



**République Algérienne démocratique et populaire**

**وزارة التعليم العالي والبحث العلمي**

**جامعة باجي مختار عنابة**

**Université Badji Mokhtar ANNABA**

**Faculté des Sciences**

**Département de Biologie**



**Cours : Écologie des paysages**

**Préparé et enseigné par :**

**Dr. DRAIDI KHALIL**

**MCB. Département de Biologie**

**Année Universitaire 2017-2018**

**SOMMAIRE**

<b>Chapitre</b>	<b>1</b>	<b><i>Généralité et concept sur l'écologie du paysage</i></b>	
<b>Cours</b>	<b>1</b>	<b><i>Définition et histoire d'écologie du paysage</i></b>	
	1	Histoire d'écologie du paysage	1
	2	Le concept de paysage	1
	3	Les définitions du paysage	1
	3.1	Pour le géographe	1
	3.2	Pour l'écologue,	2
	4	La lecture du paysage	3
	4.1	Lecture objective du paysage	3
	4.2	Lecture subjective du paysage	3
	4.3	Lecture holistique du paysage	3
	5	L'écologie du paysage	4
	5.1	Définitions	4
	5.2	Théories mères et concepts associés	4
	5.2.1	Théorie générale des systèmes	4
	5.2.2	Théorie de la hiérarchie	5
	5.2.3	Théorie biogéographique des îles	5
	5.2.4	Théorie des perturbations	5
	5.2.5	Théorie de la percolation	5
	5.2.6	Concept d'écocomplexe	6
	5.2.7	Concept de métaclimax	6
	5.2.8	Concept de métacommunauté	6
	5.2.9	Concept de métapopulation	6
<b>Chapitre</b>	<b>2</b>	<b><i>Les éléments constitutants du paysage et l'analyse paysagère</i></b>	
<b>Cours</b>	<b>2</b>	<b><i>Organisation des paysages : l'analyse des structures spatiales</i></b>	
	1	L'organisation de l'espace.	7
	1.2	Les éléments clés de l'écologie du paysage	7
	1.2.1	La matrice	8
	1.2.2	La tâche	8
	1.2.3	Le corridor	8
	2	Analyse du paysage	9
	2.1	Les bases objectives de l'analyse du paysage	9
	2.1.1	Le relief	9
	2.1.2	La couverture du sol	10
	2.1.2.1	Les éléments naturels	10
	2.1.2.2	Les éléments construits	10
	2.2	Les bases perceptives de l'analyse du paysage	10
	2.1.1	Les limites du paysage	11
	2.2.1.1	Les limites visuelles	11
	2.2.1.2	Un cas particulier de limite est celui de l'horizon	11
	a	L'horizon externe	11
	b	L'horizon interne	11
	2.2.1.3	Les limites enfin, définissent la profondeur de champ visuel.	11
	a	l'avant-plan	11
	b	le plan moyen	11
	c	l'arrière-plan	11
	2.2.2	Le contenu du champ visuel	11
	2.2.2.1	Composantes visuelles du paysage	11
	a	Le relief et le modelé	12

	b	Les lignes	12
	c	La texture	12
	d	Les couleurs	12
	2.2.2.2	L'organisation visuelle du paysage	12
	a	Les lignes de force	12
	b	Les points d'appel	12
	c	Le point focal	12
	❖	Les effets de contraste	13
	❖	Un paysage fort	13
		Un paysage faible	13
	2.2.2.3	Facteurs d'ambiance	13
	a	Besoin en information	13
	b	Besoin en lisibilité	13
	c	Besoin en harmonie	14
	2.2.2.4	Facteurs de variabilité	14
	a	L'observateur	14
	b	La position de l'observateur	14
	c	La mobilité de l'observateur	14
	2.2.2.5	Les facteurs climatiques	15
	2.2.3	Evolution du paysage	15
	2.2.4	L'analyse spatiale	15
	2.2.4.1	La première est historique et dialectique	15
	2.2.4.2	La seconde sert directement à comparer différents modes d'occupation du sol	15
	3.3	La troisième insiste encore plus sur l'utilité des comparaisons	15
<b>Cours</b>	<b>3</b>	<b><i>Écologie du paysage et conservation : réseaux écologique, corridors</i></b>	
	1	La théorie du réseau écologique	16
	2	Un réseau écologique	16
	3	Structure géographique d'un réseau écologique	16
	3.1	Le réseau écologique paneuropéen	16
	3.1.1	Zones nodales	16
	3.1.2	Zones tampons	17
	3.1.3	Zones de restauration	17
	3.1.4	Corridors biologiques	17
	3.2	Le réseau écologique Wallonie	17
	3.2.1	Les zones centrales	17
	3.2.2	Les zones de développement	17
	3.2.3	Les zones de liaison	17
	3.3	Le réseau écologique défini par le bureau d'études ECONAT	18
	3.3.1	Zones nodales	18
	3.3.2	Zones d'extension	18
	3.3.3	Zones de développement	18
	4	Les corridors	19
	4.1	Fonctions	19
	4.1.1	Le corridor biologique	19
	4.1.2	Le corridor écologique,	19
	4.1.3	Le réseau écologique	19
	4.2	Rôle écologique possibles joués par les corridors	19
	4.2.1	Barrière	19
	4.2.2	Déplacement	19

	4.2.3	Dispersion	19
	4.2.4	Habitat	19
	4.2.5	Filtre	20
	4.2.6	Source	20
	4.2.7	Puits	20
	4.3	Morphologie	20
	4.3.1	Structures linéaires	20
	4.3.2	Structures gué	20
	4.4	Caractéristiques spécifiques de certains corridors	20
	4.4.1	Corridor thermo-hygrométrique	20
	4.4.2	Corridor « de noir	20
	4.4.3	Corridor d'air propre	21
	4.4.4	Corridor de calme	21
	4.4.5	Les continuums	21
	4.4.5.1	Continuum forestier	21
	4.4.5.2	Continuum agricole extensif	21
	4.4.5.3	Continuum prairial	21
	4.4.5.4	Continuum paludéen	21
	4.4.5.5	Continuum hygrophile	21
	4.4.5.6	Continuum littoral	21
<b>Chapitre</b>	<b>3</b>	<b><i>Habitat structure et fonctionnement du paysage</i></b>	
<b>Cours</b>	<b>4</b>	<b><i>Mouvement des Organismes : connectivité structurelle versus fonctionnelle d'un paysage</i></b>	
	1	Qu'est-ce que la connectivité écologique	22
	2	Les composantes de la connectivité	23
	2.1	La composante structurelle de la connectivité	23
	2.2	La composante fonctionnelle de la connectivité	23
	2.2.1	Avantages et défis	23
	2.2.2	Éléments de la recherche scientifique pour l'évaluation de la connectivité d'un paysage	24
	3	Connectivité structurelle	25
	3.1	Mesures basées sur la présence, l'absence ou la nature des continuités	25
	3.2	Mesures de distances entre les patches	25
	3.3	Mesures basées sur la théorie des graphes	26
	3.4	Mesures basées sur l'abondance d'un habitat dans le paysage	27
	3.5	Mesures de contagion et de percolation	28
	3.6	Mesures de la forme des patches	29
	4	Connectivité fonctionnelle	29
	4.1	Mesures basées sur la probabilité de déplacement d'un patch à l'autre	29
	4.2	Mesures basées sur le temps passé à la recherche d'un habitat favorable	29
	4.3	Mesures basés sur la ré-observation d'individus déplacés	29
	4.4	Mesures basées sur les taux d'immigration	30
	4.5	Mesures basées sur la perméabilité de la matrice	30
<b>Cours</b>	<b>5</b>	<b><i>Fragmentation d'habitat : patterns et conséquences</i></b>	
	1	La fragmentation	31
	2	Réponses animales et mécanismes	31
	2.1	Réponses animales	31
	2.2	Les mécanismes liés à la fragmentation	32

	2.2.1	Diminution de sa capacité d'accueil	32
	2.2.2	Une perte de la connectivité structurelle du paysage.	32
	2.2.3	Les relations de compétition interspécifique	32
	2.2.4	Le phénomène d'hybridation	32
	2.2.5	Le phénomène d'attraction conspécifique	32
	2.2.6	Les relations hiérarchiques	33
	2.2.7	Rupture des interactions intraspécifiques.	33
	2.2.8	Taux de prédation	33
	2.3	Réponses variables à la fragmentation de l'habitat	33
<b>Chapitre</b>	<b>4</b>	<b><i>Politique et aménagement écologique du paysage</i></b>	
<b>Cours</b>	<b>6</b>	<b><i>Applications pratiques : rejet des ponts entre l'écologie et la politique / gestion du paysage</i></b>	
		Introduction	34
	1	L'émergence de la notion de paysage dans le droit	34
	2	La convention européenne du paysage, affirmation politique d'une nécessaire gestion démocratique du paysage	34
	3	Le paysage pour un développement durable	34
	4	Application pratique	35
	4.1	Documenter le paysage et identifier ses enjeux	35
	4.2	Préciser le cadre et les objectifs de la lecture du paysage	35
	4.3	Décrire les éléments du paysage	36
	4.4	Décrire l'organisation du paysage	36
	4.5	Décrire les fonctions et prestations du paysage	36
	4.6	Synthétiser les observations de terrain	36
	4.7	Mettre en forme les résultats	37

**Chapitre 1 : Généralité et concept sur l'écologie du paysage****Cours 1 : Définition et histoire d'écologie du paysage****1. Histoire d'écologie du paysage**

Le paysage un concept large et transversal avant d'être objet d'étude en écologie, le paysage a été utilisé dans de nombreuses disciplines : peinture, architecture, littérature, géographie. Historiquement, la naissance de la notion de paysage a été fait surface du regard de l'artiste (esthétique) Asher Brown durant (1796-1886), en littérature le paysage est également démontrer comme source d'inspiration, (Jules verne, 1828-1905). Etymologiquement, le mot «paysage» réfère à l'agencement des traits, des caractères, et de formes d'un «pays» ou portion de l'espace terrestre. Cette définition renvoie à la notion de «géomorphologie» et sera reprise par les géographes à partir de la fin du 19<sup>ème</sup> siècle.

L'écologie du paysage » (Landscape Ecology) est une discipline jeune et en évolution, L'expression née, semble-t-il, sous l'impulsion du géographe botaniste allemand Carl Troll en 1939 (Burel et Baudry, 1999 ; Forman et Godron, 1986 ; Wiens *et al.*, 2006). Récemment encore, elle pouvait être rapprochée de la biogéographie, la science de la répartition du vivant, à la nuance près qu'elle insiste sur les processus à l'œuvre à l'échelle du paysage (Blondel, 1995).

Mais c'est véritablement dans les années 1980 que l'écologie numérique du paysage a vu le jour, avec une utilisation accrue des mathématiques et du calcul informatique.

**2. Le concept de paysage**

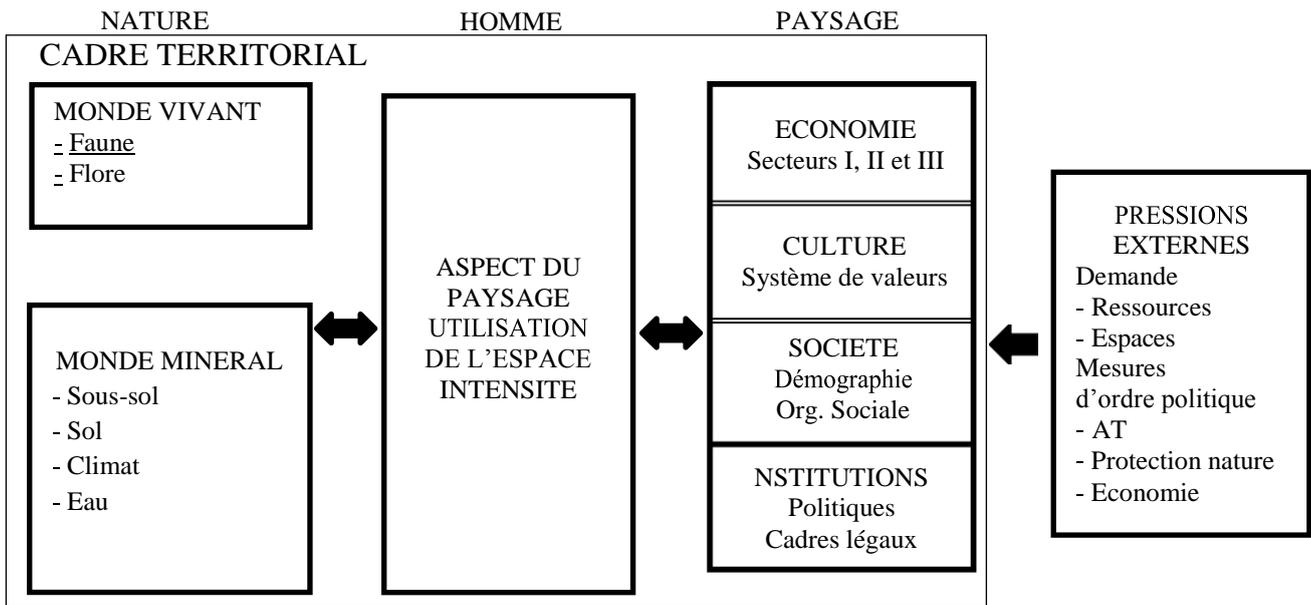
Au sens premier, commun et répandu du terme, le paysage, c'est « *ce que je vois* » (NEURAY, 1982), c'est-à-dire la « *physionomie d'un espace qu'on embrasse du regard ou celle d'une contrée que l'on traverse, parcourt ou survole* » (NOIRFALISE, 1988). Le plus simple et le plus banal des paysages est, comme le dit BERTRAND (1978) à la fois social et naturel, subjectif et objectif, production matérielle et culturelle, réel et symbolique. Le paysage se situe ainsi à la charnière entre un *objet* : l'espace, le lieu, et un *sujet* : l'observateur, (BERQUE, 1991).

