
PROJET DE MASTER

Impact du processus d'urbanisation sur la connectivité fonctionnelle et la diversité génétique dans les agglomérations Genevoise et Marseillaise

Estelle ROCHAT

Superviseurs :

Dr. Stéphane JOOST

Dr. Ivo WIDMER

Experte :

Dr. Séverine VUILLEUMIER VARISCO

Juin 2014

Résumé

Durant les dernières décennies, la croissance démographique a entraîné une large intensification de l'urbanisation et une évolution des pratiques agricoles, souvent au détriment des zones (semi-) naturelles. Cette modification des paysages a un effet néfaste sur la biodiversité, en provoquant la disparition de nombreux habitats, une fragmentation importante du paysage et une diminution des flux de gènes, rendant les populations concernées moins viables.

Dans ce contexte, ce projet avait pour but d'étudier l'impact du processus d'urbanisation sur la connectivité fonctionnelle et la diversité génétique dans deux grandes agglomérations en Suisse et en France. La première partie était centrée sur la région du Grand Genève et avait pour but de réaliser un bilan de l'état actuel de la connectivité entre les espaces verts, notamment pour la plante *Plantago major* (Grand plantain) et le papillon *Pieris rapae* (Piéride de la rave), espèces fréquentes en milieu urbain et choisies comme modèles biologiques pour cette étude. Le but était également de mesurer l'impact de projets d'aménagement prévus dans le Grand Genève à l'horizon 2030 (constructions et projets routiers) sur la connectivité fonctionnelle. Les analyses réalisées ont été basées sur l'utilisation de données de couverture du sol permettant de créer des cartes de résistance et de calculer des chemins à moindre coût modélisant le déplacement des individus en fonction des caractéristiques du paysage. Des graphes paysagers, présentant les liens entre les aires d'habitat ont également été créés et ont permis de mettre en évidence des régions avec une connectivité réduite et des espaces verts potentiellement isolés. Des barrières potentielles pour la dispersion des espèces étudiées ont ainsi pu être observées, constituées notamment par les immeubles, les routes, mais également par les grandes surfaces de forêts, cultures et vignobles. De plus, cette étude a montré que la connectivité entre les petits espaces verts des centres urbains et les espaces périphériques de plus grande taille est fragile et instable. Il est donc important de préserver ou restaurer des corridors favorables pour la dispersion des espèces, permettant de maintenir ou améliorer la connectivité entre les espaces verts. Finalement, les résultats ont montré que les projets de construction et les projets routiers étudiés avaient pour conséquence une dégradation ou une fragmentation supplémentaire des habitats (semi-) naturels et provoquaient une diminution partielle de la connectivité fonctionnelle pour les espèces étudiées.

La deuxième partie de ce projet avait pour but d'analyser l'impact de l'urbanisation sur l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique pour *P. rapae* dans la région de Marseille. Quatre transects allant de la périphérie vers le centre de Marseille ont été définis et ont permis de délimiter différentes zones possédant des densités d'urbanisation différentes. Des simulations de l'évolution des populations et des génotypes au cours du temps ont été réalisées sur la base de paramètres liés au déplacements, à la reproduction, aux mutations et à la mortalité des espèces étudiées. La diversité génétique a ensuite été calculée le long des transects et a permis la comparaison entre des zones de densités urbaines différentes. Deux scénarios ont été considérés pour cette étude : 1) Les individus de *P. rapae* étaient répartis de façon homogène sur le territoire au début des simulations ; 2) Aucun individu n'était présent dans les habitats des centres urbains, afin de simuler une migration des individus vers le centre ville en provenance de la périphérie. Pour les deux scénarios, les résultats ont mis en évidence une diminution de la diversité génétique dans les zones possédant une forte densité d'urbanisation, mais la différence était plus marquée avec le deuxième scénario (migration des individus). Des simulations ont également été réalisées pour des espèces de papillon avec une capacité de dispersion plus faible, puis en prenant en compte l'effet d'une intensification future de l'urbanisation. Dans les deux cas, les simulations ont montré une réduction du nombre d'individus de *P. rapae* et une diminution de la diversité génétique dans les zones possédant des densités d'urbanisation moyennes ou fortes.

Afin d'assurer le maintien de populations génétiquement stables et diversifiées, il est donc important de veiller à maintenir ou améliorer la connectivité du paysage, notamment entre les espaces verts situés dans les centres urbains denses et ceux de la périphérie. Ces considérations devraient être prises en compte lors de la planification de chaque projet d'aménagement afin d'assurer un processus d'urbanisation durable.

Abstract

Over the past few decades, population growth, urbanization and intensified agricultural practices have led to the degradation of (semi-) natural areas. These landscape changes lead to fragmentation, degradation or loss of habitats. These processes reduce functional connectivity, species diversity, population size and genetic diversity and thus have an adverse effect on biodiversity in urban areas.

In this context, this project aimed to study the impact of urbanization processes on functional connectivity and genetic diversity in two densely populated areas in Switzerland and France. The first part focused on the Grand Geneva area and aimed to make an assessment of the current connectivity between green spaces, for the plant *Plantago major* (Broadleaf plantain) and for the butterfly *Pieris rapae* (Small white), two frequent species in urban areas and selected as biological model for this study. The aim was also to estimate the impact of future urbanization projects planned until 2030 in the Grand Geneva area (constructions and road projects) on the functional connectivity network. The analyses were based on land cover data to create resistance maps and compute least-cost paths, in order to model the movement of individuals based on these landscape features. Landscape networks (i.e. functional links between habitat areas), were calculated in order to identify regions with reduced connectivity and thus potentially isolated green spaces. Potential dispersal barriers for the study species were identified to be mainly buildings, roads, but also large areas of forests, crops and vineyards. In addition, this study showed that the connectivity between small green spaces in the urban centers and larger ones in peripheral areas is fragile and unstable. Therefore it is important to preserve or recreate species dispersal corridors with the aim to maintain or improve the connectivity among these green spaces. Finally, it has been shown that future construction and road projects will lead to additional degradation and fragmentation of (semi-) natural habitats and partially resulting in a decreased functional connectivity for the study species.

The second part of this project aimed to analyze the impact of urbanization on the spatio-temporal evolution of the genetic diversity of the butterfly *P. rapae* in the region of Marseille. Four transects leading from the periphery to the center of Marseille were defined and used to delineate areas with different urban densities. The evolution of populations and genotypes over time was simulated based on species-specific dispersal, mating, mutation and mortality parameters. Genetic diversity was then calculated along the transects and compared among areas with different urban densities. Two scenarios were considered for this study : 1) Individuals of *P. rapae* were homogeneously spread throughout the study area when starting the simulations ; 2) Individuals of *P. rapae* were not present in central urban habitats in order to simulate migration from the periphery towards the city center. For both scenarios, the results showed a decrease in genetic diversity in areas with a high urban density (i.e towards the city center), but the difference was more pronounced in the second scenario (migration of individuals). Simulations were also performed for butterfly species with lower dispersal abilities, and taking into account the effect of future intensification of urbanization. For both cases, simulations resulted in a reduced number of *P. rapae* individuals and in a decline of genetic diversity in areas characterized by medium to high urban densities.

In order to conserve and promote genetically stable and diverse populations, it is therefore important to maintain or increase landscape connectivity, especially between green spaces in dense urban centers and those in more natural peripheral areas. These considerations should be taken into account when planning new urbanization projects in order to promote a sustainable urbanization process.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Stéphane Joost pour la proposition de ce projet de master et pour son encadrement et ses conseils tout au long de mon travail.

Un tout grand merci également à Ivo Widmer pour ses encouragements, ses conseils, sa patience et sa grande disponibilité.

Je remercie également M. Pierre Lafontaine, du *Service de géomatique et de l'organisation de l'information* du canton de Genève, pour la mise à disposition des différentes données du *Système d'Information du Territoire Genevois*, utilisées pour les analyses de la connectivité dans la région de Genève.

Merci également à Mme Sandra Mollier et M. Bruno Beurret du Grand Genève pour les renseignements fournis et la mise à disposition des données liées aux projets d'urbanisation. Je remercie également M. Pierre-François Schwarz du Grand Genève pour la transmission des données liées aux projets routiers.

Finalement, je tiens à remercier toute l'équipe du LASIG pour l'excellente atmosphère de travail qui a permis de réaliser ce projet dans les meilleures conditions possibles.

Table des matières

1	Introduction	1
1.1	Contexte et problématique	1
1.2	Objectifs	2
1.3	Etat de l'art	4
2	Impact de l'urbanisation sur la connectivité fonctionnelle dans la région du Grand Genève pour la plante <i>Plantago major</i> et le papillon <i>Pieris rapae</i>	6
2.1	Données	6
2.1.1	Zone d'étude	6
2.1.2	Données environnementales	7
2.2	Méthode	7
2.2.1	Définition des classes de couverture du sol utilisées pour les analyses	9
2.2.2	Choix des valeurs de résistance pour chaque classe de couverture du sol	10
2.2.3	Construction du graphe paysager et analyse de la répartition des espaces verts	12
2.2.4	Calcul de métriques de connectivité	12
2.2.5	Cas d'étude avec un nombre restreint de points d'habitat choisis parmi les espaces verts	13
2.2.6	Impact des projets d'aménagement (constructions et projets routiers)	14
2.2.6.1	Impact sur les espaces verts	14
2.2.6.2	Impact sur la connectivité entre les espaces verts	14
2.2.6.3	Impact sur le cas d'étude avec un nombre restreint de points d'habitat	15
2.3	Résultats	15
2.3.1	Répartition et fragmentation des espaces verts	15
2.3.2	Connectivité entre les espaces verts pour <i>P. major</i> et <i>P. rapae</i>	17
2.3.3	Espaces verts les plus importants pour le maintien de la connectivité entre le centre urbain dense de Genève et la périphérie	21
2.3.4	Cas d'étude avec un nombre restreint de points d'habitat choisis parmi les espaces verts	22
2.3.5	Impact des projets d'aménagement (constructions et projets routiers)	25
2.3.5.1	Impact sur les espaces verts	25
2.3.5.2	Impact sur la connectivité entre les espaces verts	30
2.3.5.3	Impact sur le cas d'étude avec un nombre restreint de points d'habitat	32
2.4	Discussion	33
2.4.1	Répartition des espaces verts et connectivité actuelle	33
2.4.2	Impact des projets d'aménagement	35
2.4.3	Limites potentielles des analyses réalisées et perspectives	36
3	Impact de l'urbanisation sur l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique du papillon <i>Pieris rapae</i> dans la région de Marseille	38
3.1	Données	38
3.1.1	Zone d'étude	38
3.1.2	Données environnementales	39
3.2	Méthode	40
3.2.1	Définition des classes de couverture du sol utilisées pour les analyses	41
3.2.2	Choix des valeurs de résistance pour chaque classe de couverture du sol	43
3.2.3	Logiciel <i>CDPOP</i>	43
3.2.4	Définition des points d'habitat potentiel et création du graphe paysager	44
3.2.5	Définition des paramètres utilisés pour les simulations avec <i>CDPOP</i>	46
3.2.6	Définition des deux scénarios simulés	47
3.2.7	Calcul de la diversité génétique	47
3.3	Résultats	49
3.3.1	Connectivité entre les points d'habitat définis pour les simulations	49
3.3.2	Scénario 1 (répartition homogène)	50
3.3.3	Scénario 2 (migration depuis la périphérie)	51

TABLE DES MATIÈRES

3.3.4	Espèces avec une capacité de dispersion plus faible	53
3.3.5	Impact d'une intensification d'urbanisation	56
3.4	Discussion	59
3.4.1	Résultats généraux	59
3.4.2	Comparaison entre le scénario 1 (répartition homogène) et le scénario 2 (migration depuis la périphérie)	59
3.4.3	Espèces avec une capacité de dispersion plus faible	60
3.4.4	Impact d'une intensification d'urbanisation	60
3.4.5	Limites potentielles des analyses réalisées	61
4	Conclusion	62
A	Annexes	XV
A.1	Logiciels importants pour l'étude de la connectivité	XV
A.2	Métriques de connectivité : Probabilité de Connectivité et Probabilité de Connectivité Décomposée	XVII
A.3	Paramètres utilisés pour les simulations avec <i>CDPOP</i>	XVIII
A.4	Code <i>Matlab</i> écrit et utilisé pour les calculs de diversité génétique	XIX
A.5	Evolution spatio-temporelle de la diversité génétique pour les simulations avec 500 marqueurs . .	XXI

Table des figures

1	Espèces étudiées dans ce projet : <i>Plantago major</i> (Grand plantain) et <i>Pieris rapae</i> (Piéride de la rave)	2
2	Schéma explicatif de la problématique du projet	3
3	Zone d'étude de la première partie du projet, centrée sur la région du Grand Genève.	6
4	Méthode suivie pour les analyses de connectivité entre les espaces verts dans la région du Grand Genève et l'étude de l'impact des projets d'urbanisation.	8
5	Définition des composantes connexes d'un graphe	14
6	Répartition et surface des espaces verts	16
7	Chemins à moindre coût pour <i>P. major</i> entre les espaces verts de 200 m ² au minimum	17
8	Chemins à moindre coût pour <i>P. major</i> entre les espaces verts de 200 m ² au minimum dans le centre de Genève	18
9	Chemins à moindre coût pour <i>P. major</i> entre les espaces verts de 200 m ² au minimum dans le centre d'Annemasse	18
10	Chemins à moindre coût pour <i>P. major</i> entre tous les espaces verts dans le centre de Genève	19
11	Chemins à moindre coût pour <i>P. rapae</i> entre les espaces verts de 300 m ² au minimum	20
12	Chemins à moindre coût pour <i>P. rapae</i> entre les espaces verts de 300 m ² au minimum dans le centre de Genève	20
13	Chemins à moindre coût pour <i>P. rapae</i> entre les espaces verts de 300 m ² au minimum dans le centre d'Annemasse	21
14	Métriques de connectivité <i>dPC</i> et <i>dPCconnector</i> calculées pour le mouvement de <i>P. rapae</i> entre les espaces verts du centre de Genève	22
15	Chemins à moindre coût pour la dispersion de <i>P. major</i> entre les points d'habitat définis pour le cas d'étude	23
16	Composantes connexes du graphe obtenu pour <i>P. major</i> avec le cas d'étude	23
17	Chemins à moindre coût pour la dispersion de <i>P. rapae</i> entre les points d'habitat définis pour le cas d'étude	24
18	Composantes connexes du graphe obtenu pour <i>P. rapae</i> avec le cas d'étude	25
19	Impact des projets de construction sur les espaces verts : nombre d'espaces touchés	26
20	Impact des projets de construction sur les espaces verts : surface totale d'espaces couverts	27
21	Impact des projets de construction sur les espaces verts : surface relative d'espaces verts par rapport à la surface du projet	27
22	Impact des projets de construction sur les espaces verts : surface du plus grand espace touché	28
23	Impact des projets routiers sur la fragmentation du paysage : différence du nombre d'espaces verts	29
24	Impact des projets routiers sur les espaces verts : différence de surface d'espaces verts	29
25	Impact des projets d'urbanisation sur la connectivité entre les espaces verts	31
26	Composantes connexes (groupes d'habitats qui sont tous reliés les uns aux autres par des flux potentiels permettant les échanges) du graphe obtenu pour <i>P. major</i> dans le cas d'étude en prenant en compte les projets de construction	32
27	Composantes connexes du graphe obtenu pour <i>P. rapae</i> dans le cas d'étude en prenant en compte les projets de construction	33
28	Zone d'étude de la deuxième partie du projet, centrée sur la région de Marseille.	39
29	Méthode suivie pour les analyses de l'impact de l'urbanisation sur l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique dans la région de Marseille.	41
30	Transects allant de la périphérie vers le centre de Marseille définis pour les études de l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique	44
31	Points d'habitat potentiel définis pour les études de l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique dans la région de Marseille	45
32	Chemins à moindre coût entre les différents points définis pour les simulations et composantes connexes du graphe.	49
33	Scénario 1 (répartition homogène) : Evolution spatio-temporelle du nombre d'individus	50
34	Scénario 1 (répartition homogène) : Evolution spatio-temporelle de la diversité génétique	51
35	Scénario 2 (migration depuis la périphérie) : Evolution spatio-temporelle du nombre d'individus	52
36	Scénario 2 (migration depuis la périphérie) : Evolution spatio-temporelle de la diversité génétique	52

TABLE DES FIGURES

37	Espèces moins mobiles : Chemins à moindre coût entre les différents points définis pour les simulations et composantes connexes du graphe	53
38	Espèces moins mobiles, scénario 1 (répartition homogène) : Evolution spatio-temporelle du nombre d'individus	54
39	Espèces moins mobiles, scénario 1 (répartition homogène) : Evolution spatio-temporelle de la diversité génétique	54
40	Espèces moins mobiles, scénario 2 (migration depuis la périphérie) : Evolution spatio-temporelle du nombre d'individus	55
41	Espèces moins mobiles, scénario 2 (migration depuis la périphérie) : Evolution spatio-temporelle de la diversité génétique	55
42	Intensification de l'urbanisation : Chemins à moindre coût entre les différents points définis pour les simulations et composantes connexes du graphe	56
43	Intensification de l'urbanisation, scénario 1 (répartition homogène) : Evolution spatio-temporelle du nombre d'individus	57
44	Intensification de l'urbanisation, scénario 1 (répartition homogène) : Evolution spatio-temporelle de la diversité génétique	57
45	Intensification de l'urbanisation, scénario 2 (migration depuis la périphérie) : Evolution spatio-temporelle du nombre d'individus	58
46	Intensification de l'urbanisation, scénario 2 (migration depuis la périphérie) : Evolution spatio-temporelle de la diversité génétique	58
47	500 marqueurs génétiques, scénario 1 (répartition homogène) : Evolution spatio-temporelle du nombre d'individus	XXI
48	500 marqueurs génétiques, scénario 1 (répartition homogène) : Evolution spatio-temporelle de la diversité génétique	XXI
49	500 marqueurs génétiques, scénario 2 (migration depuis la périphérie) : Evolution spatio-temporelle du nombre d'individus	XXII
50	500 marqueurs génétiques, scénario 2 (migration depuis la périphérie) : Evolution spatio-temporelle de la diversité génétique	XXII

Liste des tableaux

1	Données environnementales utilisées pour la première partie du projet (région du Grand Genève)	7
2	Classes de couverture du sol définies pour les analyses de connectivité dans la région du Grand Genève.	9
3	Résistances définies pour la dispersion de <i>P. major</i> dans la région du Grand Genève	11
4	Résistances définies pour la dispersion de <i>P. rapae</i> dans la région du Grand Genève	12
5	Données environnementales utilisées pour la deuxième partie du projet (région de Marseille).	40
6	Classes de couverture du sol définies pour les analyses de connectivité permettant de simuler les flux génétiques de <i>P. rapae</i> dans la région de Marseille.	42
7	Résistances définies pour la dispersion de <i>P. rapae</i> dans la région de Marseille	43
8	Recodage des résultats correspondant à des marqueurs de type <i>SNP</i> en données de type <i>AFLP</i>	47
9	Liste des paramètres utilisés pour les simulations réalisées avec <i>CDPOP</i>	XVIII

1 Introduction

1.1 Contexte et problématique

La biodiversité est une ressource essentielle au bon fonctionnement des écosystèmes et au maintien de nombreux services tels que la régulation du climat, le cycle des éléments nutritifs et le cycle de l'eau, la production de denrées alimentaires, l'épuration naturelle de l'air et de l'eau ou encore la protection contre les catastrophes naturelles (Haines-Young and Potschin, 2006). La biodiversité comprend la diversité des habitats, des espèces et des gènes (Georgina et al., 2012) et il est essentiel de préserver ces trois composantes afin d'assurer le maintien d'écosystèmes fonctionnels.

Pourtant, dans de nombreuses régions, la biodiversité est aujourd'hui fortement menacée. En effet, durant les dernières décennies, la croissance démographique a entraîné d'une large intensification de l'urbanisation et une évolution des pratiques agricoles, souvent au détriment des zones naturelles. Cette modification des paysages a un effet néfaste sur la biodiversité en provoquant la disparition de nombreux habitats, une fragmentation importante du paysage (Rudd et al., 2002) et en créant des barrières à la dispersion (Ray et al., 2002). Avec ces barrières, certaines ressources alimentaires deviennent inaccessibles de même que des habitats importants tels que des lieux de reproduction (Di Giulio et al., 2009; Fu et al., 2010). De plus, la disparition de milieux naturels entraîne une augmentation des distances entre les habitats restants, provoquant un éloignement croissant des ressources les unes par rapport aux autres (Prunier, 2012).

La fragmentation du paysage a également pour effet de diminuer la taille des habitats, ce qui entraîne une diminution de la taille des populations animales et végétales qui y vivent (Fahrig, 2003). Au niveau génétique, la taille réduite des populations et l'absence de connectivité entre les habitats entrave les flux de gènes et a pour conséquence une diminution de la diversité génétique. Les possibilités d'adaptation des espèces sont ainsi réduites et l'apparition de consanguinité est favorisée (Di Giulio et al., 2009). Les populations animales et végétales concernées sont donc moins viables et leur stabilité à long terme peut être menacée.

Le maintien de la connectivité entre les différents milieux naturels, urbains et périphériques, constitue donc un enjeu important pour la conservation de populations animales et végétales stables et diversifiées. Pour maintenir cette connectivité, il est essentiel d'assurer la pérennité des corridors biologiques et des milieux naturels qui permettent de conserver les connexions avec les habitats de l'extérieur (Dearborn and Kark, 2009; Rudd et al., 2002). Ces éléments, résumés sur la Figure 2 devraient être pris en compte lors de la planification de projets d'aménagements, afin d'assurer un processus d'urbanisation durable.

Le projet URBANGENE étudie ces enjeux pour la région du Grand Genève, territoire transfrontalier situé entre la Suisse romande et la France. Ce projet réalisé en partenariat par l'Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne (EPFL), le Grand Genève, la Direction Générale de la Nature et du Paysage du canton de Genève (DGNP) et l'Université Joseph Fourier de Grenoble a pour but d'estimer l'impact de l'urbanisation sur la biodiversité afin de fournir des recommandations susceptibles de favoriser un processus d'urbanisation durable (URBANGENE, 2013). L'analyse est basée sur l'étude de trois espèces : une plante (*Plantago major*), un papillon (*Pieris rapae*) et un amphibien (*Bufo bufo*) qui présentent trois modes de dispersion différents (dispersion par le vent et les insectes pour la plante, déplacement dans l'air pour le papillon, déplacement sur terre et dans l'eau pour l'amphibien). Ces espèces peuvent donc être influencées de différentes manières par l'urbanisation et la fragmentation de l'environnement. Le but du projet URBANGENE est de réaliser un diagnostic de l'état actuel de la biodiversité, en utilisant des données génétiques récoltées pour chacune de ces espèces et d'estimer ensuite l'impact de différents projets d'aménagement.

Dans ce contexte, le projet de master présenté ici étudie deux espèces sélectionnées pour le projet URBANGENE : *P. major* et *P. rapae* (Figure 1). *P. major* (Grand plantain) est une plante largement répandue en milieu urbain, qui se caractérise par sa résistance au piétinement et sa capacité à coloniser des sols très compacts. Cette espèce pionnière apprécie les prés et les espaces ouverts et profite de l'absence de compétition des autres plantes. *P. rapae* (Piéride de la rave) est un papillon que l'on retrouve principalement dans les milieux ouverts et ensoleillés, tels que les prairies (Ohsaki, 1979), mais qui est également bien présent en milieu urbain, dans les jardins et les bordures de routes végétalisées (Lafranchis, 2004).

La première partie de ce projet de master est centrée sur la région du Grand Genève, zone d'étude du projet URBANGENE. Les analyses réalisées dans cette partie sont basées sur l'utilisation de données de couverture du

1.2. OBJECTIFS

sol afin d'étudier la connectivité du paysage pour *P. major* et *P. rapae*. Le but est de réaliser un bilan de l'état actuel de la connectivité en mettant en évidence les flux potentiels d'individus entre les différents espaces verts et de mesurer l'impact de différents projets d'aménagement (constructions et projets routiers) sur cette connectivité.

L'étude de la connectivité à partir de données de couverture du sol permet également de simuler les flux génétiques. Il est ainsi possible d'estimer l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique dans différentes populations et d'étudier l'impact des structures du paysage sur cette évolution. C'est dans ce contexte que s'inscrit la deuxième partie de ce projet de master.

Cette deuxième partie des analyses a été réalisée pour la région de Marseille. Le choix s'est porté sur cette région car une étude de diversité génétique pour *P. rapae* avait déjà été réalisée à partir de données génétiques réelles échantillonnées le long d'un transect allant de la périphérie vers le centre de Marseille (Schoville et al., 2013). Cette étude avait permis de mettre en évidence une diminution de la diversité génétique dans les milieux plus urbanisés. Par conséquent, il a été choisi de réaliser les simulations dans cette région afin de pouvoir comparer et valider les résultats avec ceux obtenus par Schoville et al. (2013). Le but des simulations réalisées est de pouvoir étudier plusieurs transects afin d'analyser l'impact des éléments paysagers situés le long de ces transects, puis de simuler le comportement d'un papillon moins mobile ou l'effet d'une intensification de l'urbanisation dans la région étudiée. Les méthodes présentées pourraient ensuite être appliquées pour la région du Grand Genève, dans le cadre du projet URBANGENE.



FIGURE 1 – Espèces étudiées dans ce projet : *Plantago major* (Grand plantain, à gauche) et *Pieris rapae* (Piéride de la rave, à droite). Source : <http://www.viladetora.net> et <http://moineaudepartis.com/insectes/lepidopteres/-rapae/>.

1.2 Objectifs

Des objectifs plus précis ont guidé les analyses des deux parties de ce projet de master. Pour la première partie, centrée sur la région du Grand Genève, quatre objectifs ont été poursuivis :

- Représenter et analyser la répartition actuelle des espaces verts favorables pour *P. major* et *P. rapae* et identifier les endroits les plus fragmentés
- Identifier les flux potentiels d'individus entre les espaces verts, mettre en évidence les barrières à la dispersion et les endroits où la connectivité est la plus fragile (risque d'isolation)
- Identifier les milieux naturels du centre de Genève qu'il faudrait préserver en priorité pour assurer le maintien de la connectivité avec la périphérie (espaces semi-naturels)
- Mesurer l'impact potentiel des différents projets d'aménagement (constructions et projets routiers) sur les espaces verts favorables pour *P. major* et *P. rapae* et sur la connectivité entre ces milieux, puis mettre en évidence les ouvrages risquant d'avoir le plus d'impact.

Pour la deuxième partie, liée à la région de Marseille, quatre objectifs ont été définis :

- Simuler les flux génétiques et les changements au cours du temps dans les populations et les génotypes pour *P. rapae* dans la région de Marseille.
- Mesurer l'évolution de la diversité génétique le long de quatre transects allant de la périphérie vers le centre de Marseille au fil de 100 générations afin d'étudier l'influence potentielle des différents éléments du paysage situés le long de ces transects
- Réaliser les mêmes simulations pour des espèces de papillon possédant une capacité de dispersion plus faible afin de comparer l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique
- Mesurer l'impact d'une intensification de l'urbanisation sur la diversité génétique en simulant l'évolution du paysage dans des régions pour lesquelles une urbanisation future est supposée

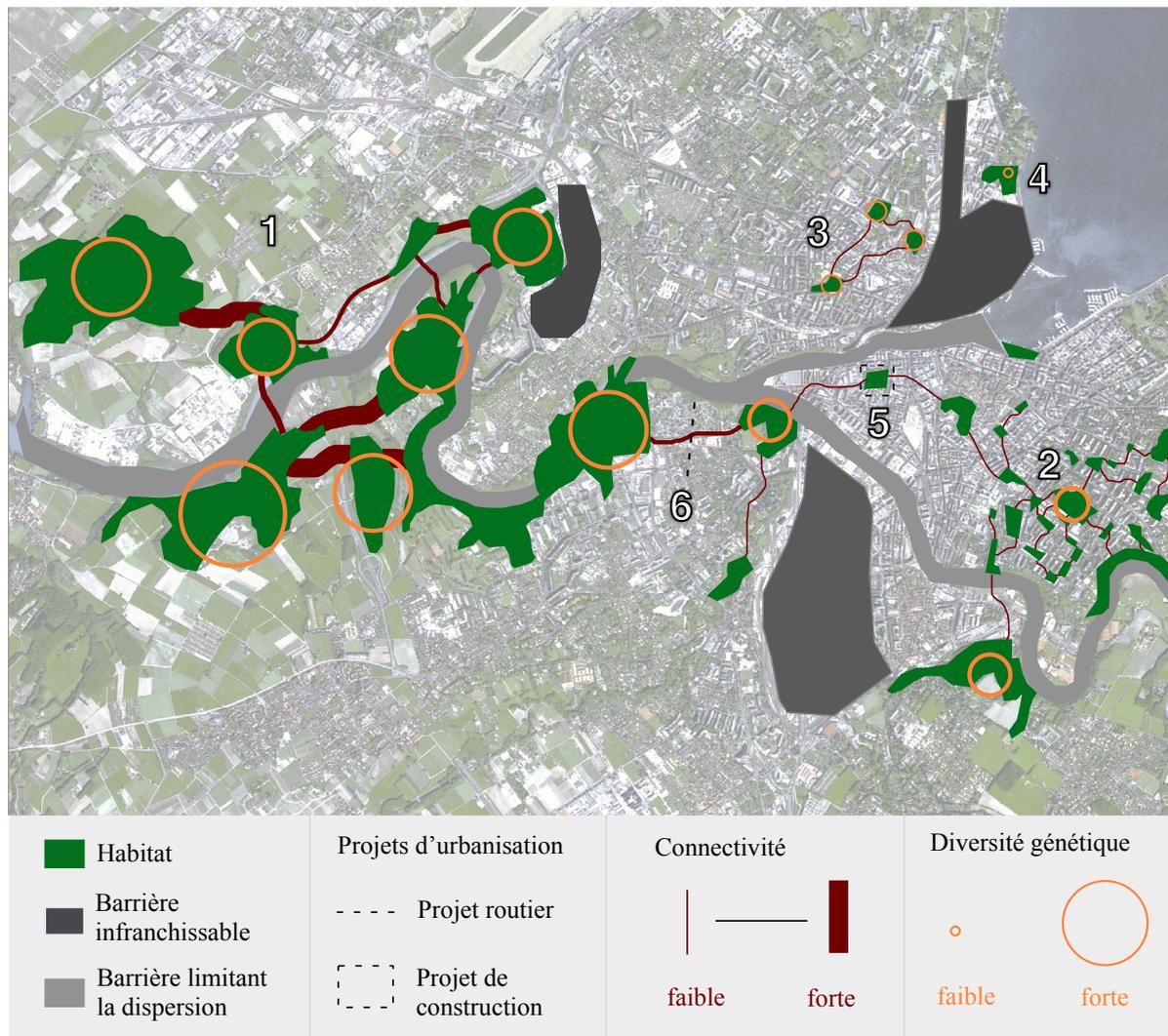


FIGURE 2 – Contexte et problématique - Schéma explicatif. Cette figure met tout d'abord en évidence une zone périphérique contenant des espaces verts de grande taille et bien connectés les uns aux autres (n° 1). Dans cette région, de nombreux flux d'individus sont possibles entre les espaces verts, permettant les échanges génétiques favorables au maintien d'une diversité élevée. Dans le milieu urbain en revanche, les espaces verts fragmentés sont de taille réduite (n°2, 3 et 4), ce qui limite le nombre d'individus pouvant coloniser ces milieux. Si la connectivité entre ces petits espaces verts et les plus grands milieux de la périphérie est maintenue (n° 2), une diversité génétique relativement stable pourrait être préservée grâce aux apports d'individus en provenance de la périphérie. En revanche, si la connectivité avec la périphérie n'est plus assurée (n°3), la diversité génétique est menacée. A l'extrême, certains espaces verts peuvent se retrouver totalement isolés (n°4), réduisant les chances de survie des individus présents dans ces milieux. Lors de la construction de projet d'aménagement (projets de construction et projets routiers par exemple), il est donc important de veiller à maintenir les connexions entre les espaces verts des centres urbains denses et les espaces plus grands de la périphérie. En particulier, les projets devraient éviter de supprimer des habitats importants, jouant le rôle de relais en milieu urbain (n°5) ou de couper des chemins de dispersion assurant la connectivité avec la périphérie (n°6). Remarque : il s'agit d'un exemple n'étant pas basé sur des données réelles.

1.3 Etat de l'art

Différents types d'études de connectivité

Pour analyser la connectivité, différents paramètres sont importants, tels que la quantité d'habitats à disposition, la capacité de dispersion de l'espèce considérée et la résistance causée par les éléments paysagers (Luque and Saura, 2012). La connectivité structurelle est basée uniquement sur la structure du paysage (Fu et al., 2010). Elle dépend de propriétés physiques telles que la taille et la forme des habitats ainsi que la distance qui les sépare (Calabrese and Fagan, 2004). Elle n'est donc pas liée à une espèce particulière et ne prend pas en compte des données écologiques (Saura et al., 2011), telles que la capacité de dispersion des individus dans le paysage. En conséquence, l'analyse de la connectivité structurelle demande peu de données initiales mais son intérêt pour des analyses écologiques reste limité (Avon and Bergès, 2014) car elle ne fournit que peu d'indications sur la capacité réelle de dispersion entre les habitats pour des espèces définies (Calabrese and Fagan, 2004).

La connectivité fonctionnelle potentielle en revanche intègre une information sur la capacité de dispersion d'une espèce particulière, en prenant en compte la distance euclidienne entre les habitats mais également les éléments paysagers qui peuvent constituer une barrière ou au contraire être favorables au mouvement des individus (Calabrese and Fagan, 2004). Elle ne correspond pas nécessairement de façon parfaite à la connectivité fonctionnelle réelle, qui repose sur l'observation des déplacements réels d'individus (Avon and Bergès, 2014), par exemple avec des moyens de télémétrie, mais elle permet d'obtenir une idée de la connectivité à grande échelle, tout en nécessitant un nombre limité de données initiales (Calabrese and Fagan, 2004). C'est le type de connectivité qui sera mesurée dans cette étude.

