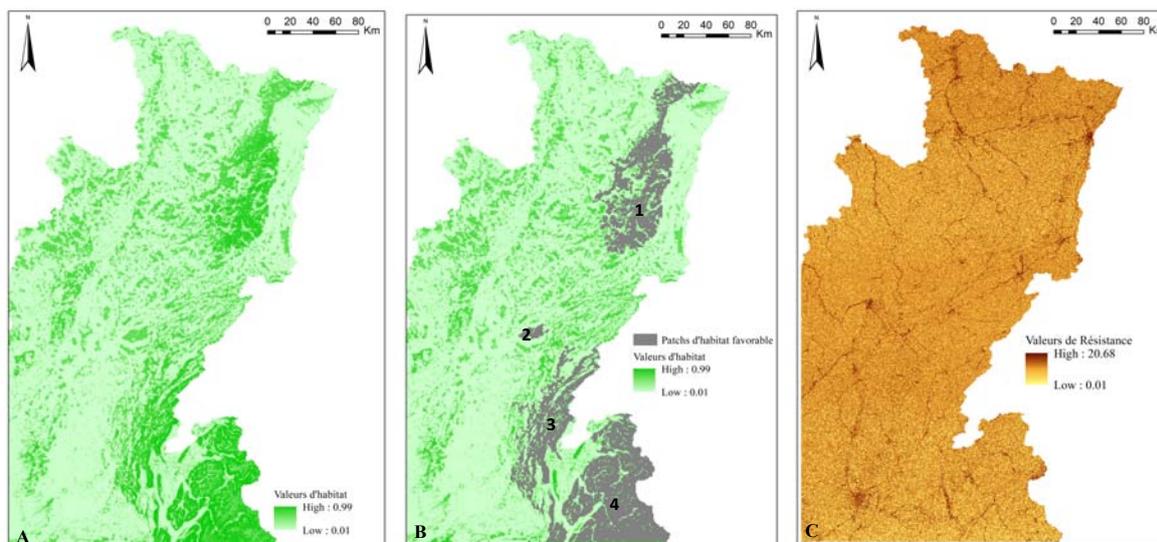


Figure 4 : (A) Carte d'habitat du Lynx : les fortes valeurs de probabilité de présence de lynx sont illustrées en vert foncé tandis que les faibles valeurs sont en vert clair. (B) Carte des patches d'habitat favorable aux lynx créés (1 : patch localisé dans le Massif des Vosges ; 2 : patch localisé à l'ouest du Massif du Jura ; 3 : patch localisé dans le Massif du Jura ; 4 : patch localisé dans le Massif des Alpes). (C) Carte de résistance aux déplacements des lynx : les fortes valeurs (en marron foncé) représentent une forte résistance aux déplacements des lynx tandis que les faibles valeurs (en jaune clair) illustrent une faible résistance.

La carte de résistance présente un gradient de résistance où les fortes valeurs (en marron foncé) représentent une forte résistance aux déplacements des lynx tandis que les faibles valeurs (en jaune clair) illustrent une faible résistance (Fig. 4C). Les principales villes et les principaux axes routiers

(marron foncé) se distinguent ainsi du reste de la carte (éléments du paysage à forte résistance pour les déplacements des lynx).

III.II Analyses de la connectivité potentielle

Les trois méthodes de modélisation des corridors conduisent à des cartes de connectivités potentielles différentes entre les quatre patchs et donc les massifs des Vosges, du Jura et des Alpes. Avec la méthode LCP, des corridors précis et bien délimités sont obtenus (lignes rouges ; Fig. 5). En revanche, avec la méthode de la théorie des circuits et le modèle IBM, l'information est plus diffuse puisqu'il n'y a pas de corridor net qui se dessine (Fig. 6). La méthode de la théorie des circuits (Fig. 6A) fait quant à elle ressortir davantage de zones à forte connectivité que la méthode IBM (Fig. 6B et C).

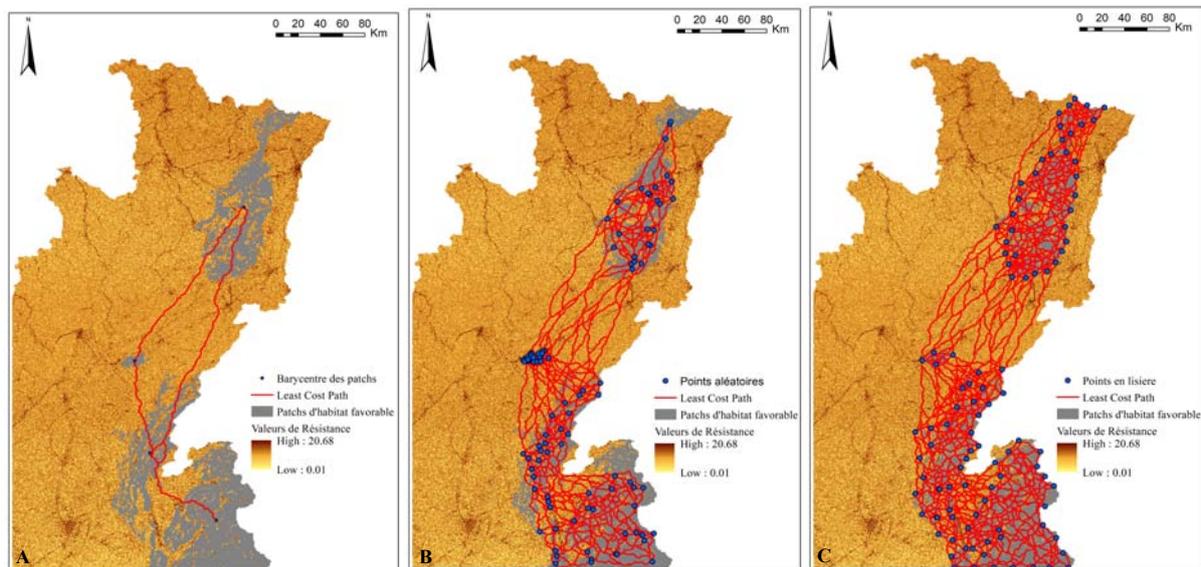


Figure 5 : Cartes de la connectivité potentielle pour le Lynx en France obtenues avec la méthode du chemin de moindre coût (LCP). **(A)** Approche des barycentres : les points de départ et d'arrivée sont les barycentres de chacun des patchs d'habitat favorable. **(B)** Approche des points aléatoires : 100 points de départ et d'arrivée répartis de manière aléatoire dans les patchs d'habitat favorable. **(C)** Approche lisière : 100 points de départ et d'arrivée répartis en bordure des patchs d'habitat favorable en prenant un point tous les 15 km.

III.II.1 Analyse du chemin de moindre coût (LCP)

Concernant l'analyse du chemin de moindre coût, l'approche 'Barycentre' met en évidence six corridors (Fig. 5A). Ces corridors relient entre eux les patchs 1, 2, 3 et 4. Ces mêmes corridors ressortent également avec les approches 'Points aléatoires' et 'Lisières' (Fig. 5B et 5C) mais cette fois-ci au sein de réseaux de plusieurs centaines de corridors. Bien que ces deux dernières approches présentent le même nombre de points de départ et d'arrivée (100), le réseau de corridors contient moins de corridors avec l'approche 'Points aléatoires' (207 corridors ; Fig. 5B) qu'avec l'approche

'Lisières' (573 corridors ; Fig. 5C). De plus, ces réseaux de corridors relient non seulement les 4 patches entre eux mais ils créent également de la connectivité à l'intérieur des patches et donc au sein des trois massifs.