Aujourd'hui, le paysage trouve une dimension opérationnelle nouvelle en aménagement du territoire. Parce qu'il est une image de la réalité perçue par les sens, le paysage ne peut fournir des informations que sur un espace de dimensions réduites. La puissance de ses sens limite les investigations de l'observateur à quelques centaines de mètres à la fois.

**3. Les définitions du paysage**

**3.1. Pour le géographe**, le paysage est un media entre la nature et la société ayant pour base une portion d'espace matériel qui existe en tant que structure et système écologique, donc indépendamment de la perception (Bertrand 1975).

Le paysage : un fonctionnement en systèmes



**3.2. Pour l'écologue,** le paysage est un niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur à l'écosystème;

Un niveau d'organisation (composante du vivant)



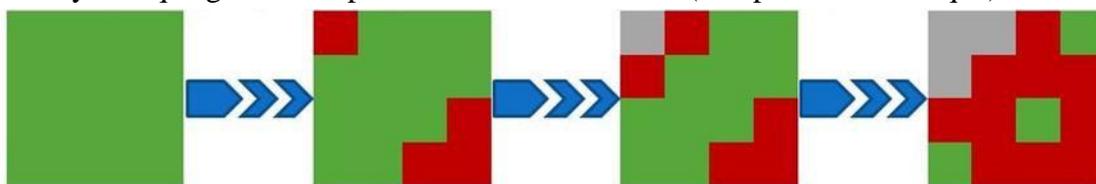
Il se caractérise essentiellement par son hétérogénéité.

Une hétérogénéité d'écosystèmes (composante spatiale)



Et par sa dynamique gouvernée pour partie par les activités humaines (Baudry & Burel 1999).

Une dynamique gouvernée par les activités humaines (composante historique)



Quel que soit l'approche, le paysage est le résultat des actions des hommes s'adaptant à leur environnement naturel au cours de l'histoire.

## **4. La lecture du paysage**

### **4.1. Lecture objective du paysage**

Cette école de pensée repose sur plusieurs philosophes et disciplines ces différentes disciplines voient le paysage par ces composantes matérielles, biophysiques, écosystémiques et anthropiques. Elles peuvent ainsi les évaluer de manière objective et scientifique en utilisant une multitude d'outils issus des sciences naturelles, de l'ingénierie, de la géographie, etc. (Buijs et autres, 2006; Reynard, 2005; Lothian, 1999).

Au sein même de la pensée objective du paysage, certains s'intéressent à son aspect esthétique comme un élément intrinsèque à l'objet physique qu'est le paysage. D'autres l'abordent sous l'angle d'un système complexe et dynamique qui précède à l'objet observable. Peu importe l'angle pris pour l'analyser, tous adoptent une lecture rigoureuse et basée sur des critères qui cherchent à minimiser le biais subjectif.

### **4.2. Lecture subjective du paysage**

La lecture repose sur l'apport de la psychologie établira la notion de subjectivité dans le rapport entre l'objet et son observateur. C'est donc la perception de l'objet par la pensée qui importe et non l'objet (Lothian, 1999).

Cette école de pensée considère que le paysage existe par le regard de l'observateur, que sans ce regard il n'y a pas de paysage (Rivard, 2008; Lothian, 1999). Ainsi, une distinction entre le territoire et le paysage s'installe. Le territoire est le support matériel, l'espace, alors que le paysage est la perception de ce support par l'humain, son cadre de vie (Domon, 2004; Jacobs, 1999).

### **4.3. Lecture holistique du paysage**

La pensée holistique du paysage vise à traduire le paysage comme un système complexe multiniveaux qui a une essence différente de la somme de ses parties. Les principes en jeu ici sont la globalité du système, la connectivité entre chaque élément et l'ordonnement dans le fonctionnement du tout (Naveh, 2000). Ainsi, chaque élément du système doit son importance à sa position et à son fonctionnement avec les autres éléments. Une altération à un élément ou à un groupe d'éléments aura des répercussions sur l'ensemble du système en fonction de la position et du rôle joué par les éléments altérés dans ce dit système. En effet, l'approche holistique des systèmes rend la compréhension des phénomènes plus complexe du fait qu'un système est aussi l'élément ou le sous-système d'un autre permettant de former le tout absolu. C'est pourquoi la notion d'échelle est ici importante pour bien cerner le niveau du système affecté et son rôle dans l'ensemble du tout (Antrop et Van Eetvelde, 2000; Antrop, 2000; Burel et Baudry, 1999; Naveh et Lieberman, 1994).

## 5. L'écologie du paysage

### 5.1. Définitions

L'écologie du paysage a été créée par des géographes naturalistes et pratiquée par les écologues. Cette discipline permet pourtant d'associer sciences naturelles et sciences humaines, car ses domaines d'application sont particulièrement vastes (Fournier, 2001a, 2001b). L'écologie du paysage s'intéresse à la dynamique spatio-temporelle des composantes biologiques, physiques et sociales des paysages humanisés et/ou naturels, dont l'une des finalités est la gestion et la conservation de la nature et des territoires. Cette branche s'intéresse particulièrement à l'échelle intégratrice du paysage, et à l'évolution des paysages sous l'effet des interactions complexes entre processus écologiques et l'organisation des structures spatiales (qu'elle soit d'origine naturelle ou anthropique). Le paysage devient dans ce cadre « une entité totale, spatiale et visuelle de l'espace plus ou moins humanisé comprenant l'intégration fonctionnelle et structurelle de la biosphère, de la technosphère et de la géosphère, avec l'écotope comme la plus petite unité et l'écosphère comme la plus grande (Naveh et Lieberman, 1999).

### 5.2. Théories mères et concepts associés

L'écologie du paysage se base sur tout un corpus théorique

- Théorie générale des systèmes (von Bertalanffy, 1986)
  - Théorie de la hiérarchie (Allen & Starr 1982, O'Neill et al. 1986)
  - Théorie biogéographique des îles (Mac Arthur & Wilson 1963)
  - Théorie des perturbations (Pickett & White 1985)
  - Théorie de la percolation (De Gennes 1990)
- De nombreux concepts d'écologie y sont associés :
- Concept de métaclimax (Blondel 1986)
  - Concept de métacommunauté (Levins 1969)
  - Concept d'écocomplexe (Blandin & Lamotte 1985)
  - Concept de métapopulation (Gilpin & Hanski 1991)

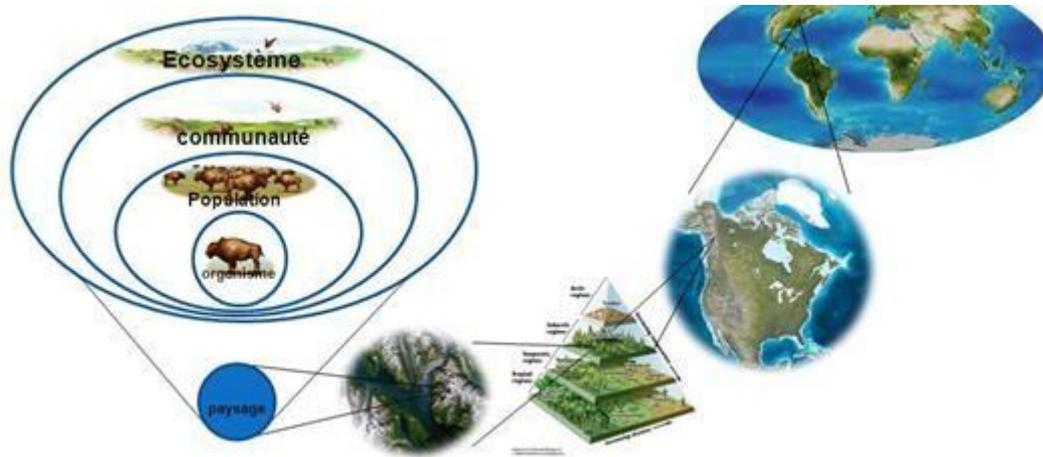
#### 5.2.1. Théorie générale des systèmes

Le paysage est ici représenté comme un système ou «boîte noire» dont on étudie les réactions en fonctions des éléments entrants dans le système ce qui nous fournit un feedback informationnel sur le fonctionnement de ce système. Le paysage est alors perçut comme un système constitué d'un ensemble d'éléments (écosystèmes, communautés, populations) interconnectés de telle manière que :

- Ces éléments dépendent les uns des autres (interactions biotiques)
- Ces relations de dépendances génèrent des fonctions ou services

### 5.2.2. Théorie de la hiérarchie

Le paysage est un système hiérarchisé (cf. niveaux d'organisations) qui peut être subdivisé en niveaux inférieurs (écosystèmes, communautés, populations, organismes) et intégré dans une succession de niveaux supérieurs (régions, biomes, continents, biosphères).



### 5.2.3. Théorie biogéographique des îles

C'est une théorie fondamentale en écologie qui se base sur les propriétés de distance et de taille des îlots les uns par rapport aux autres ou bien par rapports à des continents voisins. De cette théorie découle de nombreux concepts en écologie qui se basent sur les notions de :

- Connectivité des habitats
- Capacités de migration des espèces
- Isolation spatiale et temporelle

Cette théorie est transposable à de nombreux cas d'étude en écologie du paysage : par exemple, l'étude de fragments forestiers dans une matrice de champs cultivés

### 5.2.4. Théorie des perturbations

En écologie, les perturbations sont des phénomènes d'origines naturelles ou anthropiques qui créent de l'hétérogénéité spatiale par effet de fragmentation des écosystèmes dont la mosaïque constitue le paysage : Epidémies, Tempête, Incendies, Eruptions, Agriculture/Sylviculture, Urbanisme, Réseaux routiers

### 5.2.5. Théorie de la percolation

La théorie de la percolation s'intéresse au processus physique de flux d'une « information » à travers un « réseau ». En écologie du paysage, ce sont les phénomènes de migration d'organismes ou de populations à travers le paysage, ce dernier étant comparé à un milieu poreux dans lequel chaque individu circule plus ou moins facilement (costdistance analyses)

- Description géométrique de la notion de connectivité
- Description du déplacement à partir d'une zone source (invasions biologique)

**5.2.6. Concept d'écocomplexe**

« Espace porteur d'un ensemble plus ou moins anthropisé d'écosystèmes interactifs »  
(Blandin & Lamotte 1985)

- C'est un réseau d'interdépendances spatiales entre écosystèmes qui définit une mosaïque fonctionnelle
- Ces interdépendances spatiales pouvant être d'origine physique, chimique, biologique, ou humaine
- Exemple : écocomplexe de bassin-versant avec des dépendances amont-aval entre écosystèmes

**5.2.7. Concept de métaclimax**

La capacité de persistance d'un système écologique comme une forêt dépend de l'existence d'une structure hétérogène, telle que soit assurée en permanence la viabilité de toutes les populations intervenant dans la dynamique du système

**5.2.8. Concept de métacommunauté**

Ensemble de communautés locales, séparées spatialement mais reliées par la dispersion de multiples organismes qui, potentiellement, interagissent entre-eux

**5.2.9. Concept de métapopulation**

L'isolement géographique ainsi que la surface des fragments d'habitat favorable influencent la probabilité d'occupation ainsi que la taille de la population qu'il héberge

**Chapitre 2 : Les éléments constitutants du paysage et l'analyse paysagère****Cours 2 : Organisation des paysages : l'analyse des structures spatiales****1. L'organisation de l'espace.**

En définitive, le concept de paysage est indissociable de celui d'espace : le paysage est la traduction spatiale de l'écosystème et de l'environnement. Étudier le paysage, c'est étudier l'organisation de l'espace. Réciproquement, le but de cette étude est l'explication partielle des phénomènes qui se produisent à la surface de la terre, l'action et le comportement de l'homme par exemple.

Une méthode d'appréhension globale du paysage peut se construire en trois temps. Le stade préliminaire est le choix d'un modèle de classification et de définition des paysages. Son application conduit à distinguer et à hiérarchiser plusieurs niveaux d'analyse. La forme de la description de l'espace et du paysage dépend en partie des définitions adoptées ici. Enfin, l'analyse spatiale permet de contrôler la démarche et de répondre à quelques questions particulières.

**1.2. Les éléments clés de l'écologie du paysage**

La structure spatiale d'un paysage est considérée comme une mosaïque composée de trois éléments fondamentaux, ces éléments étant synonymes d'habitats pour les écologues : il s'agit de la tâche, de la matrice et du corridor, qui s'organisent ou non en réseau (Gergel et Turner, 2002 ; Klopatek et Gardner, 1999).



Figure I. Photographie aérienne illustrant les éléments composant un paysage hétérogène.

- 1.2.1. La matrice :** Constitue la partie la plus étendue du paysage, celle qui va contenir les autres éléments (p. ex. une forêt ou un lac).
- 1.2.2. La tâche :** Est un élément discret, non linéaire, différent, par sa nature, de la matrice (p. ex. une clairière dans la forêt, ou une île au milieu du lac).
- 1.2.3. Le corridor :** Relie certaines tâches entre elles, et constitue l'élément structurant du concept de connectivité (p. ex. la haie du bocage). Selon leur nature et leur largeur, les corridors constituent des éléments strictement linéaires, en bandes plus ou moins larges, et peuvent être uni- ou bidirectionnels (p. ex. un cours d'eau, une haie). Les intersections des corridors au sein des réseaux constituent des noeuds. Enfin, l'écotone constitue un dernier élément fondamental. Il se situe à la périphérie des *taches*, des *matrices* ou des *corridors* en bande (p. ex. la lisière d'une forêt ou le cordon de roselière autour d'un lac).