Cartes de résistance

Dans les analyses de connectivité fonctionnelle potentielle, l'influence du paysage sur la dispersion des espèces peut être représentée avec des cartes de résistances. Ces cartes se présentent sous forme d'un fichier raster pour lequel on donne une valeur plus élevée aux pixels correspondant à des éléments plus difficiles à franchir, soit en raison d'un risque de mortalité élevé, soit en raison d'une grande demande en énergie (Ray et al., 2002). A partir de cette information, un coût de déplacement peut être associé à chaque parcours, en additionnant les différentes résistances traversées. Ce coût permet de définir le plus court chemin (*least cost path*) entre deux habitats en fonction notamment de la consommation d'énergie nécessaire pour le mouvement et la reproduction. Le coût de ce parcours permet d'obtenir une information sur la probabilité de dispersion de l'espèce entre les deux points. Différents éléments sont pris en compte sur les cartes de résistance, notamment la couverture du sol, la pente, l'orientation, ou tout autre facteur pouvant influencer la dispersion de l'espèce étudiée.

La définition des valeurs de résistance n'est toutefois pas aisée et reste un problème délicat qui peut influencer les résultats des analyses de connectivité de façon non négligeable (Rayfield et al., 2010; Saura et al., 2011). Parmi les études présentes dans la littérature, les plages de valeurs utilisées sont très diverses, pouvant aller de 1 à 8 (Fu et al., 2010), de 5 à 80 (Ray et al., 2002), de 1 à 100 (Sutcliffe et al., 2003), de 1 à 1000 (Clauzel et al., 2013) ou encore de 1 à 5000 (Girardet et al., 2013). En général, la résistance de l'habitat favorable est donnée à 1 (Girardet et al., 2013) et la valeur de 0 ne doit pas être utilisée si l'on désire prendre en compte la distance euclidienne entre les habitats, qui constitue également une limite à la dispersion. Mais en dehors de ces généralités, les valeurs de résistance peuvent prendre toute valeur réelle. Elles sont en général estimées à partir de la littérature et avec l'appui de connaissances d'experts au sujet de la dispersion et du cycle biologique (Saura et al., 2011) ou à partir de données réelles de déplacement d'individus ou de flux génétiques lorsque de telles données sont disponibles.

Dans tous les cas, les valeurs de résistance dépendent de l'espèce considérée car les résistances causées par l'environnement peuvent être très différentes : une barrière pour une espèce pouvant constituer un corridor de dispersion pour une autre (Avon and Bergès, 2014). Par conséquent, il est difficile de réaliser une analyse générale de connectivité fonctionnelle qui dépasse le cadre d'une seule espèce. Pour résoudre ce problème, on pourrait soit choisir des résistances simplifiées qui s'appliquent pour plusieurs espèces (Saura et al., 2011), soit combiner les résistances définies pour différentes espèces avec des méthodes de pondération, ou encore réaliser des analyses séparées pour chaque espèce et combiner ensuite les résultats afin de synthétiser l'information (Avon and Bergès, 2014).

Graphes paysagers

Une fois les cartes de résistance définies, les analyses de connectivité potentielle peuvent être réalisées en utilisant des graphes paysagers. La théorie des graphes est utilisée dans de nombreux domaines de la géographie et de l'informatique (réseaux de transports, analyses de mobilité, problèmes de plus courts chemins, optimisation de

réseau, etc.) (Urban and Keitt, 2001). Plus récemment, cette discipline a été étendue aux graphes paysagers qui sont apparus comme méthode pour modéliser les réseaux écologiques (Foltête et al., 2012a). Dans les graphes paysagers, les noeuds correspondent aux surfaces d'habitat auxquelles on s'intéresse ou à des points spécifiques du territoire (Galpern et al., 2011). Les liens du graphe représentent les flux potentiels d'individus entre les différents noeuds. Un lien est donc créé entre deux habitats si les individus de l'espèce considérée sont capables de traverser l'espace entre ces deux habitats, selon les résistances définies (Urban and Keitt, 2001).

Selon Calabrese and Fagan (2004), cette approche constitue un bon compromis entre pertinence et efficacité car les graphes paysagers permettent de bien représenter les flux potentiels et ont une exigence faible en terme de données initiales. Ils peuvent donc s'appliquer facilement à une large échelle et pour différentes espèces (Avon and Bergès, 2014). De plus, cette démarche permet de profiter de divers algorithmes rapides et efficaces disponibles en théorie des graphes (Urban and Keitt, 2001).

Métriques de connectivité

Sur la base des graphes paysagers, différentes métriques ont été définies afin de quantifier le niveau de connectivité d'un paysage, d'identifier des habitats peu connectés et de mettre en évidence des habitats clés pour le maintien de la connectivité. De nombreuses métriques sont disponibles dans la théorie classique des graphes mais elles ne sont pas toujours adaptées pour l'analyse de réseaux écologiques (Saura and Rubio, 2010). D'autres métriques ont donc été définies spécifiquement pour ces analyses. Ces métriques se distinguent notamment par les approches utilisées. Elles peuvent s'appliquer au paysage entier et donner une mesure de la connectivité globale ou s'appliquer à chaque noeud du graphe et donner une information sur la connectivité des différentes surfaces d'habitat (Calabrese and Fagan, 2004). De plus, les flux peuvent être pris en compte de façon binaire, en considérant uniquement la présence ou l'absence d'un flux, ou de façon probabilistique en tenant compte de la probabilité de dispersion associée au flux (liée à la résistance du plus court chemin) (Saura and Pascual-Hortal, 2007). Enfin, les métriques peuvent prendre en compte la connectivité intra-taches qui est liée à la taille des habitats et qui considère qu'un habitat est un espace au sein duquel de la connectivité existe (Pascual-Hortal and Saura, 2006) ou se concentrer sur la connectivité inter-taches (connexions entre les différents habitats) (Saura et al., 2011).

De nombreuses comparaisons des métriques de connectivité ont été réalisées (Baranyi et al., 2011; Pascual-Hortal and Saura, 2006; Saura and Pascual-Hortal, 2007) et ont mis en évidence les limites de différents indices disponibles, qui ne répondent pas toujours de façon cohérente face aux diverses modifications du paysage (perte d'un habitat isolé ou non, fragmentation, augmentation de la distance entre les habitats, etc.). Saura and Pascual-Hortal (2007) ont ensuite défini la *Probabilité de Connectivité (PC)* qui correspond à la probabilité que deux individus pris aléatoirement sur le territoire puissent se rencontrer, autrement dit la probabilité qu'il existe un habitat approprié qui puisse être atteint par les deux individus. Elle est calculée à partir de la surface des habitats, du nombre de flux à moindre coût et du coût de ces flux (calculé à partir des résistances). Cet indice a montré de nombreux avantages par rapport à d'autres métriques et a été utilisé dans diverses études de connectivité (Laita et al., 2011; Foltête et al., 2014; Fu et al., 2010; Saura and Pascual-Hortal, 2007). En revanche, cette métrique a parfois tendance à donner trop de poids aux espaces de grande surface. Pour cette raison, Saura and Rubio (2010) ont également défini la *Probabilité de Connectivité Décomposée* qui est constituée de trois indices distincts : *PCintra* qui mesure la connectivité intra-taches sur la base de la surface des habitats, *PCflux* qui dépend du nombre de flux arrivant à un habitat et *PCconnector* qui indique l'importance d'un habitat comme relais entre les autres habitats. Ces trois indices ont été utilisés pour mesurer la connectivité de différents paysages (Foltête et al., 2014; Saura and Rubio, 2010).

L'importance d'un habitat donné pour le maintien de la connectivité globale peut être mise en évidence en mesurant la différence entre la valeur de l'indice de connectivité avant et après la suppression de cet habitat (Urban and Keitt, 2001). Les éléments (noeuds ou liens) dont la suppression provoque une grande diminution de la connectivité globale devraient donc être préservés prioritairement pour maintenir la connectivité du paysage.

Afin de mesurer l'impact de projets d'aménagements (constructions, projets routiers, projets ferroviaires etc.), les surfaces de résistance peuvent être modifiées pour prendre en compte ces nouveaux éléments et générer de nouveaux graphes paysagers (Foltête et al., 2014; Fu et al., 2010; Girardet et al., 2013). La variation observée dans la répartition et le nombre de flux potentiels ainsi que les différentes valeurs prises par les indices de connectivité permettent d'obtenir des informations sur l'impact des différents ouvrages (Foltête et al., 2014; Fu et al., 2010; Girardet et al., 2013).

Différents logiciels sont disponibles pour la réalisation de graphes paysagers et le calcul de métriques de connectivité. Un aperçu de logiciels importants pour ces analyses est disponible dans l'annexe A.1.

2 Impact de l'urbanisation sur la connectivité fonctionnelle dans la région du Grand Genève pour la plante *Plantago major* et le papillon *Pieris rapae*

La première partie de ce projet a pour but de réaliser un bilan de l'état actuel de la connectivité entre les espaces verts pour *Plantago major* et *Pieris rapae* dans la région du Grand Genève, puis d'étudier l'impact de différents projets d'aménagement (projets de construction et projets routiers) sur cette connectivité. Pour rappel, les différents objectifs de cette partie sont de :

- Représenter et analyser la répartition actuelle des espaces verts favorables pour *P. major* et *P. rapae* et identifier les endroits les plus fragmentés
- Identifier les flux potentiels d'individus entre les espaces verts, mettre en évidence les barrières à la dispersion et les endroits où la connectivité est la plus fragile (risque d'isolation)
- Identifier les milieux naturels du centre de Genève qu'il faudrait préserver en priorité pour assurer le maintien de la connectivité avec la périphérie (espaces semi-naturels)
- Mesurer l'impact potentiel des différents projets d'aménagement (constructions et projets routiers) sur les espaces verts favorables pour *P. major* et *P. rapae* et sur la connectivité entre ces milieux, puis mettre en évidence les ouvrages risquant d'avoir le plus d'impact.

2.1 Données

2.1.1 Zone d'étude

La première partie de ce projet est centrée sur la région du Grand Genève, territoire transfrontalier qui regroupe le canton de Genève, le district de Nyon (canton de Vaud) et une partie des départements français de Haute-Savoie et de l'Ain. Sur ce territoire, six transects ont été définis dans le cadre du projet URBANGENE. Ces transects ont été choisis afin de traverser des zones de densités urbaines différentes et des pénétrantes de verdure (corridors biologiques potentiels) et de passer à proximité des grands ouvrages d'aménagement planifiés pour le Grand Genève (URBANGENE, 2013). La zone d'étude définie pour la première partie de ce projet de master a été choisie afin de contenir cinq des six transects du projet URBANGENE (Figure 3). Le sixième transect, situé proche de Nyon, n'a pas été pris en compte.

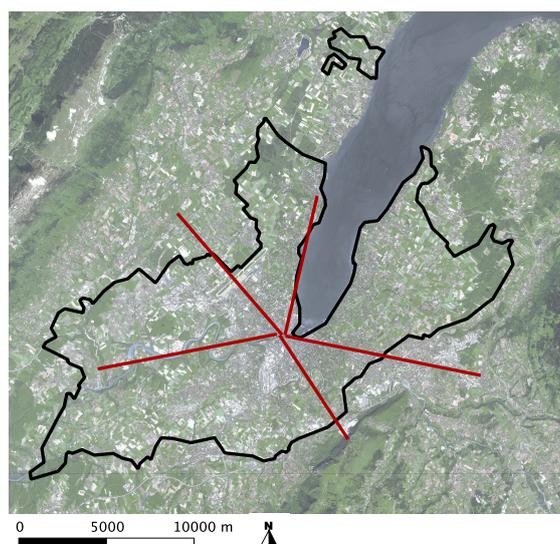


FIGURE 3 – Zone d'étude avec le contour du canton de Genève indiqué en noir et les transects définis pour le projet URBANGENE en rouge. Les coordonnées de la zone d'étude sont : coin supérieur gauche (484'200, 136'000) et coin inférieur droit (516'200, 107'700), dans le système de projection Suisse CH1903/LV03 (EPSG : 21781).

2.1.2 Données environnementales

Différentes données environnementales ont été utilisées afin de déterminer les éléments paysagers qui constituent une résistance à la dispersion des espèces ou au contraire favorisent les flux d'individus. Ces différentes données ont été obtenues auprès du service de géomatique et de l'organisation de l'information du canton de Genève qui gère les données du Système d'Information du Territoire Genevois (SITG). Les données utilisées comprennent les modèles numériques de terrain (MNT) et de surface (MNS) d'une résolution de 1m, les orthophotos de 2012 et une classification de la couverture du sol en 27 classes disponible au format vectoriel. Cette classification a été réalisée avec des techniques de télédétection et de segmentation appliquées sur des images aériennes SPOT de 2004-2005 et complétée avec des informations issues du modèle numérique de hauteur et des polygones du cadastre (Schwarzer et al., 2009).

Une classification de la couverture du sol en 5 classes a également été réalisée à l'EPFL pour un projet de semestre à partir des données SPOT de 2004-2005 (Rochat, 2013). Cette classification couvre toute la zone d'étude et elle a été utilisée pour compléter les données du SITG.

Finalement, des données liées aux grands projets d'aménagement ont été obtenues auprès du service des données monitoring du Grand Genève. Ces données contiennent l'étendue schématique des principaux projets de constructions ainsi que les tracés approximatifs des projets routiers.

Des informations concernant ces différentes données sont résumées dans le Tableau 1.

TABLE 1 – Caractéristiques des données environnementales utilisées pour déterminer les éléments paysagers qui constituent une résistance à la dispersion des espèces ou au contraire favorisent les flux d'individus.

Donnée (Source)	Description	Surface couverte	Format
Orthophotos (SITG)	Images aériennes orthorectifiées datant de 2012.	Canton de Genève	Raster, résolution 25 cm
Modèle numérique de terrain (MNT) (SITG)	Modèles topographiques du sol (MNT) et du sursol (MNS) créés à partir de données LiDAR (Light Detection And Ranging), reposant sur la mesure du temps de parcours aller-retour d'une onde envoyée au sol depuis un émetteur aéroporté.	Canton de Genève	Raster, résolution 1m
Modèle numérique de surface (MNS) (SITG)			
Classification de la couverture du sol en 27 classes (SITG)	Classification de la couverture du sol en 27 catégories créée avec des techniques de télédétection et de segmentation à partir des images satellitaires SPOT 2004-2005 combinées avec le modèle numérique de hauteur (MNH) et les polygones du cadastre (bâtiments, routes).	Grand Genève	Vecteur, polygones
Classification de la couverture du sol en 5 classes (projet de semestre)	Classification de la couverture du sol en 5 catégories (urbain, végétation basse, forêt, sol nu, eau) réalisée pour un projet de semestre, en utilisant des techniques de télédétection à partir des images satellitaires SPOT 2004-2005.	Canton de Genève et alentours	Raster, résolution 10 m
Principaux projets d'urbanisation (Grand Genève)	Etendue très schématique des principaux projets de construction (données de travail, non définitives).	Grand Genève	Vecteur, polygones
Principaux projets routiers (Grand Genève)	Tracés approximatifs des projets de nouveaux aménagements routiers (données de travail).	Grand Genève	Vecteur, polygones

2.2 Méthode

A partir des données à disposition, la couverture du sol a été classée en différentes catégories et les surfaces vertes favorables pour *Pieris rapae* et *Plantago major* ont été identifiées. Une première analyse a ensuite été réalisée afin d'étudier la répartition de ces milieux et d'identifier les endroits les plus fragmentés. Puis des résistances ont été données à chaque catégorie de couverture du sol et ont permis de calculer les chemins à moindre coût reliant les espaces verts. Les flux potentiels d'individus ont ainsi pu être identifiés et des graphes paysagers ont été créés, permettant le calcul de métriques de connectivité.

Une première analyse a été réalisée en prenant en compte la majorité des espaces verts, puis un cas d'étude a été étudié en choisissant un nombre restreint de points d'habitat parmi les espaces verts. Finalement, pour analyser l'impact des projets d'aménagement, les graphes paysagers ont été mis à jours afin de prendre en compte les modifications du paysage causées par les différents projets. L'impact sur les espaces verts a été analysé (nombre et surface d'espaces touchés) ainsi que l'impact sur la connectivité fonctionnelle potentielle (nombre de chemins à moindre coût supprimés, chemins déviés, etc.).

2.2. MÉTHODE

Ces différentes étapes sont présentées sur le diagramme de la Figure 4 et font chacune l'objet d'un sous-chapitre.

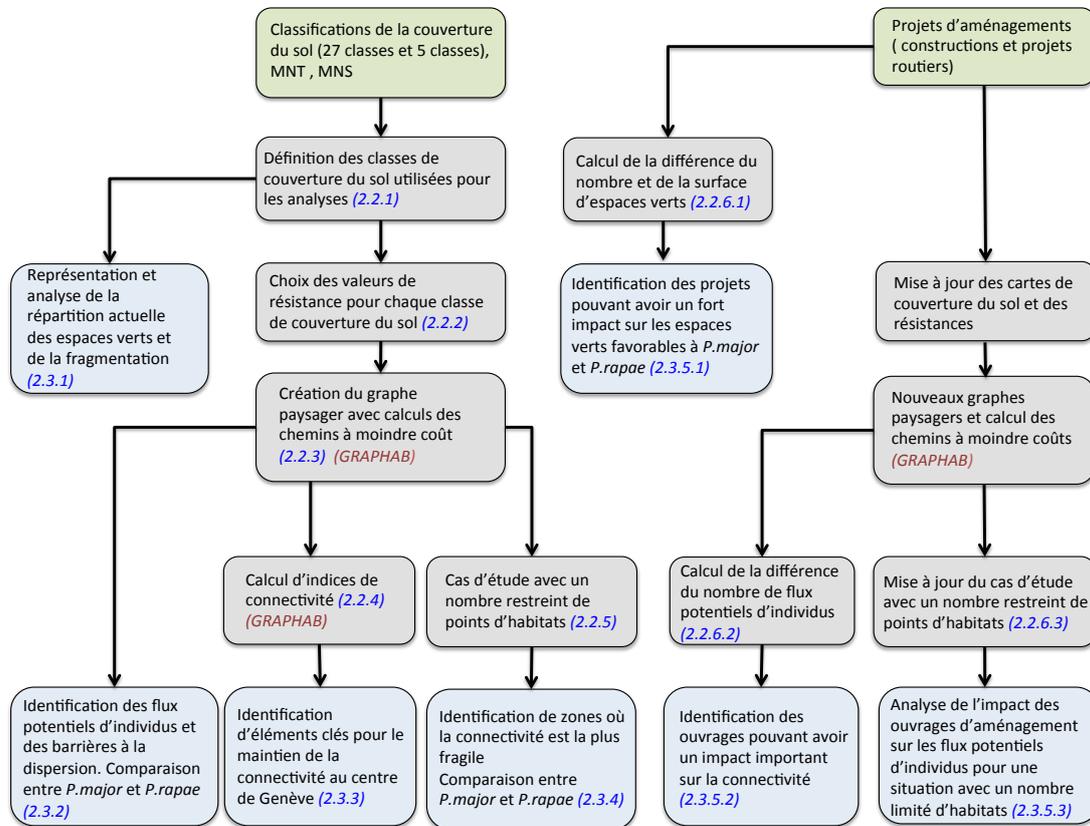


FIGURE 4 – Méthode suivie pour les analyses de connectivité entre les espaces verts dans la région du Grand Genève et l'étude de l'impact des projets d'urbanisation. Les données utilisées sont présentées en vert, les différentes étapes de la méthode en gris et les résultats permettant de répondre aux objectifs en bleu. Les numéros des sous-chapitres expliquant les étapes de la méthode ou présentant les différents résultats sont indiqués en bleu.

2.2.1 Définition des classes de couverture du sol utilisées pour les analyses

La classification de la couverture du sol disponible auprès du SITG contenait 27 classes. Afin de réaliser les études de connectivité, cette classification a été agrégée en 7 classes, choisies afin de distinguer les éléments présentant des niveaux de résistances différents pour la dispersion des deux espèces étudiées. Les 7 classes retenues sont :

- Les cultures denses, vignes et vergers. Ces éléments ont été agrégés dans la même classe car il s'agit de milieux végétalisés mais peu favorables pour les espèces étudiées. En effet, ces surfaces peuvent être régulièrement traitées chimiquement et mécaniquement et *P. major* y est peu représenté. Certaines vignes genevoises sont enherbées naturellement, mais un relevé floristique a montré que *P. major* est rarement présent dans ces milieux (Fortier et al., 2010). Ces surfaces sont également peu favorables pour *P. rapae* car elles contiennent peu d'espèces florales et de plantes hôtes pour les chenilles.
- Les autres surfaces vertes (prairies, cultures peu denses, végétation urbaine, etc.). Ces milieux sont favorables pour les deux espèces étudiées qui apprécient les milieux végétalisés et ouverts. Ces espaces verts pourraient donc constituer des habitats potentiels pour *P. major* aussi bien que pour *P. rapae*.
- Les forêts (conifères, feuillus et mixtes). Ces milieux ne sont pas colonisés par les deux espèces étudiées qui apprécient les milieux plus ouverts.
- Les zones ouvertes. Ces surfaces pourraient être favorables pour la colonisation par *P. major* qui profite de l'ensoleillement et de l'absence de compétition des autres plantes. Toutefois, la couverture exacte de ces milieux n'est pas connue et il est également possible qu'il s'agisse de surfaces artificielles peu favorables. Pour *P. rapae*, il n'est également pas sûr que ces milieux puissent contenir des espèces florales et de plantes hôtes pour les chenilles.
- Les surfaces d'eau. Ces milieux ne sont pas favorables pour la colonisation par les deux espèces car ils ne contiennent pas de substrat permettant la croissance de *P. major* ni de plantes hôtes pour les chenilles de *P. rapae*.
- Les bâtiments. A nouveau, ces milieux ne contiennent pas de substrat permettant la croissance de *P. major* ni de plantes hôtes pour les chenilles de *P. rapae*.
- Les routes et autres surfaces imperméables (parkings, chemins de fer, etc.). Les petits espaces verts des bords de routes et des talus pourraient constituer un habitat favorable pour les deux espèces étudiées. Toutefois, ce n'est pas le cas en ville où les bords de routes ne sont pas végétalisés et les quelques espaces de terre nue sont régulièrement désherbés.

Les informations concernant ces différentes classes sont résumées dans le Tableau 2.

TABLE 2 – Classes de couverture du sol utilisées pour les analyses de connectivité dans la région du Grand Genève. Ces classes ont été définies en agréant les classes de la couverture du sol du SITG qui comprenait 27 catégories, en fonction de leur valeur écologique pour *P. major* et *P. rapae*.

Classe de couverture du sol	Classes de la couverture du sol en 27 catégories	Valeur d'habitat pour <i>P. major</i>	Valeur d'habitat pour <i>P. rapae</i>
Cultures denses, vignes et vergers	Cultures denses, Vigne et verger	Milieux peu favorables en raison des traitements chimiques et mécaniques potentiels.	Milieux peu favorables car pauvres en espèces florales et plantes hôtes pour les chenilles.
Espaces verts	Cultures peu denses, Pâturage de montagne, Végétation peu abondante, Végétation urbaine:gazon, Végétation urbaine:mixte, Autres surfaces vertes	Surfaces favorables pour être colonisées par <i>P. major</i> , habitats potentiels	Surfaces favorables pour être colonisées par <i>P. rapae</i> , habitats potentiels
Forêts	Végétation urbaine: arbre, Forêt de conifères, Forêt de feuillus, Forêt mixte	Trop sombre pour <i>P. major</i> qui apprécie les milieux ouverts	Trop sombre pour <i>P. rapae</i> et peu d'espèces florales et de plantes hôtes pour les chenilles.
Zones ouvertes	Terres ouvertes	Surfaces qui pourraient être colonisées par <i>P. major</i> si la couverture du sol est naturelle	Surfaces qui pourraient être colonisées par <i>P. rapae</i> si présence d'espèces florales et de plantes hôtes pour les chenilles.
Surfaces d'eau	Lac et étang, Neige, Rivière	Absence de substrat permettant la croissance des graines	Absence de plantes hôtes pour les chenilles
Bâtiments	Bâtiment < 80 m ² , Bâtiment 80-500m ² , Bâtiment < 500m ²	Absence de substrat permettant la croissance des graines	Absence de plantes hôtes pour les chenilles
Routes et autres surfaces imperméables	Pourtour bâtiment, Route, Aérodrome, Chemin de fer, Parking, Autres surfaces dures, Terrain de sport, Roche nue et éboulis	Favorable si les bordures sont végétalisées. Peu favorable en ville avec les traitements et nettoyages fréquents.	Potentiellement favorable si les bordures sont végétalisées et fleuries, avec présence d'espèces hôtes pour les chenilles (rarement le cas en ville).

La classification du SITG ne couvrait pas totalement la zone d'étude (le Jura français n'était pas couvert) et les classes manquaient pour quelques routes proches du centre et quelques surfaces dans la campagne genevoise. La classification en 5 classes également disponible a été utilisée pour combler ces informations manquantes. Comme la classification en 5 classes ne faisait pas de distinction entre les bâtiments et les routes, les données manquantes au centre de Genève ont été manuellement corrigées pour assigner les surfaces concernées dans la bonne catégorie. La classification en 5 classes ne distinguait pas non plus les cultures des surfaces vertes. Toutes les zones de végétation ont donc été considérées comme des surfaces vertes, même s'il est possible que certaines soient des cultures.

Le logiciel utilisé pour analyser la connectivité (*Graphab*) est basé sur l'utilisation de données raster. Pour répondre à ces besoins, la classification de la couverture du sol agrégée en 7 classes a donc été rastérisée (logiciel *QuantumGIS*). Une résolution de 10m a été choisie, afin d'obtenir un niveau de détail suffisant (distinction des routes, des petits espaces verts, etc.) tout en limitant la taille des données afin de ne pas dépasser les limites de mémoire des logiciels utilisés. Une telle résolution a déjà été utilisée pour d'autres études de connectivité (Ray et al., 2002; Foltête et al., 2014; Clauzel et al., 2013; Girardet et al., 2013).

Une deuxième classification a également été créée, dans laquelle la classe bâtiment a été divisée en quatre catégories distinctes selon la hauteur des bâtiments présents. Cette distinction a été réalisée afin de prendre en compte les résistances plus élevées que peuvent constituer les bâtiments plus hauts. La hauteur des bâtiments a été calculée à partir des modèles numériques d'altitude à disposition. Le modèle numérique de hauteur (MNH) a été obtenu en calculant la différence entre le MNS et le MNT (logiciel *Matlab*) et a permis d'extraire la hauteur maximale des bâtiments pour chaque pixel de la carte de couverture du sol. Quatre classes ont ensuite été définies en fonction de la hauteur maximale des bâtiments présents : inférieure à 2 m, de 2 à 5 m, de 5 à 10 m et supérieure à 10 m. Les modèles numériques d'altitude couvrant uniquement le canton de Genève, tous les bâtiments situés en dehors de ce périmètre, pour lesquels aucune information de hauteur n'était disponible, ont été classés dans la catégorie 5 à 10 m.

2.2.2 Choix des valeurs de résistance pour chaque classe de couverture du sol

Pour les deux espèces étudiées, une résistance a été donnée à chaque classe de couverture du sol. Des valeurs de résistance adaptées à ces espèces et aux classes de couverture du sol définies n'ont pas été trouvées dans la littérature. Les valeurs ont donc été estimées sur la base d'informations liées au mode de dispersion des espèces et à leurs habitats favorables. Il faut noter toutefois que d'autres valeurs auraient pu être choisies.

Plantago major

Plantago major est une plante pollinisée tant par le vent que par les insectes et ses graines très adhésives sont également propagées par les animaux, les hommes et les véhicules (URBANGENE, 2013). Selon Engler et al. (2009), la distance de dispersion de 99% des graines de *P. major* est de 1.5 km en moyenne. Cette distance a été choisie comme distance maximale de dispersion dans les espaces verts (habitats potentiels), qui ont reçu une résistance de 1. Les surfaces ouvertes ont également été considérées comme favorables à la dispersion, obtenant une résistance de 1, bien que la couverture exacte du sol ne soit pas connue pour ces milieux.

Avec une résolution de 10 m, une distance maximale de dispersion de 1.5 km correspond à 150 pixels. Le coût maximal de dispersion est donc égal à 150 et un pixel ayant une résistance supérieure à 150 ne pourra pas être franchi. Une telle résistance a été choisie pour les bâtiments qui ont tous été considérés comme infranchissables dans cette analyse simplifiée. En effet, les graines de *P. major* étant principalement dispersées par le vent et les insectes, les bâtiments peuvent constituer un obstacle très difficile à franchir. Les courants atmosphériques permettant aux graines de passer au-dessus des bâtiments n'ont pas été pris en compte dans cette analyse.

Les cultures, vignes et vergers ainsi que les forêts ne sont pas un habitat favorable pour *P. major* (voir section 2.2.1). Par conséquent, bien que ces milieux ne constituent pas une résistance directe à la dispersion par le vent ou les insectes, les graines ont peu de chance de survivre dans ces milieux et la dispersion risque donc d'être interrompue. Afin de tenir compte de ces paramètres, la distance maximale de dispersion sur ces surfaces a été estimée à 500 m, soit 1/3 de la distance maximale de dispersion et les pixels de cette classe ont donc reçu une valeur de résistance égale à 3.

Les routes ont également été définies comme un espace peu favorable pour la colonisation par *P. major*. De plus, en ville, avec les nettoyages fréquents de ces milieux, les probabilités de survie des graines sont peut-être encore plus faibles que dans les milieux naturels peu favorables, tels que les cultures et les forêts. La distance maximale de dispersion le long des routes a donc été estimée à 100 m, correspondant à une résistance de 15 pour

un pixel. Toutes les routes ont été classées dans la même catégorie, quels que soit leur largeur et leur trafic. Les routes plus larges présenteront une résistance plus élevée car elles représentent un nombre plus grand de pixels.

Finalement, les surfaces d'eau pourraient disperser certaines graines emportées par le courant. Toutefois, il serait difficile de modéliser ce déplacement avec les analyses réalisées et par souci de simplicité, ce cas n'a donc pas été traité et les graines tombant dans l'eau ont été considérées comme perdues. Par conséquent, la distance maximale de dispersion au-dessus d'une surface d'eau a été estimée à 200 m et un pixel a donc reçu une résistance de 7,5.

Toutes les résistances utilisées pour *P. major* sont résumées dans le Tableau 3.

TABLE 3 – Résistances attribuées à chaque classe de couverture du sol pour la dispersion de *P. major*. La distance maximale de dispersion a été définie à 1500 m, ce qui correspond, pour une résolution de 10 m, à un coût maximal de dispersion de 150.

Classe	Résistance d'un pixel (10m)	Nombre limite de pixel	Dispersion maximale dans le milieu
Bâtiments	200	0	0 m
Routes et surfaces imperméables	15	10	100 m
Cultures denses, vignes et vergers	3	50	500 m
Espaces verts (prairies, parcs, cultures peu denses,...)	1	150	1.5 km
Forêt	3	50	500 m
Zones ouvertes	1	150	1.5 km
Eau	7,5	20	200 m

Pieris rapae

Selon Jones et al. (1980), la distance moyenne de dispersion de *P. rapae* (femelle) durant les 16 à 20 jours de sa durée de vie est de 2 km. La distance maximale de dispersion en milieu favorable a ici été estimée à 4 km, correspondant à un coût maximal de 400 pour une résolution de 10 m. Seule la classe "espaces verts", définie comme habitat potentiel, a été considérée comme totalement favorable et a reçu une résistance de 1.

Pour *P. rapae*, tous les bâtiments n'ont pas été considérés comme infranchissables, mais ils ont été différenciés selon leur hauteur, en supposant que les bâtiments plus haut nécessitaient une énergie plus grande pour être franchis. Les bâtiments de plus de 10 m ont ainsi été jugés infranchissables et ont reçu une résistance supérieure à 400 alors que les bâtiments de plus faible hauteur ont reçu des résistances inférieures : 50 pour les bâtiments de 5 à 10 m (correspondant à une distance maximale de dispersion de 80 m), 20 pour les bâtiments de 2 à 5 m (distance de 200 m) et 10 pour les bâtiments ou infrastructures inférieures à 2 m (distance de 400 m).

La résistance des routes et autres surfaces imperméables a été choisie égale à celle des bâtiments de hauteur inférieure à 2 m. Les cultures denses, vignes et vergers et les surfaces d'eau ont également reçu la même résistance, car il s'agit dans tous les cas de milieux possédant peu d'espèces florales et de plantes hôtes pour les chenilles, et que le papillon ne choisira donc pas préférentiellement pour ses déplacements.

Les forêts ont reçu une résistance supérieure, similaire à celle des bâtiments de 2 à 5 m. Cette résistance plus élevée a été choisie car les forêts constituent un milieu ombragé que *P. rapae* risque donc d'éviter pour ses déplacements puisqu'il apprécie les milieux très lumineux. Une valeur de résistance plus élevée pour les forêts que pour les cultures avait également été obtenue par Sutcliffe et al. (2003) qui ont défini des résistances pour un papillon à partir de données de mouvements réels obtenues par capture-recapture.

Finalement, les zones ouvertes ont reçu une résistance relativement faible (valeur de 3) car elles pourraient dans certains cas correspondre à des habitats favorables pour *P. rapae*.

Toutes les résistances utilisées pour *P. rapae* sont résumées dans le Tableau 4.

2.2. MÉTHODE

TABLE 4 – Résistances attribuées à chaque classe de couverture du sol pour la dispersion du *P. rapae*. Le coût maximal de dispersion correspondant vaut 400.

Classe	Résistance d'un pixel (10m)	Nombre limite de pixel	Dispersion maximale dans le milieu
Bâtiments : hauteur maximale < 2m	10	40	400 m
Bâtiments : $2\text{ m} \leq$ hauteur maximale < 5 m	20	20	200 m
Bâtiments : $5\text{ m} \leq$ hauteur maximale < 10 m	50	8	80 m
Bâtiments : hauteur maximale \geq 10 m	450	0	0 m
Routes et surfaces imperméables	10	40	400 m
Cultures denses, vignes et vergers	10	40	400 m
Espaces verts (prairies, parcs, culture peu denses,...)	1	400	4 km
Forêt	20	20	200 m
Zones ouvertes	3	130	1.3 km
Eau	10	40	400 m

2.2.3 Construction du graphe paysager et analyse de la répartition des espaces verts

La classification de la couverture du sol rasterisée et les valeurs de résistance définies ont permis de créer un graphe paysager. Ce graphe a été construit avec le logiciel libre *Graphab* (Foltête et al., 2012a,b).