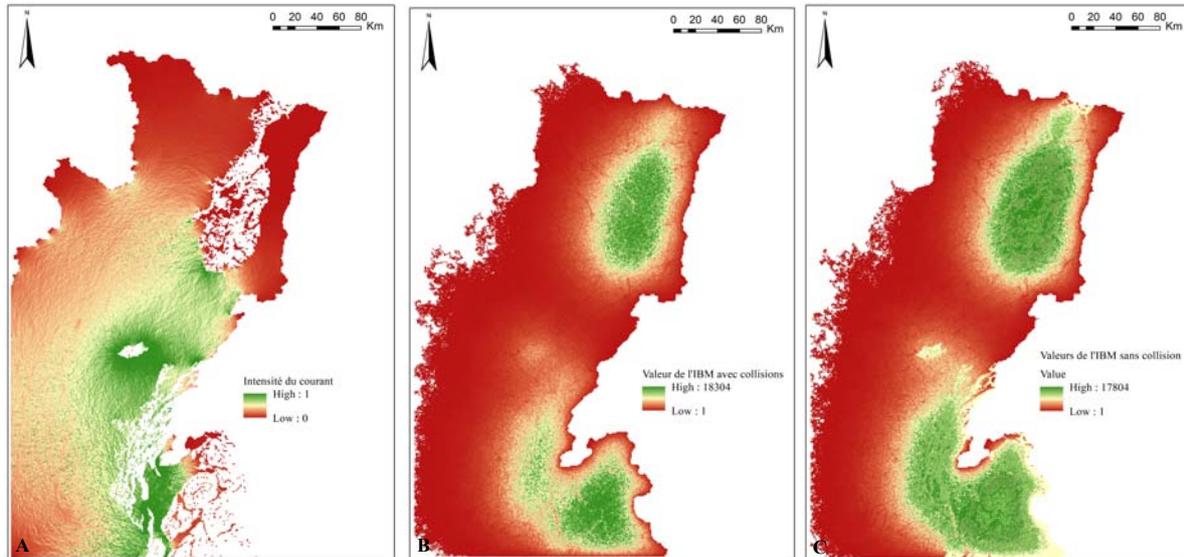


Figure 6 : Cartes de la connectivité potentielle pour le Lynx en France obtenues avec **(A)** la méthode de la théorie des circuits : les fortes valeurs de courant (vert) représentent une forte probabilité que les lynx empruntent les corridors identifiés. **(B)** le modèle IBM incluant la probabilité de mortalité par collisions (20 simulations de 5 000 pas) : plus la couleur s'approche du vert et plus le nombre de passages de lynx est important. **(C)** le modèle IBM sans les probabilités de mortalité par collisions.

III.II.2 Théorie des circuits

Avec la théorie des circuits, les corridors sont représentés sous forme de flux de dispersion, ce qui ne permet pas de les dénombrer. Ces flux de dispersion se dessinent entre les patches 1, 2, 3 et 4 (Fig. 6A). Ils irradient depuis les bords des patches d'habitat favorable et ne s'étendent donc pas dans les massifs. Des zones avec un fort courant peuvent être observées au sud du patch 1 (sud du Massif des Vosges), tout autour du patch 2, à l'ouest et au sud-est du patch 3 (moitié sud du Massif du Jura) ainsi qu'au nord du patch 4 (nord des Alpes). L'intensité de courant semble être la plus importante tout autour du patch 2 ainsi que dans les zones situées entre la moitié sud du Massif du Jura (patch 3) et les Alpes (patch 4).

III.II.3 Modèle IBM

Avec le modèle IBM avec ou sans prise en compte des collisions, ce sont également des flux de dispersion qui se dessinent entre les patches mais cette fois-ci uniquement entre les patches 2, 3 et 4 (Fig. 6B et C). Il n'y a en effet pas de connectivité potentielle apparente entre le sud du Massif des Vosges et la moitié sud du Massif du Jura. Les cartes de connectivité potentielle produites avec et sans probabilité de mortalité par collisions présentent une nette différence : l'approche sans collision

montre des valeurs de connectivité plus fortes en particulier entre le Massif du Jura et les Alpes. Les valeurs de connectivité sont aussi plus élevées autour des patches avec cette approche. Enfin, comme la LCP, les flux de dispersion s'étendent à l'intérieur des patches avec le modèle IBM du fait des lieux de départ et d'arrivée des lynx définis au sein des patches.

III.III Description des corridors potentiels et des éléments fragmentants majeurs issus de la méthode LCP (approche 'Barycentre'), de la théorie des circuits et du modèle IBM (sans collision)

III.III.1 Corridors et éléments fragmentants majeurs entre les massifs des Vosges (patch 1) et du Jura (patches 2 et 3)

Seules la méthode LCP et la théorie des circuits ont conduit à l'identification de corridors entre le Massif des Vosges (patch 1) et le Massif du Jura (patches 2 et 3). La LCP (approche 'Barycentre') conduit à un corridor de 129 km de long entre les patches 1 et 3 et un corridor de 101 km de long entre les patches 1 et 2. Ces deux corridors traversent l'autoroute A36 entre les communes de Colombier-Fontaine et Etouvans dans le Doubs (25 ; Fig. 7A). Le flux de dispersion obtenu avec la théorie des circuits mesure quant à lui une trentaine de kilomètres de large. Il est compris entre la ville de Vesoul à l'ouest (70) et la ville de Montbéliard à l'est (25 ; Fig. 7A). Avec cette méthode, il est possible d'identifier certaines « zones d'évitement » (i.e. faible connectivité) au sein du flux de dispersion. L'autoroute A36 par exemple qui assure la liaison entre Besançon, Belfort, Dole, Montbéliard et Mulhouse est évitée dans sa partie terminale. Cela se traduit par des valeurs de courant bien moins importantes le long de l'autoroute A36 (en jaune sur la Figure 7A) puisque le courant se heurte à une grande résistance. En revanche, le flux de dispersion traverse la N57, nationale ayant un très fort trafic ainsi que le fleuve du Doubs.

III.III.2 Corridors et éléments fragmentants entre les massifs du Jura (patch 3) et des Alpes (patch 4)

Les trois méthodes d'analyse de la connectivité potentielle ont abouti à des corridors ou des flux de dispersion entre ces 2 massifs. Avec l'approche LCP, un corridor relie le sud du Massif du Jura (sud du patch 3) au nord du Massif des Alpes (nord du patch 4 ; Fig. 7B). Ce corridor part de Léaz (01) pour aller à Veyrier-du-Lac en Haute-Savoie (74), contournant Annecy (74) par le nord. Il mesure 29,11 km de long et traverse deux autoroutes : l'A40 d'une part et l'A41 d'autre part. Le flux de dispersion modélisé avec la théorie des circuits entre les massifs du Jura et des Alpes a une largeur de 62,21 km. Il se situe entre Chambéry (73) et Annemasse en Haute-Savoie (74 ; Fig. 7C). Enfin, le flux de dispersion issu de la méthode IBM sans collision est quant à lui moins large et moins concentré

que celui de la théorie des circuits (Fig. 7D). En effet, il ne mesure que 39,92 km de large et se situe entre les villes de Motz et Cusy (74). Ces flux de dispersion traversent tous deux l'autoroute A41 qui relie Aix-les-Bains et Annecy (74 ; Fig. 7C et 7D).