Il est nécessaire de se remémorer que les taches d'habitat ne constituent pas des éléments pérennes dans le paysage, pour des raisons qui peuvent être naturelles, historiques ou anthropiques, et relèvent parfois de toutes ces dimensions à la fois. Quelques principes ici sont à retenir :

- les taches d'habitat ou les structures spatiales élémentaires ont une qualité variable dans le temps et l'espace,
- les taches d'habitat sont séparées les unes des autres par des frontières qui ont un effet sur le mouvement des organismes et de la matière à l'intérieur des taches ou entre les taches,
- les mouvements des organismes et de la matière entre les taches d'habitat déterminent la connectivité de ces éléments et leur sensibilité aux perturbations,
- enfin, les flux d'énergie et de matière qui existent à l'intérieur d'une tache d'habitat ou entre plusieurs taches d'habitat sont contrôlés par leurs caractéristiques spatiales et par leurs positions respectives au sein de la mosaïque.

Ces structures peuvent être mesurées par leur géométrie (leur forme) et/ou par leur topologie (ou arrangement spatial), c'est-à-dire par la relation spatiale qu'entretiennent les structures élémentaires entre elles.

## Ordres taxinomique et chronologique du paysage

Ordres	Paysage	Milieu naturel	Caractères et éléments				
			Climat	Relief	Sol	Végétation	Anthropisme
<b>I</b> <b>II</b>	Zone domaine		Zonal	Ensemble structuraux et système morphogénétiques	(Groupe)	Domaine	Domaine de peuplement, mode de vie
<b>III</b> <b>IV</b>	Région	(Région) climatique	Régional	Type de relief (unités structurales et tectonique)	(Sous-groupe) (famille)	Secteur	Mise en valeur...zone d'influence urbaine....
<b>V</b>	Géo-système	(Secteur) géologique	Local	Unité de relief (versant, bassin versant, versant élémentaire)	Catena (topo-séquence)	Série	Terroir... ville.....
<b>VI</b>	Géo-faciès	Station	Méso-climat	Forme de relief (section du versant méso formes)	Types sous type	Association et formation	Champ, parcelle... Village, quartier, urbain...
<b>VII</b> <b>(VIII)</b>	Géo-tope	Elément	Microclimat	Microformes		Elément	Façon culturales maison

## 2. Analyse du paysage

### 2.1. Les bases objectives de l'analyse du paysage

#### 2.1.1. Le relief

Le relief constitue la structure de base du paysage, la structure primaire. D'une part, il définit dans une large mesure la limitation du champ visuel :

- elle est physiologique, liée aux capacités visuelles de l'observateur, dans les cas où le relief est absent : grandes plaines, mer...
- elle est le plus souvent déterminée par l'orographie qui place en horizon les lignes de crête principales.

D'autre part, il ne faut pas négliger le fait que les pentes restent un élément-clé de l'occupation humaine des paysages, par l'influence qu'elles exercent à la fois :

- sur les sites d'habitat;
- sur le dessin parcellaire;

- sur la capacité de mise en valeur agricole et forestière, en fonction notamment de la mécanisation;
- sur la localisation des reliques naturelles et subnaturelles (CHRISTIANS, 1987). Techniquement, les études de relief sont basées sur l'analyse des cartes topographiques et complétées par les visites de terrain.

### **2.1.2. La couverture du sol**

Composée d'éléments naturels et d'éléments construits, la couverture du sol pose sur le relief une nouvelle trame, la structure secondaire. Elle modifie (accentue, atténue, réoriente, organise) la structure primaire liée au relief et apporte au paysage une certaine compartimentation. Ce rôle est d'autant plus important que le relief est faible (GIREA, 1993).

#### **2.1.2.1. Les éléments naturels**

L'occupation végétale du sol est influencée par les conditions biophysiques fondamentales. Elle est un élément majeur de la diversité des formes et des couleurs du paysage, compte tenu des types de temps et des saisons influençant les végétations.

La frontière entre les diverses affectations et leur agencement dans l'espace accentuent cette diversité et concourent à plus ou moins d'harmonie visuelle.

En zone rurale, végétation naturelle et subnaturelle, productions agricoles et sylvicoles, agencement des clôtures et des alignements végétaux sont au centre de l'évaluation paysagère (CHRISTIANS, 1987).

#### **2.1.2.2. Les éléments construits**

Noyaux d'habitat comme constructions éparses sont des constituants importants du paysage. Témoignant de la présence de l'homme, ils revêtent une valeur affective non négligeable dans le chef de l'observateur et constituent, de ce fait, des points d'appel dans le paysage.

Les gabarits, les couleurs, l'ordonnancement dans l'espace des constructions et des réseaux de communication influencent la structure et la lisibilité du paysage.

## **2.2. Les bases perceptives de l'analyse du paysage**

« Il n'y a rien dans l'esprit qui ne passe à travers les sens » (ARISTOTE). Ce passage du monde réel jusqu'à l'esprit à travers nos différents sens, c'est-à-dire le phénomène de perception, donne lieu à une **image mentale** ou **représentation** du paysage. Celle-ci varie d'un individu à l'autre et, a fortiori, d'une société à l'autre. Elle fluctue aussi d'un contexte à l'autre, en fonction de l'état physique, psychique et affectif momentané de l'observateur.

### 2.2.1. Les limites du paysage

**2.2.1.1. Les limites visuelles** sont constituées par tout ce qui fait obstacle à la vue. Elles bornent et ferment les espaces et délimitent ainsi l'étendue du paysage perçu par un observateur. Les limites peuvent être physiques, réelles, comme les limites topographiques. Elles peuvent aussi être virtuelles, ne formant pas obstacle mais stimulant notre envie de découverte. Ces dernières exercent un attrait psychologique indéniable.

La permanence, la sinuosité, la netteté, l'escarpement sont les caractéristiques les plus influentes dans la perception des limites.

**2.2.1.2. Un cas particulier de limite est celui de l'horizon.** Il est un élément constitutif à part entière du paysage.

- a. **L'horizon externe** du paysage est la limite au-delà de laquelle plus rien n'est visible.
- b. **L'horizon interne** du paysage est constitué par le jeu d'écrans à l'intérieur du champ de visibilité. Les accidents du relief, la végétation, les constructions peuvent en effet masquer à la vue certaines parties du territoire. On parle alors de zones d'ombre (COLLOT, 1983).

### 2.2.1.3. Les limites enfin, définissent la profondeur de champ visuel.

Plus un objet regardé est proche, plus son relief est marqué. Ce relief perçu s'amenuise avec l'éloignement. Pour cette raison, on distingue différents plans :

- a. **l'avant-plan**, dans un rayon de plus ou moins 50 m, se distingue du paysage proprement dit; il est la zone des détails;
- b. **le plan moyen** correspond au **paysage**, à la zone où l'œil ne perçoit plus les détails, mais distingue les formes et les rapports de masse des éléments entre eux, c'est-à-dire la structure secondaire du paysage;
- c. **l'arrière-plan**, au-delà d'une distance de l'ordre du kilomètre où l'œil n'est plus capable de percevoir que les volumes. Au-delà de 2 ou 3 km, il ne perçoit plus que les grands ensembles,
  - soit topographiques : portions d'une chaîne de montagnes...
  - soit végétaux : forêts...
  - soit urbains ou industriels (LACOSTE, 1986).

### 2.2.2. Le contenu du champ visuel

Bien que le paysage soit constitué d'éléments disparates, l'œil y distingue des **zones homogènes**. Ces zones se différencient entre elles par leurs composantes visuelles : relief, contours, lignes, textures et couleurs. Les différents éléments du paysage sont liés par des rapports de dominance qui peuvent créer une ambiance spécifique, une authenticité sitologique aussi appelée « génie du lieu ».

#### 2.2.2.1. Composantes visuelles du paysage

- a. **Le relief et le modelé** caractérisent un paysage de manière déterminante. La perception de la **dimension verticale** d'un paysage est influencée par la physiologie de la vue. L'homme

présente une tendance naturelle à surestimer les distances verticales par rapport aux distances horizontales.

Cette distorsion de la perception par rapport à la réalité physique a pour conséquence directe que la troisième dimension influence de façon prépondérante l'appréciation des paysages.

- b) Les lignes et les contours** sont les éléments que l'œil voit le plus clairement. La netteté du contour d'une forme est fonction de l'éloignement et de son contraste par rapport au fond.
- c) La texture** est la perception que nous avons de la surface d'un élément du paysage. Le Pays de Herve est un paysage caractérisé par une texture fine, liée à l'herbage omniprésent, sur laquelle se superpose la trame bocagère de la structure secondaire.

La texture de nombreux éléments change au cours des saisons. Elle contribue ainsi à en faire percevoir le rythme.

*La présence de composantes dont la texture varie avec les saisons constitue un atout paysager.*

- d) Les couleurs** jouent un rôle important pour différencier les éléments du paysage et contribuer à sa variété. Il y a souvent une relation entre texture et couleurs.

*Le bariolage généralisé comme l'uniformité de couleur provoque une diminution indiscutable de la richesse paysagère (NEURAY, 1982).*

#### 2.2.2.2. L'organisation visuelle du paysage

Les éléments composant un paysage n'ont pas tous la même importance; ils attirent plus ou moins l'attention selon le jeu des relations qu'ils ont avec leur environnement (CTGREF, 1977; GIREA, 1993). On parle ainsi de critères de dominance.

- a. Les lignes de force** sont des lignes d'origine naturelle ou artificielle mettant en évidence la structure générale du paysage et servant de guide pour le regard. Elles forment un dessin simplifié du paysage.

Psychologiquement, elles peuvent prendre différentes valeurs :

- horizontales, elles expriment la stabilité, l'équilibre, le repos;
- verticales, elles suivent l'axe de notre équilibre morphologique et ont la suprématie sur toutes les autres directions;
- obliques, elles expriment la tension.

- b. Les points d'appel** sont les points constitués par l'intersection des lignes de force ou par des éléments indépendants servant de repère dans la reconnaissance générale du paysage. Attirant le regard, ils permettent le repérage et accentuent la hiérarchie du paysage. Ils permettent aussi d'évaluer l'échelle du site.

*Toute action au niveau d'un point d'appel influencera profondément le reste du paysage.*

- c. Le point focal** d'une vue paysagère est l'intersection du plus grand nombre de lignes de force ou un élément indépendant à caractère contrastant visuellement de manière importante avec son environnement.

*Le point focal est le point sensible par excellence, pouvant être valorisé ou détruit par l'aménagement (FAYE et al., 1974).*

**d. Les effets de contraste** permettent l'identification des éléments et attirent sur eux l'attention. Un élément contrastant est un élément qui, par son caractère propre, se démarque des autres éléments constitutifs d'un paysage et qui en modifie la perception.

Certains contrastes trop marqués durcissent le paysage.

*L'ajout d'un élément contrastant dans un paysage peut influencer fortement sa perception.*

- ❖ **Un paysage fort**, c'est-à-dire possédant des caractéristiques très marquantes, peut perdre cette force visuelle si l'élément ajouté domine le site par sa propre force visuelle. On parle dans ce cas d'*écrasement visuel*.
- ❖ **Un paysage faible**, c'est-à-dire sans grand caractère ou sans éléments structurants dominants peut, suite à l'ajout d'un élément, acquérir de la force.

*Dans la grande majorité des paysages, ni forts ni faibles, l'élément ajouté dominera rapidement si ses caractéristiques ne correspondent pas à la neutralité ambiante.*

### 2.2.2.3. Facteurs d'ambiance

La manière dont les éléments du paysage parviennent, par leur organisation spatiale, à satisfaire le sens esthétique de l'observateur, définit le caractère d'ambiance du paysage. Un paysage de qualité répond à des besoins de l'esprit en :

- information;
- lisibilité;
- harmonie.

#### a. Besoin en information

Le cerveau et l'œil fonctionnent de façon à voir les choses de telle sorte qu'elles aient une signification dans le cadre de l'expérience passée. Un nombre limité d'informations suffit généralement pour reconstituer l'ensemble et l'impression d'une vision continue.

#### b. Besoin en lisibilité

L'œil, incapable de porter simultanément son attention sur plusieurs objets, regroupe automatiquement les différents éléments d'un spectacle qu'il examine en fonction de leur similarité.

Ces groupements constituent les grandes composantes visuelles du paysage.

**La lisibilité est diminuée au-delà de 5 à 6 plages de regroupement visuel (FAYE et al., 1974).** Une trop grande diversité provoque une indécision du regard, source de dispersion de l'intérêt et d'insatisfaction inconsciente : **il y a donc un seuil optimal de diversité.**

De plus, le paysage doit offrir des possibilités de **repérage**, permettant l'orientation du spectateur et induisant chez ce dernier un sentiment de sécurité. La lisibilité d'un paysage dépend aussi de la facilité qu'on éprouve à **l'identifier**. Une image forte peut surgir de la singularité ou de la valeur de référence du paysage.

### **c. Besoin en harmonie**

L'émotion esthétique a besoin d'harmonie : si la qualité de chaque élément compte, il faut simultanément que la composition générale soit attrayante.

#### **2.2.2.4. Facteurs de variabilité**

##### **a. L'observateur**

Différentes études montrent qu'il existe un accord général, même entre populations de cultures différentes, pour l'appréciation de paysages où apparaissent des masses de **végétation** verte et bien développée (en particulier des arbres), ainsi que des secteurs où il y a de l'**eau**, surtout si celle-ci est propre et transparente ou si elle est vive et forme des cascades.

##### **b. La position de l'observateur**

*Un observateur réagit différemment suivant la position qu'il occupe pour regarder le paysage.*

*Les paysages les plus appréciés sont ceux que l'on observe depuis des points de vue dominants.*

*Ainsi, on constate que les paysages classés parmi les plus remarquables sont presque tous des vues dominées.*

##### **c. La mobilité de l'observateur**

Dans l'approche développée ci-avant, c'est le cas où le spectateur, immobile, contemple le paysage à partir d'un point d'observation qui a été considéré : il s'agit d'une perception statique.

Dans la réalité, l'homme est rarement immobile; le plus souvent il se déplace. Entre lui et le paysage observé, les positions relatives évoluent sans cesse; des éléments se rapprochent et semblent être mobiles sur un arrière-plan immobile; la structure perçue ne cesse de se modifier et de se réorganiser.