A partir de la carte de couverture du sol fournie comme donnée de départ, la première étape est de délimiter les espaces verts qui constitueront les noeuds du graphe paysager. Le logiciel *Graphab* a permis de vectoriser ces surfaces en agrégeant les pixels avec un schéma de 8-connextité (les pixels partageant un coin ou un côté commun sont agrégés dans la même surface). Une fois ces espaces délimités, une première analyse a été réalisée afin de représenter leur répartition sur la zone d'étude. Pour ce faire, une grille régulière a été créée avec une résolution de 400 m. Le nombre d'espaces verts touchés par chaque cellule de cette grille ainsi que l'aire moyenne de ces espaces a ensuite été calculée. Ces résultats ont permis de créer deux cartes sous forme de "heatmaps" présentant la répartition et la taille des espaces verts. La résolution de 400 m a été choisie afin d'obtenir un nombre entier de cellules et d'avoir un aperçu général à l'échelle de la zone d'étude.

La seconde étape de la création du graphe paysager consiste à définir les liens entre les noeuds. Le logiciel *Graphab* réalise cette étape en calculant les chemins à moindre coût entre tous les noeuds à partir des résistances définies et en retenant uniquement les parcours dont la résistance totale est inférieure au coût maximal de dispersion. Toutefois, le calcul des chemins à moindre coût entre tous les espaces verts définis conduit à un dépassement de la capacité de mémoire de *Graphab* (et des autres logiciels testés, présentés dans l'annexe A.1). Par conséquent, seuls les espaces verts de 200 m² au minimum (2 pixels) ont été considérés pour *P. major*, et ceux de 300 m² au minimum (3 pixels) pour *P. rapae*, possédant une capacité de dispersion plus grande.

Ces résultats ont permis de visualiser les déplacements potentiels sur le territoire et d'identifier des régions peu connectées et des barrières potentielles pour la dispersion.

2.2.4 Calcul de métriques de connectivité

Différentes métriques de connectivité peuvent être calculées avec *Graphab* à partir du graphe paysager. Dans cette étude, les métriques utilisées sont la *Probabilité de Connectivité (PC)* définie par Pascual-Hortal and Saura (2006) et la *Probabilité de Connectivité Décomposée (PCconnector)*, définie par Saura and Rubio (2010). Le détail du calcul de ces indices est présenté dans l'annexe A.2.

PCconnector est la métrique décomposée qui est la moins corrélée avec la taille des habitats (Saura and Rubio, 2010). Cet indice a donc été choisi afin d'obtenir une information supplémentaire par rapport à la *Probabilité de Connectivité (PC)* qui est fortement influencée par la taille des espaces.

Ces deux métriques ont ici été calculées en utilisant le mode *delta* de *Graphab*, qui consiste à supprimer successivement chaque noeud du graphe et à calculer la différence entre la valeur de la métrique obtenue avant et après la suppression :

$$\delta_i = \frac{(m - m_i)}{m} \quad (2.2.1)$$

où m est la valeur de la métrique globale et m_i la valeur de la métrique obtenue après suppression de l'élément i (Foltête et al., 2012b; Saura and Rubio, 2010). La différence ainsi calculée est nommée *dPC* lorsque l'indice *PC* est utilisé et *dPCconnector* lorsqu'il s'agit de l'indice *PCconnector*. Ces indices permettent de mettre en évidence les espaces verts qui devraient être conservés prioritairement afin de préserver la connectivité du paysage (Saura and Pascual-Hortal, 2007).

Toutefois, ces calculs sont très lourds et il n'est pas possible de les réaliser sur toute la zone d'étude. Cette analyse a donc été réalisée pour une petite région autour du centre urbain dense de Genève, afin de mettre en évidence les espaces verts à préserver en priorité pour maintenir la connectivité la plus élevée possible entre le centre urbain et la périphérie.

2.2.5 Cas d'étude avec un nombre restreint de points d'habitat choisis parmi les espaces verts

Une analyse a ensuite été réalisée en considérant non pas tous les espaces verts ou tous les espaces de 200 ou 300 m² au minimum comme précédemment, mais en choisissant comme habitats potentiels uniquement 1000 points répartis dans les espaces verts. Le but de cette analyse était de simuler la présence d'individus seulement dans un petit nombre d'habitats potentiels, ce qui pourrait être le cas dans la réalité. Cette étude permet également de comparer plus facilement la connectivité pour *P. rapae* et *P. major*, qui ont des habitats similaires mais des types de dispersion différents.

Le nombre de points utilisés (1000) a été choisi afin de pouvoir bien visualiser les flux à l'échelle de la zone d'étude dans son ensemble (points pas trop serrés) tout en maintenant une distance moyenne entre les points qui ne soit pas trop élevée par rapport à la distance maximale de dispersion. Toutefois, il faut noter que le nombre de points et la position de ces points auraient très bien pu être définis différemment et les résultats présentés ne seront donc valables que pour ce "cas d'étude" particulier.

Pour ce cas d'étude, les 1000 points ont été placés aléatoirement dans les espaces verts en imposant toutefois deux contraintes :

- Aucun point n'a été placé dans le Jura français en raison de l'éloignement de cette région par rapport au centre de Genève
- Au minimum 20 points ont été choisis dans le centre urbain dense de Genève, afin d'assurer une représentation de ces milieux.

A partir des points ainsi sélectionnés, un graphe paysager a été réalisé avec *Graphab*. Les différentes **composantes connexes** du graphe ont ensuite été mises en évidence. Ces composantes correspondent à des groupes de noeuds qui sont tous reliés les uns aux autres par une succession de liens. Autrement dit, deux noeuds appartiennent à la même composante s'il est possible de se déplacer de l'un à l'autre en suivant des liens ; et deux noeuds sont dans des composantes différentes si aucun lien ne permet de les relier (voir Figure 5). Au niveau écologique, des composantes possédant beaucoup de noeuds indiquent un territoire bien connecté, dans lequel les habitats sont reliés par des chemins de dispersion permettant notamment des échanges génétiques. Au contraire, un nombre élevé de composantes possédant peu de noeuds met en évidence la présence de petits groupes d'habitats déconnectés les uns des autres et sans échanges possibles.

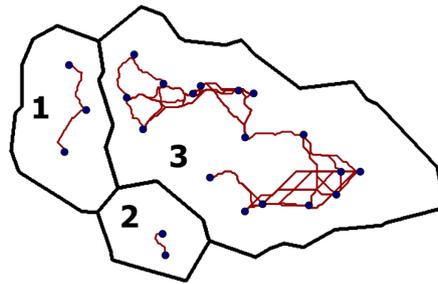


FIGURE 5 – Composantes connexes d'un graphe, correspondant à des groupes de noeuds qui sont tous reliés les uns aux autres par une succession de liens. Trois composantes différentes sont visibles sur cet exemple, la première contenant trois noeuds, la deuxième deux noeuds et la dernière dix-sept noeuds. Au niveau écologique, si les noeuds représentent des habitats, la troisième composante est la plus favorable car elle permet des échanges entre un nombre plus élevé d'habitats.

2.2.6 Impact des projets d'aménagement (constructions et projets routiers)

2.2.6.1 Impact sur les espaces verts

La première analyse réalisée afin de mesurer l'impact des projets d'aménagement a été de calculer pour chaque projet de construction le nombre d'espaces verts touchés, la surface d'espaces vert couverte par l'ouvrage, la surface relative par rapport à la surface totale du projet et l'aire du plus grand espace vert touché. Ces indices ont été choisis afin de mettre en évidence des projets risquant d'avoir un impact important sur les espaces verts.

Pour les projets routiers, deux "heatmaps" ont été réalisées à partir d'une grille de résolution de 400 m. La première "heatmap" a été créée en calculant la différence entre le nombre d'espaces verts présents dans chaque cellule avant et après l'ajout des projets routiers. La seconde "heatmap" représente la différence de surfaces vertes présentes dans chaque cellule avec et sans les projets routiers. Ces deux cartes permettent de mettre en évidence des projets routiers qui risquent de diviser (fragmenter) ou de supprimer un grand nombre d'espaces verts.

2.2.6.2 Impact sur la connectivité entre les espaces verts

La seconde analyse réalisée concerne l'impact des projets d'aménagement sur les chemins à moindre coût entre les espaces verts, pour *P. major* et *P. rapae*. Pour cette analyse, les cartes de couverture du sol ont été modifiées afin de représenter les changements provoqués dans le paysage par les différents projets. Pour les projets de construction, cette modification a été réalisée en assignant tous les pixels situés dans la zone d'un projet à la catégorie "bâtiment" ou "bâtiment > 10 m" lorsque les bâtiments sont différenciés selon leur hauteur. Aussi bien pour *P. rapae* que pour *P. major*, ces surfaces deviennent donc infranchissables au vu du choix des résistances.

Pour les projets routiers, disponibles sous forme de polygones, une largeur a tout d'abord été donnée à chaque tracé. Cette largeur a été définie à partir des orthophotos, en observant la largeur des routes auxquelles le tronçon était relié. Certains projets concernaient également des élargissements de tronçons existants. Dans ce cas, les largeurs ont été définies en fonction du nombre de voies prévues, selon la directive de l'office fédéral des routes (OFROU, 2002). La largeur finale choisie est de 10 m (1 pixel) pour un tracé de 2 voies, 30 m pour 4 ou 6 voies et 40 m pour 8 voies^{2.2.1}. Les pixels touchés par ces surfaces ont ensuite été classés dans la catégorie "routes et autres surfaces imperméables".

Trois nouvelles cartes de couverture du sol ont ainsi été créées : la première en ajoutant les projets de construction uniquement, la seconde avec les projets routiers uniquement et la troisième en superposant les deux types de projets.

Un nouveau graphe paysager a ensuite été créé avec *Graphab*, en utilisant ces nouvelles cartes de couverture du sol. Les chemins à moindre coût ont à nouveau été calculés entre tous les espaces verts de 200 m² au minimum pour *P. major* et de 300 m² au minimum pour *P. rapae*. Des "heatmaps" ont ensuite été créées à partir de grilles de résolution de 400 m, en calculant pour chaque cellule la différence entre le nombre de chemins potentiels traversant la cellule avec et sans les projets d'aménagement.

2.2.1. Selon OFROU (2002) la largeur totale des profils standards des routes nationales est de 27.5 m pour 4 voies, 31 m pour 6 voies et 38 m pour 8 voies.

2.2.6.3 Impact sur le cas d'étude avec un nombre restreint de points d'habitat

L'impact des projets d'aménagement sur les résultats obtenus pour le cas d'étude réalisé avec une sélection d'un nombre restreint d'habitats a également été analysé. Pour ce faire, les chemins à moindre coût entre les 1000 points définis ont été recalculés avec *Graphab* en utilisant les cartes de résistance prenant en compte les projets d'aménagement. Les composantes connexes du nouveau graphe ont été comparées avec celles du graphe qui avait été créé sans les projets.

Le but de cette analyse est de mettre en évidence d'éventuelles composantes nouvellement créées. En effet, la création de nouvelles composantes met en évidence des noeuds qui ne sont plus reliés à la composante à laquelle ils appartenaient, ce qui indique qu'ils ne sont plus reliés à aucun noeud de cette composante. Au niveau écologique, l'augmentation du nombre de composantes et la diminution du nombre de points par composante indique donc une diminution de la connectivité et des échanges possibles entre les habitats. Ces modifications peuvent donc avoir un impact sur la diversité génétique des populations concernées.

2.3 Résultats

2.3.1 Répartition et fragmentation des espaces verts

A partir de la classification de la couverture du sol rastérisée avec une résolution de 10 m, la classe "espaces verts" favorable pour *Plantago major* et *Pieris rapae* couvre une surface totale d'environ 1'801 ha, soit 20% de la surface de la zone d'étude. En agrégeant les pixels avec un schéma de 8-connectivité, on dénombre 36'846 espaces verts différents dont la taille est comprise entre 100 m² (surface d'un pixel) et 1'492 ha. La majorité des espaces a toutefois une aire inférieure à 500 m² (55%) et 28% couvrent un seul pixel (100 m²). Seuls 7% des espaces verts ont une surface supérieure à 1 ha (2%).

En étudiant la répartition des espaces verts sur le territoire (Figure 6 haut), on peut observer que les endroits comprenant le plus grand nombre d'espaces verts sont généralement des zones périurbaines à faible densité^{2.3.1}, autrement dit des régions situées en périphérie des centres urbains denses, où la hauteur des bâtiments et le coefficient d'occupation du sol sont peu élevés (par exemple des zones de villas). C'est le cas notamment proche de Collonge-Bellerive (n°1 sur la Figure 6), entre les communes de Genève et Chêne-Bourgeries (n°2) et dans la commune de Chêne-Bourg (n°3), proche de Versoix (n°4) et de Bellevue (n°5) ou encore vers Divonne-les-Bains (n°6). En revanche, ces régions ne contiennent pas d'espaces verts de grande surface (mêmes numéros sur la Figure 6 bas).

Au contraire, certaines régions en périphérie des zones urbaines comprennent peu d'espaces verts, mais ces espaces sont de grande taille. C'est le cas notamment dans la région du Jura français (n°7 sur la Figure 6), dans les campagnes des communes d'Avusy (n°8), de Laconnex (n°9), de Cartigny (n°10) et d'Avully (n°11) ainsi qu'au Sud-Ouest d'Arthaz-Pont-Notre-Dame (n°12).

Finalement, on remarque également que le centre urbain dense de Genève comprend peu d'espaces verts et que la plupart de ces espaces sont de petite taille (n°13 sur la Figure 6).

2.3.1. Dénomination selon le plan d'affectation simplifié du Grand Genève

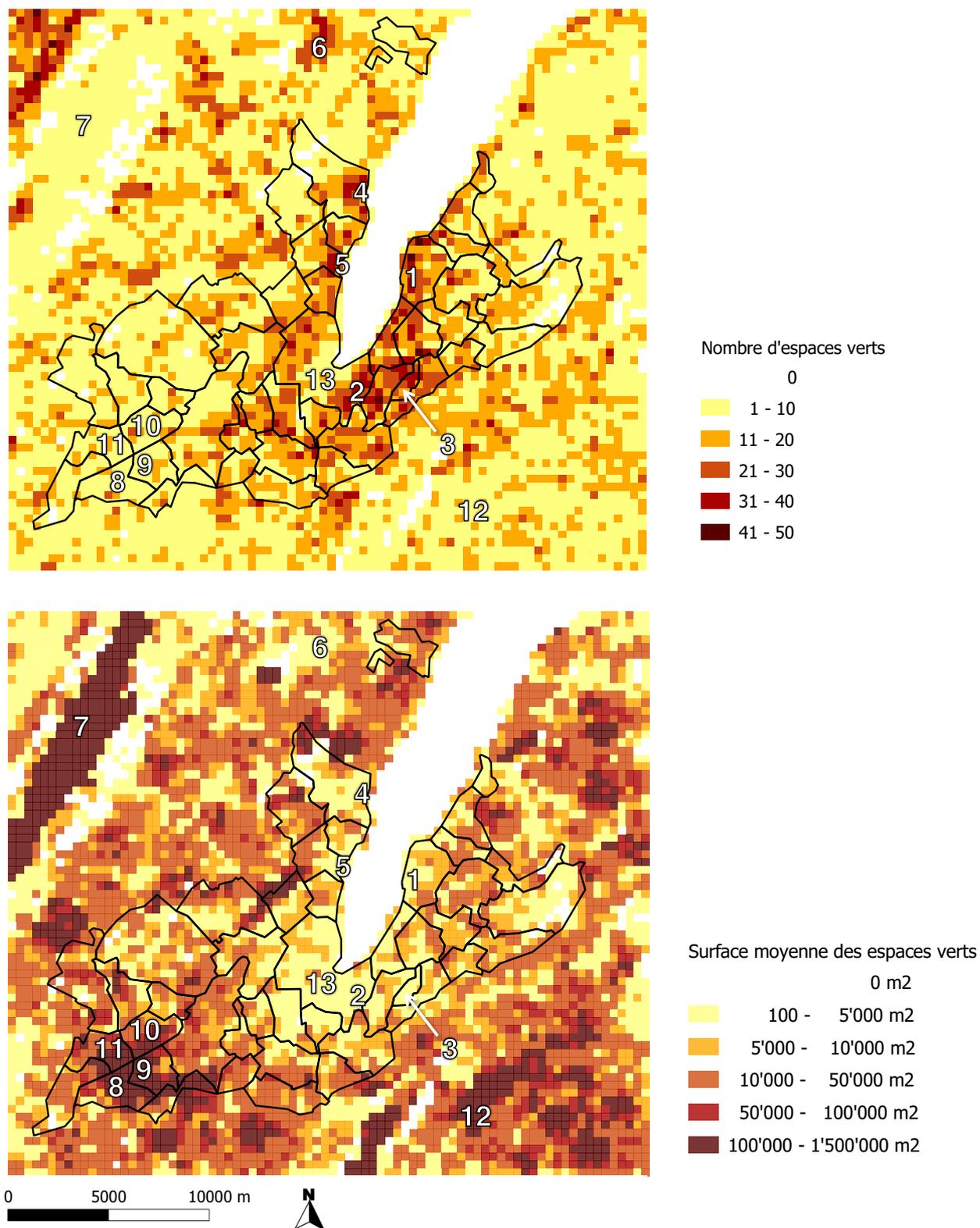


FIGURE 6 – Répartition et surfaces des espaces verts dans une grille de résolution de 400 m. Figure du haut : nombre d'espaces verts touchant la cellule de 400 m. Figure du bas : surface moyenne de ces espaces. Les numéros 1 à 6 mettent en évidence des régions possédant un grand nombre de petits espaces verts (figure du haut), les numéros 7 à 12 indiquent des régions possédant peu d'espaces verts (figure du haut), mais de grande taille (figure du bas) et le numéro 13 met en évidence le centre urbain dense de Genève qui possède peu d'espaces verts et dont la taille est restreinte.

2.3.2 Connectivité entre les espaces verts pour *P. major* et *P. rapae*

Plantago major

En utilisant les résistances définies pour *P. major* et en considérant tous les espaces verts d'une surface minimale de 200 m² (2 pixels), on observe un nombre important de chemins potentiels de dispersion, indiquant une connectivité élevée pour *P. major* sur le territoire étudié (Figure 7). Quelques barrières potentielles à la dispersion peuvent toutefois être mises en évidence. On remarque tout d'abord des barrières naturelles, principalement constituées par les forêts de grandes surfaces, notamment dans la région du Salève (n°1 sur la Figure 7), la Haute Chaîne du Jura (n°2) ou encore le Bois de Marcagnou (n°3). Les chemins potentiels sont également limités dans les zones de vignes, par exemple dans la région de Satigny (n°4). Par endroit, le Rhône pourrait également représenter une barrière pour la dispersion de *P. major* (notamment au Sud de Satigny, n°4), mais globalement il ne s'agit pas d'une barrière infranchissable et des flux sont possibles entre les deux rives. L'aéroport de Genève (n°5) apparaît également comme un obstacle potentiel pour la dispersion de *P. major*, malgré les grands espaces verts présents dans ce périmètre.

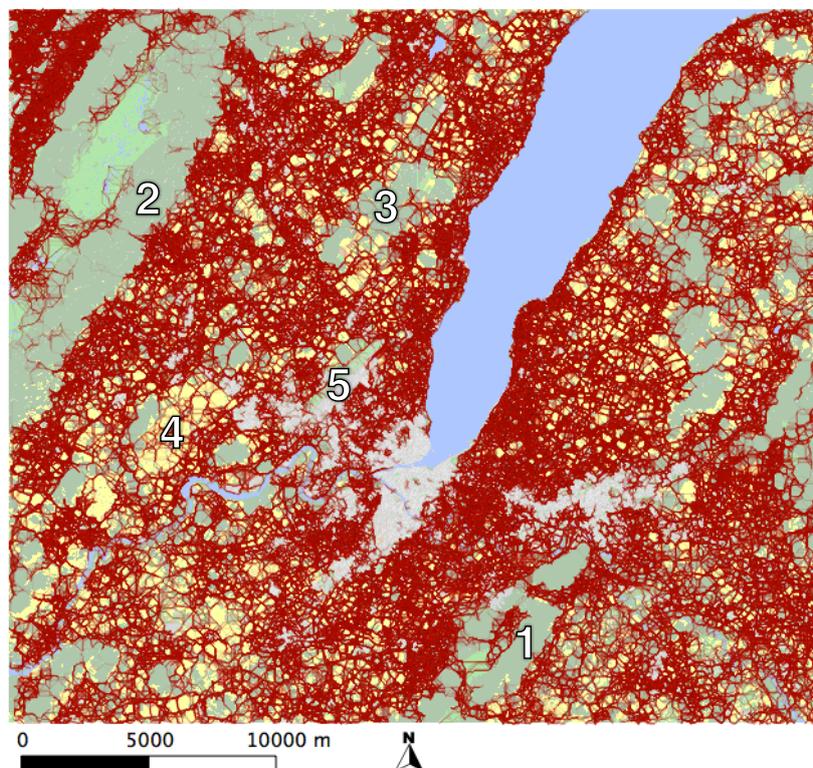


FIGURE 7 – Ensemble des chemins à moindre coût pour la dispersion de *P. major* entre les espaces verts d'une surface minimale de 200 m². La classe de couverture du sol "cultures, vignes et vergers" est représentée en jaune, les forêts en vert foncé et les zones urbaines en gris. Les numéros 1 à 3 indiquent des barrières potentielles naturelles causées par des forêts de grande surface, le numéro 4 met en évidence une diminution du nombre de flux dans une région occupée par des vignes et le numéro 5 indique l'aéroport de Genève qui limite également les flux potentiels.

On observe également que très peu de flux sont présents dans les zones urbaines denses, telles que le centre de Genève (Figure 8) ou d'Annemasse (Figure 9). Ces zones peuvent donc constituer des barrières anthropiques pour la dispersion de *P. major*. Si l'on considère tous les espaces verts présents dans le centre urbain dense de Genève au lieu de se limiter aux espaces de 200 m² au minimum, on observe un nombre plus important de chemins de dispersion potentiels, mais pas suffisamment pour assurer une connectivité entre les différents espaces verts (Figure 10). Les flux en provenance de l'extérieur atteignent donc difficilement le centre des agglomérations et quelques petits espaces verts situés dans ces endroits pourraient se retrouver totalement isolés. Pour Genève, c'est le cas par exemple de la Promenade des Bastions (n°1 sur la Figure 8), du Jardin des Alpes (n°2) ou encore du Parc des Acacias (n°3).

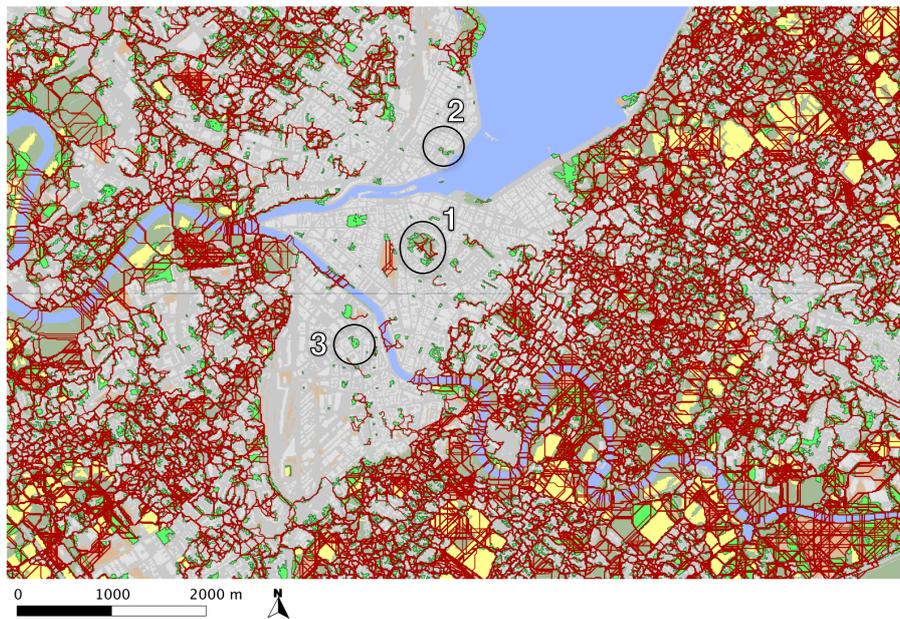


FIGURE 8 – Ensemble des chemins à moindre coût pour la dispersion de *P. major* entre les espaces verts de 200 m² au minimum, dans le centre urbain de Genève. On observe sur cette figure une diminution de la densité des flux potentiels lorsque l’urbanisation augmente. Dans le centre urbain dense, les chemins de dispersion potentiels sont peu nombreux et les numéros 1 à 3 indiquent des espaces verts qui pourraient se retrouver isolés car ils ne sont atteints par aucun flux potentiel en provenance de la périphérie.

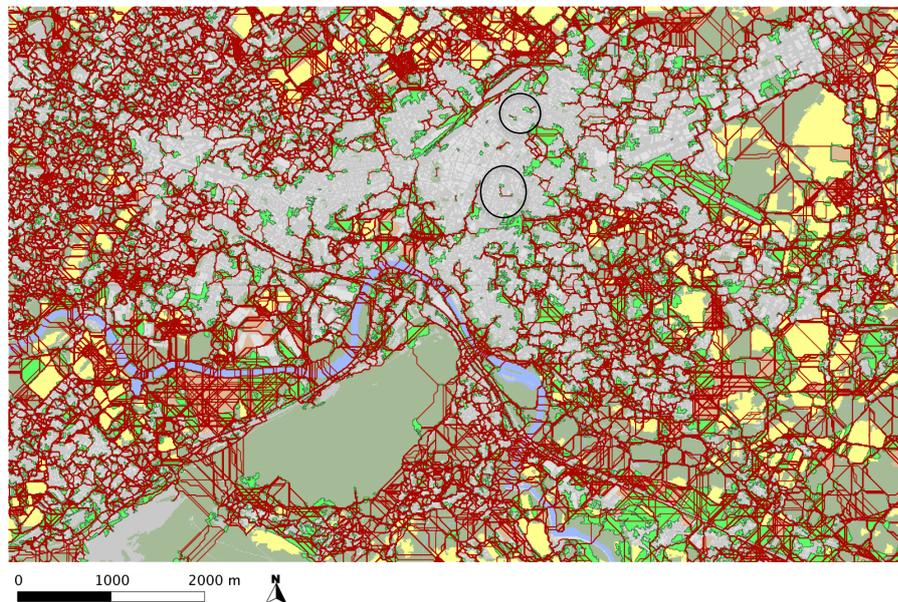


FIGURE 9 – Ensemble des chemins à moindre coût pour la dispersion de *P. major* entre les espaces verts de 200 m² au minimum, dans le centre urbain d’Annemasse. On observe sur cette figure une diminution de la densité des flux potentiels lorsque l’urbanisation augmente. Les cercles noirs indiquent des espaces verts qui pourraient se retrouver isolés car ils ne sont atteints par aucun chemin de dispersion potentiel en provenance de la périphérie.

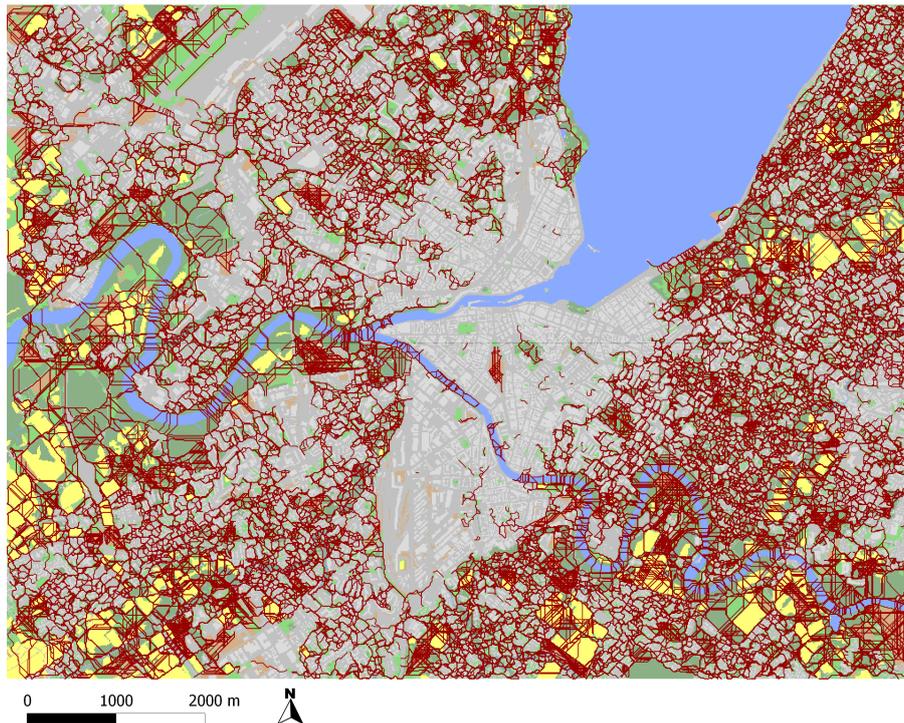


FIGURE 10 – Chemins à moindre coût entre tous les espaces verts (taille minimale de 100 m² soit un pixel) pour *P. major* dans le centre urbain dense de Genève. Même en considérant la plupart des espaces verts, il est possible que les flux potentiels d’individus n’atteignent pas le centre urbain dense et que des espaces verts se retrouvent isolés de la périphérie.

Pieris rapae

Pour *P. rapae*, en considérant tous les espaces verts d’une surface minimale de 300 m² (3 pixels), les flux potentiels d’individus sont également nombreux (Figure 11). On constate à nouveau que les forêts peuvent constituer une barrière naturelle pour la dispersion (n°1 à 6 sur la Figure 11) et que les vignes sont traversées par un nombre limité de flux potentiels (n°7 sur la Figure 11). En revanche, le Rhône et l’Arve sont facilement franchis par cette espèce et la connectivité entre les deux rives est assurée sur toute la longueur de ces cours d’eau.

Dans les zones urbaines denses, les chemins potentiels de dispersion sont plus nombreux que pour *P. major* et la connectivité est donc meilleure. On remarque en effet que des chemins atteignent le centre de Genève (Figure 12), notamment grâce aux espaces verts situés en bordure de l’Arve (n°1 sur la Figure 12) et aux parcs qui jouent le rôle de relais en milieu urbain, par exemple le Parc des Bastions (n°2), le Parc de l’observatoire (n°3) ou encore le Parc des Acacias (n°4). De même, le centre d’Annemasse est bien connecté avec l’extérieur et les espaces verts du centre jouent là aussi un rôle de relais pour les flux d’individus (Figure 13). La connectivité du milieu urbain avec la périphérie est donc meilleure pour *P. rapae* que pour *P. major*, mais elle reste fragile et certains espaces verts sont toujours potentiellement isolés, par exemple le Jardin des Alpes à Genève (n°5 sur la Figure 12).

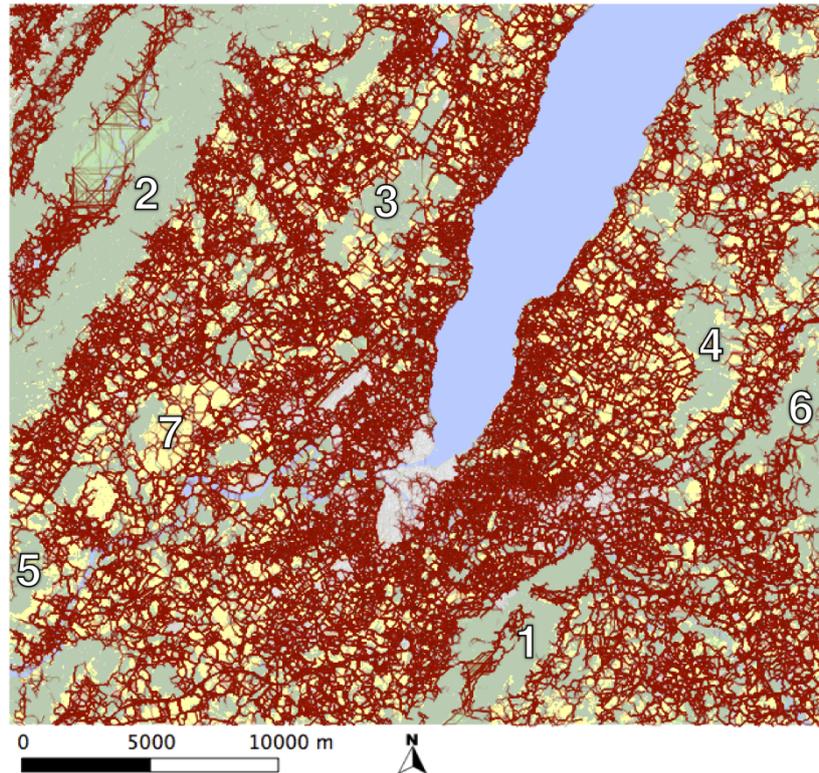


FIGURE 11 – Ensemble des chemins à moindre coût pour la dispersion de *P. rapae* entre les espaces verts d’une surface minimale de 300 m². La classe de couverture du sol "cultures, vignes et vergers" est représentée en jaune, les forêts en vert foncé et les zones urbaines en gris. Les numéros 1 à 6 mettent en évidence des forêts de grande taille qui peuvent constituer une barrière naturelle pour la dispersion de *P. rapae* et le numéro 7 indique une zone de vigne traversée par un nombre limité de chemins potentiels de dispersion.