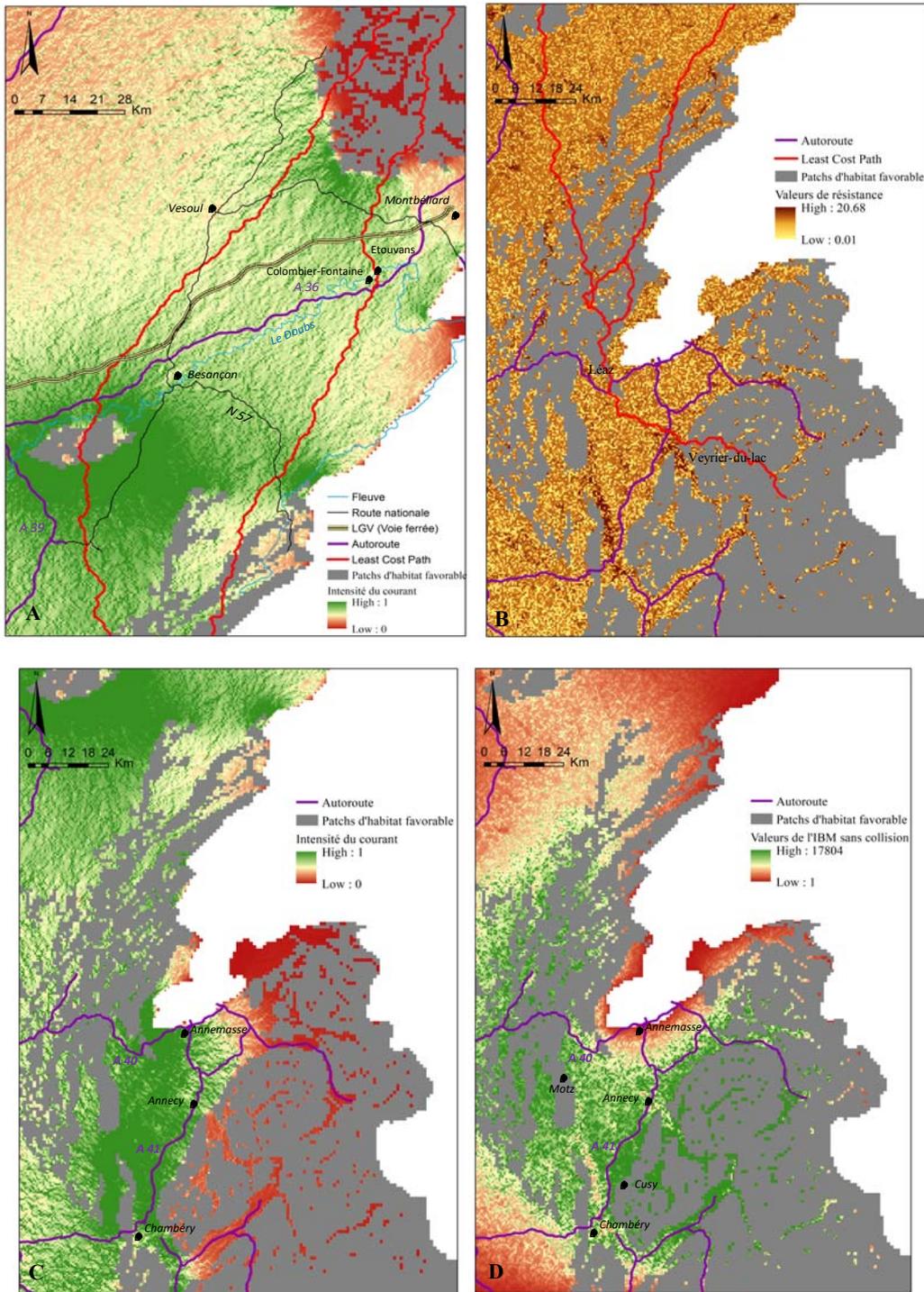


Figure 7 : Zoom sur certains corridors potentiels et les éléments fragmentants majeurs associés issus des analyses de connectivité. (A) Zoom entre les massifs des Vosges (patch 1) et du Jura (patch 2 et 3) avec la méthode LCP (*approche 'Barycentre'*) et la théorie des circuits. (B) Zoom entre les massifs du Jura (patch 3) et des Alpes (patches 2 et 3) avec la méthode LCP (*approche 'Barycentre'*), (C) avec la théorie des circuits et (D) avec le modèle IBM (sans collision) (*source : BD TOPO® © IGN-2017*).

III.IV Corridors potentiels et zones à enjeux pour le Lynx en France

La Figure 8 indique qu'il n'existe pas la même information concernant la connectivité potentielle entre le Massif des Vosges (patch 1) et le Massif du Jura (patches 2 et 3). Il existe en revanche des points de convergence entre les trois méthodes pour la connectivité potentielle entre la moitié sud du Massif du Jura (patch 3) et le patch d'habitat favorable localisé en limite nord-ouest de ce massif (patch 2). Pour terminer, les trois méthodes d'analyse mettent en évidence l'existence d'une connectivité potentielle entre les massifs du Jura (patch 3) et des Alpes (patch 4) au travers la présence de corridors ou de flux de dispersion.

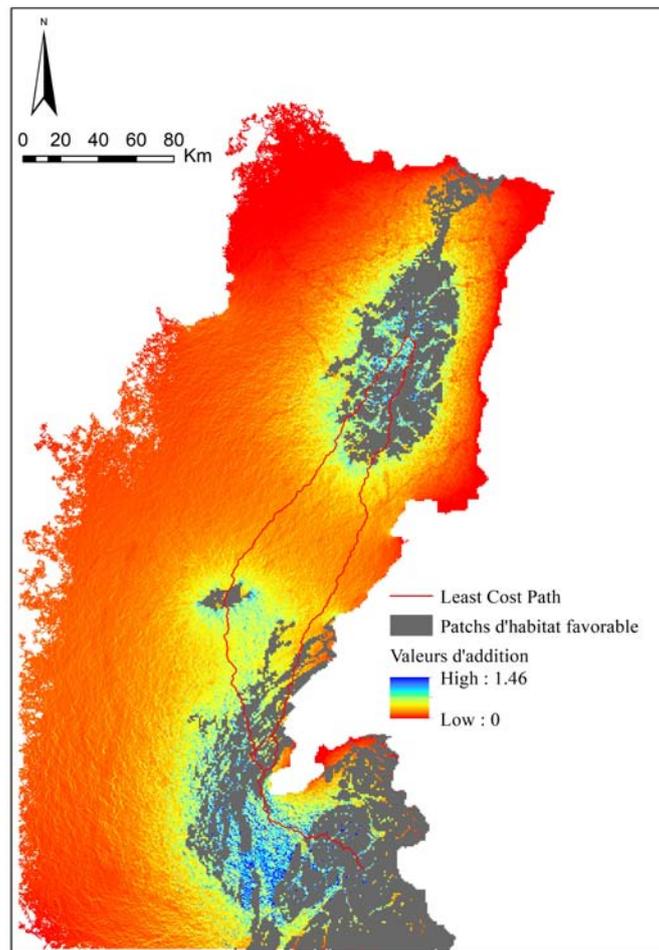


Figure 8 : Carte des secteurs à forts enjeux en termes de connectivité. Cette carte représente l'addition des valeurs de connectivité issues de la théorie des circuits et du modèle IBM sans collision. La carte de la méthode du chemin de moindre coût ('*approche barycentre*') a également été superposée afin de pouvoir distinguer visuellement les secteurs à forts enjeux en termes de connectivité communs aux trois méthodes.

IV - DISCUSSION

IV.I Connectivité potentielle pour le Lynx en France

Dans la présente étude, trois méthodes de modélisation de la connectivité potentielle pour le Lynx en France ont été testées : la méthode du chemin de moindre coût (LCP), la théorie des circuits et la modélisation individu-centré spatialement explicite (IBM). La LCP figure parmi les méthodes les plus utilisées dans la littérature pour estimer la connectivité à large échelle (Coulon *et al.*, 2015) et ce, notamment chez les grands carnivores. Cependant, en raison de la prise de conscience croissante des limites de cette méthode, des études basées sur des calculs plus réalistes, comme la théorie des circuits et l'IBM, se sont développées ces dernières années (e.g. Carroll *et al.*, 2011 ; Walpole *et al.*, 2012 ; Avon et Bergès, 2016). Les trois méthodes utilisées pour le Lynx en France n'apportent pas la même information concernant la connectivité potentielle et la présence de corridors ou de flux de dispersion entre le Massif des Vosges (patch 1) et la moitié sud du Massif du Jura (patches 2 et 3). Seule la LCP permet d'identifier des corridors à tracés précis entre ces deux massifs (2 corridors avec l'approche '*Barycentre*' et plusieurs dizaines avec les approches '*Points aléatoires*' et '*Lisières*'). Une portion du corridor observé entre les patches 1 et 3 avec la méthode LCP fait partie d'un corridor identifié dans d'autres travaux portant sur le Lynx : le corridor « Franc-Comtois », reliant le nord du Jura et le sud du Massif des Vosges (Zimmermann et Breitenmoser, 2007 ; Assmann, 2011 ; Blanc *et al.*, 2015). Zimmermann et Breitenmoser (2007) et Blanc *et al.*, (2015) ont identifié ce corridor avec la méthode LCP mais avec des méthodes différentes concernant la caractérisation des patches d'habitat favorable, associées à des lieux de départ et d'arrivée différents. Assmann (2011) a quant à elle utilisé une autre méthode dite de « dilatation-érosion ». Ces différences méthodologiques ont conduit à des longueurs différentes de corridors : 23,9 km pour Zimmermann et Breitenmoser (2007), 30 km (Assmann, 2011), 83 km pour Blanc *et al.*, (2015), 97 km avec l'approche « *Lisière* » et 129 km avec l'approche « *Barycentre* » dans le cas de la présente étude. Il existe une portion commune à ces corridors à partir de la rivière du Doubs à Colombier-Fontaine (25) jusqu'au sud du Massif des Vosges où ces corridors semblent passer aux mêmes endroits. Cette portion commune traverse l'autoroute A36 entre les communes de Colombier-Fontaine (25) et Etouvans (25), un large fleuve (*Le Doubs*) ainsi qu'une LGV. Plus au sud, les corridors identifiés dans cette étude traversent également la N57 (25). A noter, un second corridor identifié par Assmann (2011), le corridor de « Sundgau » (45 km), reliant le Jura alsacien et le sud du Massif des Vosges *via* le Haut-Rhin et traversant l'A36 entre Belfort (90) et Mulhouse (68), n'a pas été mis en évidence ici. De plus, aucun corridor ne ressort clairement avec la « mise en commun » de la méthode de la théorie des circuits et du modèle IBM sur cette zone. Dans ce contexte, il apparaît difficile de conclure quant à l'existence actuellement d'une connectivité

potentielle pour le Lynx entre le patch 1 et les patches 2 et 3. Or, il s'agit d'une zone à fort enjeu en termes de conservation pour le Lynx à l'échelle nationale (connectivité entre les noyaux de population jurassien et vosgien de lynx ; Marboutin, 2013 ; Schwoerer et Scheid, 2016). Il existe des points de convergence entre les trois méthodes pour la connectivité potentielle entre le patch d'habitat favorable localisé en limite nord-ouest du Massif du Jura (patch 2) et la moitié sud de ce massif (patch 3). Deux corridors sont ainsi identifiés avec la méthode LCP tandis qu'un flux de dispersion est observé avec la « mise en commun » des deux autres méthodes sur cette zone. Les patches d'habitat favorable n'étant pas les mêmes que ceux des autres études conduites, aucune autre étude n'a mis en évidence ces corridors ou ce flux de dispersion.