Ce phénomène se marque d'autant plus que la vitesse de déplacement de l'observateur augmente.

### 2.2.2.5. Les facteurs climatiques

En modifiant la visibilité, les textures, les couleurs,..., les facteurs climatiques concourent à donner, d'une saison ou d'un moment à l'autre, différents aspects aux paysages. Un paysage contemplé dans la brume matinale diffère du même paysage vu au coucher du soleil; une station de sports d'hiver est méconnaissable en été pour ceux qui la fréquentent sous la neige; une rivière à l'étiage n'est pas perçue de la même façon que lors de ses crues...

### 2.2.3. Evolution du paysage

Cette composante dynamique est fondamentale pour expliquer le paysage tel qu'il est perçu et identifié. Elle ne peut donc pas être écartée dans l'analyse.

Le paysage se modifie dans le temps :

- il y a les changements progressifs liés au cycle journalier et aux saisons;
- il y a le rythme des années associé aux rotations agricoles ...
- il y a les mutations rapides voire brutales des lotissements, remembrements ...
- il y a le temps insidieux du mitage de l'espace rural par la rurbanisation\*;
- il y a les temps longs des historiens;
- il y a les temps géologiques... (ZWEYACKER, 1986).

Cette composante dynamique est fondamentale pour expliquer le paysage tel qu'il est perçu et identifié. Elle ne peut donc pas être écartée dans l'analyse.

### 2.2.4. L'analyse spatiale.

L'analyse spatiale propose une certaine catégorie d'explication des phénomènes se situant à la surface de la terre. On dispose de trois méthodes d'analyse :

**2.2.4.1. La première est historique et dialectique :** on montrera comment certaines interactions conduisent à un certain système socio-économique ; pressions de population, découvertes techniques, ordres politiques, etc., sont les éléments qui interfèrent avec la structure sociologique et avec les potentialités naturelles ; c'est la démarche utilisée par de nombreux géographes humains européens pour expliquer l'utilisation d'un espace;

**2.2.4.2. La seconde sert directement à comparer différents modes d'occupation du sol :** on assimile le terroir à une machine dans laquelle il y a, avant la phase de production, des flux, des stocks et des pertes d'énergie (ou de monnaie ...) ; tel terroir aura un pouvoir de production plus élevé en utilisant d'une certaine manière les types d'énergies primaires avec ou sans apport d'énergie complémentaire ; cette démarche est celle des écologistes, elle compare entre eux différents états de système: Cruz de Carvalho et Veira da Silva (1973) l'appliquent à l'étude du développement d'une région;

**2.2.4.3. La troisième insiste encore plus sur l'utilité des comparaisons :** l'analyse spatiale repose plus sur la description d'un grand nombre d'espaces que sur la finesse de la description

d'un espace ; elle est, surtout, d'ordre qualitatif : c'est la description de formes, la mesure de leur degré d'association ou de répétition, la mesure de l'intensité des limites ou des gradients.

*Cours 3 : Ecologie du paysage et conservation : réseaux écologiques, corridors***1. La théorie du réseau écologique**

La notion de réseau écologique est essentielle car elle donne une tout autre dimension à une stratégie de conservation de la nature. L'objectif n'est plus seulement de conserver des populations de certaines espèces ou des habitats à haute valeur patrimoniale bien délimités, mais de privilégier une approche régionale qui doit garantir le devenir de ces sites, celui de nombreuses autres espèces et habitats ainsi que la dynamique des processus et phénomènes naturels (Melin, 1997).

**2. Un réseau écologique est :**

Un assemblage cohérent d'éléments naturels et semi-naturels du paysage qu'il est nécessaire de conserver ou de gérer afin d'assurer un état de conservation favorable des écosystèmes, des habitats, des espèces et des paysages ».

**3. Structure géographique d'un réseau écologique**

Un réseau écologique se définit géographiquement par un découpage du territoire en différentes zones où les activités humaines sont plus ou moins intenses.

**3.1. Le réseau écologique paneuropéen**

A l'échelle européenne, le réseau écologique paneuropéen a pour but d'assurer un état de conservation favorable des écosystèmes, habitats, espèces et paysages d'importance européenne.

Le réseau écologique paneuropéen (REP) est constitué de trois composantes fonctionnellement complémentaires.

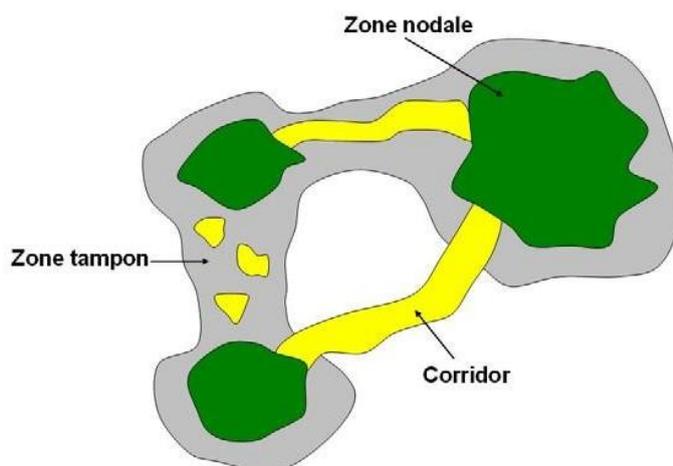


Figure.1. Schéma du réseau écologique selon paneuropéen

**3.1.1. Zones nodales**, correspondant à des espaces naturels de haute valeur du point de vue de la biodiversité, dans lesquelles se trouvent des espèces et/ou des écosystèmes particuliers. Ces

zones nodales doivent assurer le rôle de réservoir pour la conservation des populations et pour la dispersion des espèces vers les autres espaces vitaux potentiels ;

**3.1.2. Zones tampons** visant à protéger une zone nodale des effets d'une gestion perturbatrice des zones périphériques ;

**3.1.3. Zones de restauration** dans les paysages fragmentés ou dégradés permettant d'améliorer les potentialités de conservation des zones nodales ou de favoriser les liaisons entre les espaces vitaux ;

**3.1.4. Corridors biologiques** qui sont les éléments de liaison fonctionnels entre les écosystèmes ou entre les différents habitats des espèces permettant à ces derniers de se déplacer. Ils correspondent souvent à des structures linéaires assurant principalement les échanges génétiques et physiques des espèces entre les zones nodales.

- Espaces étendus permettant le déplacement sans risque (chemin le plus court entre 2 milieux favorables)
- Espaces étroits liés à la présence d'une structure de guidage majeur (haies, bords de ruisseaux, lisières forestières, etc.)
- Matrice paysagère riche en microstructures (bocages, jardins en zones résidentielles, espaces agricoles extensifs, etc.)

## 3.2. Le réseau écologique Wallonie

En Wallonie on différencie traditionnellement trois types de zones

**3.2.1. Les zones centrales** : il s'agit généralement de zones recelant des populations d'espèces et des habitats à grande valeur patrimoniale et encore en bon état de conservation. Ces zones méritent un statut de conservation fort et forme les zones réservoirs du réseau écologique.

**3.2.2. Les zones de développement** : ce sont des zones d'intérêt biologique moindre mais recelant néanmoins un potentiel important de biodiversité. Ce sont des zones qui nécessitent à priori une moindre protection que les zones centrales.

**3.2.3. Les zones de liaison** : sont censés assurer une fonction de dispersion privilégiée soit par la faible intensité des activités humaines ou une forte densité d'éléments du maillage écologique.

Réseau Écologique Paneuropéen	Réseau Écologique Wallon
Zones nodales	Zones central
corridor	Zones de liaison
Zones tampon	Zones de développement
Zones de restauration	Zone de développement

### 3.3. Le réseau écologique défini par le bureau d'études ECONAT

Le schéma suivant est issu des travaux réalisés sur le réseau écologique national suisse et le réseau écologique départemental d'Isère par le bureau d'étude ECONAT, précurseur en la matière.

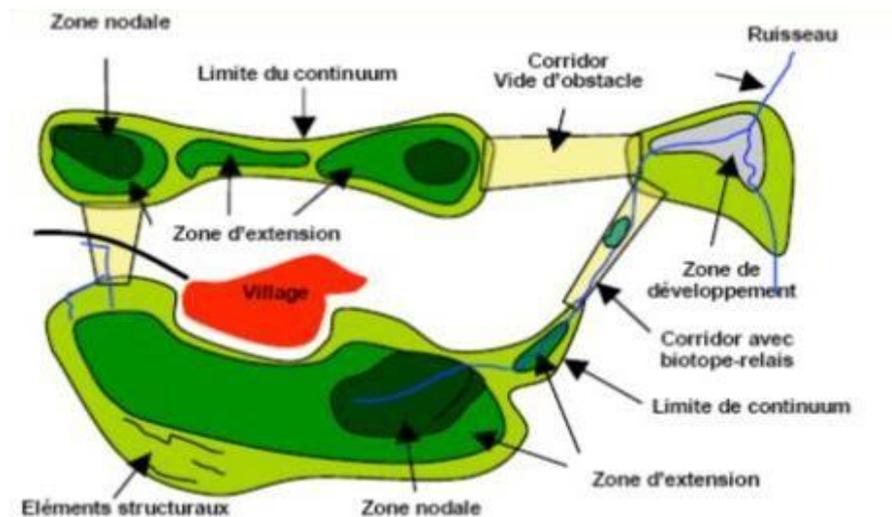


Figure.2. Schéma du réseau écologique selon ECONAT

Les termes identifiés dans le schéma ont pour définition :

**3.3.1. Zones nodales** (zone noyau, zone source, zone réservoir) correspondant à des milieux favorables à un groupe écologique végétal et animal et constituant des espaces vitaux suffisants pour l'accomplissement de toutes les phases de développement d'une population.

**3.3.2. Zones d'extension** similaires aux zones nodales mais de qualité ou de surface insuffisantes pour l'accomplissement de toutes les phases de développement d'une population. Les zones d'extension sont incluses dans le même continuum que les zones nodales ;

**3.3.3. Zones de développement** correspondant à l'ensemble des milieux favorables à un ou plusieurs groupes écologiques végétaux et animaux, elles constituent des espaces vitaux partiellement suffisants pour l'accomplissement des phases de développement d'une population mais dans lesquelles des zones nodales ne sont pas identifiées. Elles sont situées hors d'un continuum fonctionnel car peu accessible par l'éloignement ou par la présence d'obstacles difficilement franchissables. Elles peuvent être incluses dans un corridor de connexion et jouer le rôle important de biotope-refuge ou de structure-guide dans les corridors.

## 4. Les corridors

Dans le champ de l'écologie du paysage, le mot corridor désigne, de façon générale, toute structure paysagère assurant une liaison fonctionnelle entre des écosystèmes ou entre différents habitats d'une espèce ou d'un groupe d'espèces interdépendantes, permettant leurs déplacements, leurs migrations et leur dispersion. Les corridors permettent les flux de populations et de gènes qui sont vitaux pour la survie des espèces et leur évolution adaptative. Ils sont donc essentiels pour le maintien de la biodiversité et la survie à long terme de la plupart des espèces.

### 4.1. Fonctions

On tend à distinguer :

**4.1.1. Le corridor biologique**, spécifique à une espèce donnée, y compris du point de vue des échanges génétiques ;

**4.1.2. Le corridor écologique**, structure spatiale multi-fonctionnelle, qui peut rassembler divers corridors biologiques ;

**4.1.3. Le réseau écologique**, ensemble fonctionnel des corridors, aux échelles paysagères et supra-paysagères (ex : ensemble de vallées et cols guidant la migration des oiseaux au travers de continents). L'ensemble (complexe) de ces corridors constitue la trame d'un maillage écologique, qui se décline du local au planétaire.

### 4.2. Rôle écologique possibles joués par les corridors

Les animaux doivent se déplacer, les plantes se disperser et les gènes se brasser pour assurer la croissance et la survie des individus en fonction de la disponibilité en nourriture, l'accomplissement de leur cycle biologique qui se déroule parfois dans des habitats différents, la perpétuation des espèces et l'adaptation continue de la vie aux évolutions du milieu. De nombreuses espèces, végétales notamment, se font transporter par d'autres à l'état de graine ou de propagule.

Les déplacements et les échanges nécessitent des conditions propres à chaque espèce ou groupe d'espèces. Les corridors biologiques remplissent diverses fonctions vis-à-vis des espèces qui les utilisent :

**4.2.1. Barrière** : un corridor fonctionnel pour une espèce A peut-être une barrière pour une autre espèce B (ex : fleuve).

**4.2.2. Déplacement** : déplacements quotidiens entre zones de gagnage, de repos, déplacements saisonniers nécessaires à l'accomplissement du cycle biologique, migrations

**4.2.3. Dispersion** : dissémination des espèces animales, végétales et micro-organismes

**4.2.4. Habitat** : Le corridor peut être un habitat où certaines espèces effectuent l'ensemble de leurs cycles biologiques, ou un refuge temporaire

**4.2.5. Filtre :** Ce qui est favorable à une espèce ne le sera pas forcément pour d'autres. Un corridor peut conduire une espèce et en bloquer une autre.

**4.2.6. Source :** Le corridor peut lui-même constituer un réservoir d'individus colonisateurs...

**4.2.7. Puits :** ...ou à l'inverse, constituer pour certaines espèces un des espaces colonisé par une (des) population(s) source(s) à la périphérie des espaces sources ou de la matrice paysagère.

### 4.3. Morphologie

En ce qui concerne leur forme, les corridors peuvent se présenter sous forme de :

**4.3.1. Structures linéaires** (étroits ; ces corridors abritent surtout des espèces de lisières forestières et des eaux). Ce sont par exemple des haies, fossés, talus, ripisylves, etc.,

**4.3.1. Structures gué** (successions d'îlots, de micro-structures relais suffisamment proches pour constituer un ensemble fonctionnel)

- espaces étroits, liés à la présence d'une structure de guidage majeur (haies, bords de ruisseaux, lisières forestières, etc.)