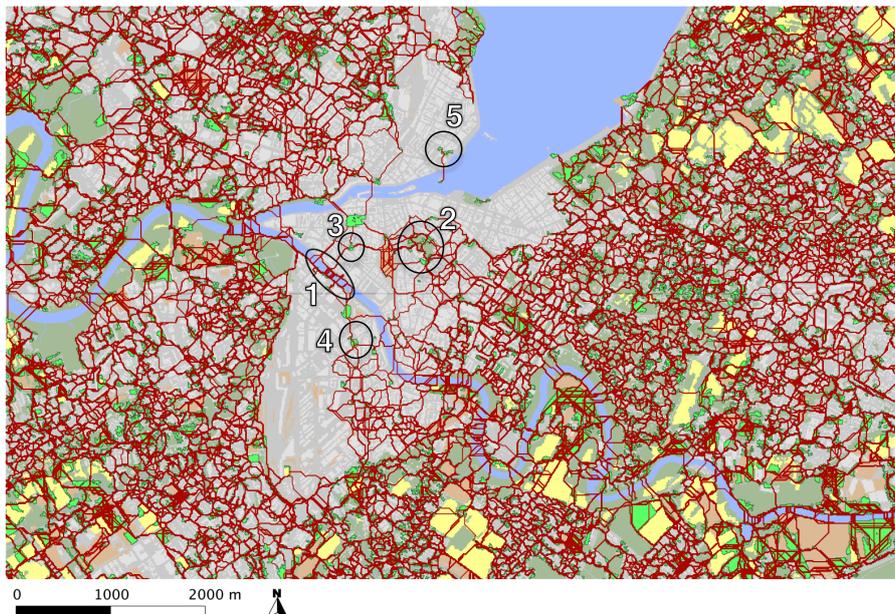


FIGURE 12 – Ensemble des chemins à moindre coût pour la dispersion de *P. rapae* entre les espaces verts de 300 m² au minimum, dans le centre urbain de Genève. Les numéros 1 à 4 indiquent des espaces verts qui peuvent jouer un rôle de relais pour assurer la connectivité entre le centre urbain et la périphérie et le numéro 5 met en évidence un espace vert qui pourrait se retrouver isolé de la périphérie car il n’est atteint par aucun flux potentiel d’individus.

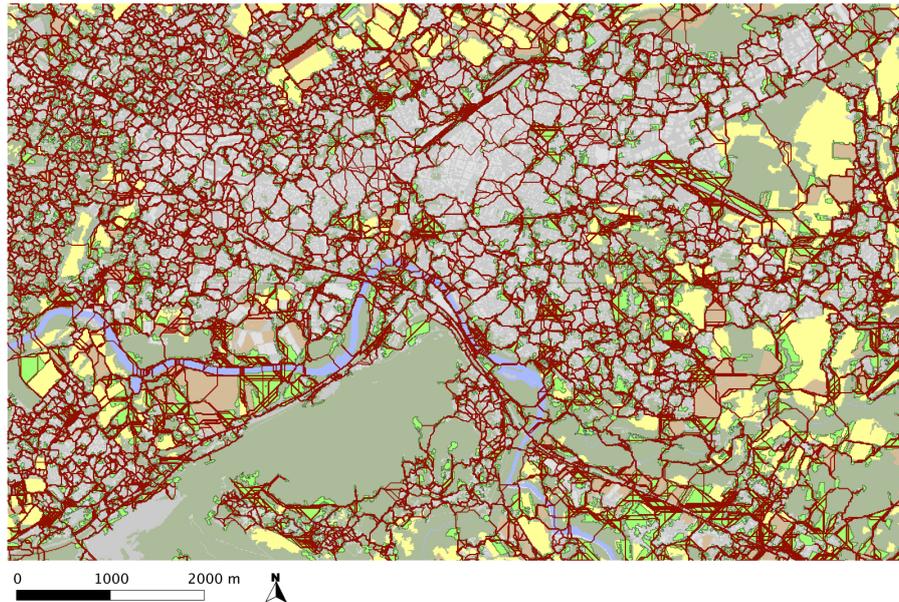


FIGURE 13 – Ensemble des chemins à moindre coût pour la dispersion de *P. rapae* entre les espaces verts de 300 m² au minimum, dans le centre urbain d’Annemasse. La plupart des espaces verts sont bien connectés avec la périphérie.

2.3.3 Espaces verts les plus importants pour le maintien de la connectivité entre le centre urbain dense de Genève et la périphérie

Dans le centre urbain dense de Genève, des métriques de connectivité ont été calculées pour *P. rapae* afin d’identifier des espaces verts qu’il faudrait préserver en priorité pour assurer la connectivité entre le centre urbain dense et la périphérie. Les calculs n’ont pas été réalisés pour *P. major* car pour cette espèce la plupart des espaces verts du centre urbain sont déconnectés de la périphérie (Figure 8), et il n’est donc pas possible d’identifier des espaces qu’il faudrait préserver pour maintenir la connectivité.

La zone d’étude utilisée pour ces analyses a été choisie afin de contenir les petits espaces verts du centre urbain très dense, qui sont connectés avec la périphérie pour *P. rapae* (Figure 12) et quelques espaces verts en bordure de cette zone qui sont eux-mêmes bien connectés avec le reste de la périphérie (selon les résultats obtenus dans la section 2.3.2). Les analyses devraient ainsi permettre d’identifier les espaces verts importants pour le maintien de la connectivité du centre urbain dense avec la périphérie.

La Figure 14 présente les résultats obtenus pour la *Probabilité de Connectivité* (*dPC* ; gauche) et la *Probabilité de Connectivité Décomposée* (*dPCconnector* ; droite), calculées en mode *delta* avec le logiciel *Graphab*. La taille du cercle est proportionnelle à la perte de connectivité engendrée par la suppression de l’espace vert situé sous le cercle. Les cercles les plus grands mettent donc en évidence les espaces verts dont la suppression pourrait engendrer une diminution plus importante de la connectivité du paysage.

On constate ainsi avec l’indice *dPC* (gauche) que les espaces qu’il faudrait préserver en priorité sont les espaces verts de plus grande taille situés en périphérie du centre très dense. Avec l’indice *dPCconnector*, les espaces présentés comme les plus importants sont aussi des espaces situés en périphérie de la zone urbaine très dense. En revanche, par rapport à l’indice *dPC*, plus d’espaces apparaissent comme importants et des espaces de plus petite taille se distinguent également.

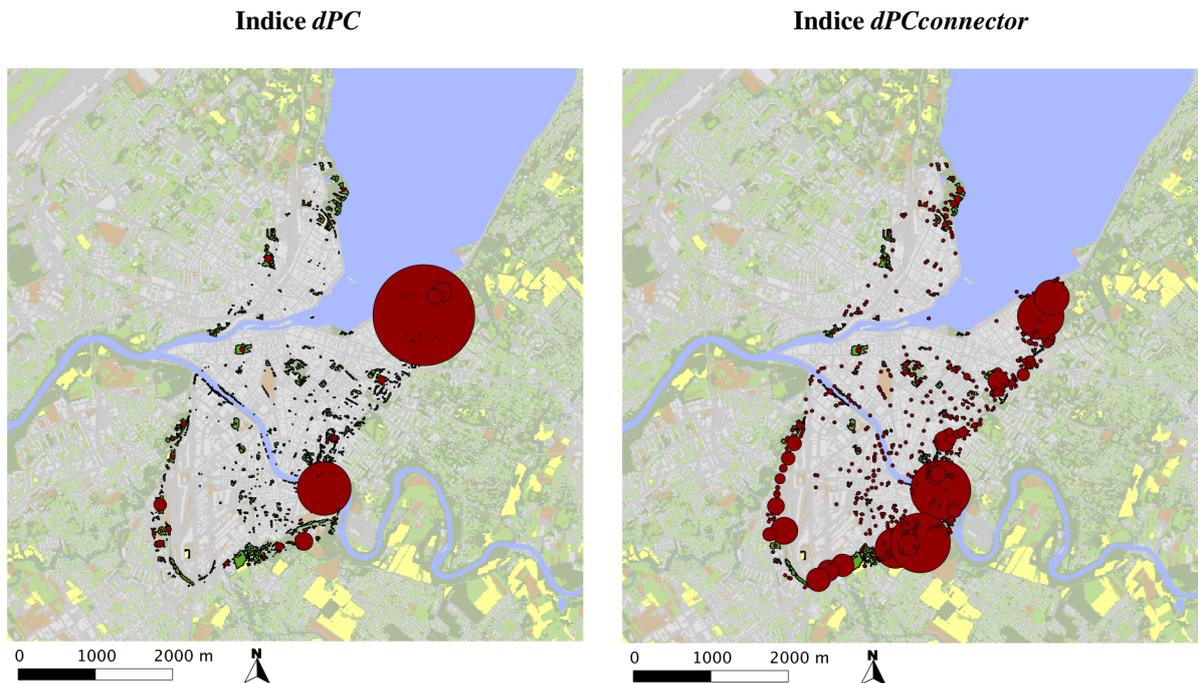


FIGURE 14 – Résultats des métriques de connectivité dPC (gauche) et $dPCconnector$ (droite) calculées pour le mouvement de *P. rapae* entre les espaces verts du centre de Genève. Les cercles les plus grands mettent en évidence les espaces verts dont la suppression pourrait engendrer une diminution plus importante de la connectivité du paysage.

2.3.4 Cas d'étude avec un nombre restreint de points d'habitat choisis parmi les espaces verts

Plantago major

La Figure 15 présente les chemins à moindre coût obtenus pour *P. major* entre les 1000 points définis dans les espaces verts pour le cas d'étude. Avec cette répartition de points, on constate que le Rhône et l'Arve pourraient constituer une barrière importante pour la dispersion car les échanges entre les deux rives sont peu nombreux. Les grandes surfaces de forêts (vert foncé sur la Figure 15), cultures, vignes et vergers (jaune) constituent également des barrières potentielles puisque très peu de chemins à moindre coût traversent ces milieux. On constate également que pour ce cas particulier aucun flux d'individus ne peut atteindre le centre urbain dense de Genève et les points situés dans ces milieux se retrouvent donc totalement isolés ou reliés uniquement à quelques autres points situés à proximité immédiate (n°1 sur la Figure 15). A l'inverse, certains endroits semblent relativement bien connectés (n°2 à 5 sur la Figure 15).

La Figure 16 présente les différentes composantes connexes (*connected component*) du graphe paysager obtenu pour *P. major* dans ce cas d'étude. On observe ainsi 167 composantes connexes, dont 71 possèdent au minimum deux points connectés et 96 sont constituées de points isolés, connectés à aucun autre (soit environ 10 % des 1000 points de départ). Six composantes contiennent plus de 50 points (n°1 à 6 sur la Figure 16) et la plus grande composante (n°1) contient 165 points.

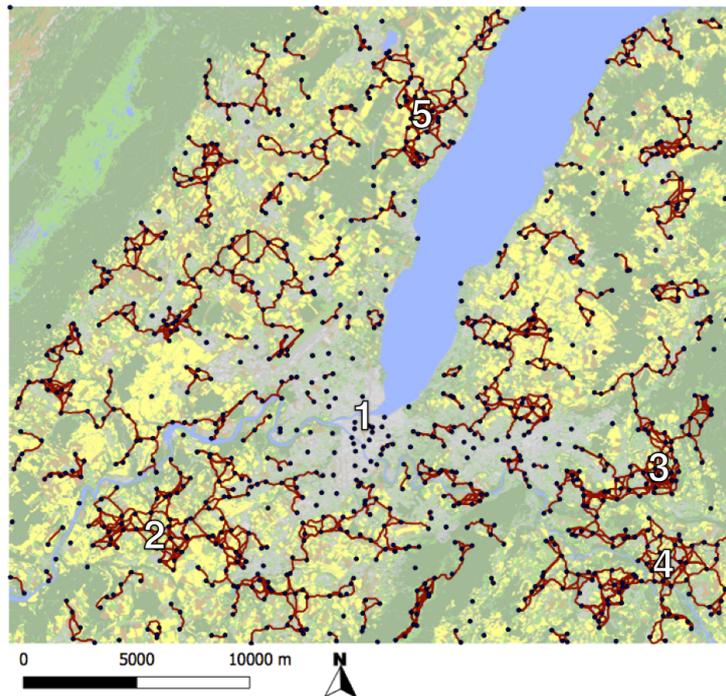


FIGURE 15 – Chemins à moindre coût pour la dispersion de *P. major* entre les 1000 points définis dans les espaces verts pour le cas d'étude. Les forêts (vert foncé), les cultures, vignes et vergers (jaune) ainsi que le Rhône et l'Arve constituent des barrières potentielles pour la dispersion puisqu'ils sont traversés par très peu de chemins. Le numéro 1 indique des espaces verts isolés de la périphérie et les numéros 2 à 5 mettent en évidence des régions qui semblent bien connectées.

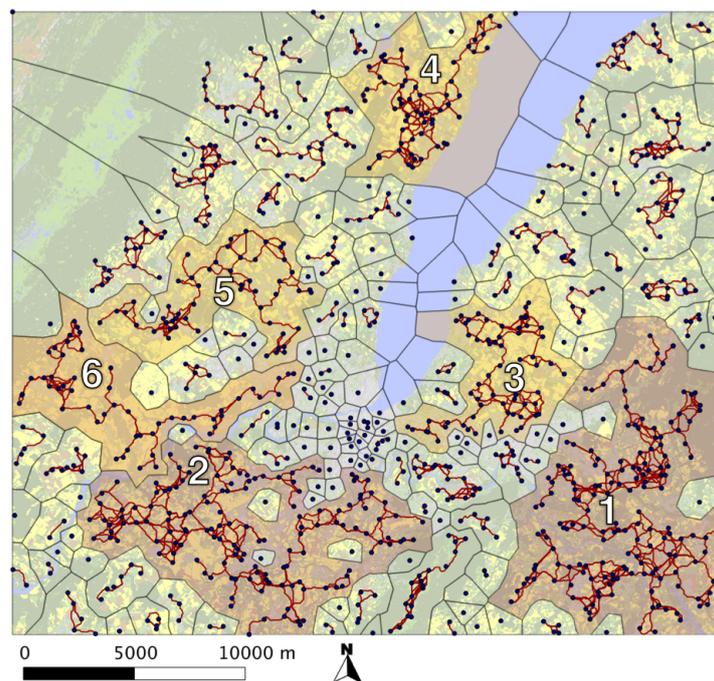


FIGURE 16 – Composantes connexes (groupes d'habitats qui sont tous reliés les uns aux autres par des flux potentiels permettant les échanges) du graphe obtenu pour *P. major* dans le cas d'étude. Les six plus grandes composantes sont mises en évidence en rouge (composantes avec plus de 100 points) et orange (entre 50 et 100 points), et sont numérotées de 1 à 6, de la plus grande à la plus petite (les composantes n°5 et 6 contiennent exactement le même nombre de points).

Pieris rapae

La Figure 17 présente les chemins à moindre coût obtenus pour *P. rapae* pour le même cas d'étude. Comme pour le cas général avec tous les espaces verts (Figure 11), on constate à nouveau que les flux potentiels d'individus sont plus nombreux pour cette espèce que pour *P. major* et les points sont donc mieux connectés.

Entre les points définis, les barrières principales pour la dispersion de *P. rapae* sont constituées par les forêts (en vert foncé sur la Figure 17), les cultures, vignes et vergers (jaune) et les zones urbaines (gris). Le Rhône et l'Arve peuvent être franchis à plusieurs endroits, ce qui permet la connectivité entre les deux rives. Par rapport aux résultats de *P. major*, les flux parviennent également plus près des centres ville de Genève et d'Annemasse, bien que certains points du centre urbain dense de Genève restent déconnectés de la périphérie (n°1 sur la Figure 17). En revanche, certaines régions de la périphérie semblent bien connectées (n°2 à 5 sur la Figure 17).

La Figure 18 présente les différentes composantes connexes du graphe paysager obtenu pour *P. rapae* dans ce cas d'étude. Par rapport aux résultats de *P. major* (Figure 16), on observe beaucoup moins de composantes différentes (37 composantes au lieu de 167) et 788 points se retrouvent dans la même composante (mise en évidence en orange sur la Figure 18). Seuls 21 points ne sont connectés à aucun autre.

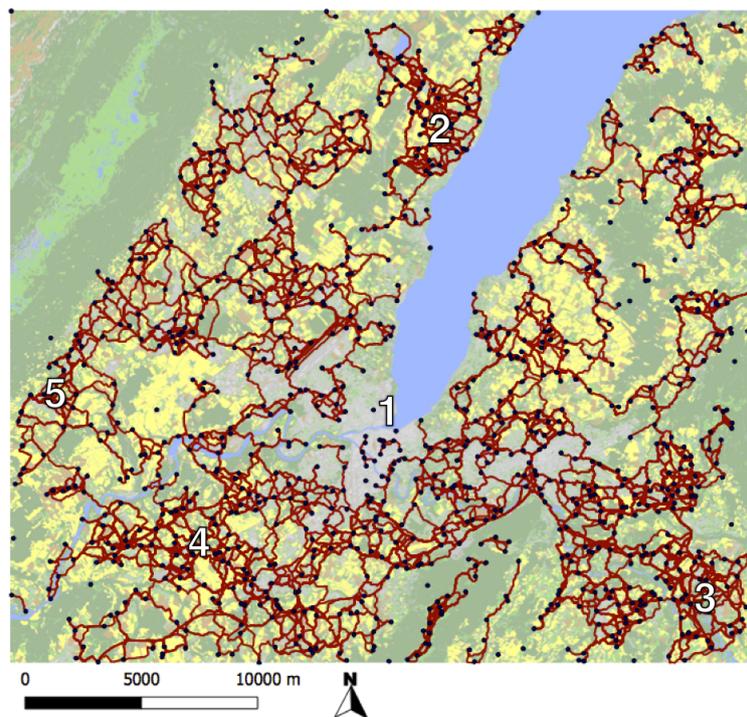


FIGURE 17 – Chemins à moindre coût pour la dispersion de *P. rapae* entre les 1000 points définis dans les espaces verts pour le cas d'étude. Les forêts (vert foncé), les cultures, vignes et vergers (jaune) et les zones urbaines (gris) constituent des barrières potentielles pour la dispersion puisqu'ils sont traversés par un faible nombre de chemins potentiels de dispersion. Le numéro 1 indique des espaces verts au centre de Genève isolés de la périphérie et les numéros 2 à 5 mettent en évidence des régions périphériques qui semblent bien connectées.

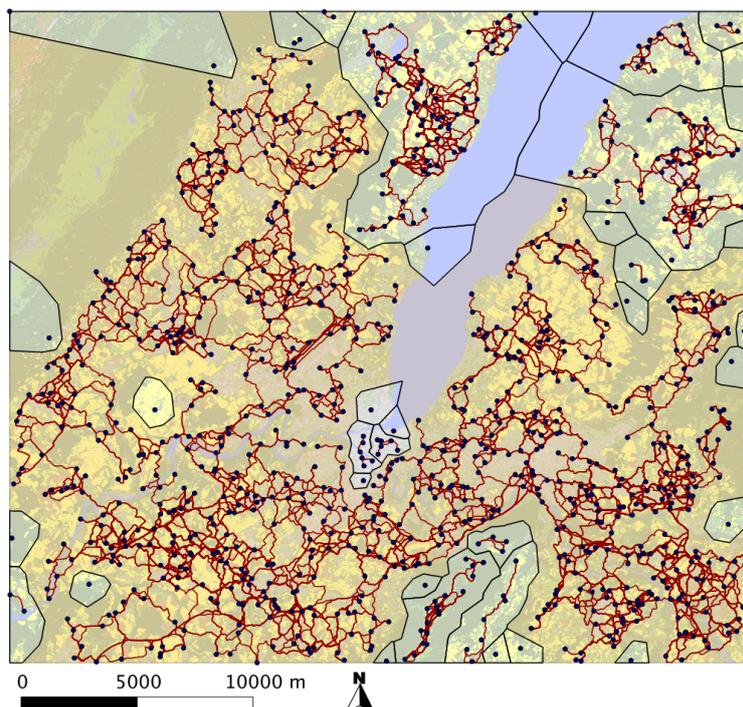


FIGURE 18 – Composantes connexes (groupes d’habitats qui sont tous reliés les uns aux autres par des flux potentiels permettant les échanges) du graphe obtenu pour *P. rapae* dans le cas d’étude. La plus grande composante, contenant 788 points, est mise en évidence en orange.

2.3.5 Impact des projets d’aménagement (constructions et projets routiers)

2.3.5.1 Impact sur les espaces verts

Les projets d’aménagement à disposition comprenaient 174 projets de construction, représentant une surface totale au sol de 1’605 ha et 32 projets routiers, pour un tracé total de 69 km environ. Il faut rappeler toutefois que les tracés des projets routiers sont très simplifiés et que les emprises au sol des projets de construction sont également approximatives.

Projets de construction

Les projets de construction ont pour premier effet de supprimer des espaces verts ou de diminuer leur taille. Au total, 1’308 espaces verts sont touchés par les projets de construction étudiés. Si tous ces projets sont réalisés et recouvrent entièrement les espaces verts situés dans leur périmètre, on pourrait observer une disparition de 218 espaces verts^{2.3.2}, représentant une surface de 411 ha environ (environ 2% de la surface totale des espaces verts sur le territoire).

Les Figures 19 à 22 mettent en évidence les projets de construction qui risquent d’avoir un impact plus important, en fonction :

- Du nombre d’espaces verts touchés (Figure 19)
- De la surface totale des espaces verts couverts (Figure 20)
- De la proportion de la surface de l’ouvrage couvrant les espaces verts (surfaces d’espaces verts touchées/surface du projet) (Figure 21)
- De la surface du plus grand espace vert touché (Figure 22)

2.3.2. Nombre d’espaces verts calculé sur la base des espaces délimités par *Graphab* en agréant avec un schéma de 8-connexité les pixels de la carte de couverture du sol rasterisée

Quelques projets se distinguent sur ces cartes :

- Le projet "Jardin des Nations" (n°1 sur les Figures 19 à 22) est mis en évidence sur les cartes présentant le nombre d'espaces verts touchés (Figure 19) et leur surface totale (Figure 20). En effet, ce projet touche 124 espaces et recouvre une surface d'espaces verts d'environ 32 ha. En revanche, comme ce projet couvre une aire de 1.36 km², il ne se distingue pas particulièrement si l'on considère le pourcentage de sa surface recouvrant des espaces verts (23%) (Figure 21).
- Le projet "Bernex Nord" (n°2 sur les Figures 19 à 22), constitué de trois parties, touche au total 48 espaces verts et recouvre 25 ha de surfaces vertes. A nouveau, ce projet de grande emprise (94.43 ha) ne se distingue pas particulièrement par la part relative de sa surface occupée par des espaces verts (Figure 21).
- Le projet "ZAC Bois d'Arve" (n°3 sur les Figures 19 à 22) ne touche que 6 espaces verts, mais ces espaces représentent une surface de 20 ha environ, soit 70% de la surface du projet (Figure 21). Il touche donc des espaces verts de taille relativement importante, et il se distingue par la taille du plus grand espace touché, qui atteint 15 ha (Figure 22).
- Certains projets de relativement faible surface, tels que le lycée international projeté sur la commune de St-Genis-Pouilly (n°4 sur les Figures 19 à 22), ont un très grand pourcentage de leur périmètre compris dans des espaces verts (>98%) (Figure 21).
- Finalement, certains projets de grande surface tels que le projet "Praille-Acacias-Vernets (PAV)" (n°5 sur les Figures 19 à 22) n'ont que peu d'impact sur les espaces verts car ils sont principalement situés dans des milieux déjà urbanisés.

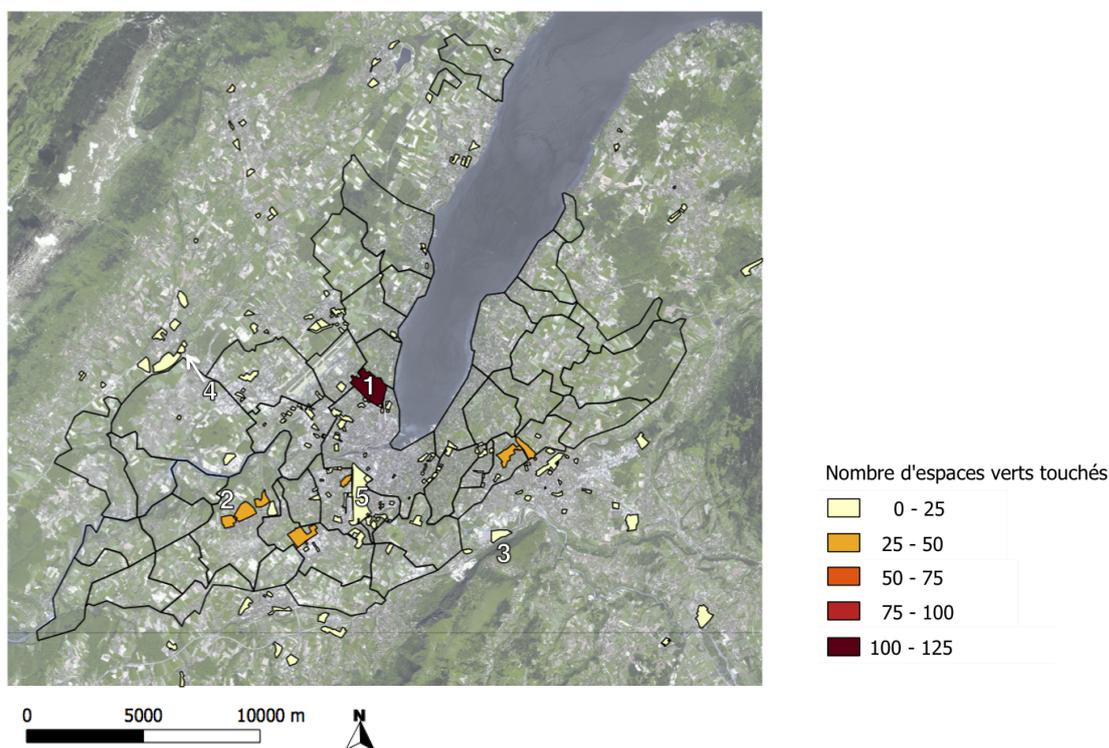


FIGURE 19 – Nombre d'espaces verts touchés par les différents projets de construction. Le projet "Jardin des Nations" (n°1) se distingue sur cette carte.

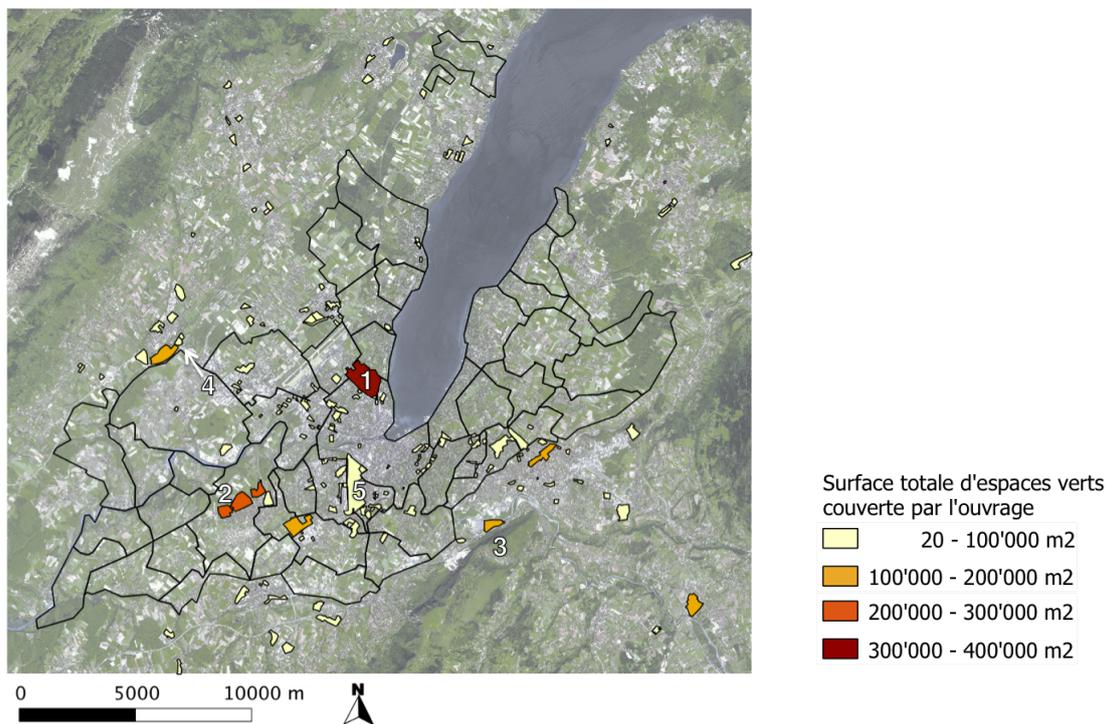


FIGURE 20 – Surface totale d'espaces verts couverte par les différents projets de construction. Les projets "Jardin des Nations" (n°1) et "Bernex Nord" (n°2) sont notamment mis en évidence sur cette carte.

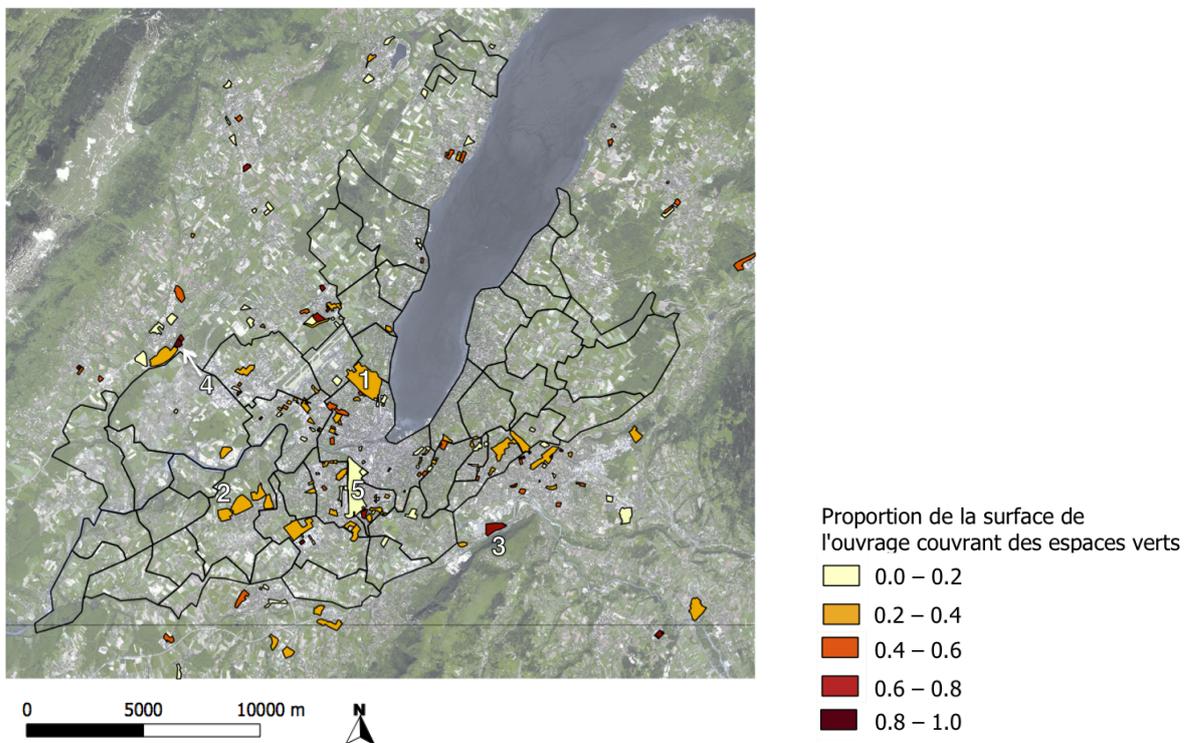


FIGURE 21 – Proportion de la surface du projet couvrant des espaces verts. Les projets "ZAC Bois d'Arve" (n°3) et "Lycée International" (n°4) se distinguent notamment sur cette carte.

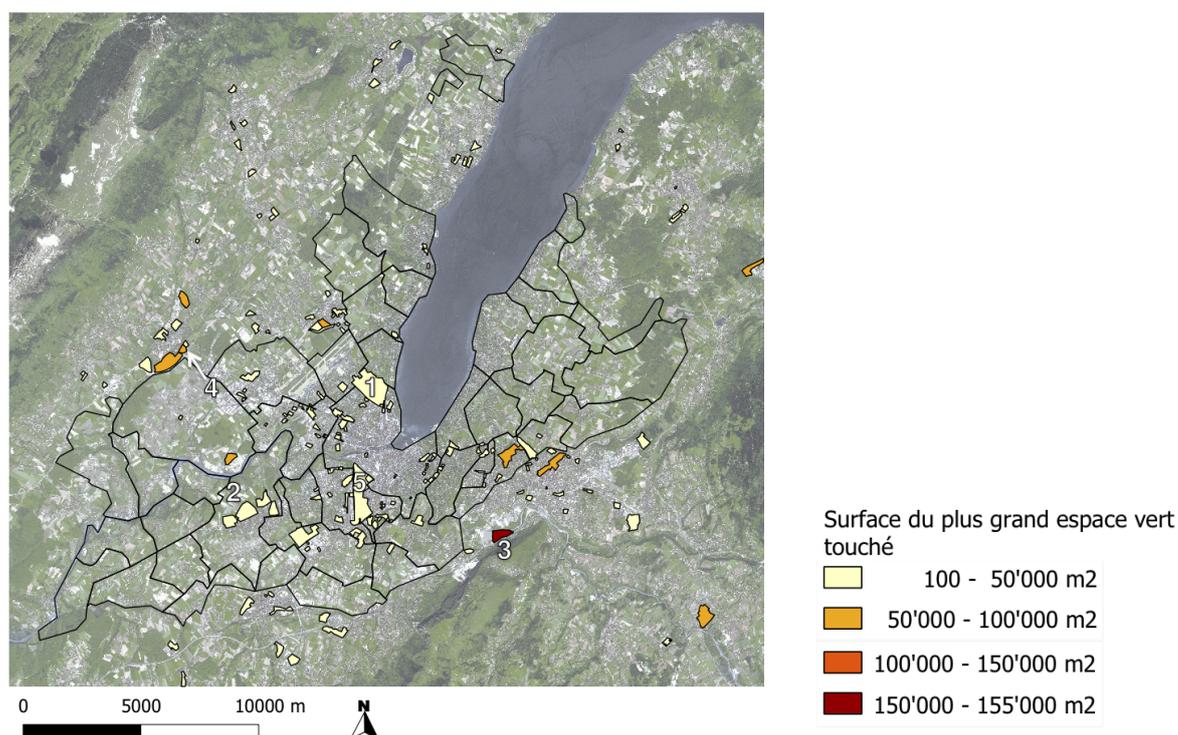


FIGURE 22 – Surface du plus grand espace vert touché par le projet. Le projet "ZAC Bois d'Arve" (n°3) est mis en évidence sur cette carte.