Enfin, les trois méthodes d'analyse de la connectivité mettent en évidence l'existence d'une connectivité potentielle entre les massifs du Jura (patch 3) et des Alpes (patch 4) au travers la présence de corridors ou de flux de dispersion. Cette zone représente donc probablement un secteur à fort enjeu de connectivité potentielle entre les noyaux de population jurassien et alpin de lynx. D'ailleurs, Zimmermann *et al.*, (2007) ont identifié un corridor de 27,3 km entre les massifs du Jura et de Salève dans les Préalpes (74). Ce corridor ne semble pas prendre le même itinéraire que celui mis en évidence dans cette étude (LCP approche « *Barycentre* ») qui traverse les autoroutes A40 et A41, autoroutes connues pour des cas de collision de lynx (Gaillard *et al.*, 2012).

IV.II Points forts et limites des trois méthodes d'analyse

Un des avantages de la méthode LCP est de fournir des corridors bien définis, permettant de localiser précisément les secteurs à enjeux, et donc potentiellement de faciliter les prises de décision des gestionnaires en termes de mesures de gestion conservatoire (Adriaensen *et al.*, 2003). Cependant, comme les résultats obtenus avec cette méthode ne concordent pas toujours avec les deux autres méthodes (entre les massifs des Vosges et du Jura notamment), la question se pose de la fiabilité de ces corridors et donc de la pertinence de la mise en place de mesures de gestion pour améliorer les déplacements des lynx entre les massifs. Il paraît par ailleurs peu probable que les déplacements des lynx entre les massifs se limitent à un ou deux corridors et qu'il n'y ait pas de corridors alternatifs utilisés. En revanche, la théorie des circuits et l'IBM sont deux méthodes présentant l'avantage de pouvoir prioriser les mailles par rapport à leur importance en termes de connectivité (valeurs de connectivité continues ; McRae *et al.*, 2008), à l'inverse de la LCP (valeurs binaires ; 0 = absence de corridor ; 1 = présence de corridor ; Carroll *et al.*, 2011). Aussi, la théorie des circuits et le modèle IBM sont en mesure d'identifier des secteurs sans connectivité entre deux patches d'habitat favorable, contrairement à la LCP qui trouvera toujours un chemin, même si le paysage est très résistant à la dispersion. De plus, de par son mode de calcul, la LCP suppose qu'un individu privilégiera la traversée

d'un paysage de très mauvaise qualité si le chemin est le plus court (et donc le coût cumulé le plus bas) plutôt que la traversée d'un très long paysage de bonne qualité. Ce mode de choix de déplacement ne semble pas très réaliste pour le Lynx qui est une espèce sensible à son habitat (Weaver *et al.*, 1996 ; Crooks, 2002). La théorie des circuits semble donner de meilleurs résultats que la LCP (Moore *et al.*, 2011). Cependant, les estimations basées sur la théorie des circuits n'intègrent pas de règles de mouvement réalistes sur le plan comportemental ce qui peut biaiser la précision avec laquelle les flux de dispersion sont modélisés. Finalement, en prenant en compte une diversité de paramètres liés à l'espèce (paramètres biologiques, probabilité de collision etc.) et en intégrant des règles de mouvement sur le plan comportemental (souvenirs des chemins empruntés, choix de trajectoire, etc.), le modèle IBM est plus complet dans son évaluation de la connectivité et à ce titre, pourrait modéliser plus finement la connectivité, comme cela a été montré dans d'autres études (Coulon *et al.*, 2015 ; Palmer *et al.*, 2011). Bien que plus complet, il nécessite néanmoins des temps de calcul beaucoup plus longs et un grand nombre de paramètres et de connaissances sur la biologie de l'espèce (Kool *et al.*, 2013 ; Coulon *et al.*, 2015). Cette méthode de modélisation mériterait d'être approfondie pour évaluer la connectivité potentielle et définir des mesures de conservation adaptées.

IV.III Pistes d'améliorations des analyses de la connectivité

L'emprise spatiale de la zone d'étude

L'emprise de la zone d'étude semble influencer fortement les résultats de modélisation de corridors. Dans notre cas, comme les massifs du Jura et des Alpes s'étendent en Suisse, l'inclusion de ce pays dans la zone d'étude permettrait d'identifier de nouveaux patches d'habitat favorable, et par conséquent de nouveaux corridors, ce qui s'approcherait davantage de la réalité. De la même manière, il serait nécessaire d'intégrer les régions où le Lynx est/a été présent en Allemagne (Forêt du Palatinat, Forêt noire, etc.). Cependant, une difficulté reposera sur l'accès aux données environnementales dans les pays limitrophes. Certaines données restent aussi à stabiliser en France comme les données de collision pour lesquelles une portion du Massif des Alpes ne dispose pas d'informations. La prise en compte d'une zone d'étude plus grande permettrait d'avoir une vision plus globale, à l'échelle ouest-européenne, des enjeux en termes de connectivité pour le Lynx.

Le modèle habitat

Le modèle d'habitat utilisé dans le cadre de cette étude est celui de Zimmermann et Breitenmoser (2007), développé dans le Jura suisse grâce à des données collectées sur des lynx résidents et projeté en France sur la zone étudiée. La transposition de ce modèle en France dans le cadre d'une étude sur la connectivité présente une limite : le modèle n'a pas été construit à partir de données de lynx suivis

sur la zone étudiée en France. Or, des différences dans la sélection de l'habitat par le Lynx entre le Jura suisse et la France pourraient exister et être à l'origine de biais dans l'estimation des probabilités de présence lors de la transposition du modèle suisse en France (Barbosa *et al.*, 2009 ; Peterson *et al.*, 2007). Un nouveau modèle d'habitat devrait donc être créé pour le Lynx en France. En fonction de la disponibilité et de l'accessibilité de ce type de données en France, une possibilité serait d'utiliser les données de présence du Lynx de l'ONCFS en considérant la détectabilité de l'espèce pour améliorer les estimations des probabilités de présence (e.g. Louvrier *et al.*, 2018).

La carte de résistance

La carte de résistance créée à partir du modèle d'habitat et de données environnementales présente une limite : les données environnementales ont été notées par dires d'experts. En effet, bien que la prise en compte de l'opinion d'experts soit une méthode couramment utilisée dans les analyses de connectivité visant à définir des corridors, elle reste sujette à controverses (Rathore *et al.*, 2012). Elle suppose en effet que les experts « pensent » comme le Lynx et ont une connaissance parfaite des barrières impactant l'espèce, ce qui est difficilement possible et peut être source de biais. Une alternative plus pertinente mais plus complexe à mettre en œuvre, car nécessitant des données plus détaillées, est d'utiliser des données de suivi des individus (VHF, GPS) pendant la dispersion pour construire la carte de résistance (Benett, 1998). En effet, l'habitat de dispersion des lynx n'est pas forcément le même que l'habitat d'installation (Zimmermann, 2004 : Zimmermann *et al.*, 2007). Ces données permettraient donc d'analyser l'effet des éléments du paysage sur la dispersion et d'en déduire des valeurs de résistance (préférences/évitements) plus objectives et réalistes pour améliorer cette étude. De plus, les variables paysagères utilisées pourraient être complétées par d'autres variables comme la densité humaine (Gehr *et al.*, 2017) ou la densité de proies (chevreuils, chamois ; Filla *et al.*, 2017 ; Belloti *et al.*, 2013) étant donné qu'elles pourraient influencer la dispersion des lynx de la même manière qu'elles influencent leur installation et leur déplacement au sein de leurs domaines vitaux (e.g. Basille *et al.*, 2009). De même, la prise en compte de données localisant les passages à faune (aménagement pour favoriser la connectivité), permettrait d'ajuster les valeurs de résistance. Ces données restent cependant difficiles à acquérir.

La définition des patches

Les patches d'habitat favorable définis dans le cadre de cette étude ont été limités à une superficie minimum de 100 km², comme suggéré par Blanc *et al.*, (2015), afin de coïncider avec la taille minimale du domaine vital d'une femelle Lynx installée. Cette règle de décision a abouti à un patch d'habitat favorable dans le Massif du Jura n'incluant pas la moitié nord du massif (trop fragmentée) alors que le Lynx y est bien installé. L'absence de patches d'habitat favorable dans ce secteur est à

l'origine d'une grande distance séparant les patches des massifs des Vosges et du Jura. Une surface minimale plus petite, comme par exemple de 50 km² (Zimmermann et Breitenmoser 2007), permettrait d'avoir un patch plus important pour le Massif du Jura, et donc une distance réduite avec le Massif des Vosges. Ceci améliorerait certainement les valeurs de connectivité, notamment pour la méthode de la théorie des circuits et le modèle IBM.