- voire espaces de la matrice libres d'obstacles offrant des possibilités d'échanges entre les zones nodales et/ou les zones de développement

On peut souligner le rôle particulier des barrières montagneuses, qui concentrent certains flux migratoires le long des vallées et vers les cols.

### 4.4. Caractéristiques spécifiques de certains corridors

Au-delà de ses caractéristiques morphologiques, un corridor est surtout défini par un ensemble de «conditions favorables» à la vie et à la circulation des espèces, et donc au maintien de la biodiversité. Certains facteurs longtemps considérés comme secondaires, ont néanmoins une grande importance :

#### 4.4.1. Corridor thermo-hygrométrique

Les mesures conjointes de température et d'humidité montrent que l'effet de tranchée (créé par exemple par une route traversant une forêt ou une prairie) ou de simples effets de lisières (ex : en bordure d'une coupe à blanc) peuvent se traduire par des chutes importantes et durable de l'hygrométrie et une forte augmentation des écarts de température (ainsi que de luminosité et de vent), avec des impacts qui ont longtemps été très sous-estimés. Or, Les corridors thermo-hygrométriques, invisibles à nos yeux sont d'une importance primordiale pour nombre d'espèces très sensibles à ces paramètres.

#### 4.4.2. Corridor « de noir » (c'est-à-dire exempt de pollution lumineuse)

Depuis 3,7 milliards d'années, l'activité biologique de la flore et de la faune est régulée par une horloge interne hormonale calée sur l'alternance du jour et de la nuit (rythme nyctéméral). Éclairer certaines espèces à des moments où elles ne le sont pas normalement

entraîne de profondes modifications de leur comportement (ex : les volailles pondent en plein hiver). Une grande partie des espèces vivant ou se déplaçant de nuit sont lucifuges (fuient la lumière), notamment chez les invertébrés. Pour d'autres les lampes sont au contraire une source fatale d'attraction. On peut parler pour ces espèces de besoin d'intégrité de l'environnement nocturne. Dans les deux cas la lumière est un facteur (immatériel) de fragmentation de leur habitat. Ces espèces ont besoin de corridors écologiques plongés dans l'obscurité la nuit. De plus, à cause de leurs yeux plus sensibles, les espèces nocturnes sont souvent très sensibles à l'éblouissement.

#### 4.4.3. Corridor d'air propre

La qualité de l'air, vis à vis des pesticides notamment, est un facteur déterminant voire majeur pour de nombreuses espèces (invertébrés notamment). Il faut donc favoriser des couloirs d'air propre sur les corridors biologiques. C'est un des rôles dévolus aux zones tampon, mais dans les cas des pesticides et des nitrates, ou de l'ozone une pollution de fond circule sur de vastes superficies, qu'il convient de réduire à la source, tant que faire se peut.

#### 4.4.4. Corridor de calme

Si quelques espèces commensales de l'homme sont peu sensibles au dérangement, notamment au bruit ou à la présence humaine, ce n'est pas toujours le cas, en particulier pour les animaux chassés depuis longtemps.

#### 4.4.5. Les continuums

Ensemble constitué d'éléments offrant une continuité fonctionnelle, disposés de telle façon qu'une espèce (ou un groupe d'espèces ayant les mêmes exigences) peut passer de l'un à l'autre sans rencontrer d'obstacle.

Plusieurs types de continuums correspondent aux grands types d'habitats :

**4.4.5.1. Continuum forestier** : forêt, bois, zones arborées ou buissonnantes et leurs lisières-écotones le cas échéant

**4.4.5.2. Continuum agricole extensif** : bocages, pâturages, prairies (voire zones d'agriculture biologique convenant à certaines espèces)

**4.4.5.3. Continuum prairial** : prairies, bocages, cultures isolées, vergers

**4.4.5.4. Continuum paludéen (zones humides)** : près de fauches et prairies inondables, cultures en zones alluviales, mangroves.

**4.4.5.5. Continuum hygrophile ou aquatique** : réseau des cours d'eau et de leurs annexes fonctionnelles (bras morts, ripisylves), mares et plans d'eau (parfois qualifié de trame bleue)

**4.4.5.6. Continuum littoral** (estuaires, deltas, vasières, dunes...)

Certains éléments du paysage appartiennent à plusieurs continuums : c'est le cas des ripisylves qui relèvent à la fois du continuum hygrophile et du continuum forestier. Le bocage, notamment arboré, complète et étend considérablement le continuum forestier pour nombre d'espèces.

**Chapitre 3 : Habitat structure et fonctionnement du paysage****Cours 4 : Mouvement des Organismes : connectivité structurelle versus fonctionnelle d'un paysage****1. Qu'est-ce que la connectivité écologique**

Le concept de connectivité est apparu dans les années 1980 et son intérêt, évalué par le nombre de publications scientifiques, est resté limité jusque dans les années 1990. Depuis et malgré la multiplication des études, majoritairement descriptives, dont la connectivité fait l'objet, la définition de la connectivité reste confuse.

De manière intrinsèque, la connectivité est reliée au degré de mouvements qu'ont des organismes, voire certains processus (front de progression des incendies, écoulement hydrique, anémochorie...). En biologie de la conservation l'absence de mouvement, résultat de la fragmentation. La connectivité et la fragmentation sont donc des caractéristiques complémentaires d'un même phénomène.

Le cadre conceptuel de la connectivité d'un paysage relève de quatre éléments :

- la connaissance empirique des gestionnaires de la faune et des biologistes de terrain qui reconnaît que certaines espèces nécessitent de l'aide pour traverser des environnements inhospitaliers ou certaines barrières et conserver leur mobilité ;
- l'écologie du paysage, qui considère que les mouvements fauniques, au même titre que ceux de l'eau et du vent, contribuent aux flux d'énergies, de nutriments et de matière organique ou non et par conséquent au fonctionnement global des écosystèmes ;
- les modèles de fonctionnement d'une métapopulation (i.e. sous-populations géographiquement disjointes et reliées entre elles par des migrations occasionnelles) qui défendent le rôle des mouvements individuels entre isolats pour recoloniser certains patchs, pour renforcer certaines sous-populations sur le déclin ou même coloniser de nouveaux espaces ;
- la théorie des équilibres biogéographiques insulaires qui prédit que l'augmentation de la connectivité en facilitant les phénomènes de colonisation et en réduisant les risques d'extinction va améliorer la richesse spécifique des isolats.

Pour Taylor *et al.* (1993) dont la définition est la plus souvent citée, la connectivité d'un paysage correspond au degré avec lequel un paysage freine ou facilite les mouvements entre différents patchs de ressources.

Gardner *et al.* (1987) pensent quant à eux que la connectivité d'un paysage comme la relation fonctionnelle entre deux patchs d'un habitat donné et qui résulte de la contagion spatiale de cet habitat ainsi que du mouvement des organismes en réaction à la structure du paysage. Cette définition considère que les organismes sont capables de traverser les limites de leur habitat et de s'aventurer dans les non-habitats, encore appelés matrice, avec comme conséquences un risque de mortalité et un comportement de déplacement différents de ceux observés dans leur habitat traditionnel.

## 2. Les composantes de la connectivité

Il est courant de considérer que la connectivité possède une composante structurelle et une autre fonctionnelle (Tischendorf et Fahrig 2000; Bennett 2003; Uezu *et al.* 2005) que nous allons détailler ci-après.

L'existence d'une zone de recouvrement entre ces deux composantes a poussé Fischer et Lindenmayer (2007) à proposer une autre classification qui comporte trois catégories :

- La connectivité d'un habitat qui correspond pour une unique espèce à la connectivité de son habitat préférentiel ;
- La connectivité du paysage correspond à une conception anthropocentrée du paysage et repose sur des indicateurs métriques calculés à partir de carte d'occupation du sol ;
- Et la connectivité écologique correspond à la connectivité des processus écologiques à leurs différentes échelles. Compte tenu du niveau d'intégration important cette connectivité est complexe à appréhender.

### 3.1. La composante fonctionnelle de la connectivité

Cette composante fonctionnelle ou comportementale correspond à la réponse comportementale des individus, espèces ou processus à la structure physique du paysage. Fagan et Calabrese (2006) suggèrent de faire la distinction entre une connectivité potentielle et effective. La première ne considère que des informations basiques et indirectes sur les espèces pour estimer la connectivité d'un paysage alors que la seconde mesure les mouvements réels des individus.

De manière évidente cette composante est très dépendante de l'espèce considérée. Elle dépend de son échelle de perception et de déplacement dans le paysage, de ses besoins en termes d'habitat et de son niveau de spécialisation, de son stade de développement, de sa période et de son mode de dispersion et bien sûr de la nature (prédation, compétition, commensalisme, parasitisme...) et du nombre de ses interactions avec d'autres espèces.

#### 3.2.1. Avantages et défis

La destruction et la fragmentation des habitats constituent les principales causes proximales de perte de biodiversité dans la mesure où elles restreignent la superficie des habitats favorables disponibles (globalement et au niveau des patches) et en isolent les fragments résiduels limitant les possibilités de mouvements (quotidiens, migratoires ou adaptatifs). Les effets de l'isolement concernent tous les taxons. Ses causes nombreuses peuvent être soit exogènes (i.e. indépendantes de la biologie de l'espèce comme par exemple la modification des habitats ou les catastrophes naturelles) soit endogènes (i.e. liées à la biologie de l'espèce comme par exemple le changement de comportement de dispersion ou la dérive génétique) et soit déterministes (ont des conséquences prévisibles) soit stochastiques (ont des effets plus imprévisibles). Elles favorisent le déclin des populations voire leur extinction.

La meilleure stratégie pour prévenir ces risques consiste à maintenir de larges populations au sein de vastes étendus d'habitats favorables. Toutefois il est également conseillé d'assurer le maintien

et à défaut la restauration de la connectivité qui favorise de manière certaine la préservation des espèces et de leur habitats ; néanmoins il convient de réfléchir à la possibilité de certains inconvénients potentiels. Par ailleurs ces éléments de connectivité – en particulier les corridors physiques d'habitats, la végétation ripicole, les haies et les accotements végétalisés – jouent d'autres rôles écologiques et contribuent globalement à certains objectifs de conservation tels que le maintien d'habitats favorables et l'hébergement d'un grand nombre d'espèces (Hobbs *et al.*, 1993).

Résumé synthétique des avantages possibles et attendus ainsi que des inconvénients à envisager lors d'opérations visant à maintenir ou à restaurer de la connectivité. Source : d'après Crooks et Sanjayan.

<b>Avantages possibles et attendus</b>	<b>Inconvénients à envisager</b>
<p>Accroître l'immigration à l'intérieur d'un patch donné avec comme conséquences :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>➤ Une augmentation ou un maintien la diversité spécifique</li> <li>➤ Une diminution du risque d'extinction des petites populations isolées par un apport d'individus nouveaux</li> <li>➤ Une recolonisation de populations localement éteintes et un renforcement du fonctionnement des métapopulations</li> <li>➤ Une prévention de la consanguinité et une amélioration de la diversité génétique d'une population</li> </ul>	<p>Accroître l'immigration à l'intérieur d'un patch donné avec comme conséquences :</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>➤ La dispersion accrue de maladies infectieuses</li> <li>➤ La dispersion accrue de prédateurs et de compétiteurs exogènes</li> <li>➤ La dispersion accrue d'espèces exotiques envahissantes</li> <li>➤ La diminution de la diversité génétique entre sous-populations</li> <li>➤ L'observation de dépression exogamique conséquence de la disparition d'adaptations génétiques locales ou de complexes génétiques co-adaptés</li> </ul>
Permettre les mouvements quotidiens ou saisonniers relatifs aux besoins principalement alimentaires et reproductifs	Faciliter la prolifération d'incendies de forêts et d'autres perturbations abiotiques catastrophiques
Faciliter la dispersion des animaux de leurs lieux de naissance vers leurs lieux de reproduction	Créer des pièges mortels à l'intérieur des corridors par une exposition accrue des individus à leurs prédateurs, y compris l'homme, et leurs compétiteurs ainsi qu'aux effets lisières délétère
Soutenir les modifications de répartition consécutives des changements climatiques globaux	Les zones ripicoles, souvent recommandées comme corridors, ne favorisent pas forcément la connectivité des zones d'altitude
Fournir une couverture protégeant un individu de son prédateur lors d'un déplacement inter-patch	Coût économique important associé à la conception, à la maîtrise foncière, à la restauration, au maintien et à la protection des corridors
Fournir un habitat favorable aux individus en transit d'un patch à un autre ou occupant un corridor	Compromis voire conflits, dans l'allocation des ressources, avec les autres initiatives environnementales en particulier les stratégies conventionnelles d'amélioration de la protection des habitats des espèces menacées d'extinction
Fournir d'alternatives à d'importantes modifications accidentelles de l'environnement (e.g. feux)	
Maintien de l'ensemble des processus écologiques et des services écosystémiques	

Constituer des « ceintures vertes » limitant l'étalement urbain, atténuant la pollution, créant des opportunités récréatives et améliorant l'esthétique du paysage	Coût politique des changements dans la planification de l'utilisation des sols
--	--

### 3.2.2. Éléments de la recherche scientifique pour l'évaluation de la connectivité d'un paysage

Une analyse approfondie de la littérature scientifique met en évidence un très grand nombre de mesures de la connectivité d'un paysage. Ces indices sont, plus ou moins intégrateurs, plus ou moins faciles à interpréter et prennent en compte différents paramètres relatifs à la structure et / ou à la fonctionnalité d'un paysage. En effet pour la mesure de la connectivité, deux typologies récentes (Fagan et Calabrese 2006; Kindlmann et Burel 2008) bien que différentes se basent sur la distinction entre connectivité structurelle et connectivité fonctionnelle.