Projets routiers

Au total, 439 espaces verts sont touchés par les projets routiers. Ces projets ont comme première conséquence de fragmenter les milieux, ce qui se traduit par une augmentation du nombre d'espaces verts mais une diminution de leur surface. Si tous les projets routiers sont construits selon le tracé disponible, on observerait ainsi 25 espaces verts supplémentaires, correspondant à des espaces qui ont été divisés (fragmentation), mais une perte de surface d'environ 24.5 ha et une diminution de la surface moyenne des espaces verts touchés.

La Figure 23 présente la différence observée dans le nombre d'espaces verts présents dans des cellules de 400 m. Seules les cellules pour lesquelles un changement est observé sont représentées. On constate ainsi que les projets d'élargissement de tracés existants, tels que ceux des autoroutes A1 : Vengeron-Gland (n°1 sur la Figure 23) et A40 : Etrembières-Scientrier (n°2), conduisent à la disparition d'espaces verts existants. Ces projets provoquent donc une fragmentation limitée, mais ils entraînent la suppression de nombreux espaces verts. En revanche, les autres projets provoquent généralement une augmentation du nombre d'espaces verts, ce qui indique une fragmentation des milieux existants.

La Figure 24 présente la différence de surface couverte par les espaces verts dans les cellules de 400 m. A nouveau, seules les cellules pour lesquelles un changement est observé ont été représentées. On constate cette fois que tous les projets conduisent à une perte de surface d'espaces verts. Les projets ayant le plus d'impact sont les élargissements précédemment mentionnés (n°1 et 2 sur la Figure 24).

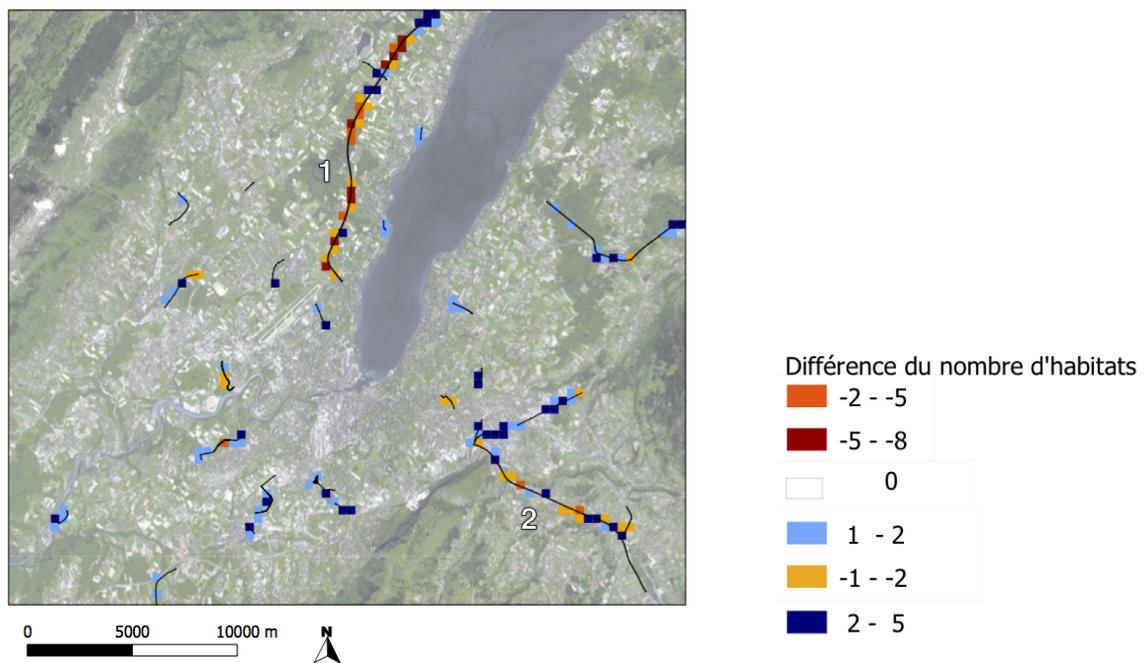


FIGURE 23 – Impact des projets routiers sur la fragmentation du paysage : différence entre le nombre d’espaces verts dans des cellules de 400 m avec et sans les projets routiers. Seules les cellules pour lesquelles un changement est observé ont été représentées. Une augmentation du nombre d’espaces verts traduit une fragmentation des milieux et une diminution du nombre d’espaces verts indique une suppression de milieux. Les numéros 1 et 2 correspondent aux projets d’élargissement des autoroutes.

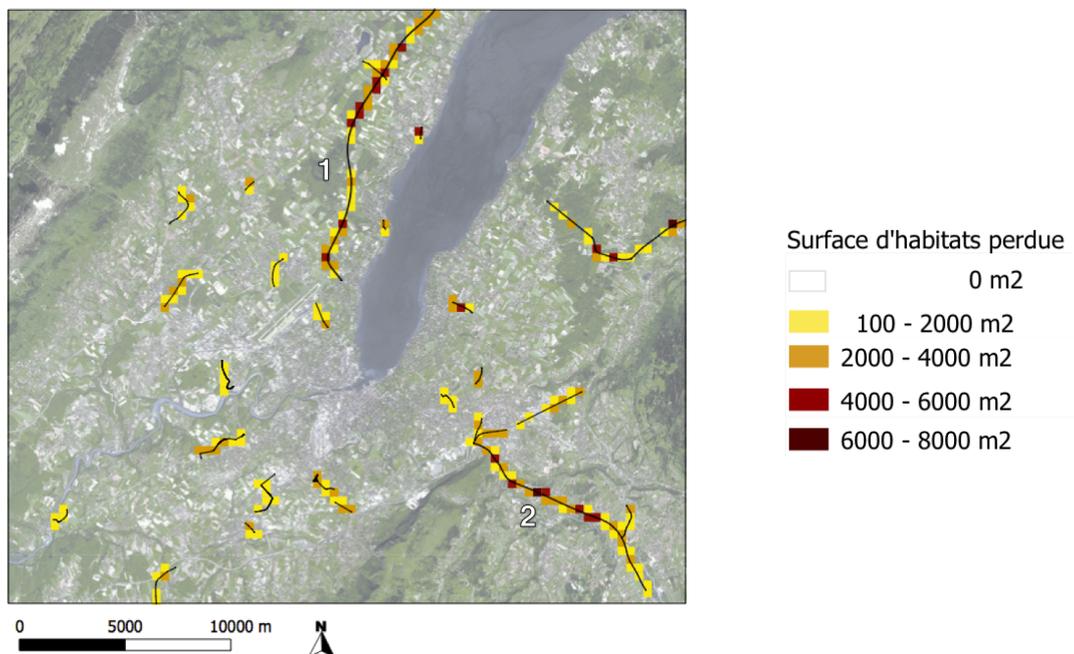


FIGURE 24 – Impact des projets routiers sur la surface d’espace vert : diminution de la surface totale couverte par les espaces verts dans des cellules de 400 m. Seules les cellules pour lesquelles un changement est observé ont été représentées. Les numéros 1 et 2 correspondent aux projets d’élargissement des autoroutes.

2.3.5.2 Impact sur la connectivité entre les espaces verts

L'ajout des projets de construction conduit à la suppression de 43'921 chemins à moindre coût pour *P. major* (environ 4.5% des flux potentiels) alors que l'ajout des projets routiers supprime 1'829 chemins (environ 0.2%). L'ajout cumulé des deux types de projets entraîne la perte de 47'765 chemins de dispersion (environ 4.8%).

La Figure 25 présente les différences observées dans le nombre de chemins à moindre coût avec et sans les différents projets, pour *P. major* (gauche) et pour *P. rapae* (droite). A nouveau, seules les cellules pour lesquelles un changement est observé ont été représentées.

Les projets de construction ont été définis comme infranchissables et on constate donc une suppression de flux dans les cellules touchées par ces projets (Figure 25 haut). Toutefois on observe également que les chemins à moindre coût peuvent souvent contourner ces obstacles, raison pour laquelle des flux supplémentaires apparaissent dans les cellules situées à proximité de l'ouvrage. En général, le nombre de chemins à moindre coût supprimés est largement supérieur au nombre de chemins déviés. On remarque également sur cette figure que les projets influencent un périmètre plus large pour *P. rapae* que pour *P. major*.

Les projets routiers (Figure 25 centre) semblent avoir moins d'impact sur les chemins à moindre coût que les projets de construction. Pour ces projets, on observe souvent une déviation des flux, bien que les tracés relativement longs, tels que les élargissements des autoroutes A1 (Vengeron-Gland) (n°1 sur la Figure 25 centre) et A40 (Etrembières-Scientrier) (n°2), entraînent une disparition de nombreux flux. A nouveau, on constate des modifications plus importantes pour *P. rapae* que pour *P. major*.

En combinant les deux types de projet, on remarque en majorité des diminutions du nombre de chemins à moindre coût, principalement dans le périmètre des projets de construction. Le périmètre total affecté par des modifications couvre une grande surface, notamment pour *P. rapae*.

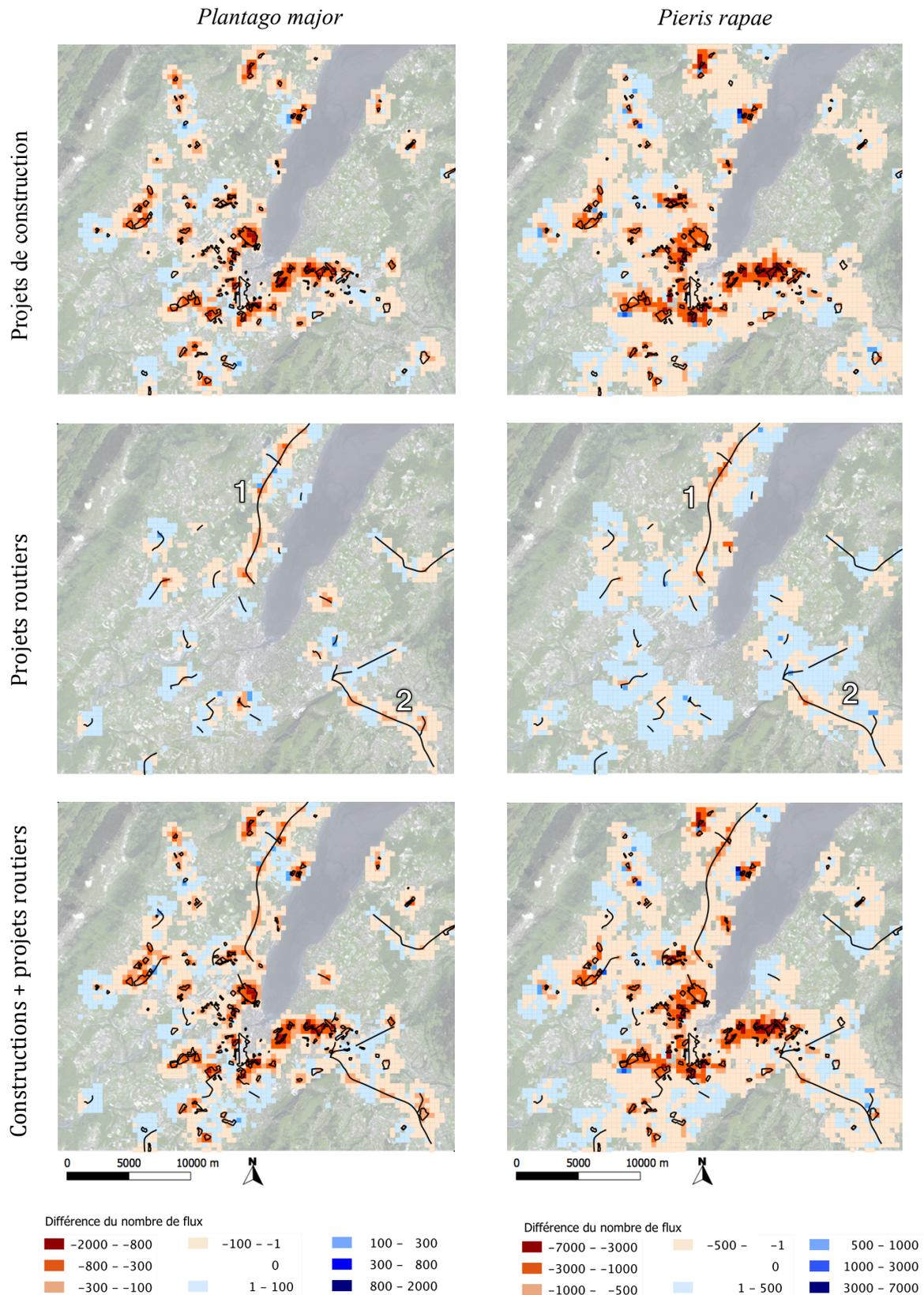


FIGURE 25 – Différence entre le nombre de chemins à moindre coût traversant la cellule de 400 m avant et après l’ajout des projets d’urbanisation pour *P. major* (gauche) et *P. rapae* (droite). Les deux figures du haut sont réalisées en ajoutant uniquement les projets de construction, les figures du centre avec uniquement les projets routiers et les figures du bas en ajoutant les deux types de projets.

2.3.5.3 Impact sur le cas d'étude avec un nombre restreint de points d'habitat

L'impact des différents ouvrages d'aménagement a également été étudié sur le cas d'étude réalisé avec 1000 points d'habitat choisis dans les espaces verts. Les projets de construction ont pour premier effet de supprimer des espaces verts, ce qui concerne 37 des 1000 points définis pour ce cas d'étude.

De plus, en étudiant le graphe paysager obtenu en ajoutant les projets de construction, on observe 17 composantes connexes supplémentaires pour *P. major* (Figure 26) et 7 pour *P. rapae* (Figure 27). Ces nouvelles composantes comprennent peu de points d'habitat et mettent donc en évidence des petits groupes qui ne peuvent plus avoir d'échanges avec les autres habitats situés dans les composantes de plus grande taille. Pour *P. major*, les nouvelles composantes sont réparties en différents endroits sur le territoire. Pour *P. rapae* en revanche, ces nouvelles composantes sont toutes créées proche du centre urbain dense de Genève et regroupent des sites qui étaient précédemment reliés à la plus grande composante qui contenait 788 points (Figure 17).

L'impact des projets routiers sur ce cas d'étude est beaucoup moins visible. En effet, les projets routiers ne suppriment pas de points d'espaces verts et le graphe obtenu en ajoutant les projets routiers (sans les projets de construction) contient exactement les mêmes composantes connexes que le graphe créé avec les données de départ, sans aucun projet d'aménagement. Quelques flux sont toutefois supprimés.

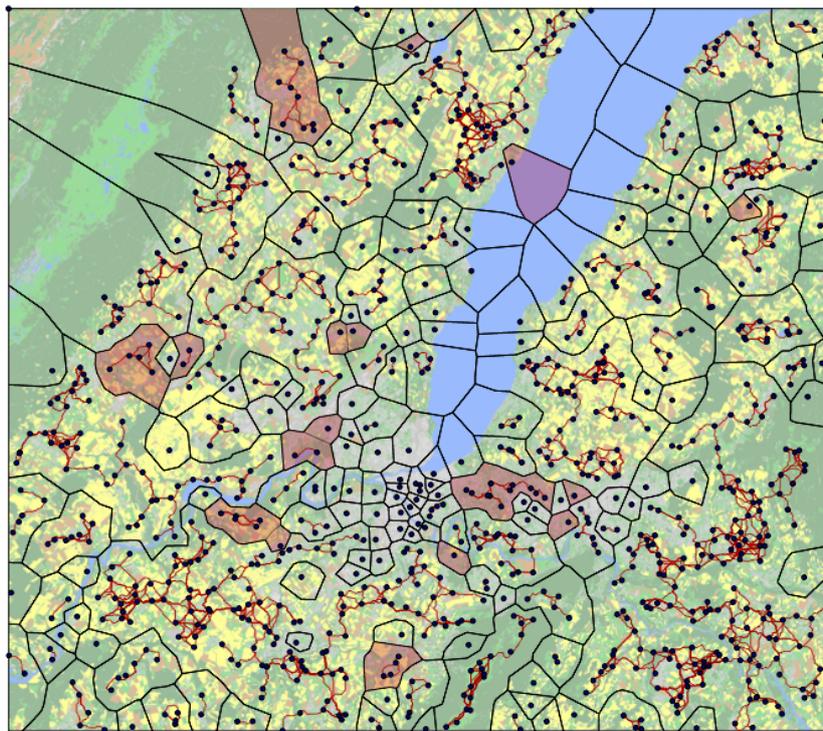


FIGURE 26 – Composantes connexes du graphe obtenu pour *P. major* dans le cas d'étude en ajoutant les projets de constructions. Par rapport aux composantes précédemment obtenues pour le cas sans les ouvrages d'aménagement (Figure 16), 17 nouvelles composantes sont créées et sont mises en évidence en rouge. Ces nouvelles composantes comprennent peu de points d'habitat et mettent donc en évidence des petits groupes qui ne peuvent plus avoir d'échanges avec les autres habitats situés dans les composantes de plus grande taille

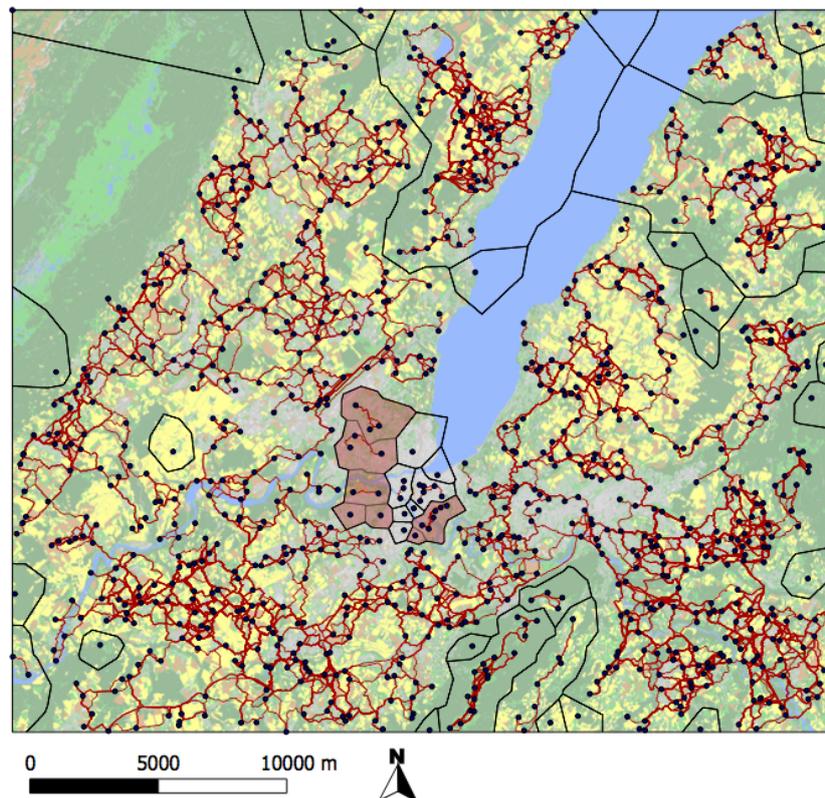


FIGURE 27 – Composantes connexes (groupes d’habitats qui sont tous reliés les uns aux autres par des flux potentiels permettant les échanges) obtenues pour *P. rapae* dans le cas d’étude en prenant en compte les projets de constructions. Par rapport aux composantes précédemment obtenues pour le cas sans les ouvrages d’aménagement (Figure 18), 7 nouvelles composantes sont créées proche du centre urbain et sont mises en évidence en rouge. Ces nouvelles composantes de petite taille mettent en évidence des groupes d’habitats qui ne peuvent plus avoir d’échanges avec les autres habitats situés dans les composantes de plus grande taille.

2.4 Discussion

2.4.1 Répartition des espaces verts et connectivité actuelle

L’analyse de la répartition des espaces verts sur le territoire du Grand Genève a montré qu’un grand nombre de surfaces favorables pour *Plantago major* et *Pieris rapae* étaient présentes dans les zones périurbaines à faible densité (Figure 6 haut). En revanche, dans ces régions, la taille des espaces verts est restreinte (Figure 6 bas). Il s’agit donc de zones fragmentées, comprenant un grand nombre d’espaces verts, mais de petite taille et séparés par des éléments urbains (routes et bâtiments). Il faut noter toutefois que ces régions correspondent souvent à des zones de villas, dans lesquelles les espaces verts sont constitués de pelouses et jardins privés, qui ne sont donc pas issus d’espaces naturels de plus grande taille qui ont été divisés. De plus, l’entretien de ces surfaces n’est pas nécessairement favorable pour la présence des espèces étudiées et il est probable qu’un grand nombre de ces milieux ne constitue pas réellement un habitat potentiel pour *P. major* et *P. rapae*. A l’inverse quelques habitats potentiels ne sont pas représentés car ils ont été perdus avec la rasterisation. En effet, avec une résolution de 10 m, les espaces verts dont la surface est largement inférieure à 100 m² ne sont pas pris en compte. Pourtant, en milieu urbanisé, un espace vert de 100 m² constitue déjà une surface relativement importante et des espaces plus petits peuvent être colonisés par *P. rapae* ou *P. major*, ou peuvent potentiellement servir d’habitats relais, permettant d’augmenter la connectivité.

Dans tous les cas, ces zones fragmentées ne comprennent que très peu d’espaces verts de grande taille (Figure 6 bas) et il est donc indispensable de maintenir une connectivité entre les espaces verts existants afin d’assurer une diversité génétique suffisamment grande pour garantir la survie des populations à long terme. Les grands espaces situés en périphérie peuvent être des sources importantes de biodiversité et il est donc important de veiller également à favoriser les échanges entre ces habitats périphériques et les espaces verts situés en milieu plus urbanisés. Conserver un nombre élevé d’habitats potentiels dans les milieux urbanisés, séparés par des distances inférieures

aux distances maximales de dispersion, permet d'augmenter les chances de connectivité avec l'extérieur puisque les petits espaces peuvent jouer le rôle de relais et constituent également des passages de faible résistance (Dearborn and Kark, 2009). La conservation de ces milieux est encore plus importante dans les centres urbains denses dans lesquels les espaces verts sont peu nombreux.

Les quelques espaces verts de plus grande taille présents dans les milieux urbanisés devraient faire l'objet d'une attention particulière car même si pour les deux espèces étudiées, les habitats potentiels sont nombreux, ce n'est pas le cas pour d'autres espèces plus sélectives. En effet, de nombreuses espèces en ville ont besoin d'au moins 0.5 ha d'espaces verts pour vivre (Rudd et al., 2002). De plus, de façon générale, la viabilité des populations est plus grande dans les grands habitats (Saura and Rubio, 2010).

Pour *P. major* et *P. rapae*, les observations ont montré que la connectivité potentielle actuelle est plutôt bonne sur le territoire étudié (Figures 7 et 11). Ceci s'explique car il s'agit d'espèces ayant de relativement grandes capacités de dispersion, étant peu sélectives pour leurs habitats et possédant des habitats que l'on retrouve souvent en milieux urbanisés. Par conséquent, ces espèces peuvent coloniser un très grand nombre d'espaces, ce qui réduit la distance entre les habitats potentiels et augmente le nombre de flux potentiels. Néanmoins, pour ces espèces relativement mobiles, des barrières potentielles à la dispersion peuvent tout de même être mises en évidence (Figures 7 et 11). C'est le cas notamment dans les zones d'agriculture intensive et les vignes (Figures 7 et 11). Dans ces milieux, il est donc essentiel d'assurer le maintien de surfaces herbeuses naturelles, permettant le transit des espèces et le maintien de la connectivité entre les espaces semi-naturels périphériques et les espaces verts en milieux urbanisés. Les surfaces de compensation écologique permettent souvent de répondre à ces besoins.

Des barrières potentielles fortes pour la dispersion sont également constituées par les zones urbaines denses, où les espaces verts peu nombreux sont plus éloignés les uns des autres et où les résistances de l'environnement sont plus grandes. Avec les résistances et les distances de dispersion choisies, la connectivité entre le centre de Genève ou d'Annemasse et l'extérieur est maintenue pour *P. rapae* (Figures 12 et 13), mais pour *P. major* les populations de ces centres urbains sont isolées (Figure 8). Ceci s'explique car la distance maximale de dispersion de *P. rapae* est potentiellement supérieure à celle de *P. major* et, selon les résistances définies, le papillon, qui se disperse en volant, peut franchir certains bâtiments et se déplace facilement le long des routes, ce qui lui permet de mieux se disperser en milieu urbain.

Cette capacité de dispersion plus élevée se remarque également avec le cas d'étude réalisés avec un nombre restreint de points d'habitat, pour lequel le nombre de composantes connexes du graphe est bien plus élevé pour *P. major* que pour *P. rapae* (Figures 15 et 17). Pour *P. rapae*, une grande composante regroupe la plupart des points d'habitat, ce qui indique que la plupart des espaces verts considérés peuvent être reliés par des flux et que les échanges génétiques peuvent être possibles. Pour *P. major* en revanche, le nombre de composantes est plus élevé et ces composantes sont plus petites. Les habitats sont donc répartis par petits groupes, déconnectés les uns des autres et sans échanges possibles.

Toutefois, on remarque pour les deux espèces que la connectivité dans les milieux urbains est fragile, puisque d'une part les chemins potentiels de dispersion sont peu nombreux dans ces régions et que d'autre part, les composantes connexes du graphe obtenu pour le cas d'étude avec un nombre restreint de points d'habitat indiquent que les points des régions urbanisées sont isolés (Figures 15 et 17). Avec la répartition de points choisie, ces habitats ne pourraient donc avoir aucun échange avec les autres habitats et leur stabilité génétique serait menacée. Cette observation est cette fois également valable pour *P. rapae* ce qui indique que la connectivité observée dans les centres urbains est fortement dépendante de la conservation d'un nombre élevé d'espaces verts. Avec un nombre d'espaces verts plus restreint, tel que simulé avec le cas d'étude, la connectivité n'est plus assurée.

De plus, *P. rapae* fait partie de papillons relativement mobiles et peu sélectifs pour les habitats et il est probable que pour d'autres espèces de papillons, la connectivité avec le centre des agglomérations soit rompue. En effet, les exigences plus élevées pour les habitats diminuent la densité de surfaces favorables et augmentent les distances entre les habitats potentiels, ce qui, associé à la diminution de la capacité de dispersion, rend les déplacements beaucoup plus difficiles. De même, certaines espèces ont des modes de dispersion qui sont plus affectés par l'environnement, ce qui se traduit par une augmentation des résistances de l'environnement, avec laquelle la connectivité en milieu urbain sera certainement encore réduite. Par conséquent, il est important de veiller à préserver, voire à restaurer la connectivité dans les centres urbains. Ceci peut se faire en préservant les espaces verts existants, en évitant de les fragmenter et en leur laissant suffisamment de place pour évoluer naturellement ou en créant de nouveaux espaces verts, qui permettent de diminuer les distances entre les espaces existants. Il est également possible de diminuer les résistances causées par l'environnement en favorisant des corridors de dispersion, par exemple en laissant des espaces verts naturels sur les bords de route.

Les résultats obtenus en calculant l'indice de connectivité *dPC* indiquent que les espaces verts à préserver en priorité pour maintenir la connectivité dans le centre urbain de Genève sont les espaces de plus grande taille situés en périphérie du centre urbain très dense (Figure 14 gauche). Ceci peut s'expliquer car l'indice *dPC* est corrélé avec la taille de l'habitat, mais également car ces espaces verts en périphérie sont traversés par un nombre de flux plus important et avec des coûts plus faibles que les espaces verts situés dans le centre urbain très dense. Pour cette raison, l'indice *dPCconnector* met également en évidence des espaces verts qui sont situés en périphérie (Figure 14 droite). Il faut noter toutefois que ces résultats sont limités car ils ne permettent pas de prendre en compte un objectif particulier qui est ici d'assurer la connectivité entre les espaces verts du centre urbain et ceux de la périphérie. Avec les calculs d'indices réalisés, les flux reliant entre eux les espaces situés en périphérie du centre urbain très dense ont autant d'importance que ceux qui relient ces espaces périphériques avec les petits espaces du centre dense. Par conséquent, les espaces verts mis en évidence ne sont pas nécessairement les plus importants pour maintenir la connectivité entre le centre et la périphérie. D'autres espaces verts jouant le rôle de relais en milieu urbain, tels que mis en évidence sur la Figure 12 par exemple, ont certainement plus d'importance pour le maintien de cette connectivité.

2.4.2 Impact des projets d'aménagement

Les résultats ont permis de mettre en évidence certains projets de construction qui risquent de porter atteinte à un grand nombre d'espaces verts (Figure 19). Le projet "Jardin des Nations" apparaît ainsi comme le projet touchant le plus d'espaces verts, en raison notamment de sa grande emprise au sol (Figure 19, n° 1). Toutefois, l'un des buts de ce projet est de "mettre en valeur un important réseau d'espaces verts et le rendre accessible à l'ensemble de la population"^{2.4.1}. Par conséquent, ce projet ne devrait pas avoir d'impact négatif sur les milieux naturels présents.

Le projet "Bernex Nord" se distingue également en touchant un grand nombre d'espaces verts (Figure 19, n° 2). Selon le plan directeur cantonal, ce site est en effet dévolu à des extensions urbaines (logements et surfaces d'activités) sur la zone agricole^{2.4.2}. Ce projet a également pour effet de supprimer de nombreux chemins de dispersion, pouvant rarement être déviés (Figure 25). Toutefois, là aussi, ce projet intègre une voie verte et un parc urbain et il est prévu de veiller à maintenir les connexions biologiques, ce qui devrait permettre de limiter les impacts. Malgré tout, même si les connexions sont maintenues, il faut veiller également à conserver les espaces verts de grande surface, puisque la perte d'habitats est le processus dominant influençant le déclin et l'extinction des populations (McAlpine and Eyre, 2002).

Le projet "ZAC Bois d'Arve" touche un espace vert de grande taille (Figure 22, n°3). En effet, le périmètre de ce projet est actuellement occupé par une zone de friche couvrant la quasi-totalité du site^{2.4.3}. Cette surface peut constituer un habitat potentiel pour différentes espèces, notamment *P. major* et *P. rapae*. Ce projet pourrait donc mettre en danger des populations plus petites situées à proximité, pour lesquelles ce grand habitat agit comme source de biodiversité. De plus, ce site est entouré de l'Arve et de l'autoroute, qui constituent déjà des résistances élevées pour la dispersion. Par conséquent, si la résistance de cette surface intermédiaire augmente, il est probable que pour certaines espèces la dispersion ne soit plus du tout possible dans cette région.

Finalement, certains petits projets sont presque situés exclusivement sur des espaces verts (Figure 21, n°4 par exemple). Vu leur taille réduite, il est difficile de mettre en évidence leur impact sur la connectivité globale du territoire, mais une analyse plus précise localement pourrait permettre de mettre en évidence les flux menacés et l'impact local de ces ouvrages.

De manière générale, on observe que les différents projets d'aménagement (projets de constructions et projets routiers) ont plus d'impact sur la dispersion de *P. rapae* que sur celle de *P. major* (Figure 25). Ceci peut s'expliquer par la distance de dispersion plus élevée pour cette espèce qui laisse apparaître des flux de plus longue distance. Lorsque la résistance augmente ou que des habitats sont supprimés, ces flux disparaissent, ce qui a un impact sur tout le périmètre dans lequel passait ce flux. Selon Di Giulio et al. (2009) les espèces avec de longues distances de dispersion sont ainsi particulièrement affectées par les mesures d'urbanisation.

Avec le cas d'étude réalisé avec un nombre restreint de points d'habitat, on remarque que de nouvelles composantes connexes sont créées sur le graphe paysager et que pour *P. rapae* elles apparaissent toutes près du centre de Genève (Figure 27). Ces nouvelles composantes mettent en évidence des groupes d'habitats qui ont été déconnectés de la composante à laquelle ils appartenaient précédemment. Pour *P. rapae*, l'apparition de ces nouvelles composantes dans le centre urbain s'explique car dans cette région fortement urbanisée, des flux étaient possibles

2.4.1. Aménagement du territoire et urbanisme du canton de Genève : <http://ge.ch/amenagement/pdq-jardin-des-nations>

2.4.2. Etat de Genève : Fiche Bernex-Nord 110321.pdf

2.4.3. Zone d'Aménagement Conerté des Bois d'Arve, Phase de Concertation, Dossier de présentation

pour *P. rapae*, mais leur coût était déjà relativement élevé. En supprimant quelques espaces relais et en augmentant les résistances, ces flux ne sont plus possibles et la connectivité est rompue. La connectivité avec le centre dense est donc particulièrement fragile et lors de la réalisation de projets d'aménagement dans ces zones, il est important de veiller au maintien d'espaces verts assurant la continuité des chemins de dispersion.