IV.IV Enjeux pour l'amélioration de la connectivité pour le Lynx

Bien que les analyses de connectivité pour le Lynx en France nécessitent d'être approfondies et confrontées à la réalité du terrain, quelques réflexions peuvent d'ores et déjà être conduites sur la nature des mesures de gestion à envisager à l'avenir pour améliorer les échanges d'individus entre noyaux de population Vosges-Jura-Alpes. Tout d'abord, la présence de grandes surfaces forestières continues est indispensable pour le maintien de lynx sur un territoire et la dispersion des jeunes individus (Kramer-Schadt *et al.*, 2004 ; Zimmermann *et al.*, 2005). La fragmentation des forêts par de vastes surfaces agricoles et/ou artificialisées (altération de la perméabilité aux déplacements) ainsi que les infrastructures linéaires de transport (risque de mortalité par collision) constituent en effet un frein important à la dispersion (Klar *et al.*, 2006; Kramer Schadt *et al.*, 2004; Zimmermann *et al.*, 2005). Le Lynx en dispersion peut localement aussi être sensible aux configurations du paysage, telles que la présence de végétation le long des rivières (ripisylve), qui peuvent servir de corridor naturel (Zimmermann, 2004; Zimmermann *et al.*, 2007). Ainsi, les gestionnaires devraient se concentrer sur la préservation ou la restauration des continuités forestières grâce à la mise en place de mesures de gestion conservatoire des habitats de dispersion du lynx (qui mériteraient néanmoins d'être précisées en France). La prise en compte du Lynx dans les Schémas Régionaux de Cohérence Écologique (SRCE) de Lorraine, d'Alsace, Franche-Comté et de Rhône-Alpes (politiques publiques d'aménagement du territoire) ainsi que des enjeux de rétablissement des connectivités devraient contribuer à lutter contre la fragmentation des forêts (Morand 2006). De plus, une réflexion devrait être conduite quant à l'intégration de nouveaux corridors ou flux de dispersion dans les SRCE en fonction de l'avancement des recherches sur la connectivité pour le Lynx. En complément, des actions devraient être conduites pour réduire la mortalité par collision comme la mise en place d'ouvrages de franchissement (passages à faune) en particulier sur les trois axes les plus dangereux et accidentogènes identifiés pour les lynx sur la zone d'étude (Massif du Jura) : la N57 (25), la N5 (39) et la D470 (39 ; Gaillard *et al.*, 2012 ; Annexe 4). L'amélioration de la signalétique sur ces zones à enjeux pourrait aussi être envisagée (Morand 2006).

V - CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Cette étude a eu pour objectif de tester trois méthodes de modélisation pour évaluer la connectivité potentielle pour le Lynx en France : la méthode du chemin de moindre coût (LCP), la théorie des circuits et le modèle individu-centré spatialement explicite (IBM). Les résultats obtenus mettent en évidence des points de convergences et de divergences des trois méthodes. Cela souligne l'importance de confronter différentes méthodes d'analyse pour évaluer la connectivité. En effet, l'usage d'une méthode unique pourrait aboutir à des conclusions hâtives quant à l'existence de corridors et donc à des mesures de gestion conservatoire inadaptées. Actuellement, l'existence d'une connectivité potentielle entre le sud du Massif de Jura et le nord du Massif des Alpes a été mise en évidence avec les trois méthodes. En revanche, la connectivité potentielle entre le Massif du Jura et le Massif des Vosges n'a pas conduit à un consensus. Ces résultats préliminaires nécessitent des investigations supplémentaires afin de mieux évaluer, améliorer et préserver la connectivité pour le Lynx en France. L'augmentation de la taille de la zone d'étude, la création d'un modèle d'habitat du Lynx en France, la redéfinition des patchs d'habitat favorable et l'usage de données de suivi de lynx en dispersion sont autant d'éléments qu'il serait intéressant d'explorer pour affiner les résultats. Puis, une fois la connectivité potentielle évaluée et les corridors ou flux de dispersion identifiés, il serait nécessaire de s'assurer de leur fonctionnalité grâce notamment à des investigations de terrain (suivi du Lynx, description fine des corridors, etc.) ou à des outils de validation des modèles *via* l'utilisation de données sur la structure génétique de l'espèce. L'ensemble de ces investigations permettront ainsi d'obtenir une connaissance fine des enjeux de connectivité pour la conservation du Lynx en France afin d'améliorer les mesures de conservation à mettre en place.

VI - BIBLIOGRAPHIE

- Adriaensen, F., Chardon, J.P., de Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Guljnck, H. & Matthysen, E. (2003). The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning*, 64, 233–247.
- Adriaensen, F., Githiru, M., Mwang'ombe, J., Matthysen, E. & Lens, L. (2007). Restoration and Increase of Connectivity among Fragmented Forest Patches in the Taita Hills, Southeast Kenya. *Part II technical report*, CEPF project 1095347968, University of Gent, Gent, Belgium.
- Assmann, C. (2011). *Étude de la connectivité des massifs des Vosges et du Jura au niveau de la trame forestière*. Mémoire de stage « Master FAGE ». Nancy-Université, Conseil régional de Lorraine, 30p + Annexes.
- Avon, C. & Bergès, L. (2016). Prioritization of habitat patches for landscape connectivity conservation differs between least-cost and resistance distances. *Landscape Ecology*, 31, 1551–1565.
- Barbosa, A.M., Real, R. & Vargas, J.M. (2009). Transferability of environmental favourability models in geographic space: the case of the Iberian desman (*Galemys pyrenaicus*) in Portugal and Spain. *Ecological Modelling*, 220, 747–754.
- Barton, K.A., Hovestadt, T., Phillips, B.L. & Travis, J.M.J. (2012). Risky movement increases the rate of range expansion. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 1194–1202.
- Basille, M., Herfindal, I., Santin-Janin, H., Linnell, J., Odden, J., Andersen, R., Arild Høgda, K. & Gaillard, J.M. (2009). What shapes Eurasian lynx distribution in human dominated landscapes: Selecting prey or avoiding people? *Ecography*, 32, 683–691.
- Bates, W. & Jones, A. (2007). *Least-cost corridor analysis for evaluation of lynx habitat connectivity in the Middle Rockies*. The Nature Conservancy, Salt Lake City.
- Bauduin, S. (2016). *Integrating functional connectivity and climate change in the design of protected area networks*. Thèse de doctorat. Laval University.
- Beier, P., Majka, D.R. & Newell, S.L. (2009). Uncertainty analysis of least-cost modeling for designing wildlife linkages. *Ecological Applications*, 19, 2067–2077.
- Beier, P., Majka, D.R. & Spencer, W.D. (2008). Forks in the road: choices in procedures for designing wildland linkages. *Conservation Biology*, 22, 836–851.
- Belotti, E., Červený, J., Šustr, P., Kreisinger, J., Gaibani, G. & Bufka, L. (2013). Foraging sites of Eurasian lynx *Lynx lynx*: relative importance of microhabitat and prey occurrence. *Wildlife Biology*, 19, 188–201.
- Bennett, A.F. (1998). *Linkages in the Landscape: the Role of Corridors and Connectivity in Wildlife Conservation* (IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge).
- Blanc, L., Kramer-Schadt, S., Bernard, C., Zimmermann, F., Marboutin, E. & Gimenez, O. (2015). Restoring a viable population of lynx in the French Vosges Mountains: Insights from a spatially explicit individual-based model. In: *Dynamique des populations d'espèces rares et élusives: Le Lynx Boréal en Europe*. Blanc L. 2015, Thèse en Biologie des populations et Ecologie, Université de Montpellier 2, UMR CNRS 5175 (Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive), 140-168.
- Bond, M.L., Bradley, C.M., Kiffner, C., Morrison, T.A. & Lee, D.E. (2017). A multi-method approach to delineate and validate migratory corridors. *Landscape Ecology*, 32, 1705–1721.
- Breitenmoser, U. (1997). *Significance of food resources in re-introduction projects of large carnivores: the case of the lynx*. - Supplementi Ricerca Biologica Selvaggina XXVII: 269-275.
- Breitenmoser, U., Kaczensky, P., Dötterer, M., Breitenmoser-Würsten, C., Capt, S., Bernhart, F. & Liberek, M. (1993). Spatial organization and recruitment of Lynx (*Lynx Lynx*) in a re-introduced population in the Swiss Jura Mountains. *Journal of Zoology*, 231, 449-464.
- Brown, J. H., & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography—effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58, 445–449.
- Calabrese, J.M. & Fagan, F.F. (2004). A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 529-536.
- Carroll, C., McRae, B.H. & Brookes, A. (2011). Use of linkage mapping and centrality analysis across habitat gradients to conserve connectivity of Gray Wolf populations in Western North America. *Conservation Biology*, 26(1), 78–87.
- Chetkiewicz, C-L.B. & Boyce, M.S. (2009). Use of resource selection functions to identify conservation corridors. *Journal of Applied Ecology*, 46, 1036–1047.
- Coulon, A., Aben, J., Palmer, S., Stevens, V., Callens, T., Strubbe, D. Lens, L., Matthysen, E., Bague, M. & Travis, J.M. (2015). A stochastic movement simulator improves estimates of landscape connectivity. *Ecology*, 96, 2203–2213.
- CROC (2014). Bilan des programmes scientifiques et des activités pédagogiques conduits par le CROC du 1er janvier au 31 décembre 2013. Rédaction : Germain E. et Pichenot P., Mai 2014, 114p.