#### 4. Connectivité structurelle

##### Mesures basées sur la présence, l'absence ou la nature des continuités

Cette première catégorie se base sur un modèle de paysage dit de patch-matrice-corridor. La connectivité résulte de la présence exclusive de corridors entre les différents patches d'un paysage, la matrice étant imperméable au mouvement des organismes. Elle s'oppose à la fragmentation qui correspond au degré de séparation entre les patches.

Les indicateurs sont donc liés à l'évaluation de la présence / absence de corridors, de leur nombre et des mesures de leur largeur et de leur continuité.

##### Mesures de distances entre les patches

La connectivité structurelle est également souvent évaluée au moyen des distances euclidiennes séparant deux ou plusieurs patches.

Dans cette catégorie, la mesure la plus simple est celle de la distance au voisin le plus proche (nearest-neighbor-distance). Cette analyse spatiale est une fonction intégrée dans la plupart des logiciels SIG. Des études prouvent cependant que celle-ci est beaucoup moins efficace pour détecter un effet significatif de connectivité que d'autres mesures plus complexes (Moilanen et Nieminen 2002).

Des approches plus complexes intègrent pour une espèce donnée l'ensemble des patches qui lui sont accessibles. Toutes ces mesures ont l'avantage de considérer la matrice comme perméable aux mouvements des organismes

Partant de ce constat, des améliorations ont été proposées en intégrant à la méthode des données liées la biologie des espèces et des populations :

- **ESLI** - (Ecologically Scaled Landscape Indices) (Vos et Chardon 1998). Ce modèle hollandais se base sur deux indicateurs : la capacité de charge moyenne des patches et la connectivité moyenne entre patches. La capacité de charge d'un patch est le ratio entre sa superficie et l'aire minimale d'une unité de reproduction (un couple d'oiseaux

par exemple). La connectivité est, quant à elle, définie par la distance entre les patches pondérée par la superficie et la capacité de dispersion de l'espèce considérée ;

- **IFM** - Incidence Function Model. Il s'agit d'une modélisation des métapopulations, qui permet de définir la probabilité de colonisation / extinction d'une espèce au sein d'un patch (Cabeza et Moilanen 2003). Ce modèle intègre des variables de mobilité des espèces, d'isolement et de superficie des patches.

### Mesures basées sur la théorie des graphes

Cette méthode associe à une cartographie des habitats des connaissances sur la dispersion des espèces focales. Elle considère en particulier la capacité de déplacement d'une espèce à travers une matrice paysagère en dehors de son habitat préférentiel.

L'algorithme de la théorie des graphes (algorithme de Dijkstra) permet de calculer le chemin de moindre coût permettant de se rendre d'un point à un autre. Ce calcul se base sur l'hypothèse que les organismes auront plus de chances de se disperser avec succès s'ils empruntent le chemin qui leur oppose la moindre résistance. Bien que simple, cette supposition s'est révélée efficace pour prévoir les mouvements inter-patches (Sutcliffe, Bakkestuen *et al.* 2003).

Deux approches sont communément utilisées :

- Les flux de dispersion en fonction de la superficie (area-weighted dispersal flux) ;
- La traversabilité (traversability).

### Mesures basées sur l'abondance d'un habitat dans le paysage

Un certain nombre de mesures de connectivité peuvent être effectuées à l'intérieur d'une zone tampon définie autour d'un patch.

La première mesure concerne la superficie d'éléments linéaires au sein de la zone tampon considérée (Vos et Chardon 1998). Cette mesure n'est applicable qu'aux espèces dont la connectivité dépend de corridors linéaires.

La seconde méthode est celle de l'anneau statistique (statistic ring) qui évalue la densité moyenne de cellules composées d'un habitat défavorable dans un anneau de rayon  $r$  et centré autour d'une cellule composée d'un habitat favorable (Wiegand, Moloney *et al.* 1999). Cette méthode cherche à caractériser la structure spatiale en fonction de la perception qu'un animal aurait des différents types d'habitats situés à une distance critique de sa propre localisation.

### Mesures de contagion et de percolation

Dans cette approche, la connectivité du paysage est considérée en fonction de la contagion spatiale que présente un habitat. Le paysage est divisé selon un carroyage à deux dimensions dans lequel chaque cellule est identifiée par une classe d'habitat. On appréhende alors la connexion de ce paysage par le nombre de cellules adjacentes, sur les axes vertical et horizontal, constituées de la même classe d'habitat. Cette méthode part du principe qu'un organisme capable de traverser cet habitat sera à même de traverser le paysage (With et Crist 1995).

Dans la théorie de la percolation (With et Crist 1995), le paysage est comparé à un milieu poreux dans lequel chaque espèce circule plus ou moins facilement. Dans cette méthode, le paysage est découpé selon un carroyage de résolution croissante jusqu'à l'interruption de la continuité des habitats. On cherche à définir les seuils à partir desquels on constate une diminution importante de la connectivité. Les seuils critiques ne sont pas une propriété intrinsèque du paysage mais sont issus de l'interaction d'une espèce avec la structure paysagère.

### **Mesures de la forme des patches**

Les mesures de formes des taches peuvent être utilisées comme paramètres pour tester l'influence de la structure paysagère sur la connectivité.

Différents outils existent, tel que le rapport périmètre sur aire (Goodwin et Fahrig 2002), le degré de contiguïté (Matthews 2005), le niveau d'agrégation (Jappiot, Phillibert- Caillat *et al.* 2003), la surface de coeur (Elkie *et al.* 1999) ou l'indice de taille effective (Jaeger *et al.* 2007).

Bien qu'utiles pour caractériser la structure d'un paysage, les variables liées à l'arrangement de l'habitat (tels que la forme des patches ou la fragmentation de l'habitat) seraient de moins bons indicateurs de connectivité que celles liés à la distance (Goodwin et Fahrig 2002).

### **Connectivité fonctionnelle**

#### **Mesures basées sur la probabilité de déplacement d'un patch à l'autre**

La connectivité mesurée sur la base des mouvements des organismes est estimée par la probabilité moyenne de déplacement d'un patch à l'autre également appelé émigration ou succès de dispersion. On calcule la probabilité de transition inter-patch ou inter-cellule.

Il est également possible de prendre en compte les changements de phase de cycle de vie (ou état) des individus au cours de leurs déplacements entre les patches. On utilise alors la méthode de capture-marquage-recapture en multi-états. (Nichols et Kendall 1995). Cela permet d'estimer à la fois la migration entre les patches mais également le taux de survie ou le succès de reproduction.

Les principales erreurs liées à ce type de modèles spatialement explicites sont liées à une mauvaise classification des habitats favorables et des mauvaises estimations de la distance de dispersion et des taux de mortalité (Ruckelshaus *et al.* 1997). Ces auteurs suggèrent que des modèles moins détaillés pourraient améliorer la compatibilité entre la complexité du modèle et la qualité des données disponible.

#### **Mesures basées sur le temps passé à la recherche d'un habitat favorable**

L'indicateur est la mesure du temps de recherche moyen d'un patch d'habitats par des individus placés aléatoirement dans la matrice. Le calcul ne prend en compte que le temps de recherche des déplacements réussis (Tischendorf et Fahrig 2000).

#### **Mesures basés sur la ré-observation d'individus déplacés**

La translocation d'animaux permet d'étudier expérimentalement la perméabilité de la matrice (Castellón et Sieving 2006). Les individus sont relâchés dans des patches de taille inférieure au domaine vital des individus et situés à distance importante de la zone de capture. On analyse les paramètres de déplacement en fonction des caractéristiques du paysage.

### **Mesures basées sur les taux d'immigration**

Le succès de dispersion correspond au nombre d'évènements d'immigration sur le nombre initial d'individus. Plus le taux d'immigration est bas plus le patch est isolé (Tischendorf et Fahrig 2000). En étudiant la distance et le succès de dispersion d'une espèce de sauterelle dans un paysage hautement fragmenté, Hjermandt et Ims (1996) confirment l'hypothèse que la connectivité diminue fortement avec l'isolement des patches.

Selon Kindlmann et Burel (2008), les facteurs à considérer pour déterminer le taux d'immigration sont :

- 1) la quantité d'habitat environnant inoccupé ;
- 2) le nombre d'individus quittant l'habitat environnant ;
- 3) la nature de la matrice ;
- 4) les capacités de déplacement et de perception de l'organisme ;
- 5) le taux de mortalité des individus dispersants.

### **Mesures basées sur la perméabilité de la matrice**

Cette catégorie d'outils se base sur l'hypothèse que la capacité et le comportement de déplacement des espèces dépend de la résistance que leur offre la matrice paysagère.

Berthoud *et al.* (2004) ont proposé une méthode de calcul de la distance fonctionnelle ou distance-coût. Cette méthode modélise la capacité d'espèces à diffuser sur un territoire, en associant ce déplacement à un « coût de friction anisotropique » (dont les propriétés varient en fonction des directions). La carte des habitats est transformée en grille raster et on affecte à chaque cellule un coefficient de rugosité correspondant au type d'habitat majoritairement représenté dans le pixel et caractéristique de la difficulté de déplacement d'un animal dans cet habitat donné.

Dans le cadre du réseau écologique nationale suisse, les coefficients de résistance aux déplacements de la faune sont attribués non pas pour une espèce mais pour une guildes-clé considérée comme caractéristique d'un continuum écologique. On entend par guildes-clé un groupe d'espèces écologiquement voisines qui occupent un même habitat et qui sont choisies pour leurs valeurs bioindicatrice ou emblématique. On considère qu'elles résument globalement les besoins de connectivité d'un réseau écologique (Berthoud *et al.* 2004).

Une expérience suisse a retenu quatre niveaux de résistance pour l'ensemble des habitats soit :

- 0 pour un milieu structurant ou une zone réservoir de faune ;
- 5 pour un milieu attractif ;
- 30 pour un milieu peu fréquenté ;
- 100 pour un milieu répulsif : milieu a priori inaccessible.

### *Cours 5 : Fragmentation d'habitat : patterns et conséquences*

La perte et la fragmentation de l'habitat sont aujourd'hui une menace pour la biodiversité reconnue par tous (Davies et al. 2001, Foley et al. 2005) et semblent contribuer largement à la sixième crise majeure d'extinction des espèces (Wilcox et Murphy 1985). En terme de conservation de la biodiversité, la fragmentation du milieu forestier compte parmi les préoccupations écologiques actuelles majeures (Lacy 1987, Haila 2002, Fazey et al. 2005).

#### **1. La fragmentation**

Appliquée aux milieux naturels, la fragmentation désigne **tout phénomène artificiel de morcellement de l'espace, susceptible d'empêcher une ou plusieurs espèces vivantes de se déplacer ou de se disperser** comme elles le pourraient en l'absence de facteur de fragmentation.

La fragmentation d'un habitat naturel est une forme de destruction qui se double d'une déstructuration spatiale qui (sauf pour quelques espèces ubiquistes et banales) affecte à la fois la taille des populations et leurs possibilités d'échanges, augmentant les risques d'extinction ou de dégénérescence. La fragmentation des habitats s'oppose à la satisfaction des besoins vitaux de la faune et la flore en termes de déplacements, quotidiens ou saisonniers, et de dispersion dans le paysage.

La fragmentation modifie la taille, les formes et l'isolement des habitats naturels, générant un impact sur les fonctions écologiques des éléments ainsi isolés et sur les populations qui leurs sont inféodées.

La fragmentation :

- induit le remplacement d'éléments éco-paysagers par d'autres,
- modifie le contexte spatial, notamment en altérant la connectivité écologique et donc le degré d'intégrité éco-paysagère,
- est un puissant facteur d'isolement écologique de milieux naturels (ou semi-naturels) au sein d'une «matrice» plus «hostile» (car aux conditions environnementales altérées par les activités humaines ou leurs conséquences secondaires),
- par l'insularisation qu'elle provoque, en diminuant les taux de dispersion et d'immigration qui augmente les risques d'extinction,
- modifie les effets-bordure (écotone/effet lisière), plus ou moins en fonction des caractéristiques de la matrice environnante.

#### **2. Réponses animales et mécanismes**

##### **2.1. Réponses animales**

En paysage fragmenté, on observe deux types de réponses de la part des individus : soit ils s'accommodent à la modification de leur habitat, plus ou moins bien, déterminant ainsi les

variations d'abondance et de diversité génétique des populations, soit ils le quittent, entraînant alors l'absence de l'espèce du site.

## **2.2. Les mécanismes liés à la fragmentation**

### **2.2.1. Diminution de sa capacité d'accueil**

Cela implique notamment une diminution de la surface des taches, qui deviennent alors plus petites que les domaines vitaux estimés en milieu continu. Parallèlement, on observe une diminution de la disponibilité en ressources : alimentation, sites de repos et sites de reproduction.

### **2.2.2. Une perte de la connectivité structurelle du paysage.**

Celle-ci peut isoler les individus au sein des taches, diminuer le succès de dispersion et diminuer le taux de colonisation des taches (Peacock et Smith 1997, With et King 1999, Bélisle et al. 2001). A terme, l'isolement des différentes taches entraîne une augmentation des risques d'extinction des populations locales (Pimm et al 1988). La fragmentation de l'habitat entraîne une distribution des individus de type métapopulation, qui s'accompagne de l'extinction de certaines des sous-populations (Schöps 2002).

### **2.2.3. Les relations de compétition interspécifique**

La fragmentation entraîne une augmentation importante de la compétition entre les espèces qui sont capables de s'accommoder à cette modification et celles qui ne le sont pas. C'est notamment ce qui permet d'expliquer, en Amérique du Nord, la diminution de l'aire de distribution du Lynx (*Lynx rufus*). En effet, celui-ci pâtit d'une forte compétition alimentaire avec le Coyote (*Canis latrans*), un animal présentant de grandes capacités à coloniser les milieux (grâce à une niche écologique très large et un fort taux de reproduction) (Buskirk *et al.* 2000).