Selon Fu et al. (2010), les projets routiers peuvent avoir pour impact une augmentation de la fragmentation et/ou un effet barrière supprimant des flux. Les résultats obtenus ont ici montré que les projets routiers du Grand Genève avaient pour conséquence de diviser les espaces verts (Figure 23) et de diminuer leur surface (Figure 24), ce qui indique donc une augmentation de la fragmentation (Fu et al., 2010; Girardet et al., 2013). De façon générale, cette fragmentation est plus marquée pour les nouveaux tracés que pour les élargissements de tracés existants (Figure 23 n°1 et 2). En revanche, pour ces nouveaux tracés, de longueur généralement faible, les flux peuvent potentiellement être déviés et l'effet barrière est peu marqué (Figure 25). Il faut noter néanmoins que ces résultats sont limités par la précision de la classification de la couverture du sol. En effet, les déviations sont parfois rendues possibles par la présence de pixels de faible résistance qui permettent de franchir un tronçon routier. Toutefois, ces chemins de faible résistance n'existent pas toujours dans la réalité, mais sont parfois simplement dus à la rasterisation de la classification de la couverture du sol, où un pixel traversé par une route ne sera pas nécessairement classé comme route, mais pourra être assigné dans une autre catégorie de couverture du sol si celle-ci représente un pourcentage plus élevé de la surface totale du pixel. Les résultats indiquant un grand nombre de flux déviés doivent donc être relativisés et il est probable que l'effet barrière des nouveaux tronçons soit plus élevé que ce que les résultats ont permis de mettre en évidence.

Pour les ouvrages d'élargissement (autoroutes A1 et A40), l'augmentation de la fragmentation est moins marquée (Figure 23 n°1 et 2) ce qui s'explique car ces régions sont déjà coupées par les tracés existants. Les élargissements induisent donc une suppression de certains espaces verts et une perte de surface (Figure 24), mais pas une division supplémentaire des espaces verts existants. Par contre, ces projets ont un effet barrière bien marqué puisqu'ils suppriment de nombreux chemins de dispersion (Figure 25), en raison de l'augmentation de la résistance.

Toutefois, en observant les flux entre tous les espaces verts, aucun projet routier ne constitue une barrière infranchissable pour les espèces mobiles telles que *P. major* ou *P. rapae*, bien que certains chemins de dispersion aient été supprimés. Si l'on observe les composantes obtenues pour le cas d'étude, on constate également que pour ces espèces, les projets étudiés ne conduisent pas à l'isolation de nouveaux points et ne séparent pas les composantes. L'impact global sur la connectivité reste donc modéré, ce qui s'explique car les espèces choisies ont de grandes capacités de dispersion et se déplacent dans l'air, ce qui limite l'impact des routes. Des analyses réalisées pour d'autres espèces, par exemple pour des amphibiens ou des mammifères, devraient permettre de mettre en évidence des impacts beaucoup plus élevés.

2.4.3 Limites potentielles des analyses réalisées et perspectives

Les analyses réalisées peuvent être limitées par plusieurs éléments. Tout d'abord, la zone d'étude choisie couvre une large surface, ce qui était nécessaire pour une analyse de connectivité à large échelle. Toutefois, comme les espèces étudiées sont peu sélectives pour leurs habitats, le nombre d'espaces potentiellement favorables sur cette zone est élevé et il n'est pas possible de tous les considérer sans se heurter à des limitations de calcul des logiciels utilisés. Un nombre restreint d'espaces verts doit donc être sélectionné. Dans cette analyse, les espaces de plus petite taille ont été laissés de côté, ce qui suppose que la probabilité de retrouver des individus dans des grands habitats est plus élevée que dans les petits habitats. Toutefois, cette hypothèse n'est pas nécessairement correcte pour les deux espèces étudiées et la suppression de petits espaces verts peut potentiellement changer les résultats, surtout dans les milieux urbains. De même, il n'est pas nécessairement correct non plus de considérer que des individus sont présents dans tous les espaces verts d'une taille minimale donnée. Pour cette raison, une analyse a été réalisée en choisissant aléatoirement des points d'habitat sur le territoire parmi les habitats potentiels. Toutefois les résultats obtenus dépendent du choix des habitats sélectionnés et de la distance entre ces points. Il faudrait donc réaliser un grand nombre de simulations avec des points différents pour pouvoir tirer des conclusions encore plus générales. Cette approche par points serait en revanche adaptée si l'on possède réellement des points de présence de certaines espèces.

Une autre limitation potentielle est due à la précision de la délimitation des espaces verts. En effet, la couverture du sol à disposition a été rasterisée pour les besoins des logiciels utilisés. L'agrégation ultérieure des pixels permet de revenir à un format vectoriel, avec des habitats délimités dont on peut mesurer la surface. En agrégeant les pixels avec un schéma de 4-connextité (deux pixels sont agrégés s'ils ont un côté en commun) et en comparant les résultats avec les données vectorielles de départ, les habitats de la classification vectorielle étaient souvent divisés et la taille moyenne des habitats était donc réduite. Pour cette raison, un schéma de 8-connextité a été préféré mais

dans ce cas, le problème inverse apparaît, avec plusieurs habitats différents qui sont parfois agrégés, pouvant créer des surfaces de forme très découpée. La dispersion à l'intérieur de ces surfaces peut donc être limitée et tous les habitats de grande taille ne sont pas nécessairement les plus favorables pour les espèces étudiées. Pour résoudre ce problème, il serait possible d'analyser la surface interne, après suppression des surfaces de bord (*core area*). Mais il faut noter également que tous les espaces verts ne sont pas nécessairement favorables pour les espèces étudiées et les espaces sélectionnés peuvent également contenir des terrains de sport par exemple qui peuvent être considérés comme des espaces verts de grande surface, y compris si l'on considère la surface interne (*core area*).

Concernant les flux de mouvement, simulés par les chemins à moindre coût, la première limite est due au fait que les résultats dépendent fortement du choix des résistances. En effet, si les résistances choisies sont trop faibles, le nombre de flux sera surestimé. Dans le cas contraire des barrières apparaîtront, qui n'existent pas dans la réalité. Pour confirmer les résultats obtenus, les données de résistances choisies devraient être validées, par exemple en observant les flux réels d'individus. Toutefois, il est difficile d'obtenir de telles données à large échelle. Les données génétiques pourraient permettre également de donner des informations supplémentaires, par exemple en choisissant les résistances du paysage permettant de maximiser la corrélation entre la distance géographique et la distance génétique.

Une autre limite potentielle dans l'analyse réalisée vient du fait que seul le plus court chemin est considéré (Laita et al., 2011). Il est par conséquent possible qu'un flux représenté entre deux habitats soit le seul flux possible et dans ce cas, il n'est pas sûr que les habitats soient réellement connectés. En effet, on ne peut pas considérer que l'espèce sache à priori quel est le plus court chemin, autrement dit qu'elle soit capable à chaque étape de faire le meilleur choix compte tenu de l'ensemble des possibilités (Avon and Bergès, 2014). En réalité, les individus n'utilisent pas un seul chemin à moindre coût, mais plusieurs routes (Pinto and Keitt, 2009). Si un seul itinéraire est possible, il n'est pas sûr qu'il soit emprunté. Ceci est encore plus vrai pour *P. major*, qui ne choisit pas son itinéraire, mais dont le déplacement dépend des courants atmosphériques, des animaux, des véhicules, des personnes, etc. qui peuvent favoriser sa dispersion. Certains logiciels, tels que Circuitscape (voir annexe A.1) permettent de prendre en compte plusieurs chemins.

3 Impact de l'urbanisation sur l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique du papillon *Pieris rapae* dans la région de Marseille

L'étude de la connectivité fonctionnelle telle que réalisée dans la première partie de ce projet permet d'estimer les flux génétiques entre les différents espaces verts. Dans ce contexte, le but de la deuxième partie de ce projet est d'utiliser des résultats d'analyses de chemins à moindre coût pour réaliser des simulations des flux génétiques et estimer l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique pour *Pieris rapae* dans la région de Marseille.

Une étude de diversité génétique avait été réalisée dans cette région à partir de données génétiques réelles de *P. rapae* échantillonnées le long d'un transect allant de la périphérie vers le centre de Marseille (Schoville et al., 2013). Cette étude avait permis de mettre en évidence une diminution de la diversité génétique dans les milieux plus urbanisés. Le but des simulations réalisées est de pouvoir étudier plusieurs transects afin d'analyser l'impact des éléments paysagers situés le long de ces transects, puis de simuler le comportement d'espèces de papillon possédant une capacité de dispersion plus faible et l'effet d'une intensification de l'urbanisation dans la région étudiée.

Pour rappel, les objectifs plus précis guidant ces analyses sont de :

- Simuler les flux génétiques et les changements au cours du temps dans les populations et les génotypes pour *P. rapae* dans la région de Marseille.
- Mesurer l'évolution de la diversité génétique le long de quatre transects allant de la périphérie vers le centre de Marseille au fil de 100 générations afin de comparer l'influence potentielle des différents éléments du paysage situés le long de ces transects
- Réaliser les mêmes simulations pour des espèces de papillon possédant une capacité de dispersion plus faible afin de comparer l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique
- Mesurer l'impact d'une intensification de l'urbanisation sur la diversité génétique en simulant l'évolution du paysage dans des régions pour lesquelles une urbanisation future est supposée

3.1 Données

3.1.1 Zone d'étude

Cette deuxième partie des analyses a été réalisée pour la région de Marseille afin de pouvoir comparer et valider les résultats avec ceux obtenus par Schoville et al. (2013). Dans cette étude, les individus de *Pieris rapae* avaient été échantillonnés le long d'un transect partant du Vieux-Port de Marseille et s'éloignant jusqu'à une distance d'environ 100 km du centre de la ville. Toutefois, les simulations réalisées pour ce projet de master ont été focalisées sur une région plus proche du centre de Marseille afin de présenter un gradient d'urbanisation important sur toute la longueur des transects analysés.

Le périmètre choisi s'étend jusqu'à une distance d'environ 20 km du centre de la ville (Figure 28) et permet ainsi de couvrir des zones possédant différentes densités d'urbanisation et de contenir 36 des 42 sites d'échantillonnage de *P. rapae*.



FIGURE 28 – Zone d'étude avec la commune de Marseille mise en évidence en gris et les points d'échantillonnage de *Pieris rapae* (Schoville et al., 2013) indiqués en orange. Les coordonnées du coin supérieur gauche de la zone d'étude sont (836'200, 1'835'000) et celles du coin inférieur droit (865'000, 1'803'000), dans le système de projection français NTF (Paris) / Lambert zone II (EPSG : 27572).

3.1.2 Données environnementales

Pour cette partie du projet, diverses données environnementales ont été utilisées afin de déterminer les éléments paysagers qui constituent une résistance à la dispersion de *P. rapae* ou au contraire favorisent les flux. Tout d'abord, des fichiers vectoriels étaient disponibles, contenant la digitalisation des forêts, des prairies, des surfaces rudérales, des parcs, des routes, des bordures de routes végétalisées et des bâtiments (avec un attribut indiquant la hauteur de chaque bâtiment). Une classification en six catégories de la couverture du sol était également disponible au format raster^{3.1.1}, ainsi qu'un fichier vectoriel donnant l'emprise très schématique de la zone susceptible d'être touchée par une intensification d'urbanisation avec l'extension de la ville de Marseille. Ces différentes données couvrent l'ensemble de la commune de Marseille et sont présentées plus en détail dans le Tableau 5.

Une autre classification de la couverture du sol, comprenant 12 catégories, était également disponible au format vectoriel et couvre tout le département des Bouches du Rhône. Toutefois, cette classification est très générale et contient des polygones de grande surface qui ne prennent pas en compte les détails dans la couverture du sol. Des informations concernant cette classification sont également disponibles dans le Tableau 5.

3.1.1. Le fichier disponible était un fichier vectoriel mais dans lequel chaque polygone représentait un pixel de 10 m.

3.2. MÉTHODE

TABLE 5 – Caractéristiques des données environnementales utilisées pour déterminer les éléments paysagers qui constituent une résistance à la dispersion de *P. rapae* ou au contraire favorisent les flux.

Donnée	Description	Surface couverte	Format
Forêts, Prairies, Parcs et Végétation rudérale	Digitalisation des surfaces de forêts, de prairies, de parcs et de végétation rudérale	Commune de Marseille	Vecteur, polygones (1 fichier par type de surfaces)
Bâtiments	Emprise de tous les bâtiments, avec un attribut indiquant leur hauteur	Commune de Marseille	Vecteur, polygones
Routes	Ensemble du graphe routier	Commune de Marseille	Vecteur, polygones
Bordures de routes végétalisées	Digitalisation des bordures de routes végétalisées	Commune de Marseille	Vecteur, polygones
Urbanisation	Emprise schématique de la zone susceptible d'être urbanisée avec l'extension de la ville de Marseille	Commune de Marseille	Vecteur, polygones
Classification de la couverture du sol en 6 catégories	Catégories représentées: surfaces dures (bâtiments, routes, etc.), surfaces mixtes (sol nu et surfaces dures), zones ouvertes (avec végétation peu abondante), forêts, végétation herbacée, ombre.	Commune de Marseille	Raster ^{3.1.1} , résolution 10 m
Classification générale de la couverture du sol en 12 catégories	Classes représentées: Bâtiments, Zones d'activité, Carrière-Décharge, Prairies, Forêts, Broussailles, Vigne-verger, Marais-Tourbière, Marais Salant, Sable-Gravier, Rocher-Eboulis, Eau libre	Département des Bouches du Rhône	Vecteur, polygones

3.2 Méthode

Les données à disposition ont tout d'abord été agrégées afin de créer une classification de la couverture du sol intégrant les différentes informations. Puis des résistances ont été données à chaque classe de couverture du sol et ont permis de calculer les chemins à moindre coût entre les espaces verts favorables pour *P. rapae*. Un graphe paysager a ainsi pu être créé, de façon similaire aux analyses réalisées dans la première partie de ce projet (section 2.2.3).

Les flux de mouvement potentiels ainsi calculés ont ensuite permis de simuler les flux génétiques avec le logiciel *CDPOP*. Ces simulations ont permis d'analyser la variation spatio-temporelle de la diversité génétique le long de quatre transects allant de la périphérie vers le centre de Marseille et d'étudier ainsi l'impact des éléments paysagers situés le long des transects.

Les mêmes analyses ont ensuite été réalisées pour des espèces de papillon possédant une capacité de dispersion plus faible que celle de *P. rapae* afin de comparer l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique.

Finalement, les cartes de couverture du sol ont été mises à jour afin de simuler des modifications du paysage dans des zones susceptibles d'urbanisation et les analyses de diversité génétique ont à nouveau été réalisées, afin de comparer les résultats et d'étudier l'impact d'une intensification de l'urbanisation sur l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique.

Ces différentes étapes sont présentées sur le diagramme de la Figure 29 et font chacune l'objet d'un sous-chapitre.

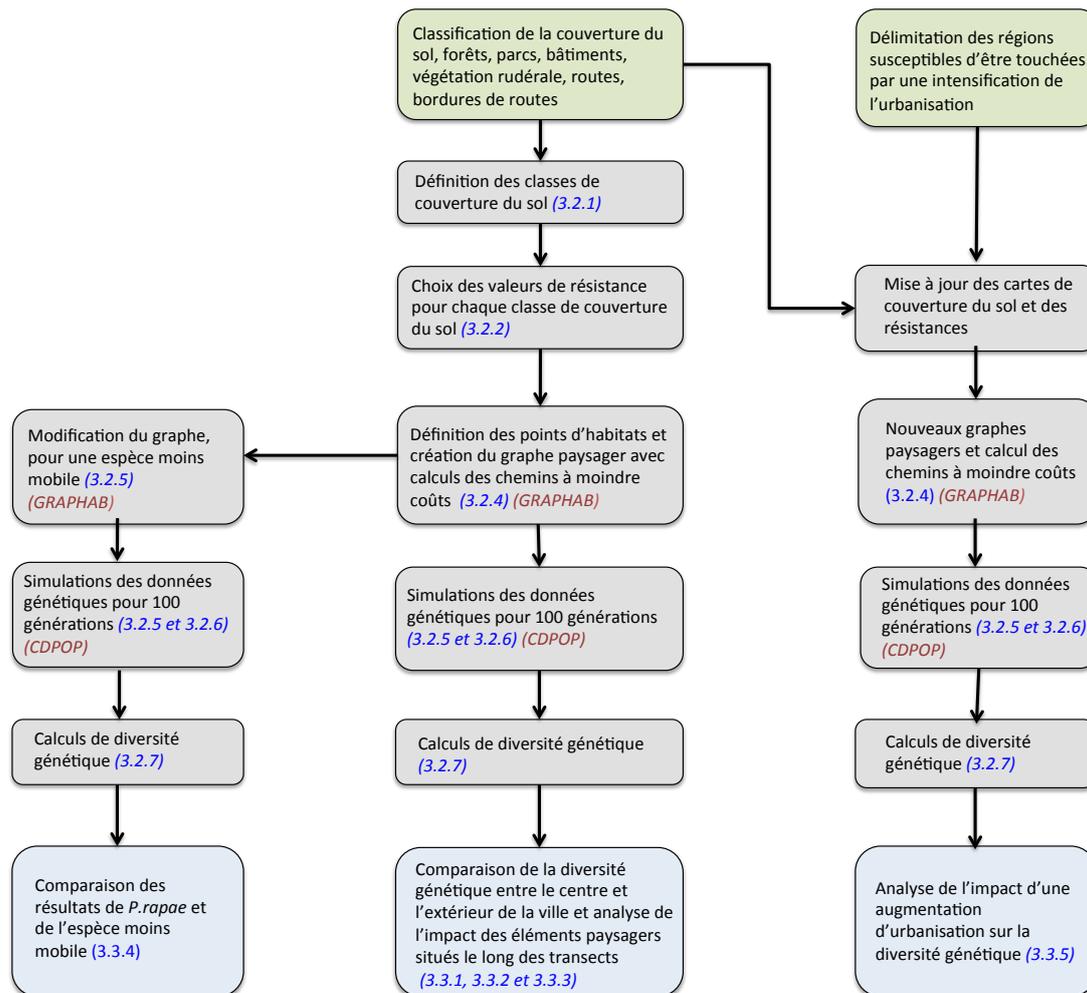


FIGURE 29 – Méthode suivie pour les analyses de l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique dans la région de Marseille. Les données utilisées sont présentées en vert, les différentes étapes de la méthode en gris et les résultats permettant de répondre aux objectifs en bleu. Les numéros des sous-chapitres expliquant les étapes de la méthode ou présentant les différents résultats sont indiqués en bleu et les logiciels spécifiques utilisés sont indiqués en rouge.

3.2.1 Définition des classes de couverture du sol utilisées pour les analyses

Les données environnementales ont été agrégées afin de créer une classification de la couverture du sol qui regroupe les différentes informations disponibles. La classification de la couverture du sol en 6 catégories disponible pour la commune de Marseille a été utilisée comme donnée de base. Les fichiers vectoriels plus précis contenant les surfaces de forêts, les bâtiments, les parcs et les zones rudérales ont ensuite été superposés sur cette carte. Si la classe assignée par la classification de départ ne correspondait pas aux polygones des fichiers vectoriels, la classe a été choisie en fonction des polygones, considérés comme plus précis.

Une partie de la zone d'étude n'était toutefois pas située dans la commune de Marseille où ces différentes données étaient disponibles (classification en 6 catégories et fichiers vectoriels). Pour cette région, la classe de couverture du sol a donc été assignée selon les données de la classification générale de la couverture du sol contenant 12 catégories, qui couvrait tout le département des Bouches du Rhône.

Les classes finalement retenues sont :

- Les surfaces imperméables (routes, parkings, surfaces bétonnées, etc.). Ces surfaces comprennent les pixels classés comme "surfaces dures" dans la classification en 6 catégories disponible pour la commune de Marseille et qui n'étaient pas situés sous des polygones de bâtiments. A l'extérieur de la commune de Marseille, les pixels classés comme "zones d'activité" ont également été assignés dans cette catégorie.
- Quatre classes de bâtiments (0-2 m, 2-5 m, 5-10 m, >10 m). Pour la région située en dehors de la commune de Marseille, la hauteur des bâtiments n'était pas connue et tous les bâtiments ont été classés dans la catégorie 5 à 10 m.
- Les surfaces mixtes (sol nu et surfaces imperméables). Cette catégorie correspond à une classe déjà présente dans la classification en 6 catégories. Pour la région située à l'extérieur de la commune de Marseille, les pixels définis comme "carrière et décharge" ont été assignés dans cette classe.
- Les espaces verts (végétation et parcs). Cette catégorie regroupe les éléments de la classe "végétation herbacée" ainsi que les polygones des fichiers vectoriels de prairies, de parcs et de surfaces rudérales. A l'extérieur de la commune de Marseille, les surfaces classées comme "prairie" et comme "broussailles" ont également été assignées dans cette classe (ainsi que les quelques surfaces de "vignes et vergers", peu nombreuses). Les surfaces de végétation, de parcs et de zones rudérales ont été placées dans la même catégorie car il s'agit de surfaces favorables pour *P. rapae*, pouvant constituer un habitat potentiel pour cette espèce.
- Les forêts. Cette classe regroupe les surfaces définies comme forêts dans les classifications de la couverture du sol ainsi que les polygones du fichier vectoriel des forêts.
- Les surfaces ouvertes. Cette catégorie correspond à la classe "zones ouvertes" de la classification en 6 catégories. Pour la région extérieure à la commune de Marseille, la classe "rocher et éboulis" a également été assignée dans cette catégorie.
- Les zones d'ombre. Cette classe était définie dans la classification de la couverture du sol en 6 catégories. Lorsqu'aucune autre information ne permettait de définir la couverture du sol de ces pixels, cette catégorie a été maintenue.
- Les surfaces d'eau. Cette classe était définie dans la classification de la couverture du sol disponible pour la région extérieure à la commune de Marseille.

Les informations concernant ces différentes classes sont résumées dans le Tableau 6. La classification de la couverture du sol ainsi obtenue a ensuite été rastérisée avec une résolution de 10 m, pour les analyses avec *Graphab*.

TABLE 6 – Classes de couverture du sol utilisées pour les analyses de connectivité permettant de simuler les flux génétiques pour *P. rapae* dans la région de Marseille. Comme certaines données étaient disponibles uniquement pour la commune de Marseille, la définition des classes entre l'intérieur et l'extérieur de la commune n'est pas basée sur les mêmes données.

Classe	Commune de Marseille (classification de la couverture du sol en 6 catégories et fichiers vectoriels)	Extérieur de la commune de Marseille (classification générale de la couverture du sol en 12 catégories)
Bâtiments (0-2 m, 2-5 m, 5-10 m, > 10 m)	Selon le fichier vectoriel des bâtiments et l'attribut de hauteur défini dans ce fichier.	Surface classées dans la catégorie "bâtiment". Tous les bâtiments ont été placés dans la classe 5 à 10 m.
Surfaces imperméables	Pixels classés dans la catégorie "surfaces dures" qui ne sont pas couverts par les polygones du fichier vectoriel des bâtiments.	Surfaces classées dans la catégorie "zones d'activité"
Surfaces mixtes	Surfaces classées dans la catégorie "surfaces mixtes" de la classification disponible	Surfaces classées dans la catégorie "carrière et décharge"
Végétation	Pixels classés dans la catégorie "végétation herbacée" ou couverts par les polygones des fichiers vectoriels des prairies, des parcs ou des surfaces rudérales.	Surfaces classées dans les catégories "prairie" et "broussailles" (ainsi que les surfaces peu nombreuses de "vignes et vergers").
Parcs	Surfaces couvertes par les polygones du fichier vectoriel des parcs.	-
Forêts	Pixels classés dans la catégorie "forêts" ou couverts par les polygones du fichier vectoriel des forêts	Surfaces classées dans la catégorie "forêt"
Surfaces ouvertes	Pixels classés dans la catégorie "zones ouvertes"	Surfaces classées dans la catégorie "rochers et éboulis"
Ombre	Pixels classés dans la catégorie "ombre" pour lesquelles aucune autre information n'était disponible.	-
Eau	-	Surfaces classées dans la catégorie "eau libre"

3.2.2 Choix des valeurs de résistance pour chaque classe de couverture du sol

Les résistances attribuées à chaque classe de couverture du sol sont très similaires à celles définies pour *P. rapae* dans la première partie de ce projet (section 2.2.2). A nouveau, la distance maximale de dispersion a été fixée à 4 km pour les femelles, plus mobiles que les mâles. Les bâtiments, les surfaces imperméables, les forêts et les zones ouvertes ont reçu exactement les mêmes résistances que celles définies dans la section 2.2.2 (voir Tableau 7).

Une valeur de résistance de 5 a été donnée aux surfaces mixtes, constituées de surfaces imperméables et de sol nu. Cette valeur a été choisie légèrement supérieure à la résistance des zones ouvertes (résistance de 3) afin de tenir compte des éléments imperméables, peu favorables pour *P. rapae*.

Pour les régions classées comme zone d'ombre, la couverture du sol réelle n'était pas connue. Par souci de simplicité, il a été considéré que ces ombres étaient causées par des bâtiments et que la majorité de ces surfaces situées à proximité des bâtiments pouvaient être classées comme surfaces imperméables (résistance de 10). Une résistance plus faible aurait également pu être choisie, mais le cas le plus défavorable a ici été privilégié afin d'éviter que les zones d'ombre ne constituent des corridors favorables pour la dispersion.

Toutes les résistances utilisées sont résumées dans le Tableau 7.

TABLE 7 – Résistances attribuées à chaque classe de couverture du sol pour la dispersion de *P. rapae*. La distance maximale de dispersion a été définie à 4 km, ce qui correspond, pour une résolution de 10 m, à un coût maximal de dispersion de 400.

Classe	Résistance d'un pixel (10m)	Nombre limite de pixel	Dispersion maximale dans le milieu
Bâtiments : hauteur maximale < 2m	10	40	400 m
Bâtiments : 2 m ≤ hauteur maximale < 5 m	20	20	200 m
Bâtiments : 5 m ≤ hauteur maximale < 10 m	50	8	80 m
Bâtiments : hauteur maximale ≥ 10 m	450	0	0 m
Surfaces imperméables	10	40	400 m
Surfaces mixtes	5	80	800 m
Végétation et parcs	1	400	4 km
Forêt	20	20	200 m
Zones ouvertes	3	130	1.3 km
Ombre	10	40	400 m
Eau	10	40	400 m

Afin de simuler les changements du paysage pouvant intervenir dans les régions susceptibles d'urbanisation, une deuxième carte de résistance a été créée en augmentant de 10 la valeur de résistance des surfaces susceptibles d'urbanisation (selon le fichier vectoriel à disposition). Il a été choisi d'augmenter la valeur de résistance de 10 au lieu d'assigner toutes ces surfaces à une seule catégorie car les zones susceptibles d'urbanisation étaient relativement grandes et peu précises et il n'aurait pas été réaliste de toutes les assigner à la même classe de couverture du sol. Cette augmentation de 10 ne correspond pas nécessairement à la situation réelle, mais elle permet de simuler l'augmentation de la résistance de l'environnement.

3.2.3 Logiciel CDPOP

Le logiciel *CDPOP* (Landguth and Cushman, 2010) a pour but de simuler les flux génétiques dans l'environnement et l'évolution génétique des populations au cours du temps. Les habitats d'intérêt sont donnés sous forme de fichiers de points, pouvant être occupés par un individu au maximum, mâle ou femelle. Au début de la simulation, ces points peuvent être occupés par un individu ou être inoccupés. *CDPOP* simule ensuite les mouvements de chaque individu dans l'environnement, leur reproduction et leur descendance, ce qui permet d'estimer l'évolution génétique d'une espèce donnée dans un certain environnement.

Afin de tenir compte des résistances au mouvement constituées par le paysage, une matrice de coût doit être calculée. Cette matrice indique le coût du plus court chemin entre chaque couple de points, qui définit ensuite la probabilité que deux individus puissent se rencontrer et se reproduire. *CDPOP* se base également sur différents

paramètres permettant de caractériser la survie, la reproduction et la transmission génétique de l'espèce étudiée (taux de mortalité, nombre de descendants, taux de mutation, etc.). A chaque génération, un individu au maximum sera conservé en chaque point d'habitat. Les individus supplémentaires peuvent migrer vers d'autres points libres, si le coût de déplacement le permet, ou mourir. Le nombre de générations simulées est choisi par l'utilisateur.

Les résultats fournissent un fichier .csv pour chaque génération indiquant le génotype des individus présents en chacun des points. Ces résultats permettent ainsi d'estimer la diversité génétique des populations et son évolution au cours du temps.

3.2.4 Définition des points d'habitat potentiel et création du graphe paysager

Afin de réaliser les simulations génétiques, la première étape est de définir les points d'habitat où des individus pourront être présents et entre lesquels les flux génétiques seront simulés. Afin de pouvoir comparer la diversité génétique entre les différentes régions de Marseille dans lesquelles on observe des niveaux d'urbanisation différents, ces points ont été répartis du centre de la ville (Vieux-Port de Marseille) jusqu'en périphérie.

Pour définir la position de ces points, quatre transects ont tout d'abord été dessinés et ont permis de délimiter douze zones sur le territoire (Figure 30), qui correspondent pour chaque transect à une zone du centre ville (zone intérieure ; rouge), une zone intermédiaire (bleu) et une zone périphérique (vert). Ces zones ont été délimitées afin de pouvoir ensuite comparer les diversités génétiques estimées dans chacune d'entre elles et l'évolution de ces diversités au cours du temps. Les transects ont été définis dans 4 directions différentes, choisies afin d'être représentatives de la zone d'étude. Le transect B a été défini afin de contenir les points d'échantillonnage de *P. rapae* utilisés par (Schoville et al., 2013).

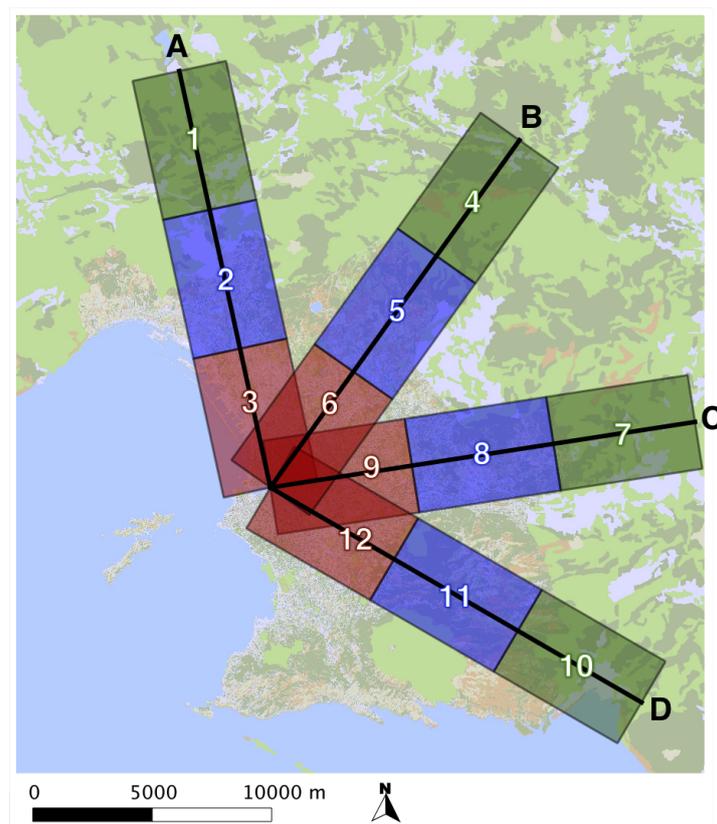


FIGURE 30 – Transects définis pour les études de l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique. Sur chaque transects, trois zones possédant des niveaux d'urbanisation différents ont été délimitées pour ensuite comparer les diversités génétiques le long des transects : zones intérieures (3,6,9,12), zones intermédiaires (2,5,8,11) et zones extérieures ou périphériques (1,4,7,10). Le transect B correspond au transect d'échantillonnage de *P. rapae* utilisé par (Schoville et al., 2013).

Les points d'habitat potentiel, utilisés pour les simulations, ont ensuite été placés dans chacune de ces zones possédant des densités d'urbanisation différentes. Le même nombre de points a été défini dans chaque zone afin de pouvoir permettre une meilleure comparaison de la diversité génétique. Il a été choisi de définir 100 points par zones afin de limiter les temps de simulations tout en gardant un nombre de points suffisant pour que les calculs de diversité génétique soient significatifs. Ces points ont été choisis en s'assurant tout d'abord que les plus grands espaces verts soient représentés puis en choisissant des points aléatoirement parmi les espaces verts plus petits. Plus précisément, la démarche suivie a été la suivante :

- Les points d'échantillonnage des données génétiques de *P. rapae* utilisées par Schoville et al. (2013) ont été choisis en priorité puisqu'il s'agit de points où la présence de *P. rapae* a été observée.
- Avec *Graphab*, tous les espaces verts d'une surface minimale de 200 m² ont ensuite été délimités, en agrégeant les pixels de la classe "végétation et parcs" avec un schéma de 8-connexité (taille minimale de 200 m² choisie en raison des limites de capacité de calculs).
- Trois points ont été placés aléatoirement dans chaque espace vert ayant une surface supérieure à 5 ha. Ces trois points ont été choisis afin d'assurer que ces grands espaces soient représentés, en supposant que les espaces verts plus grands ont plus de chance d'être occupés par des individus. Ce nombre a été limité à trois afin d'éviter que les 100 points d'une zone ne soient répartis uniquement dans ces grands espaces.
- Un point a été placé dans les espaces verts ayant une surface comprise entre 1 ha et 5 ha afin d'assurer que ces espaces soient représentés.
- Finalement, dans chaque zone, les points manquants pour arriver à un total de 100 ont été choisis aléatoirement dans les espaces verts d'une surface supérieure à 200 m².

En réalité, des individus sont également présents entre les différents transects définis. Même si ces individus ne seront pas pris en compte dans les calculs de diversité génétique, ils sont importants pour simuler de façon réaliste les flux de gènes entre les différentes zones. Par conséquent, des points ont également été ajoutés aléatoirement dans ces régions. Le nombre de points ajoutés dans ces zones a été choisi afin que la distance moyenne entre les points soit homogène sur toute la zone d'étude. Les points finalement retenus sont présentés sur la Figure 31.