- CROC (2015). Bilan des programmes scientifiques et des activités pédagogiques conduits par le CROC du 1er janvier au 31 décembre 2014. Rédaction : Germain E., Pichenot P., Papin M. et Clasquin M., Mai 2015, 152p.
- CROC (2016). Bilan des programmes scientifiques et des activités pédagogiques conduits par le CROC du 1er janvier au 31 décembre 2015. Rédaction : Germain E., Papin M. et Charbonnel A., Mai 2016, 122p.
- CROC (2017). Bilan des programmes scientifiques et des actions pédagogiques conduits par le CROC du 1er janvier au 31 décembre 2016. Rédaction : Germain E., Charbonnel A. et Papin M., Mai 2017, 68p.
- Crooks, K.R. (2002). Relative Sensitivities of Mammalian Carnivores to Habitat Fragmentation. *Department of Biology, University of California, Santa Cruz, CA 95064, U.S.A.* 123 p.
- Crooks, K.R. & Sanjayan, M.A. (2006). Connectivity Conservation. *Cambridge: Cambridge Univ. Press.* 736 p.
- Cushman, S.A. (2006). Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. *Biological Conservation*, 128, 321–240.
- Cushman, S.A., McKelvey, K.S. & Schwartz, M.K. (2009). Use of empirically derived source-destination models to map regional conservation corridors. *Conservation Biology*, 23, 368–376.
- Cushman, S. A., Mcrae, B., Adriaensen, F., Beier, P., Shirley, M., & Zeller, K. (2013). Biological corridors and connectivity. *Conservation Biology*, 384-404.
- Driezen, K., Adriaensen, F., Rondinini, C., Doncaster, C.P. & Matthysen, E. (2007). Evaluating least-cost model predictions with empirical dispersal data: a case-study using radiotracking data of hedgehogs (*Erinaceus europaeus*). *Ecological Modelling*, 209, 314-322.
- Fagan, W.F. & J.M. Calabrese. (2006). Quantifying connectivity: balancing metric performance with data requirements. *Connectivity Conservation* (eds K.R. Crooks & M.A. Sanjayan), 297–317.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34, 487–515.
- Fahrig, L., Pedlar, J., Pope, S., Taylor, P., Wegner J. (1995). Effects of road traffic on amphibian density. *Biological Conservation*, 74, 177-182.
- Filla, M., Premier, J., Magg, N., Dupke, C., Khorozyan, I., Waltert, M., Bufka, L. & Heurich, M. (2017). Habitat selection by Eurasian lynx (*Lynx lynx*) is primarily driven by avoidance of human activity during day and prey availability during night. *Ecological Evolution*, 7, 6367–6381.
- Gaillard, J.M., Hemery, A., Bonnenfant, C., Marboutin, E., Mauz, I. & Doré, A. (2012). *Mise au point d'un modèle de diagnostic des interactions entre structures paysagères, infrastructures de transports terrestres et espèces emblématiques. Le cas du Lynx dans le massif jurassien.* Rapport final programme ITTECOP. 82p
- Gantchoffa M.G. & Belant, J.L. (2017). Regional connectivity for recolonizing American black bears (*Ursus americanus*) in southcentral USA. *Biological Conservation*, 214, 66–75.
- Gehr, B., Hofer, E.J., Muff, S., Ryser, A., Vimercati, E., Vogt, K. & Keller, L.F. (2017). A landscape of coexistence for a large predator in a human dominated landscape. *Oikos*, 126, 1389–1399.
- Gibbs, J.P. (1998). Amphibian movements in response to forest edges, roads, and streambeds in southern New England. *Journal of Wildlife Management*, 62, 584-589.
- Graves, T.A., Farley, S., Goldstein, M.I. & Servheen, C. (2007). Identification of functional corridors with movement characteristics of brown bears on the Kenai Peninsula, Alaska. *Landscape Ecology*, 22, 765-772.
- Harrison, R.L. (1992). Toward a theory of inter-refuge corridor design. *Conservation Biology*, 6, 293–295.
- Hemery, A. & Doré, A. (2011). Vers une prise en compte de la problématique des collisions par les infrastructures terrestres chez le lynx? La réflexion avance. *Bulletin lynx du réseau*, 17, 7-9.
- Hetherington, D.A., Lord, T.C. & Jacobi, R.M. (2006). New evidence for the occurrence of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in medieval Britain. *Journal of Quaternary Science*, 21, 3–8.
- Hilty, J. A. & Merenlender, A. M. (2004). Use of riparian corridors and vineyards by mammalian predators in Northern California. *Conservation Biology*, 18, 126–135.
- Howard, W. E. (1960). Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, 63, 152–161.
- Huck, M., Jedrzejewski, W., Borowik, T., Miosz-Cielma, M., Schmidt, K., Jedrzejewska, B., Nowak, S. & Mysajek, R. (2010). Habitat suitability, corridors and dispersal barriers for large carnivores in Poland. *Acta Theriologica*, 55, 177–195.
- Hurstel A. & Laurent A. (2016). Première preuve de dispersion du Lynx d'Eurasie (*Lynx lynx*) du Jura vers les Vosges. *Ciconia*, 40, 1-6.
- Klar, N., Herrmann, M. & Kramer-Schadt, S. (2006). Effects of roads on a founder population of lynx in the biosphere reserve “Pfalzerwald -Vosges du Nord” A model as planning tool. *Naturschutz und Landschaftsplanung*, 38, 330–337.