### **2.2.4. Ce phénomène d'hybridation**

La modification des paysages peut aussi entraîner une rupture de l'isolement reproductif entre espèces natives, occasionnant un mélange des pools génétiques et par conséquent, la perte potentielle de populations génétiquement distinctes (Rhymer et Simberloff 1996). Ce phénomène d'hybridation peut mettre en danger les espèces rares, telles que le Chat forestier. La fragmentation de son habitat a entraîné un isolement de ses populations en France. La diminution du nombre de partenaires sexuels et les grands déplacements réalisés pour les rencontrer, ont pu augmenter les chances de rencontres et d'accouplements avec le Chat domestique.

### **2.2.5. Le phénomène d'attraction conspécifique**

Les conséquences des deux processus, perte et fragmentation, sur la biodiversité, peuvent être liées à des mécanismes d'ordre intraspécifique. L'occupation de taches peut être expliquée, par exemple, par un phénomène d'**attraction conspécifique** sur les individus. En effet, un habitat peut être choisi selon la présence sur le site de conspécifiques, comme indice de qualité de

l'habitat. Les sous-populations isolées et comptant peu d'individus présentent un faible taux d'immigration et ne sont parfois pas renouvelées.

### 2.2.6. Les relations hiérarchiques

Les relations hiérarchiques entre adultes et subadultes peuvent également expliquer l'absence de populations stables, au sens strict du terme, dans les paysages fragmentés. Ces relations se traduisent, la plupart du temps, par un rejet des individus les plus jeunes dans les milieux de faible qualité, les milieux fragmentés par exemple. Certaines **unités sociales** primaires peuvent nécessiter de grandes surfaces d'habitat que le milieu fragmenté ne peut fournir. La Mésange charbonnière (*Parus major*), qui évolue en grands groupes, ne peut s'installer dans les taches d'habitat de petite surface qui ne sont pas appropriées pour supporter de tels effectifs de groupes (Telleria *et al.* 2001).

### 2.2.7. Rupture des interactions intraspécifiques.

La fragmentation de l'habitat peut également entraîner une **rupture des interactions intraspécifiques**. Chez certains oiseaux, ce type d'interaction permet le partage de répertoire de chants entre mâles voisins. L'élargissement du répertoire d'un mâle lui permet d'entrer en compétition, Laiolo et Tella (2005) ont montré que la fragmentation de l'habitat du Sirli de Dupont (*Chersophilus duponti*) augmente les distances entre individus et entraîne une diminution des interactions entre voisins. Il s'ensuit une altération des systèmes acoustiques et une diminution du partage des chants entre mâles. Ceux-ci sont alors exposés à de moins bons avantages en termes de succès reproducteur, associés à une diminution du maintien d'un territoire, des rencontres de partenaires sexuels et du succès de reproduction.

### 2.2.8. Taux de prédation

Les relations proie-prédateur présentent de profondes modifications en paysage fragmenté (Tillman et Kareiva 1997). La perte de l'habitat engendre en effet une diminution de la disponibilité en sites refuges ainsi qu'un **taux de prédation** plus fort en lisière qu'à l'intérieur d'une tache. Par exemple, l'accès aux nids est plus facile en lisière (Donovan *et al.* 1997) et cette augmentation de la prédation est la cause principale de l'échec de nidification chez les Oiseaux (Martin 1993).

## 2.3. Réponses variables à la fragmentation de l'habitat

Les réponses des individus peuvent être conditionnées par les caractéristiques comportementales de l'espèce, comme son régime alimentaire, sa vulnérabilité à la prédation et à la compétition, sa mobilité, son schéma de socialité, son mode d'utilisation de l'habitat (Laurance & Yensen. 1991, Virgós et Garcia 2002, Henle *et al.* 2004). Les espèces présentant des traits comportementaux dits spécialistes sont susceptibles de moins bien s'accommoder à la fragmentation de l'habitat que celles dites généralistes (Andrén 1994, Brashares 2003, Krauss *et al.* 2003, Steffan-Dewenter 2003), cette sensibilité étant encore aggravée par le degré de spécialisation des espèces (Andrén 1997). On attribue aux espèces spécialistes une faible capacité à traverser la matrice paysagère (Mader 1984, Wiens *et al.* 1985), *i.e.* une faible capacité de dispersion en paysage fragmenté, et un fort risque de mortalité associé à la

fréquentation de la matrice pendant la dispersion (Krohne et Burgin 1987, Sakai et Noon 1997).

**Chapitre 4 : Politique et aménagement écologique du paysage**

*Cours 6 : applications pratiques : rejet des ponts entre l'écologie et la politique / gestion du paysage*

**Introduction**

En Europe, la fin du 20<sup>ème</sup> siècle a vu progressivement émerger la question du paysage comme un enjeu sociétal de gestion de l'environnement et d'aménagement du territoire. Dans le même temps s'est développée une demande sociale et politique pour une plus grande participation de la population à la gestion du paysage et de son cadre de vie en général.

**1. L'émergence de la notion de paysage dans le droit**

La notion de paysage apparaît progressivement dans le droit à des époques différentes et dans des législations différentes ; les unes, spécifiques au « paysage urbain », les autres prenant en compte le « paysage naturel » ; mais le terme n'existe pas encore, et même on lui préfère celui de patrimoine (architectural et urbain ou naturel).

La vision de la protection est d'ailleurs assez réductrice : on protège les monuments historiques, les sites, et les « grands sanctuaires de la nature ». Mais l'appréhension de la notion est fonction de l'évolution des idées, et la protection du patrimoine architectural s'étendra à un paysage urbain plus vaste et parfois même plus modeste, tandis que le patrimoine naturel sera pris en compte dans sa globalité, s'enrichissant par l'intégration d'espaces spécifiques au niveau régional.

**2. La convention européenne du paysage, affirmation politique d'une nécessaire gestion démocratique du paysage**

La Convention européenne du Paysage, ouverte à la signature en octobre 2000, est une expression de l'émergence de nouveaux outils de gestion paysagère, à de nouvelles échelles. En Europe, cette Convention constitue le premier instrument juridique international concernant spécifiquement le paysage. Elle apporte tout d'abord une reconnaissance formelle de l'importance du paysage sur les plans culturel, écologique et environnemental (en tant que composante du patrimoine), sur le plan social (en tant qu'élément essentiel du bien-être individuel et social), ainsi que sur le plan économique (sa protection, sa gestion et son aménagement pouvant contribuer à la création d'emplois) (Conseil de l'Europe, 2000).

**3. Le paysage pour un développement durable**

Le paysage est une composante de l'environnement au même titre que l'eau, l'air et la diversité biologique. De ce fait, la mise en place de politiques paysagères correspond aux objectifs du développement durable.

«le souci du développement durable énoncé à la Conférence de Rio en 1992 donne au paysage une place essentielle en tant que facteur d'équilibre entre un patrimoine naturel et culturel, reflet de l'identité et de la diversité européenne, et une ressource économique créatrice d'emplois et liée à l'essor d'un tourisme durable».

## 4. Application pratique

### 4.1. Documenter le paysage et identifier ses enjeux

- **aspects historiques** : évolution du territoire, faits historiques marquants pour la société et le paysage ;
- **aspects économiques** : activités principales du territoire, types d'activités agricoles, forestières, touristiques, etc., sources de richesse du territoire, pôles d'attraction, accessibilité des lieux de vie ou de loisirs, etc. ;
- **aspects socioculturels et patrimoine** : caractéristiques de la population, voire des visiteurs, éléments paysagers importants culturellement, pratiques de la population, patrimoine bâti (bâtiments, petit patrimoine tel que chemins de croix, voies de communication historiques, etc.) ;
- **aspects paysagers et milieux naturels** : types de paysage, milieux naturels, plans et cours d'eau.
- **dispositions de protection en vigueur** : inventaires locaux, cantonaux et fédéraux, ainsi qu'inventaires de biotopes), conditions liées aux dispositions de protection, conséquences pour le paysage ;
- **planifications et projets récents**, en cours ou prévus ayant une incidence sur le paysage, analyses, visions et objectifs de qualité paysagère existants. Ces différents aspects doivent être documentés dans une perspective dynamique, c'est-à-dire que leur évolution récente, en cours et prévisible est aussi importante que leur état actuel.

### 4.2. Préciser le cadre et les objectifs de la lecture du paysage

En premier lieu, il s'agit de préciser le cadre et les objectifs de la lecture du paysage, en répondant aux questions suivantes.

- Pourquoi une lecture du paysage est-elle entreprise, dans quel but (p. ex. sensibilisation, préparation d'une planification ou d'un projet, recherche de solution à un problème) ? Quelles sont les questions spécifiques qui se posent ?
- Quelle est la portion de paysage concernée (en fonction de la question à traiter, mais aussi de limites géographiques et / ou administratives) ? Si le territoire est vaste, il est possible de le diviser en différentes unités paysagères cohérentes ou correspondant à des problématiques spécifiques.
- Quels sont les domaines et les acteurs concernés ?
- Quels sont les résultats attendus de la lecture du paysage ? Sous quelle forme ces résultats doivent-ils être présentés ?

- Quelle sera la suite donnée à la lecture du paysage (p. ex. exposition, planification, actions, charte) ? Cette première clarification est essentielle pour se limiter à l'essentiel et éviter de se disperser.

#### 4.3. Décrire les éléments du paysage

Identifier les différents éléments qui composent le paysage :

- éléments d'origine naturelle : relief, montagnes, rochers, falaises, cours d'eau, plans d'eau, végétation, etc. ;
- éléments créés par l'homme : bâtiments, routes et chemins, chemins de fer, lignes électriques, équipements de loisirs et sportifs, aménagements divers, etc.

Décrire chaque élément avec sa nature, sa forme, sa couleur. Représenter les éléments sous forme de croquis, ou dessiner sur des photos.

#### 4.4. Décrire l'organisation du paysage

Décrire et expliquer brièvement la manière dont les éléments s'organisent les uns par rapport aux autres dans le territoire.

Décrire aussi les effets produits par la juxtaposition des éléments entre eux :

- limites, barrières, séparations ;
- points de repère ;
- contrastes de formes, de couleurs, d'échelles, de nature des éléments ;
- perspectives, lignes de fuite (lignes qui guident le regard) ;

#### 4.5. Décrire les fonctions et prestations du paysage

Reconnaître et mettre en évidence pour qui ou pour quoi le paysage ou une portion de celui-ci joue un rôle. Les fonctions et prestations passées peuvent être évoquées, cependant la priorité doit être mise sur la situation actuelle.

#### 4.6. Synthétiser les observations de terrain

**Dans la synthèse, on pourra faire ressortir les éléments suivants :**

**Caractéristiques du paysage :** Structure physique, éléments caractéristiques principaux, organisation et relations entre éléments paysagers, synergies et conflits d'usage. Spécificités du paysage considéré par rapport au contexte local, régional, national ;

**Forces actuelles du paysage :** Quels sont les atouts actuels du paysage ? Quels éléments paysagers, quelles dynamiques sont particulièrement conformes aux potentiels du paysage et aux souhaits des acteurs ? Quelles synergies existent ?

**Potentialités du paysage :** Dans un futur prévisible, plus ou moins proche, quels éléments caractéristiques, quelles qualités, quels atouts aux yeux des acteurs locaux peuvent se développer ? Quels atouts sont en voie de se renforcer ?

**Faiblesses actuelles du paysage :** Quels sont les déficits actuels du paysage ? Quels éléments paysagers, quelles dynamiques vont à l'encontre des caractéristiques intrinsèques du paysage ou de la volonté des acteurs ? Quelles zones de conflits existent ?

**Risques liés au paysage :** Dans un futur prévisible, plus ou moins proche, quels éléments caractéristiques, quelles qualités, quels atouts aux yeux des acteurs locaux sont menacés ? Quels déficits risquent de s'aggraver ?

#### **4.7. Mettre en forme les résultats**

La lecture du paysage permet une « prise de température » de l'état du paysage et de son interprétation par des acteurs, voire des souhaits d'évolution le concernant. Les résultats seront rassemblés et synthétisés, et feront l'objet d'un petit rapport. Il convient également de répondre spécifiquement aux questions à l'origine de la démarche, comme elles ont été énoncées précédemment

Les informations collectées peuvent également être valorisées. Si les effets ou des scénarios concernant un projet ou une planification ont été discutés.

Les résultats peuvent ainsi faire partie d'un projet paysager, comprenant diagnostic, vision paysagère, objectifs et mesures, ou être utilisés dans le cadre d'une planification.

#### **Références Bibliographiques du cours**

ALLEN T.F.H., STARR T.B. 1982. Hierarchy. Perspectives for ecological complexity. University of Chicago Press.

ANDREN H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71(3): 355-366.

ANDREN H. 1997. Habitat fragmentation and changes in biological diversity. *Ecological Bulletins* 46: 171-181.

ANTROP M., 2000. Background concepts for integrated landscape analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, vol. 77, n° 1-2, Pp: 17-28.

ANTROP, M. ET VAN EETVELDE, V. 2000. Holistic aspects of suburban landscapes: Visual image interpretation and landscape metrics. *Landscape and Urban Planning*, vol. 50, n° 1-3, p. 43-58.

B'ELISLE M, DESROCHERS A, FORTIN M-J. 2001. Influence of forest cover on the movements of forest birds: a homing experiment. *Ecology* 82:1893-904

BENNETT, A.F., 1998, 2003. Linkages in the Landscape: The Role of Corridors and Connectivity in Wildlife Conservation. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 254 pp.