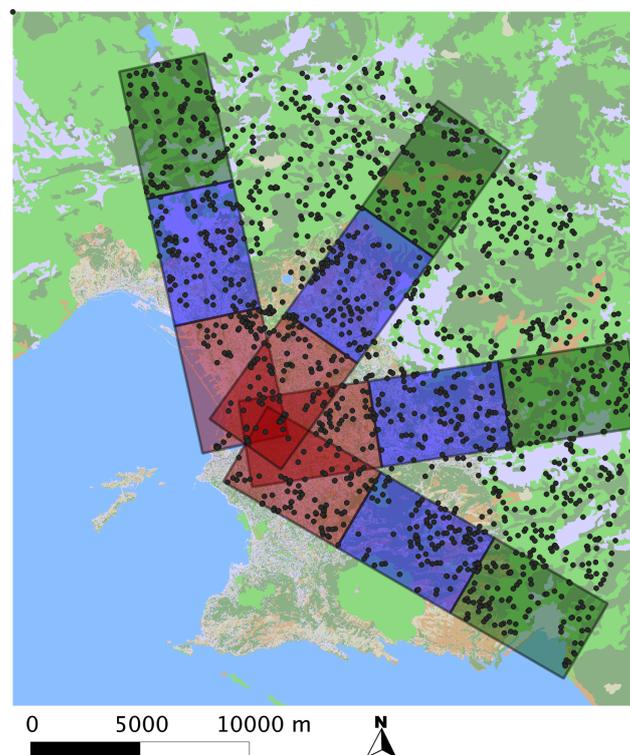


FIGURE 31 – Points d'habitats potentiels définis pour les études de l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique. Les flux de gènes seront simulés entre ces couples de points, qui représentent des habitats potentiels pour *P. rapae*. Au début des simulations, chaque point peut être occupé par un individu ou être libre. Pour la suite, à chaque génération, un individu au maximum pourra être conservé en chacun de ces points.

Ces points ont ensuite été importés dans *Graphab* et les chemins à moindre coût ont été calculés entre chaque couple de points, une première fois en utilisant les résistances correspondant à la situation actuelle et une seconde fois en utilisant la carte de résistance simulant une intensification potentielle de l'urbanisation. Les matrices de coûts, donnant le coût des plus courts chemins entre chaque couple de points, ont ensuite été exportées pour pouvoir être utilisées avec *CDPOP*. Les composantes connexes du graphe (voir section 2.2.5) ont également été calculées.

3.2.5 Définition des paramètres utilisés pour les simulations avec *CDPOP*

Les simulations réalisées avec le logiciel *CDPOP* sont basées sur différents paramètres concernant notamment la capacité de mouvement de l'individu, son mode de reproduction et sa descendance. Des paramètres liés au format des données génétiques obtenues comme résultats doivent également être définis. Il faut noter que le choix des différents paramètres n'a pas toujours pu s'appuyer sur des informations trouvées dans la littérature et que pour certains paramètres d'autres valeurs auraient par conséquent également pu être choisies.

Capacité de mouvement

Le mouvement des individus entre les différents points est basé principalement sur trois paramètres : la capacité maximale de dispersion, le coût du plus court chemin entre les différents points et la fonction de mouvement qui définit la façon dont un individu se déplace en fonction des coûts du paysage.

Pour cette étude, la distance maximale de dispersion des femelles de *P. rapae* a été définie à 4 km, estimée à partir de la distance moyenne de dispersion qui est de 2 km environ selon Jones et al. (1980). Les mâles étant moins mobiles que les femelles, leur distance maximale de dispersion a été estimée à 1/3 de celle des femelles, soit 1350 m environ. Les simulations ont également été réalisées pour des espèces de papillon moins mobiles, pour lesquelles la distance maximale de dispersion a été choisie à 2 km pour les femelles et 675 m (1/3) pour les mâles.

La matrice de coût utilisée correspond au fichier exporté par *Graphab*, qui donne le coût du plus court chemin entre chaque couple de point. La même matrice a été utilisée aussi bien pour le coût des déplacements liés à la dispersion que pour ceux liés à la reproduction. Pour la simulation prenant en compte une intensification de l'urbanisation, cette matrice de coût a été remplacée par celle obtenue avec *Graphab* en utilisant la carte de résistance simulant les modifications du paysage induites par une intensification de l'urbanisation.

Les fonctions de mouvement ont été définies comme linéaires, aussi bien pour le mouvement lié à la dispersion que pour le mouvement lié à la reproduction. Ce choix suppose que la relation entre la probabilité de déplacement d'un individu dans le paysage et le coût du déplacement est linéaire, autrement dit, plus la résistance du plus court chemin entre deux points est élevée, moins il y a de chances pour qu'un individu se déplace entre ces points. Les autres choix possibles pour ce paramètre comprenaient notamment la définition de fonctions exponentielles ou quadratiques. Comme aucune information n'a été trouvée à ce sujet, une fonction linéaire a été préférée.

Mode de reproduction et descendance

La reproduction de *P. rapae* est une reproduction de type sexuée, avec possibilité de répétition des mâles et des femelles (Bissoondath and Wiklund, 1996). Pour réaliser les simulations d'une reproduction sexuée avec *CDPOP*, le sexe des individus de départ doit être défini. Pour cette étude, il a été choisi aléatoirement.

Des paramètres permettant de déterminer le nombre de descendants doivent également être définis pour les simulations. Durant sa vie, une femelle de *P. rapae* pond entre 300 et 400 oeufs, mais on peut observer un taux de mortalité de 99% (Richards, 1940). Par conséquent, le nombre de descendants a été défini par une loi de Poisson de paramètre $\lambda = 300$, avec un pourcentage de mortalité de 99%. Comme les différentes générations peuvent parfois partiellement se superposer (Ohsaki, 1982), le taux de mortalité des adultes a été défini à 95%, afin de laisser la possibilité à 5% des individus de survivre pour la génération suivante.

Données génétiques

Les données génétiques utilisées par Schoville et al. (2013) comprenaient 161 marqueurs de type *AFLP* (*Amplified Fragment Length Polymorphism*) (Nos et al., 1995), indiquant la présence ou l'absence d'une allèle dominante. Pour cette étude, des données génétiques du même type ont donc été simulées, afin de pouvoir comparer les résultats des simulations avec les données empiriques du transect B. Par conséquent, le nombre de marqueurs utilisés a été défini à 161 et le nombre d'allèles à 2 (présence ou absence de l'allèle dominante). Une simulation a également été réalisée en considérant non pas 161 marqueurs génétiques mais 500, dans le but d'estimer l'influence potentielle du nombre de marqueurs sur les résultats des simulations. Le génotype des individus de départ a été déterminé aléatoirement (détermination réalisée par *CDPOP*) et le taux de mutation a été défini à $5 * 10^{-4}$ (valeur standard).

Pour les simulations réalisées pour les espèces possédant une capacité de dispersion plus faible, tous les paramètres sont identiques à ceux utilisés pour *P. rapae* à l'exception de la distance maximale de dispersion. Pour les simulations prenant en compte une intensification de l'urbanisation, le seul paramètre modifié est la matrice de coût entre les points. Un fichier plus précis contenant la liste des paramètres utilisés est disponible dans l'annexe A.3. Pour chaque scénario, 100 générations ont été simulées et cinq simulations de *Monte Carlo* ont été réalisées afin de comparer les résultats.

3.2.6 Définition des deux scénarios simulés

Deux scénarios ont été simulés avec *CDPOP*.

Scénario 1 : répartition homogène

Pour le premier scénario, il a été considéré que les individus étaient répartis de façon homogène sur le territoire, autrement dit que tous les points définis comme habitats potentiels dans la section 3.2.4 étaient occupés par un individu au début des simulations.

Scénario 2 : migration depuis la périphérie

Pour le scénario 2, tous les points situés dans les zones du centre de Marseille (zones 3, 6, 9, 12) ont été définis comme inoccupés au début des simulations. Ce scénario a été créé afin de simuler une migration des individus de la périphérie vers le centre. En effet, à partir des résultats de leur étude, Schoville et al. (2013) ont émis l'hypothèse selon laquelle les populations situées dans les régions moins urbanisées en périphérie du centre de Marseille pourraient grandir jusqu'à atteindre leur capacité maximale, puis les individus migreraient vers le centre, dans les zones plus urbanisées. Les régions périphériques agiraient ainsi comme source de biodiversité pour les populations du centre ville.

Ces deux scénarios ont tout d'abord été utilisés pour simuler l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique pour *P. rapae*. Ils ont ensuite également été utilisés pour réaliser les simulations pour des espèces de papillon ayant une capacité de dispersion plus faible, puis en prenant en compte l'intensification future de l'urbanisation.

3.2.7 Calcul de la diversité génétique

Les simulations réalisées avec *CDPOP* fournissent comme résultat un fichier *.csv* pour chaque génération comprenant le génotype des individus situés en chaque point d'habitat. Ces résultats sont fournis sous forme de table contenant une colonne pour chaque allèle (2 allèles par marqueurs) et une ligne pour chaque individu. Un code de 0, 1 ou 2 est utilisé, 0 indiquant l'absence de l'allèle, 1 indiquant l'hétérozygotie et 2 indiquant l'homozygotie, ce qui correspond à des informations obtenues avec des marqueurs de type *Single Nucleotide Polymorphism (SNP)*. Toutefois, comme les données empiriques utilisées par Schoville et al. (2013) étaient des marqueurs de type *AFLP*, les résultats de *CDPOP* ont été recodés afin d'obtenir des données similaires et de comparer au mieux les résultats. Pour ce faire, la première allèle a été définie arbitrairement comme allèle dominante et un code de 1 a été donné si cette allèle était présente (homozygote ou hétérozygote) et 0 si elle était absente (Tableau 8).

TABLE 8 – Méthode utilisée pour recoder les données génétiques obtenues avec *CDPOP* correspondant à des marqueurs de type *SNPs* (gauche) pour obtenir des données de type *AFLP* (droite). La première allèle est considérée comme étant l'allèle dominante. Une valeur de 1 est notée pour le marqueur *AFLP* si cette allèle est présente au moins une fois et de 0 sinon.

Allèle 1	Allèle 2		Allèle 1 (dominante)
2	0	→	1
1	1		1
0	2		0

La diversité génétique a ensuite été calculée dans les douze zones de densités d'urbanisation différentes, définies dans la section 3.2.4. Deux indices de diversité génétique ont été utilisés : la différence moyenne dans les populations (*Average Difference Within Populations - ADW*) (McCain et al., 1992) et l'indice de Nei (diversité génétique moyenne par locus) (Nei, 1973).

Average Difference Within Populations - ADW

L'indice *ADW* est basé sur la mesure de la dissimilarité entre les individus. Il est donné par (Kosman, 2003) :

$$ADW = \frac{1}{n^2} \sum_{i,j=1}^n m(x_i, x_j) \quad (3.2.1)$$

avec n le nombre d'individus dans la population, x_i et x_j deux individus de la population, et :

$$m(x_i, x_j) = \frac{1}{k} d(x_i, x_j) \quad (3.2.2)$$

où k est le nombre de marqueurs et $d(x_i, x_j)$ est le nombre de marqueurs pour lesquels deux individus x_i et x_j répondent différemment. Pour des marqueurs de type *AFLP*, cette réponse différente correspond à la présence de l'allèle dominante chez l'un des individus et son absence chez l'autre individu.

Indice de Nei

L'indice de Nei correspond à l'hétérozygotie moyenne attendue (Kosman, 2003) :

$$Hs = \frac{1}{k} \sum_k (1 - p^2 - q^2) \quad (3.2.3)$$

où k est le nombre de marqueurs, p est la fréquence de l'allèle dominante, q la fréquence de l'allèle récessive ($q = 1 - p$) et $(1 - p^2 - q^2)$ est l'hétérozygotie attendue (*He*). La valeur maximale de cet indice est de 0.5. En supposant un équilibre d'Hardy-Weinberg, et en notant A l'allèle dominante et a l'allèle récessive, on a :

Génotype	AA	Aa	aa
Fréquence	p^2	$2pq$	q^2

Avec des marqueurs de type *AFLP*, seule la fréquence totale d'apparition du marqueur dominant peut être déterminée, soit $(AA + Aa)$. Si on note f cette fréquence et que l'on suppose un équilibre d'Hardy Weinberg, on a alors :

$$\begin{aligned} q^2 &= 1 - f \\ q &= \sqrt{(1 - f)} \end{aligned} \quad (3.2.4)$$

et $p + q = 1$, donc :

$$\begin{aligned} p &= 1 - q = 1 - \sqrt{(1 - f)} \\ He &= 1 - p^2 - q^2 = 1 - (1 - \sqrt{(1 - f)})^2 - (1 - f) \\ Hs &= \frac{1}{k} \sum_k (1 - (1 - \sqrt{(1 - f)})^2 - (1 - f)) \end{aligned} \quad (3.2.5)$$

Pour chaque scénario, chaque génération et chaque zone, ces deux indices ont été calculés avec un code *Matlab* (voir annexe A.4). Les résultats ont permis de créer des graphiques présentant pour chaque transect l'évolution de la diversité génétique dans chacune des zones en fonction des 100 générations. Comme cinq simulations de *Monte Carlo* avaient été réalisées, la moyenne des indices obtenus pour chaque simulation a également été calculée.

3.3 Résultats

Les résultats présentés dans cette section correspondent chaque fois aux résultats moyens des cinq simulations de *Monte Carlo*.

3.3.1 Connectivité entre les points d'habitat définis pour les simulations

La Figure 32 présente en orange les chemins à moindre coût calculés avec *Graphab* pour la dispersion de *Pieris rapae* entre les points définis comme habitats pour les simulations. Les différentes composantes connexes du graphe sont indiquées en noir. On constate que la plupart des points des zones intermédiaires et périphériques sont bien connectés et qu'ils sont presque tous situés dans la même composante connexe (à l'exception de deux points dans la zone 8 et un point dans la zone 11). Dans cette composante contenant un très grand nombre de points, de nombreux échanges sont donc possibles, ce qui devrait favoriser les flux génétiques, permettant le maintien d'une diversité génétique relativement élevée. A l'inverse, plusieurs points des zones intérieures (3,6,9,12) ne sont pas compris dans cette grande composante et sont déconnectés de la périphérie.

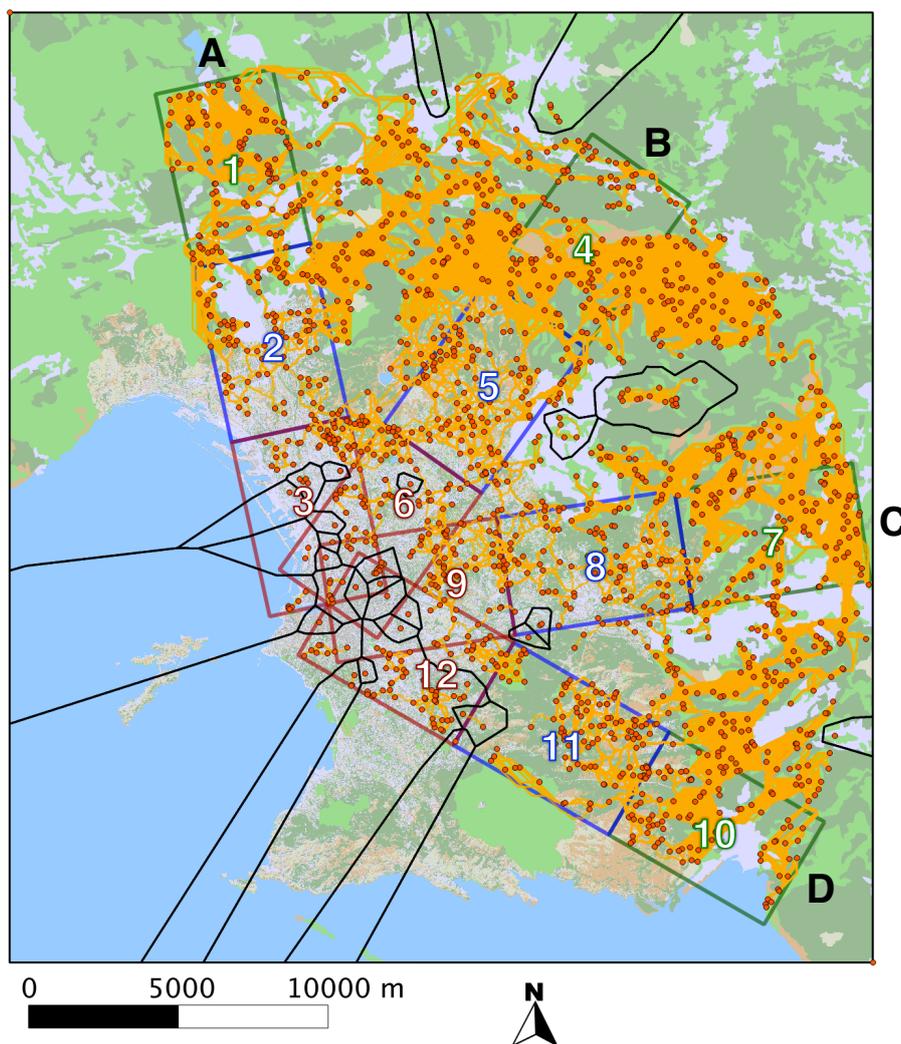


FIGURE 32 – Chemins à moindre coût entre les différents points définis pour les simulations (orange) et composantes connexes du graphe (groupes d'habitats qui sont tous reliés les uns aux autres par des flux potentiels permettant les échanges ; noir). Une grande composante regroupe la plupart des points des zones périphériques et intermédiaires, permettant de nombreux échanges entre les habitats. En revanche, dans les zones intérieures, les points sont répartis dans de nombreuses petites composantes indiquant peu d'échanges possibles entre les habitats et une absence de connectivité avec la périphérie.

En étudiant plus précisément les différents transects et la connectivité entre les zones intérieures et périphériques, on remarque :

- Transect A : les zones extérieures (1) et intermédiaires (2) sont bien connectées. La zone intérieure (3) contient un groupe de points bien connectés entre eux (dans le coin supérieur droit de la zone). Ce groupe de points est également relié à la zone n°2 et fait partie de la plus grande composante observée, indiquant des échanges possibles avec la périphérie. En revanche, d'autres points de la zone intérieure font partie de composantes comprenant très peu de points et sont isolés des zones extérieures. Au total, 7 points de la zone 3 sont complètement isolés et 32 ne sont pas reliés à la périphérie.
- Transect B. A nouveau, les points des zones intermédiaires (5) et périphériques (4) sont bien connectés et le nombre de flux potentiels dans ces zones est important. Les points de ces régions sont également connectés avec un grand nombre de points des zones situées entre les transects. La plupart des points de la zone intérieure (6) sont également reliés aux zones périphériques et font partie de la plus grande composante. On dénombre toutefois 7 points totalement isolés dans la zone intérieure et 23 qui ne sont pas reliés à la périphérie.
- Transect C. Là aussi, les zones extérieures et intermédiaires sont bien connectées, bien que les flux potentiels dans la zone 8 soient relativement peu nombreux. On remarque en revanche que la connectivité entre les zones intérieures et intermédiaires est fragile puisque seuls quelques flux potentiels relient les sites de la zone 8 et ceux de la zone 9. Dans la zone intérieure, 5 points sont totalement isolés et 25 points ne sont pas reliés à la périphérie.
- Transect D. Ce transect se distingue des autres car les flux potentiels en provenance de la périphérie ne peuvent pas atteindre le centre le long du transect. Cette rupture de connectivité est due à une forêt de grande surface visible en vert foncé dans la zone 11, qui empêche les flux potentiels avec les sites de la zone 12. La zone intérieure est ainsi presque totalement déconnectée des zones périphériques, 10 points sont totalement isolés et 76 points ne sont pas reliés à la plus grande composante, permettant les échanges avec la périphérie.

3.3.2 Scénario 1 (répartition homogène)

La Figure 33 présente l'évolution du nombre d'individus dans chaque zone au cours des 100 générations, avec le scénario 1 (répartition homogène). On constate que dans les zones périphériques (vert), le nombre d'individus reste constant et égal à 100 et dans les zones intermédiaires (bleu), il diminue légèrement, tout en restant supérieur à 95 dans les quatre zones. En revanche, pour les régions proches du centre (rouge) le nombre d'individus diminue fortement et se stabilise aux environs de 60 pour le transect A et 70 pour les transects B, C, D.

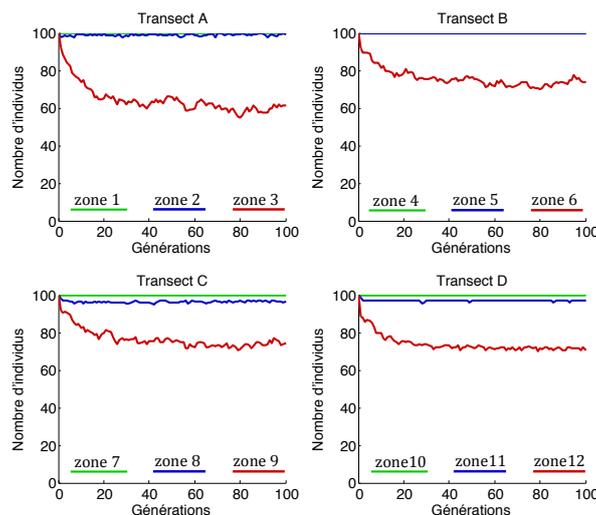


FIGURE 33 – Evolution du nombre d'individus dans chaque zone au cours des 100 générations, pour le scénario 1 (répartition homogène). En rouge, les zones du centre urbain, en bleu les zones intermédiaires et en vert les zones extérieures.

La Figure 34 présente l'évolution de la diversité génétique pour les 100 générations, selon l'indice *ADW* (gauche) et l'indice de *Nei* (droite). Avec l'indice *ADW*, on observe une diversité génétique légèrement plus faible pour les zones intérieures (rouge) que périphériques (vert).

Avec l'indice de *Nei*, on observe également que la diversité génétique est toujours plus faible pour les zones intérieures que pour les zones intermédiaires et périphériques. A la première génération, l'indice de *Nei* est maximal (0.5) puis il diminue dans toutes les zones. Le transect A est le seul pour lequel la diversité génétique de la zone extérieure (zone 1) est inférieure à celle de la zone intermédiaire (zone 2). Pour les autres transects, les indices de *Nei* des zones extérieures et intermédiaires sont toujours très proches. Après 100 générations, les diversités génétiques les plus élevées sont observées dans le transect B (0.44 pour la zone extérieure et intermédiaire et 0.38 pour la zone intérieure).

Les simulations réalisées avec 500 marqueurs génétiques au lieu de 161 fournissent des résultats très similaires (voir annexe A.5).

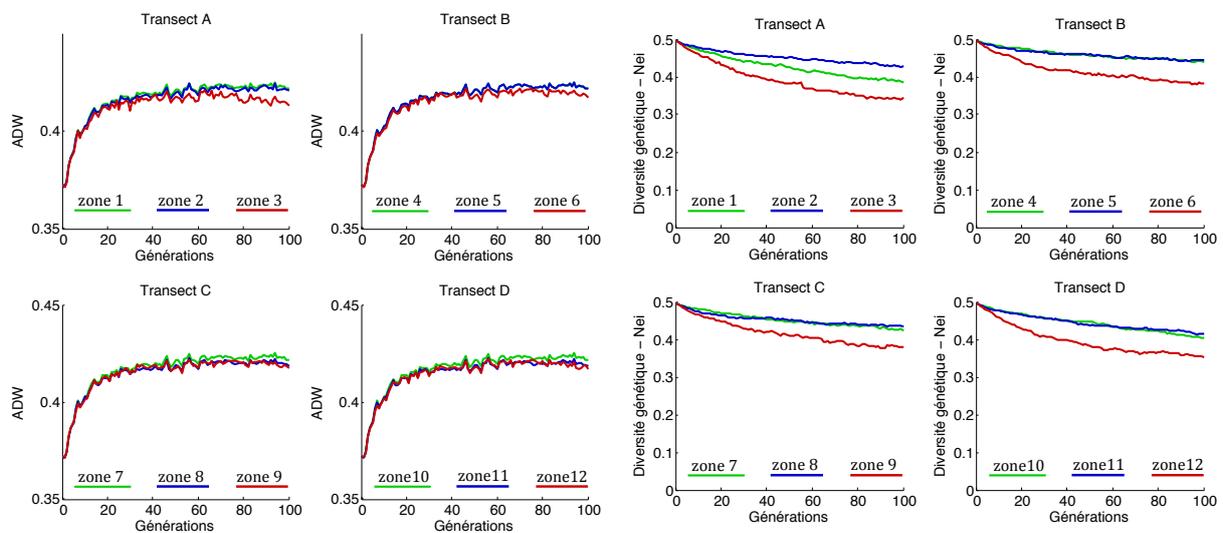


FIGURE 34 – Evolution de la diversité génétique dans chaque zone au cours des 100 générations, selon l'indice *ADW* (gauche) et l'indice de *Nei* (droite), pour le scénario 1 (répartition homogène). En rouge, les zones du centre urbain, en bleu les zones intermédiaires et en vert les zones extérieures. Remarque : la graduation de l'indice *ADW* ne commence pas à 0.

3.3.3 Scénario 2 (migration depuis la périphérie)

La Figure 35 présente l'évolution du nombre d'individus dans chaque zone pour les 100 générations, avec le scénario 2 (migration depuis la périphérie). Comme pour le scénario 1 (répartition homogène), on observe à nouveau que le nombre d'individus dans les zones périphériques reste constant et égal à 100 et que le nombre d'individus dans les zones intermédiaires diminue légèrement mais reste toujours supérieur à 95.

Avec ce scénario, le nombre d'individus dans les zones intérieures est nul au début des simulations, mais il augmente très rapidement (la plupart des points du centre sont colonisés après la première génération) et il se stabilise à des valeurs proches de celles du scénario 1 pour les trois premiers transects (60 ou 70 individus environ). En revanche, une différence importante peut être observée entre les deux scénarios pour le transect D où le nombre d'individus dans la zone intérieure (zone 12) se stabilise vers 70 avec le scénario 1 et vers 25 seulement avec le scénario 2.

En étudiant l'évolution de la diversité génétique (Figure 36), on constate que pour les deux indices (*ADW* et *Nei*) la diversité génétique dans les zones intérieures est toujours inférieure à celle des autres régions, et la différence observée avec l'indice *ADW* est beaucoup plus marquée que celle qui était observée avec le scénario 1. Avec l'indice de *Nei*, on observe des résultats similaires à ceux du premier scénario avec toutefois des diversités génétiques légèrement plus faible pour les zones intérieures après la centième génération, surtout pour le transect D (diversité de 0.35 pour le scénario 1 et 0.21 pour le scénario 2).

3.3. RÉSULTATS

A nouveau, les simulations réalisées avec 500 marqueurs génétiques au lieu de 161 fournissent des résultats très similaires (voir annexe A.5)

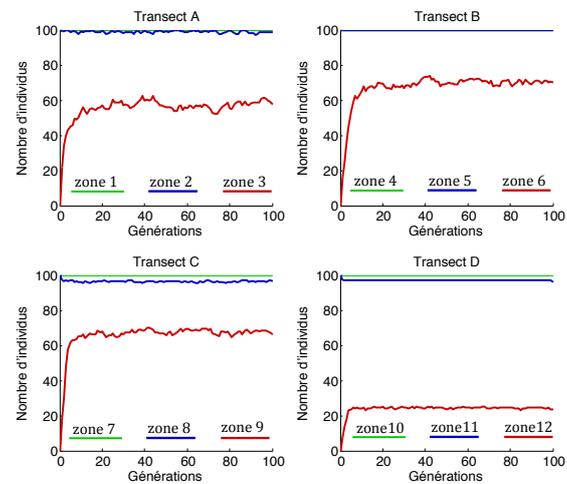


FIGURE 35 – Evolution du nombre d’individus dans chaque zone au cours des 100 générations, pour le scénario 2 (migration depuis la périphérie). En rouge, les zones du centre urbain, en bleu les zones intermédiaires et en vert les zones extérieures.

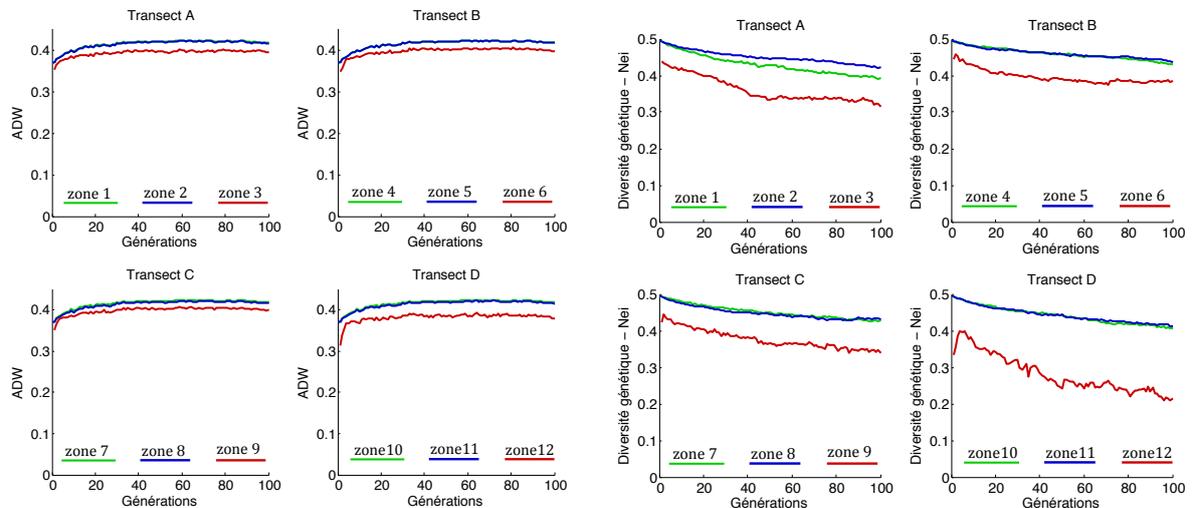


FIGURE 36 – Evolution de la diversité génétique dans chaque zone au cours des 100 générations, selon l’indice *ADW* (gauche) et l’indice de *Nei* (droite), pour le scénario 2 (migration depuis la périphérie). En rouge, les zones du centre urbain, en bleu les zones intermédiaires et en vert les zones extérieures.

3.3.4 Espèces avec une capacité de dispersion plus faible

Connectivité entre les points d'habitat définis pour les simulations

La Figure 37 présente les chemins à moindre coût calculés avec *Graphab* entre les différents points définis pour les simulations, pour des espèces possédant une capacité de dispersion plus faible (2 km au lieu de 4 km). On constate que par rapport aux résultats obtenus pour *P. rapae* (Figure 32), de nombreux flux ont été supprimés et le graphe obtenu contient un nombre beaucoup plus important de composantes connexes. La plupart des points situés dans les zones intérieures ne sont plus du tout reliés avec les zones intermédiaires et périphériques. De nombreux points des zones intermédiaires sont également isolés de la périphérie, à l'exception du transect B, où tous les points de la zone intermédiaire (zone 5) sont encore bien connectés avec ceux des zones extérieures.

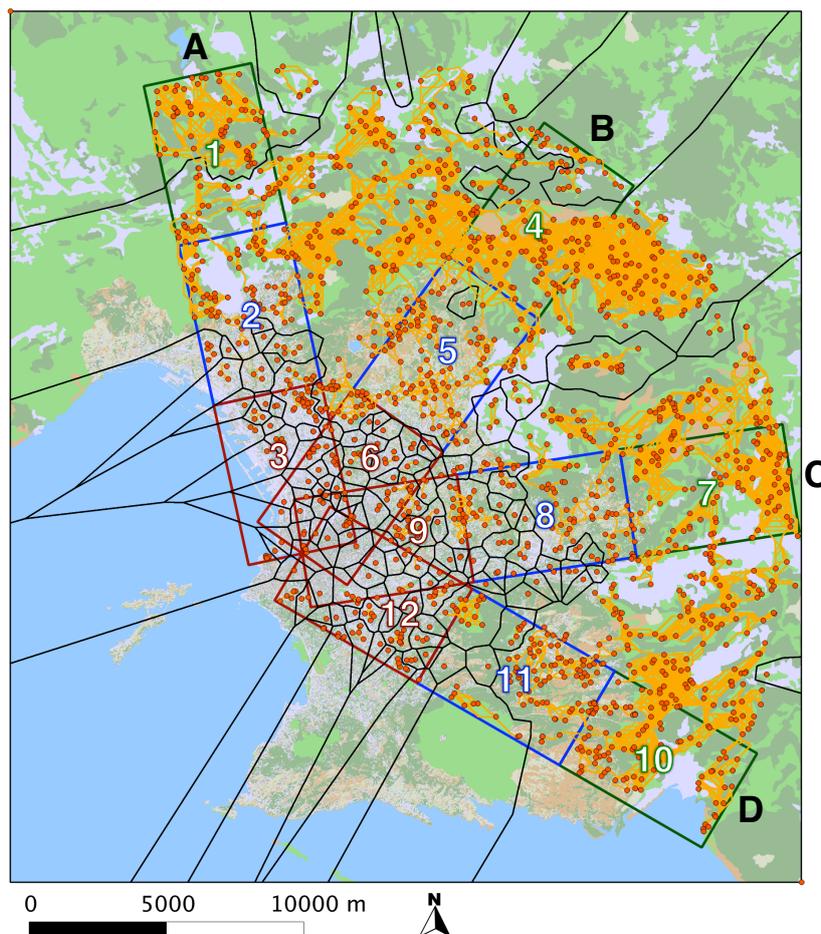


FIGURE 37 – Chemins à moindre coût entre les différents points définis pour les simulations (orange) et composantes connexes du graphe (groupes d'habitats qui sont tous reliés les uns aux autres par des flux potentiels permettant les échanges ; noir) pour des espèces ayant une capacité de dispersion inférieure à celle de *P. rapae* (2 km au lieu de 4 km). Par rapport aux résultats obtenus pour *P. rapae* (Figure 32), on observe un nombre de composantes beaucoup plus élevé. Les points des zones intermédiaires notamment sont répartis dans des petites composantes alors qu'ils étaient auparavant reliés à la plus grande composante contenant également la plupart des points des zones périphériques.

Scénario 1 (répartition homogène)

La Figure 38 présente l'évolution du nombre d'individus pour cette espèce ayant une capacité de dispersion réduite (2 km au lieu de 4 km). On constate que le nombre d'individus dans les zones périphériques reste relativement stable, bien que quelques fluctuations apparaissent. Par contre, contrairement aux résultats obtenus pour *P. rapae*, le nombre d'individus diminue dans toutes les zones intermédiaires, à l'exception du transect B. Cette diminution est moins marquée dans le transect D, où le nombre d'individus se stabilise vers 90, mais elle est importante

3.3. RÉSULTATS

dans les transects B et C où le nombre d'individus descend jusqu'à 70 environ. Enfin, pour les zones intérieures, le nombre d'individus diminue fortement et il ne reste plus que 25 individus environ dans la zone intérieure du transect A, 13 dans celles des transects B et C et 11 dans la zone intérieure du transect D.