- Kool, J., Moilanen, A. & Treml, E. (2013). Population connectivity: recent advances and new perspectives. *Landscape Ecology*, 28, 165–185.
- Kramer-Schadt, S., Kaiser, T.S., Frank, K. & Wiegand, T. (2011). Analyzing the effect of stepping stones on target patch colonisation in structured landscapes for Eurasian lynx. *Landscape Ecology*, 26, 501–513.
- Kramer Schadt, S., Revilla, E. & Wiegand, T. (2005). Lynx reintroductions in fragmented landscapes of Germany: Projects with a future or misunderstood wildlife conservation? *Biological Conservation*, 125, 169–182.
- Kramer-Schadt, S., Revilla, E., Wiegand, T., & Breitenmoser, U. (2004). Fragmented landscapes, road mortality and patch connectivity: modelling influences on the dispersal of Eurasian lynx. *Journal of Applied Ecology*, 41, 711–723.
- Larkin, J. L., Maehr, D. S., Hootor, T. S., Orlando, M. A. & Whitney, K. (2004). Landscape linkages and conservation planning for the black bear in west-central Florida. *Animal Conservation*, 7, 23–34.
- LaRue, M.A.(2005). *Predicting potential Habitat and dispersal corridors for cougars in midwestern north america*. Thèse de doctorat, Southern Illinois University Carbondale.
- LaRue, M.A. & Nielsen, C.K. (2008). Modeling potential dispersal corridors for cougars in midwestern North America using least-cost path methods. *Ecological Modelling*, 212, 372–381.
- Laurent, A., Léger, F., Briaudet, P.-E., Léonard, Y., Bataille, A. & Goujon, G. (2012). Évolution récente (2008-2010) de la population de lynx en France. *Faune sauvage*, 294, 38-39.
- L'équipe animatrice du Réseau (2014). Bilan national d'évolution de l'aire de présence détectée du Lynx. Les données du Réseau. *Bulletin Lynx du Réseau*, 26–27.
- L'équipe animatrice du Réseau (2016). Bilan national d'évolution de l'aire de présence détectée du Lynx en 2014-2015. *Bulletin Lynx du Réseau*, 26–27.
- Louvrier, J., Molinari-Jobin, I., Kéry, M., Chambert, T., Miller, D., Zimmermann, F., Marboutin, E., Molinari, P., Müller, O., Cerne, R. & Gimenez, O. (2018). Use of ambiguous detections to improve estimates from species distribution models. *Conservation Biology*, in press.
- Magg, N., Müller, J., Heibl, C., Hackländer, K., Wöfl, S., Wöfl, M., Bufka, L., Červený, J. & Heurich, M. (2016). Habitat availability is not limiting the distribution of the Bohemian–Bavarian lynx (*Lynx lynx*) population. *Oryx*, 50, 742–752.
- Marboutin, E., Duchamp, C., Moris, P., Briaudet, P.E., Léger, F., Laurent, A., Léonard, Y. & Catusse, M. (2011). Le suivi du statut de conservation de la population de lynx en France : bilan pour la période triennale 2008-2010. *Bulletin lynx du réseau*, 17, 24-30.
- Marboutin, E. (2013). Note sur le statut du Lynx dans les Vosges. *Bulletin Lynx du Réseau*, 14–17.
- McRae, B.H. (2006). Isolation by resistance. *Evolution*, 60, 1551–1561.
- McRae, B.H., Dickson, B.G., Keitt, T.H. & Shah, V.B. (2008). Using circuit theory to model connectivity in ecology and conservation. *Ecology*, 10, 2712–2724.
- Meegan, R.P. & Maehr, D.S. (2002). Landscape conservation and regional planning for the Florida panther. *Southeastern Naturalist*, 1, 217–32.
- Moilanen, A. & Hanski, H. (2001). On the use of connectivity measures in spatial ecology. *Oikos*, 95, 147- 151.
- Moilanen, A. & Nieminen, M. (2002). Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology*, 83, 1131–1145.
- Morand, A. (2016). *Le Lynx : risques routiers et mesures correctrices – état des lieux et recommandations*. Cerema. 75p + Annexes.
- Noss, R. F., Quigley, H. B., Hornocker, M. G., Merrill, T. & Paquet, P.C. (1996). Conservation biology and carnivore conservation in the Rocky Mountains. *Conservation Biology*, 10, 949–963.
- ONCFS (2017). Répartition du Lynx en France depuis 1987. Portail Carmen [http://carmen.carmencarto.fr/38/Lynx_presence_par_maille.map], consulté le 24/04/2018.
- Palmer, S.C.F., Coulon, A. & Travis, J.M.J. (2011). Introducing a ‘stochastic movement simulator’ for estimating habitat connectivity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 258–268.
- Pinto N, Keitt T, Wainright M (2012). LORACS: JAVA software for modeling landscape connectivity and matrix permeability. *Ecography*, 35(5), 388-392.
- Proctor, M.F., Nielsen, S.E., Kasworm, W.F., Servheen, C., Radandt, T.G., Machutchon, A.G. & Boyce, M.S. (2015). Grizzly bear connectivity mapping in the Canada-United States trans-border region. *Journal of Wildlife Management*, 79, 544–558.
- Rabinowitz, A. & Zeller, K.A. (2010). Arange-wide model of landscape connectivity and conservation for the jaguar, *Panthera onca*. *Biological Conservation*, 143, 939–945.
- Rathore, C.S., Dubey, Y., Shrivastava, A., Pathak, P. & Patil, V. (2012). Opportunities of habitat connectivity for tiger (*Panthera tigris*) between Kanha and Pench national parks in Madhya Pradesh, India. *PloS ONE*. 7:e39996.
- Raydelet, P. (2006). *Le Lynx boreal*, Editions Delachaux et Niestlé, Lausabbe et Paris. 191p.

- Reh, W. & Seitz, A. (1990). The influence of Land Use on the genetic structure of populations of the common frog (*Rana temporaria*). *Biological Conservation*, 54, 239–249
- Revilla, E., Wiegand, T., Palomares, F., Ferreras, P. & Delibes, M. (2004). Effects of matrix heterogeneity on animal dispersal: from individual behavior to metapopulation-level parameters. *American Naturalist*, 164, E130–E153.
- Schadt, S., Knauer, F., Kaczensky, P., Revilla, E., Wiegand, T. & Trepl, L. (2002). Rule-based assessment of suitable habitat and patch connectivity for Eurasian Lynx in Germany. *Ecological Application*, 12, 1469–1483.
- Schwoerer, M.-L. & Scheid, C. (2016). Le projet « Life Lynx » de réintroduction du félin sur le palatinat Allemand entre dans sa phase opérationnelle. *Bulletin Lynx du Réseau*, 20, 2.
- Singleton, P.H., Gaines, W.L. & Lehmkuhl, J.F. (2002). Landscape permeability for large carnivores in Washington: a geographic information system weighted-distance and least-cost corridor assessment. *United States Department of Agriculture Forest Service Pacific Northwest Research Station Research Paper*, 549, 1–89.
- Stahl, P. & Vandel, J.M. (1998). *Le lynx boreal*. Encyclopédie des carnivores de France. *Société française pour l'étude et la protection des mammifères* (SFPEM).
- Squires, J.R., DeCesare, N.J., Olson, L.E., et al. (2013). Combining resource selection and movement behavior to predict corridors for Canada lynx at their southern range periphery. *Biological Conservation*, 157, 187–195.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element in landscape structure. *Oikos*, 68, 571–73.
- Tischendorf, L. & Fahrig, L., (2000). How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology*, 15, 633–641.
- Tracey, J.A. (2006). Individual-based modeling as a tool for conserving connectivity. *Connectivity Conservation* (eds K.R. Crooks & M. Sanjayan), 343–368.
- Urban, D. & Keitt, T. (2001). Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82, 1205–1218.
- Vandel, J. M., & Stahl, P. (2005). Distribution trend of the Eurasian lynx *Lynx lynx* populations in France. *Mammalia*, 69, 145–158.
- Walker, R. & Craighead, L. (1997). *The Biology and Conservation of Wild Felis*. Proceedings of the ESRI European User Conference on Analyzing Wildlife Movement Corridors in Montana Using GIS, Copenhagen, 1997, 1–18.
- Walpole, A.A., Bowman, J., Murray, D.L & Wilson, P.J. (2012). Functional connectivity of lynx at their southern range periphery in Ontario Canada. *Landscape Ecology*, 27, 761-773.
- Weaver, J.L., Paquet, P.C. & Ruggiero, L.F. (1996). Resilience and conservation of large carnivores in the Rocky Mountains. *Conservation Biology*, 10, 964–976.
- Wilcove D.S., McLellan C.H. & Dobson A.P., (1986). Habitat fragmentation in the temperate zone, *Conservation biology. The science of scarcity and diversity*, Sinaveras publ., Sunderland, 237-256.
- Wilson, P. J. & J. Provan. (2003). Effect of habitat fragmentation on levels and patterns of genetic diversity in natural populations of peat moss *Polytrichum commune*. *Proceedings of the Royal Society of London Series*, 270, 881–886.
- Woodroffe, R., & J. R. Ginsberg. (1998). Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science*, 280, 2126–2128.
- Zimmermann, F. (2004). *Conservation of the Eurasian lynx (Lynx lynx) in a fragmented landscape – habitat models, dispersal, and potential distribution*. University of Lausanne.
- Zimmermann, F., & Breitenmoser, U. (2007). Potential distribution and population size of the Eurasian lynx *Lynx lynx* in the Jura Mountains and possible corridors to adjacent ranges. *Wildlife Biology*, 13, 406–416.
- Zimmermann, F., Breitenmoser Wursten, C. & Breitenmoser, U. (2005). Natal dispersal of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in Switzerland. *Journal of Zoology*, 267, 381–395.
- Zimmermann, F., Breitenmoser-Wursten, C. & Breitenmoser, U. (2007). Importance of dispersal for the expansion of a Eurasian lynx *Lynx lynx* population in a fragmented landscape. *Oryx*, 41, 358–368.
- Zollner, P.A. & Lima, S.L. (1999). Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology*, 80, 1019–1030.

VII - ANNEXES

Annexe 1 : Valeurs de résistance attribuées par dires d'experts aux différentes variables paysagères (hormis HABITAT). Pour les routes à deux chaussées et les routes à une chaussée, l'intensité du trafic a été réparties en trois classes : la classe A correspond à un fort trafic, la classe B correspond à un trafic d'intensité moyenne tandis que la classe C correspond à un faible trafic.