- BERQUE, A. 1991. De paysage en outre-pays, in *Le Débat*, n°65, pp. 4-13.
- BERTHOUD G., LEBEAU R-P., RIGHETTI A. 2004. Réseau écologique national REN. Rapport final. Cahier de l'environnement n°373. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage. Bern. 132 p.
- BERTRAND, G. 1975. pour une histoire écologique de la France,
- BERTRAND, G. 1978, le paysage entre la Nature et la Société, *Revue Géographique des Pyrénées et de Sud-Ouest*, t. 49, fasc. 2, p. 239-258.
- BLANDIN P. ET LAMOTTE M. 1985. « Écologie des systèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques », in LAMOTTE M. (Ed), *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*, Masson, Paris, pp. 139-162.
- BLONDEL J. 1995. *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson (Collection d'écologie, n°27), Paris, 297 p.
- BLONDEL J. 1986. *Biogéographie évolutive*. Masson (ed), 221p.
- BRASHARES J. S. 2003. Ecological, behavioral, and life-history correlates of mammals extinctions in West Africa. *Conservation Biology* 17: 733-743.
- BUIJS, A.E., PEDROLI, B. ET LUGINBÜHL, Y. 2006. From hiking through farmland to farming in a leisure landscape: Changing social perceptions of the European landscape. *Landscape Ecology*, vol. 21, n° 3 SPEC. ISS., p. 375-389.
- BUREL, F. ET BAUDRY, J. 1999. *Écologie du paysage concepts, méthodes et applications*. 2<sup>ème</sup> édition, Paris, TEC & DOC, 359 p.
- BUSKIRK SW, RUGGIERO LF, KREBS CJ (2000) Habitat Fragmentation and Interspecific Competition: Implications for Lynx Conservation. In: *Ecology and Conservation of Lynx in 148 the United States*. Ruggiero LF, Aubry KB, Buskirk ST, Koehler GM, Krebs CJ, McKelvey KS, Squires JR (eds). University Press of Colorado, Boulder, 83-100
- CABEZA, M., AND A. MOILANEN. 2001. Design of reserve networks and the persistence of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 242–248.
- CASTELLO N TD, SIEVING KE. 2006. An experimental test of matrix permeability and corridor use by an endemic understory bird. *Conserv Biol* 20:135–145. doi:10.1111/ j.1523-1739.2006.00332.x
- CHRISTIANS Ch., 1987. Rurbanisation et périurbanisation en Belgique : phénomènes actuels ou dépassés autour de Bruxelles et en Wallonie ?, *Recherches de Géographie Urbaine. Hommage au Professeur J.A. SPORCK*, numéro hors série, *Bulletin de la Société Géographique de Liège*, 1, 43-60.
- COLLOT M.. 1983. L'horizon du paysage, in : *Lire le paysage, lire les paysages*, CIEREC, 121-129.

- CTGREF. 1977 (Centre Technique du Génie Rural et des Eaux et des Forêts, actuellement, CEMAGREF). Le paysage de montagne. La Forêt. Grenoble, 2, étude 116, 143 p.
- DAVIES K.F., MELBOURNE B.A. AND MARGULES C.R. 2001. Effects of within and between-patch processes on beetle-community dynamics in experimentally fragmented forest. *Ecology* 82: 1830–1846.
- DE GENNES P.G. 1990. Continu et discontinu : l'exemple de la percolation. In : Symposium : Les enjeux. Encyclopaedia universalis. Paris, 744.
- DOMON, G. 2004. Le paysage comme composante incontournable de la gestion intégrée des ressources et des territoires : Problématiques, enjeux et méthodes de prises en compte. In Anonyme. Commission d'étude sur la gestion de la forêt québécoise. [http://www.commissionforet.qc.ca/pdf/Paysage\\_Domon.pdf](http://www.commissionforet.qc.ca/pdf/Paysage_Domon.pdf) (Page consultée le 10 mars 2013).
- DONOVAN, T. M., P. W. JONES, E. M. ANNAND, AND E R. THOMP- son III. 1997. Variation in local-scale edge effects: mech-anisms and landscape context. *Ecology* 78:2064-2075.
- ELKIE, P. C., REMPEL, R. S. ET CARR, A. P. 1999. Patch Analyst User 's Manual: A tool for quantifYing landscape structure. Ontario Ministry of Natural Ressources, Northwest Science and Technology Manual TM-002, Thunder Bay, Ontario, 16 p.
- FAGAN, W. F. AND CALABRESE J. M. 2006. Connectivity conservation. *Connectivity conservation*. K. R. Crooks and M. Sanjayan. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. 14: 297-318
- FAYE P., FAYE B., TOURNAIRE M. et GODARD A., 1974. Sites et Sitologie, Ed. Pauvert, 159 p.
- FAZEY I, FISCHER J, LINDENMAYER DB 2005. What do conservation biologists publish? *Biological Conservation* 124: 63–73.
- FISCHER J. & LINDENMAYER D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: A synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16 (3) : 265-280.
- FOLEY JA, DEFRIES R, ASNER GP, BARFORD C, BONAN G, CARPENTER SR, CHAPIN FS, COE MT, DAILY GC, GIBBS HK, HELKOWSKI JH, HOLLOWAY T, HOWARD EA, KUCHARIK CJ, MONFREDA C, PATZ JA, PRENTICE IC, RAMANKUTTY N & SNYDER PK. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309, 570-574.
- FORMAN, R. T. T. & GODRON, M. 1986. *Landscape Ecology*. New-York : John Wiley and Sons.
- GARDNER, R. H., B. T. MILNE, M. G. TURNER, AND R. V. O'NEILL. 1987. Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. *Landscape Ecology* 1: 19-28.
- GERGEL S.-E., TURNER M.-G. 2002. *Learning Landscape Ecology: a practical guide to concepts and techniques*. Springer.

- GILPIN, M. AND HANSKI, I. 1991. Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. Academic Press, London.
- GIREA, 1993. Etude paysagère de cours d'eau : approche méthodologique et application aux vallées de la Saulx et de l'Ornain (France)., 2 fasc., 39 et 57 p.
- GOODWIN, B.J. AND L. FAHRIG. 2002. Effect of landscape structure on the movement behaviour of a specialized goldenrod beetle, *Trirhabda borealis*. Canadian Journal of Zoology 80: 24-35.
- HAILA Y. 2002. a conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. ecol. appl. 12: 321–34.
- HENLE K., DAVIES K.F., KLEYER M., MARGULES C. & SETTELE J. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. Biodiversity and Conservation 13: 207–251.
- HJERMANN DO, IMS RA. 1996. Landscape ecology of the wartbiter *Decticus verrucivorus* in a patchy landscape. J Anim Ecol 65:768–780. doi:10.2307/5675
- Hobbs. R.J., Saunders, D.A. and Arnold, G.W.. 1993. Integrated landscape ecology: a Western Australian perspective. Biol. Conserv., 64: 231-238.
- JACOBS, P. 1999. Paysage du Nunavik, Territoire du Nouveau-Québec. In Poullaouec Gonidec, P., Gariépy, M. et Lassus, B., Le paysage, territoire d'intentions (Pp 115-136). Paris, Montréal, Harmattan.
- JAEGER J., BERTILLER R., SCHWICK C. 2007. Morcellement du paysage en Suisse, analyse du morcellement 1885-2002 et implications pour la planification du trafic de l'aménagement du territoire. — Neuchâtel : Office fédéral de la statistique, 40 p. (Rapport).
- JAPPIOT, M., C. PHILLIBERT-CAILLAT, ET AL. 2003. Analyse spatiale des interfaces agricultures-forêturbain Nice, France, Conseil régional provence Alpes Côte d'Azur: 69-81.
- KINDLMANN P. AND BUREL F. 2008. Connectivity measures: a review. Landscape Ecology 23 (8): 879 890.
- KRAUSS J., STEFFAN-DEWENTER I. & TSCHARNTKE T. 2003. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? Journal of Biogeography 30: 889-900.
- KROHNE D.T. & BURGIN A.B. 1987. Relative success of residents and immigrants in *Peromyscus leucopus*. Holarctic Ecology 10: 196-200.
- LACOSTE Y. 1986. Réflexions d'un géographe sur les paysages réels, in : Lectures du paysage, collection INRAP, Foucher, 14-22.
- LAIOLO, P., AND J. L. TELLA. 2005. Habitat fragmentation affects culture transmission: patterns of song matching in Dupont's Lark. Journal of Applied Ecology 42:1183–1193

- LAURANCE, W.F. AND YENSEN, E. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biol. Conserv.* 55: 77-92.
- LEVINS, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15:237-240.
- LOTHIAN, 1999: Landscape and Aesthetic, contemporary landscape research chapter 8
- MACARTHUR R.H., WILSON E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- MADER H.J. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. *Biological Conservation* 29: 81-96.
- MARTIN T. E. 1993. Nest predation and nest sites. *bioScience* 43 :523-532.
- MATTHEWS, K. 2005. Identification, cartographie des unités paysagères de forêt sèche de la Nouvelle-Calédonie et méthodologie d'analyse et d'action. Nouméa, Nouvelle-Calédonie, WWF et Service des méthodes administratives et informatiques: 46 pp.
- MELIN E. 1997. La problématique du réseau écologique. Bases théoriques et perspectives d'une stratégie écologique d'occupation et de gestion de l'espace. In Actes du colloque international • Le réseau écologique •, Région wallonne, Conservation de la Nature, Travaux. 18. 39-56.
- MOILANEN, A. AND NIEMINEN, M. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83: 1131-1145.
- NAVEH, Z. 2000. What is holistic landscape ecology? A conceptual introduction. *Landscape and Urban Planning*, vol. 50, n° 1-3, p. 7-26.
- NAVEH, Z., LIEBERMAN A.S., 1994. *Landscape Ecology: Theory and Application* (2<sup>nd</sup> ed). Springer-Verlag, New York, 360 p.
- NEURAY G. 1982. Des paysages. Pour qui ? Pourquoi ? Comment ? Les presses agronomiques de Gembloux, 587 p
- NICHOLS JD, KENDALL WL 1995. The use of multi-state capture-recapture models to address questions in evolutionary ecology. *J Appl Stat* 22:835–846. doi:10.1080/02664769524658
- NOIRFALISE A. 1988. Paysages : l'Europe de la diversité, Publication de la Commission des Communautés Européennes, EUR 11452.
- O'NEILL, R.V., DE ANGELIS, D.L., WALDE, J.B. Br ALLEN, T.F.H. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University, NJ, Press, 253 p.
- PEACOCK MM, SMITH AT 1997. The effect of habitat fragmentation on dispersal patterns, mating behavior, and genetic variation in a pika (*Ochotona princeps*) metapopulation. *Oecologia*, 112, 524– 533.

- PIMM S.L., JONES H.L. AND DIAMOND J. 1988. On the risk of extinction. *The American Naturalist* 132: 757–785.
- REYNARD, E. 2005. Géomorphosites et paysages. In Lodel. *Géomorphologie.revues.org*. relief, processus, environnement, 3, 181-188. <http://geomorphologie.revues.org/338#text> (Page consultée le 27 mars 2013).
- RHYMER JM, SIMBERLOFF DS, 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 83–109.
- RIVARD E, 2008. Approfondir l'analyse objective du territoire par une lecture subjective du paysage. Le cas de la Côte de Beaupré. Université Laval.
- RUCKELSHAUS, M., HARTWAY, C. AND KAREIVA, P.M. 1997. Assess-ing the data requirements of spatially explicit dispersal models. *Conserv Biol* 11: 1298–1306
- SAKAI H.F. & NOON B.R. 1997. Between-habitat movement of dusky-footed woodrats and vulnerability to predation. *Journal of Wildlife Management* 61: 343-350.
- SCHÖPS K. 2002. Local and regional dynamics of a specialist herbivore: overexploitation of patchily distributed host plant. *Oecologia* **132**: 256-263.
- Steffan-Dewenter I. 2003. Importance of Habitat Area and Landscape Context for Species Richness of Bees and Wasps in Fragmented Orchard Meadows. *Conservation Biology* 17(4): 1036-1044.
- SUTCLIFFE OL, BAKKESTUEN V, FRY G, STABBETORP OE. 2003. Modelling the benefits of farmland restoration: methodology and application to butterfly movement. *Landsc UrbanPlan* 63:15–31.
- TAYLOR PD, FAHRIG L, HENEIN K, MERRIAM G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68:571-573
- TELLERIA, J.L., VIRGOS, E., CARBONELL, R., PEREZ-TRIS, J. Y SANTOS, T. 2001. Behavioural responses to changing landscapes: flock structure and anti-predator strategies of tits wintering in fragmented forests. *Oikos* 95: 253-264
- TILMAN D. & KAREIVA P. 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 386 p.
- TISCHENDORF L., FAHRIG L. 2000. « How should we measure landscape connectivity? » *Landscape Ecology*, vol. 15, , p. 633-641.
- TROLL, C. 1939. Luftbildplan und ökologische Bodenforschung (Aerial photography and ecological studies of the earth). *Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde*, Berlin : 241-298.
- UEZU A, METZGER JP, VIELLIARD JM. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biol Conserv* 123:507- 519.

- VIRGOS E. & GARCIA F.J. 2002. Patch occupancy by stone martens *Martes foina* in fragmented landscapes of central Spain: the role of fragment size, isolation and habitat structure. *Acta Oecologica* 23: 231-237.
- VOS AND CHARDON. 1998. "Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frog *Rana arvalis*." *Journal of Applied Ecology* 35(1): 44-56.
- WIEGAND T., MOLONEY K.A., NAVES J. AND KNAUER F. 1999. Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: a spatially explicit perspective. *The American Naturalist* 154: 605–627.
- WIENS J.A., CRAWFORD C.S. & GOSZ J.R. 1985. Boundary dynamics: A conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos* 45: 412-427.
- WIENS, JA, MR MOSS, MG TURNER ET D MLADENOFF. 2006. *Foundation Papers in Landscape Ecology*. Columbia University Press. ISBN-10: 0231126816. Cote bibliothèque: QH 541.15 L35 F771 2007.
- WILCOX D. D., MURPHY B. A., 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *Am. Nat.*, 125: 879-887.
- WITH, K. A., AND T. O. CRIST. 1995. Critical thresholds in species responses to landscape structure. *Ecology* 76: 2446-2459.
- WITHKA, KING AW. 1999. Dispersal success on fractal landscapes: a consequence of lacunarity thresholds. *Landsc. Ecol.* 14:73–82
- ZWEYACKER A., 1986. *Lecture du paysage*, Paris, Foucher, collection INRAP, 191 p.