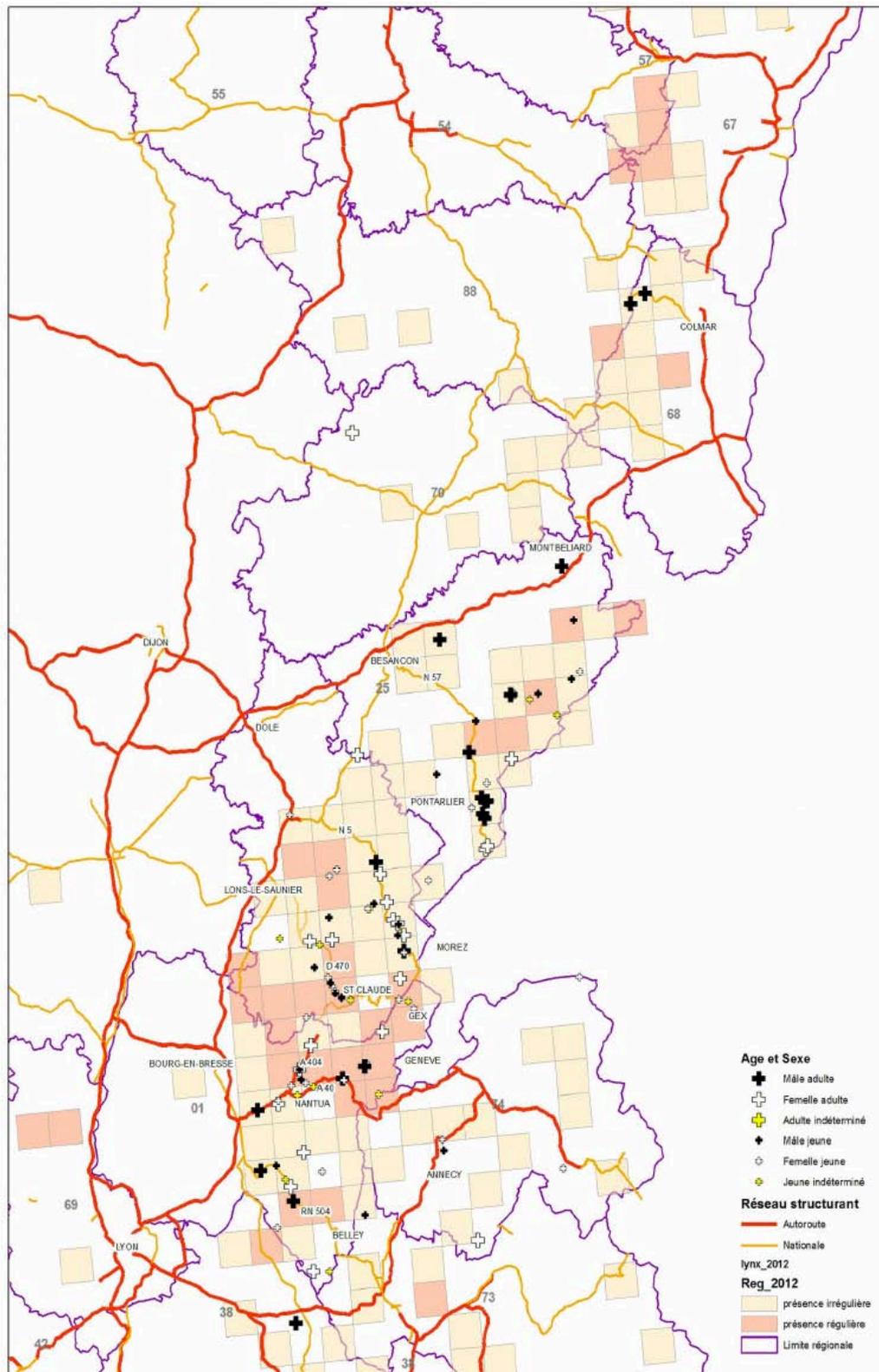
Variables paysagères	Description des variables / catégories	Valeurs de résistance sur dires d'experts
BATI	Constructions anthropiques dont la surface > à 20 m ²	8
HYDRO_SURFACE	Surfaces en eau (lacs, étangs, etc.)	5
HYDRO_LINEAIRE	Canaux dont la largeur > à 50 m	9
	Cours d'eau naturels dont la largeur > 50 m	8
	Canaux de 15 à 50 m de large	7
	Cours d'eau naturels de 15 à 50 m de large	4
	Canaux de 0 à 15 m de large	4
	Cours d'eau naturel de 0 à 15 m de large	1
ROUTE	Autoroutes	9
	Routes à 2 chaussées classe A	8
	Routes à 2 chaussées classe B	7
	Routes à 2 chaussées classe C	5
	Routes à 1 chaussée classe A	4
	Routes à 1 chaussée classe B	3
	Routes à 1 chaussée classe C	2
VOIE_FERREE	LGV (Ligne à Grande Vitesse)	6
	Voies ferrées principales et de service	1



Annexe 2 : Schéma synthétique du fonctionnement de CircuitScape. Les ronds bleus représentent les patches d'habitat favorable et les traits représentent les liens, donc les corridors ou flux de dispersion, existant entre deux patches. Lorsque la résistance entre deux patches est forte, peu de courant circule entre les deux patches. A l'inverse, lorsque la résistance est faible, l'intensité du courant circulant entre deux patches d'habitat favorable est élevée.

Annexe 3 : Synthèse comparative des avantages et inconvénients des trois méthodes d'analyse utilisées dans le cadre de cette étude : la méthode LCP, la théorie des circuits et le modèle IBM.

Méthode	Avantages	Inconvénients	Publications	Espèce
Least Cost Path (LCP)	<ul style="list-style-type: none"> - Prise en compte de la distance Euclidienne - Algorithme simple avec des procédures de calcul performantes pour effectuer des analyses sur des paysages très complexes et étendus - Adaptatif : nécessite peu de données environnementales - Rapide 	<ul style="list-style-type: none"> - Identifie seulement un seul chemin optimal et ignore les chemins alternatifs potentiels - Pas de prise en compte de marche aléatoire - Implique que l'espèce ait conscience du cheminement optimal - Limitées à la prédiction de la connectivité entre des sources uniques et des destinations uniques - Pas de prise en compte des choix individuels - Pas de prise en compte des mouvements dans une direction 	<p>Schadt <i>et al.</i>, 2002a</p> <p>Bates <i>et al.</i>, 2007</p> <p>Squires <i>et al.</i>, 2013</p> <p>Zimmermann <i>et al.</i>, 2007</p> <p>Thèse L.Blanc 2013</p> <p>Rabinowitz <i>et al.</i>, 2010</p> <p>La Rue 2005</p> <p>Huck <i>et al.</i>, 2010</p> <p>Planckaert 2009</p> <p>LaRue 2008</p> <p>Chetkiewicz <i>et al.</i>, 2009</p> <p>Meegan et Maehr, 2002</p> <p>Rathore <i>et al.</i>, 2012</p> <p>Larkin <i>et al.</i>, 2004</p> <p>Cushman 2009</p>	<p><i>Lynx lynx</i></p> <p><i>Lynx canadensis</i></p> <p><i>Lynx canadensis</i></p> <p><i>Lynx lynx</i></p> <p><i>Lynx lynx</i></p> <p><i>Panthera onca</i></p> <p><i>Puma concolor</i></p> <p><i>Canis lupus</i></p> <p><i>Martes martes</i></p> <p><i>Puma concolor</i></p> <p><i>Ursus arctos horribilis</i></p> <p><i>Puma concolor coryi</i></p> <p><i>Panthera tigris</i></p> <p><i>Ursus americanus</i></p> <p><i>Ursus americanus</i></p>
Théorie des Circuits	<ul style="list-style-type: none"> - Basée sur la théorie de la marche aléatoire - Identifie les chemins alternatifs potentiels - Applicable à grande échelle - Intuitif, outil très puissant 	<ul style="list-style-type: none"> - Pas de prise en compte des mouvements dans une direction - Pas de prise en compte des choix individuels - Limités à des marches aléatoires markoviennes (chaque pas est indépendant des pas précédents). - Pas de « mémoire » du chemin emprunté - Pas de prise en compte des changements de mouvement avec le temps ou des taux de mortalité variant avec l'âge d'un organisme 	<p>Walpole <i>et al.</i>, 2012</p> <p>Gantchofia <i>et al.</i>, 2017</p> <p>Proctor <i>et al.</i>, 2015</p>	<p><i>Lynx canadensis</i></p> <p><i>Ursus americanus</i></p> <p><i>Ursus arctos horribilis</i></p>
IBM	<ul style="list-style-type: none"> - Prise en compte des mouvements dans une direction - Prise en compte des choix individuels dans l'espace et dans le temps 	<ul style="list-style-type: none"> - Demande une grande quantité de paramètres et une excellente connaissance sur la biologie de l'espèce 	<p>Coulon <i>et al.</i>, 2015</p> <p>Thèse Bauduin 2016</p> <p>Palmer <i>et al.</i>, 2010</p> <p>Kramer-Schadt <i>et al.</i>, 2018</p>	<p><i>Epidalea calamita</i> ; <i>Phyllastrephus cabanisi</i></p> <p><i>Rangifer tarandus</i></p> <p><i>Lynx lynx</i></p>



Annexe 4 : Localisation des trois axes les plus accidentogènes (N57, N5, D470) pour les lynx dans l'étude de Gaillard *et al.*, (2012) auxquels s'ajoutent trois autres axes routiers accidentogènes plus au sud (A 404 et A 40 ; N504). La carte des zones de présence de lynx (2012) est affichée en transparence (source : Morand, 2016)