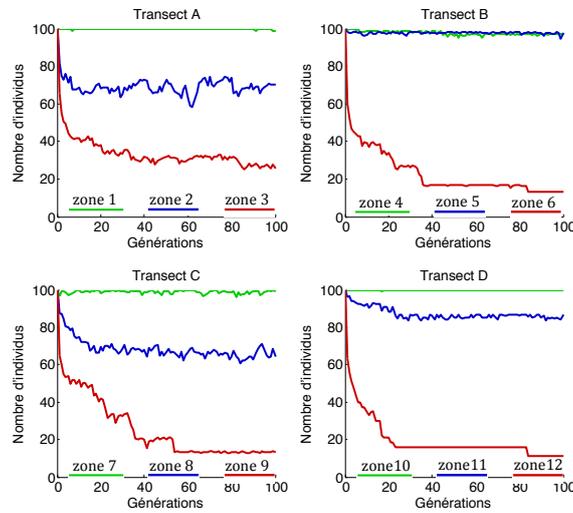


FIGURE 38 – Evolution du nombre d'individus dans chaque zone au cours des 100 générations, pour le scénario 1 (répartition homogène), pour des espèces avec une capacité de dispersion plus faible que *P. rapae* (2 km au lieu de 4 km). En rouge, les zones du centre urbain, en bleu les zones intermédiaires et en vert les zones extérieures.

La Figure 39 présente l'évolution de la diversité génétique dans chaque zone pour les 100 générations, pour cette espèce moins mobile. On observe cette fois un indice *ADW* largement plus faible pour les zones intérieures que pour les autres régions, alors que la différence était beaucoup moins marquée avec les résultats du scénario 1 pour *P. rapae* (Figure 34). L'indice de *Nei* diminue également très fortement dans les zones intérieures, notamment pour le transect C où l'indice de *Nei* après 100 générations n'est plus que de 0.02. La diversité génétique dans les zones périphériques est en général plus élevée que celle des zones intermédiaires et cette observation est cette fois également valable pour le transect A. Finalement, pour toutes les zones, l'indice de *Nei* après 100 générations est plus faible que pour le même scénario simulé pour *P. rapae*.

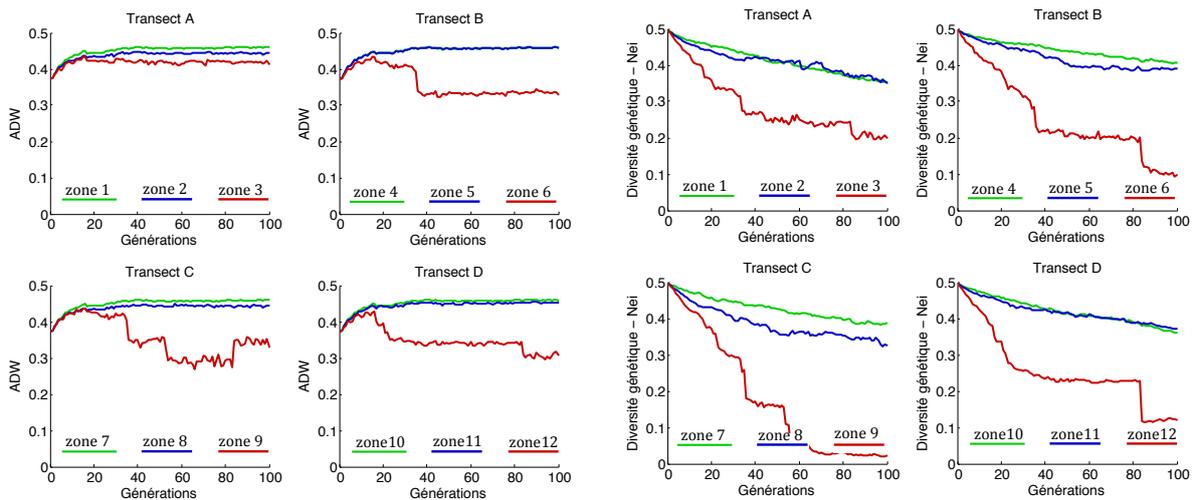


FIGURE 39 – Evolution de la diversité génétique dans chaque zone au cours des 100 générations, selon l'indice *ADW* (gauche) et l'indice de *Nei* (droite), pour le scénario 1 (répartition homogène), pour des espèces avec une capacité de dispersion plus faible que *P. rapae* (2 km au lieu de 4 km).

Scénario 2 (migration depuis la périphérie)

La Figure 40 présente l'évolution du nombre d'individus avec une diminution de la capacité de dispersion, pour le scénario 2 (migration depuis la périphérie). Les résultats obtenus pour les zones périphériques et intermédiaires sont similaires à ceux du scénario précédent. De même, dans les zones intérieures des transects A, B et C, le nombre d'individus se stabilise rapidement à des valeurs proches de celles du scénario 1 (28 individus dans la zone intérieure du transect A, 13 individus dans les zones intérieures des transects B et C). En revanche, dans la zone intérieure du transect D, le nombre d'individus reste très faible dès les premières générations et 6 individus seulement arrivent à coloniser cette zone.

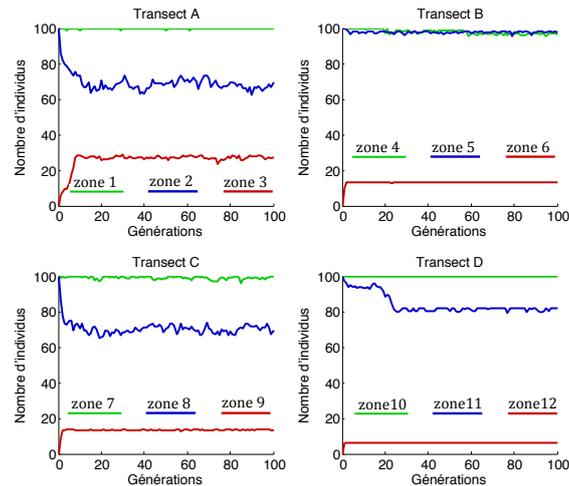


FIGURE 40 – Evolution du nombre d'individus dans chaque zone au cours des 100 générations, pour le scénario 2 (migration depuis la périphérie), pour des espèces avec une capacité de dispersion plus faible que *P. rapae* (2 km au lieu de 4 km).

En observant l'évolution de la diversité génétique (Figure 41), les résultats sont à nouveau similaires à ceux du scénario précédent, mais plus stables (l'indice *ADW* présente moins de fluctuations et la diminution de l'indice de *Nei* est plus régulière sur les générations). Avec l'indice de *Nei*, la diversité génétique dans la zone 12 est toutefois bien plus faible qu'avec le scénario précédent (0.018 au lieu de 0.12).

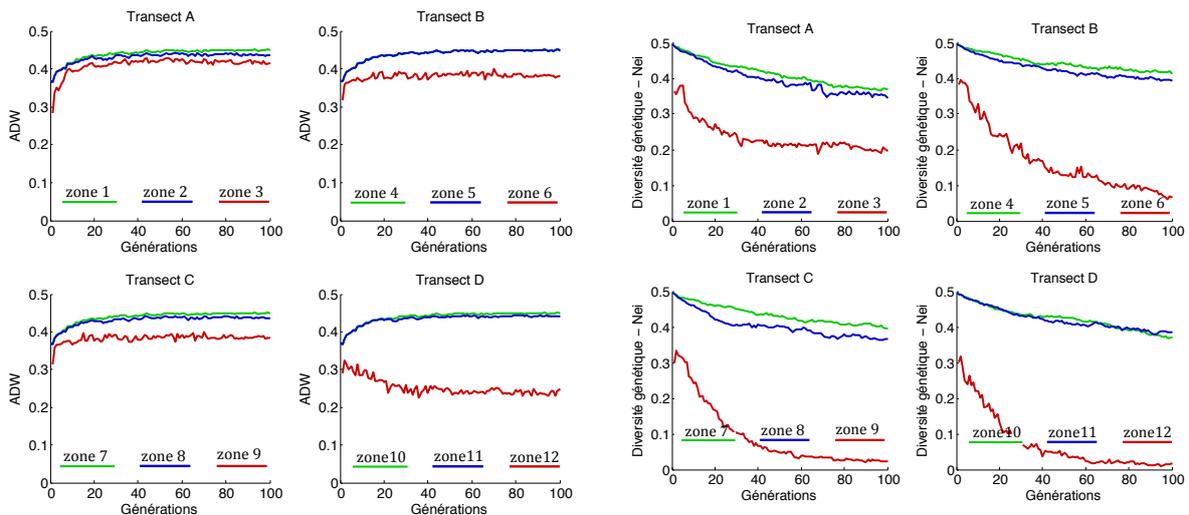


FIGURE 41 – Evolution de la diversité génétique dans chaque zone au cours des 100 générations, selon l'indice *ADW* (gauche) et l'indice de *Nei* (droite), pour le scénario 2 (migration depuis la périphérie), pour des espèces avec une capacité de dispersion plus faible que *P. rapae* (2 km au lieu de 4 km).

3.3.5 Impact d'une intensification d'urbanisation

Flux de mouvement

La Figure 42 présente les chemins à moindre coût calculés avec *Graphab* entre les différents points d'habitat, en simulant les modifications du paysage induites par une intensification de l'urbanisation. On constate que par rapport aux résultats obtenus pour la situation actuelle, sans intensification de l'urbanisation (Figure 32), de nombreux flux ont été supprimés. Un grand nombre de composantes connexes ont été également créées, principalement dans les zones intérieures où la plupart des points sont maintenant totalement déconnectés des zones intermédiaires et périphériques. De plus, de nombreux points des zones intermédiaires sont également isolés de la périphérie, à l'exception du transect B où la zone 5 est encore bien connectée avec un grand nombre d'autres habitats.

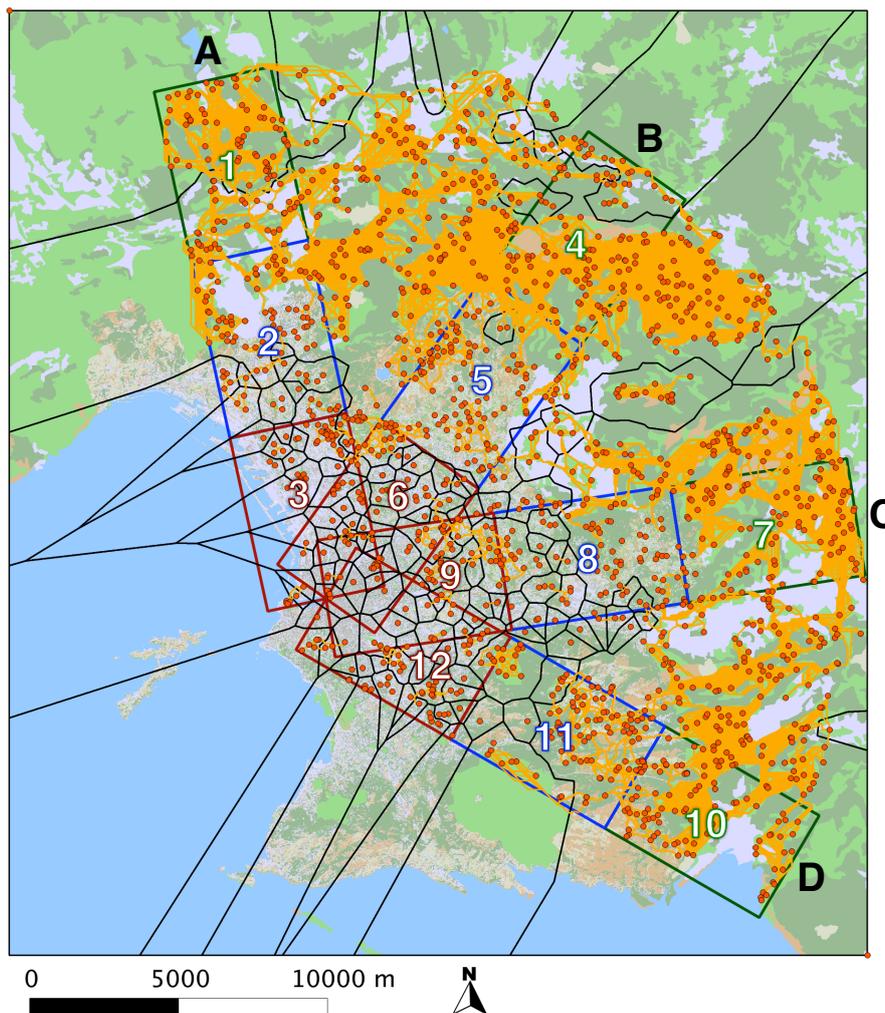


FIGURE 42 – Chemins à moindre coût entre les différents points définis pour les simulations (orange) et composantes connexes du graphe (groupes d'habitats qui sont tous reliés les uns aux autres par des flux potentiels permettant les échanges ; noir) en tenant compte des modifications du paysage induites par une intensification de l'urbanisation. Par rapport aux résultats obtenus sans l'intensification d'urbanisation (Figure 32), on observe un nombre de composantes beaucoup plus élevé. De nombreux points des zones intermédiaires sont maintenant répartis dans des petites composantes alors qu'ils étaient auparavant reliés à la plus grande composante contenant également la plupart des points des zones périphériques.

Scénario 1 (répartition homogène)

En observant l'évolution du nombre d'individus après avoir simulé une intensification d'urbanisation (Figure 43), on constate que le nombre d'individus dans les zones périphériques reste toujours relativement stable. En revanche,

le nombre d'individus diminue dans les zones intermédiaires, ce qui n'était pas le cas pour la situation actuelle, sans intensification de l'urbanisation (Figure 33). Ceci est particulièrement visible pour les transects A et C où le nombre d'individus dans les zones intermédiaires se stabilise vers 54 (zone 2) et 46 (zone 8). Pour le transect C, le nombre d'individus dans la région intermédiaire devient ainsi très proche de celui de la zone intérieure. De plus, pour les quatre transects, le nombre d'individus dans la zone intérieure est bien plus faible que pour le cas sans l'intensification de l'urbanisation (environ 30 à 40 individus en moins).

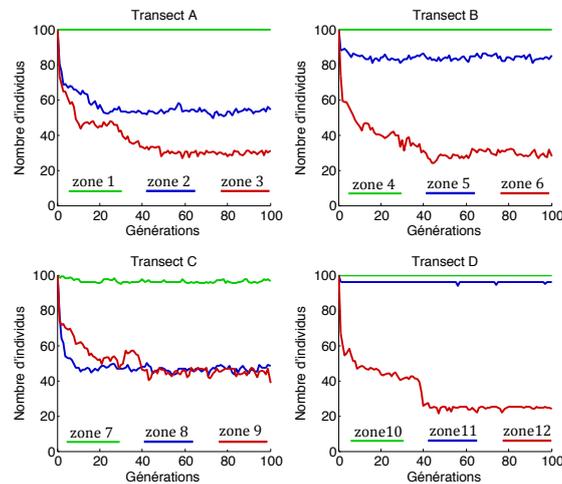


FIGURE 43 – Evolution du nombre d'individus dans chaque zone au cours des 100 générations, pour le scénario 1 (répartition homogène), en tenant compte des modifications du paysage induites par une intensification de l'urbanisation.

En observant l'évolution de la diversité génétique (Figure 44) on observe une différence dans l'indice *ADW* entre les zones intérieures et périphériques, et cette différence est plus marquée que pour le scénario sans intensification de l'urbanisation. Avec l'indice de *Nei*, la différence entre les régions intérieures et périphériques est très marquée et les diversités génétiques dans les zones intérieures sont également beaucoup plus faibles que celles obtenues sans intensification de l'urbanisation (Figure 34). Les diversités des zones extérieures et intermédiaires sont proches dans tous les transects.

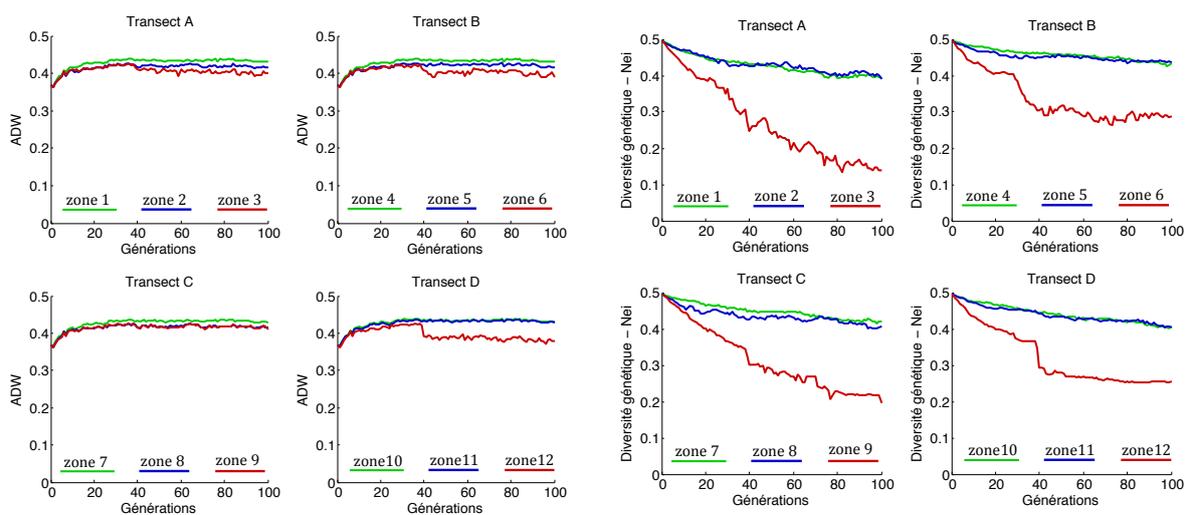


FIGURE 44 – Evolution de la diversité génétique dans chaque zone au cours des 100 générations, selon l'indice *ADW* (gauche) et l'indice de *Nei* (droite), pour le scénario 1 (répartition homogène), en tenant compte des modifications du paysage induites par une intensification de l'urbanisation.

Scénario 2 (migration depuis la périphérie)

Avec le scénario 2 (migration depuis la périphérie), l'évolution du nombre d'individus (Figure 45) est similaire à celle du scénario 1 (répartition homogène), à l'exception du quatrième transect pour lequel le nombre d'individus dans la zone intérieure reste plus faible (8 individus au lieu de 24).

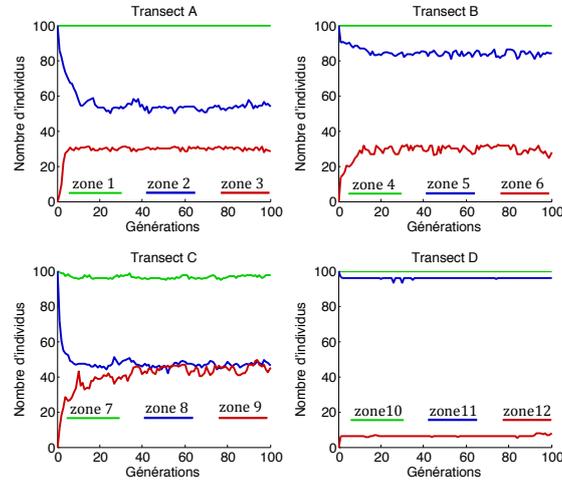


FIGURE 45 – Evolution du nombre d'individus dans chaque zone au cours des 100 générations, pour le scénario 2 (migration depuis la périphérie), en tenant compte des modifications du paysage induites par une intensification de l'urbanisation.

L'évolution de la diversité génétique (Figure 46) est également très similaire à celle du scénario précédent, à l'exception à nouveau du transect D où la diversité génétique de la zone intérieure est beaucoup plus faible, que ce soit avec l'indice *ADW* ou l'indice de *Nei*. Avec ce dernier, les valeurs descendent presque jusqu'à 0 entre les générations 70 et 90, avant de remonter vers 0.1.

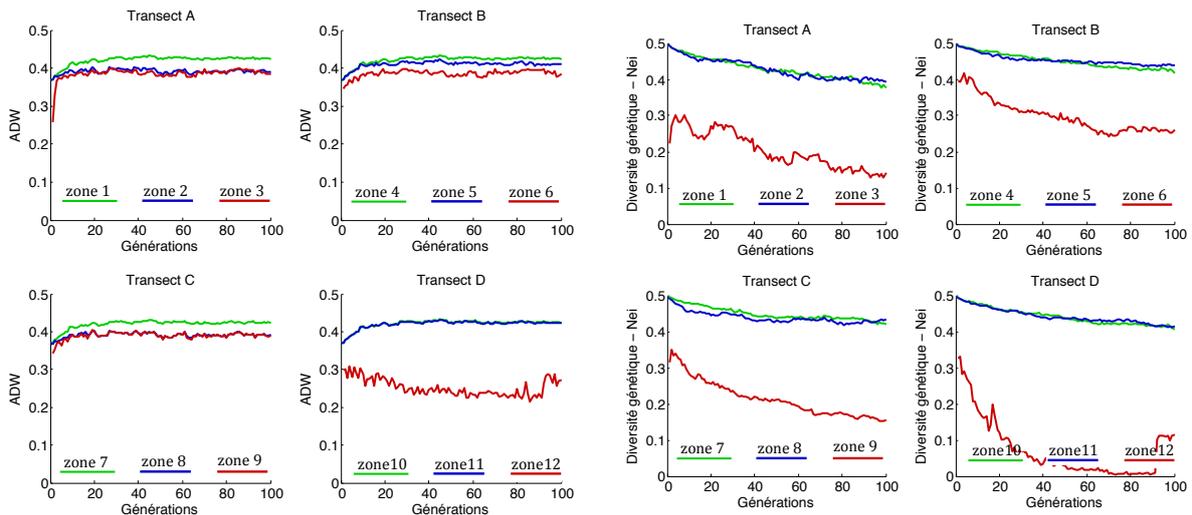


FIGURE 46 – Evolution de la diversité génétique dans chaque zone au cours des 100 générations, selon l'indice *ADW* (gauche) et l'indice de *Nei* (droite), pour le scénario 2 (migration depuis la périphérie), en tenant compte des modifications du paysage induites par une intensification de l'urbanisation.

3.4 Discussion

3.4.1 Résultats généraux

Les analyses des chemins à moindre coût entre les points définis pour les simulations (Figure 32) ont permis de mettre en évidence des barrières potentielles à la dispersion, constituées principalement par des zones urbaines et des forêts. Ces barrières ont pour conséquence de limiter les déplacements potentiels entre les points d'habitat des zones intérieures et ceux des zones périphériques, ce qui limite également les échanges génétiques. Certains sites des zones intérieures se retrouvent même totalement isolés (connectés à aucun autre) et pour les simulations réalisées, les individus situés dans ces habitats ne pourront donc pas se reproduire et le site sera inoccupé pour les générations suivantes. Dans la réalité, plusieurs individus se trouvent généralement dans un même habitat et l'absence de connectivité ne provoquera pas nécessairement une extinction aussi immédiate de l'espèce à cet endroit, mais la diversité génétique de ces populations risque d'être fortement menacée.

Les différents résultats permettent de mettre en évidence des observations générales, pouvant être vérifiées dans tous les cas d'étude analysés : soit pour le scénario 1 (répartition homogène) et le scénario 2 (migration depuis la périphérie) ainsi que pour les analyses réalisées pour des espèces ayant des capacités de dispersion plus faibles et avec une intensification de l'urbanisation.

Tout d'abord, pour tous ces cas d'étude, les résultats ont montré que le nombre d'individus dans les zones périphériques reste relativement stable et proche de 100 au cours des générations (Figures 33, 35, 38, 40, 43 et 45). De plus, mis à part quelques exceptions, la diversité génétique dans ces régions reste plus élevée que dans les autres zones (Figures 34, 36, 39, 41, 44 et 46). Ces résultats indiquent donc à nouveau que les zones périphériques sont bien connectées, puisque d'une part les individus peuvent coloniser les différents sites et se reproduire afin d'assurer un nombre constant d'individus, et d'autre part les échanges génétiques peuvent avoir lieu, permettant le maintien de populations diversifiées. Cette connectivité élevée peut s'expliquer notamment par la présence de grands espaces verts, peu fragmentés, et par la faible proportion d'éléments urbains, ce qui permet de limiter les coûts des déplacements.

Au contraire, on observe pour tous les scénarios que le nombre d'individus dans les zones intérieures est toujours inférieur à 100 (Figures 33, 35, 38, 40, 43 et 45). Dans le cas du scénario 1, tous les points d'habitat étaient au départ occupés par un individu, mais les individus de certains habitats n'ont pas pu se reproduire pour assurer une descendance à cet emplacement. Dans le cas du scénario 2, certains sites n'ont pas pu être colonisés par des individus en provenance de l'extérieur. Ceci met donc en évidence des habitats isolés de la périphérie, qui ne peuvent pas être atteints dans le cas du scénario 2 (migration depuis la périphérie) et qui ne trouvent plus de partenaires du sexe opposé dans le cas du scénario 1 (répartition homogène). On constate ainsi que le nombre d'individus dans les zones intérieures se stabilise aux environs de 70, ce qui correspond plus ou moins au nombre de sites reliés avec la périphérie (voir résultats 3.3.1). L'absence de connectivité des autres sites avec la périphérie peut s'expliquer par les résistances élevées causées par les éléments urbains, qui limitent les flux, comme déjà observé dans les centres urbains denses de Genève et Annemasse analysés dans la première partie de ce travail (Figure 12 et 13).

Dans la plupart des cas étudiés, on remarque également que le transect B est souvent celui qui possède le nombre d'individus et la diversité génétique les plus élevés, notamment si l'on compare les différentes zones intermédiaires (Figures 40 et 41 par exemple). Ceci peut s'expliquer car peu de barrières à la dispersion sont observées sur ce transect et les points d'habitat sont également bien connectés avec les sites situés entre les transects (Figure 32). Les populations situées le long du transect B peuvent donc bénéficier d'apports d'individus et de flux de gènes provenant de différentes directions. Les sites de la zone intermédiaire (zone 5) peuvent par exemple potentiellement être connectés avec les sites des zones des transects A et C ainsi qu'avec les zones 4 et 6 et avec les points situés entre les transects (Figure 32).

3.4.2 Comparaison entre le scénario 1 (répartition homogène) et le scénario 2 (migration depuis la périphérie)

En comparant les résultats obtenus pour les scénarios 1 (répartition homogène) et 2 (migration depuis la périphérie), on constate que la diminution de diversité génétique dans les zones intérieures est plus prononcée avec le scénario 2 qu'avec le scénario 1 (Figures 34 et 36). De plus, avec le scénario 2, la différence est bien marquée autant pour l'indice *ADW* que pour l'indice de *Nei*. Ce résultat semble donc en faveur de l'hypothèse de Schoville et al. (2013) selon laquelle les populations urbaines de *P. rapae* sont alimentées par un apport d'individus en provenance des populations périphériques, qui migrent vers le centre après avoir atteint leur capacité maximale.

En comparant les deux scénarios, on observe également que le nombre d'individus dans la zone centrale du transect D (zone 12) est toujours plus faible avec le scénario 2 (migration depuis la périphérie) qu'avec le scénario 1 (répartition homogène). Puisque le scénario 2 simule une migration des individus de la périphérie vers le centre, ce résultat indique que le long du transect D, les flux en provenance de l'extérieur parviennent difficilement au centre de la ville. La Figure 32 présentant les chemins à moindre coût entre les points avait également permis de mettre en évidence cette absence de connectivité le long du transect D. Ceci peut s'expliquer par la présence d'une forêt relativement importante visible dans la zone 11, qui limite les flux et pourrait constituer une barrière naturelle à la dispersion (Figure 32). En effet, comme cette grande surface ne contient pas de sites d'habitats, la distance entre les points de la zone 12 et ceux de la zone 11 est relativement élevée. De plus, le milieu forestier est peu favorable à la dispersion de *P. rapae*. La combinaison de ces deux facteurs peut engendrer des coûts de déplacement qui dépassent la capacité limite de dispersion, ce qui peut expliquer l'absence de flux potentiels traversant cette région. Cette absence de connectivité limite également les échanges génétiques, ce qui permet d'expliquer la diversité génétique plus faible souvent observée dans la zone 12.

3.4.3 Espèces avec une capacité de dispersion plus faible

L'une des premières différences qui peut être observée entre les résultats obtenus pour *P. rapae* et ceux obtenus pour des espèces moins mobiles concerne le nombre d'individus et la diversité génétique des zones intermédiaires. En effet, pour *P. rapae*, le nombre d'individus dans les zones intermédiaires reste très élevé (Figures 33 et 35) et la diversité génétique dans ces zones est proche de celle des zones périphériques (Figures 34 et 36). Ces résultats indiquent donc que ces régions sont globalement bien connectées, ce qui s'explique car leur densité urbaine est encore relativement faible. Pourtant, avec les résultats obtenus pour des espèces moins mobiles, on constate une forte diminution du nombre d'individus dans ces régions, aussi bien pour le scénario 1 (répartition homogène) que pour le scénario 2 (migration depuis la périphérie) (Figures 38 et 40). La connectivité de ces zones est donc fragile, ce qui peut s'expliquer car certains coûts de déplacement dans ces régions sont relativement élevés, notamment en raison de la présence de forêts dans les zones intermédiaires des transects C et D et de zones imperméables dans la zone intermédiaire du transect A (Figure 32). Par conséquent, avec une diminution de la distance maximale de dispersion, les déplacements ne sont plus possibles dans ces régions. Cette diminution du nombre d'individus est en revanche peu marquée dans la zone intermédiaire du transect B, qui possède donc une connectivité plus robuste, ce qui peut s'expliquer à nouveau par le fait que ce transect présente peu de barrières à la dispersion et est connecté avec un très grand nombre d'autres sites.

Pour l'espèce moins mobile, on observe également une diminution marquée du nombre d'individus et de la diversité génétique dans la zone intérieure du transect D. Ceci peut s'expliquer à nouveau par la barrière potentielle causée par la forêt visible dans la zone 11, qui isole le centre de la périphérie et empêche les flux, de façon encore plus marquée pour une espèce peu mobile.

Finalement, en comparant les résultats obtenus pour les deux capacités de dispersion, on observe également que la diversité génétique est plus faible dans toutes les zones lorsque l'espèce est moins mobile, ce qui reflète la diminution du nombre de flux associée à la diminution de la capacité de dispersion.

3.4.4 Impact d'une intensification d'urbanisation

Avec l'intensification de l'urbanisation, les conséquences sur le nombre d'individus et la diversité génétique sont relativement similaires à celles observées pour une espèce possédant une capacité de dispersion plus faible. A nouveau, on observe une diminution marquée du nombre d'individus dans les zones intermédiaires, pour les deux scénarios étudiés (répartition homogène et migration depuis la périphérie) (Figures 43 et 45). Ceci peut s'expliquer car l'urbanisation touche principalement ces zones intermédiaires, qui sont proches de la ville déjà fortement urbanisée. Par conséquent, la résistance dans ces régions augmente, ce qui provoque l'isolation de certains points d'habitat, qui ne peuvent plus être atteints par des flux. Toutefois, on remarque que malgré la diminution importante du nombre d'individus dans ces zones, la diversité génétique reste proche de celle des zones périphériques. Ce résultat peut indiquer que l'intensification de l'urbanisation dans ces régions a pour principale conséquence d'isoler des points qui ne peuvent plus du tout être colonisés par des individus, mais que les points pouvant encore être colonisés sont toujours atteints par un nombre relativement élevé de flux qui permettent les échanges génétiques, notamment avec les zones périphériques.

L'intensification de l'urbanisation entraîne également une diminution du nombre d'individus dans les zones intérieures, mais la différence avec le cas sans intensification de l'urbanisation est moins marquée que pour les zones intermédiaires. Ceci peut s'expliquer car l'intensification de l'urbanisation touche moins les zones du centre, déjà fortement urbanisées.

3.4.5 Limites potentielles des analyses réalisées

Une première limite potentielle aux analyses réalisées est liée aux différents facteurs pouvant influencer les flux de mouvement potentiels utilisés pour simuler les flux génétiques. Tout d'abord, le choix de la position des points d'habitat et de la distance entre ces points peut fortement influencer les résultats. En effet, si un très grand nombre d'habitats est choisi, la distance entre les points sera plus faible et la dispersion sera facilitée. A l'inverse, si un nombre d'habitats trop faible est choisi, les points seront trop éloignés et la dispersion ne sera plus possible. Le nombre de sites choisi pour ce projet permet de mettre en évidence des flux qui semblent réalistes. Un nombre plus important d'habitats aurait pu être choisi, mais en ville un nombre d'espaces verts supérieur à 100 dans les zones intérieures est peut-être exagéré et il a été choisi de conserver un nombre de points égal dans chaque zone afin de pouvoir mieux comparer les résultats de diversité génétique. En revanche, les simulations supposent la présence d'un seul individu à la fois dans chacun des sites, ce qui n'est pas très réaliste. Une solution pour résoudre ce problème serait de placer plusieurs points superposés au même endroit. Toutefois, l'augmentation du nombre de points conduit rapidement à une augmentation très importante des temps de calculs des simulations.

La précision de la classification peut également avoir un effet non négligeable sur les résultats. En effet, dans la région située à l'extérieur de la commune de Marseille, la classification à disposition contenait des polygones de grandes surfaces ne prenant pas en compte les petits détails des changements de couverture du sol. Par conséquent, de grandes surfaces ont été assignées homogènement dans les classes "forêts" ou "surfaces imperméables" par exemple. En réalité, il est toutefois probable que des espaces verts favorables soient également présents dans ces grandes surfaces, permettant le passage des flux. Par conséquent, les barrières mises en évidence à l'extérieur de la commune de Marseille et limitant par exemple les flux entre les transects B et C ou entre les zones 11 et 12 du transect D (Figure 32) ne constituent en réalité certainement pas une barrière infranchissable.

L'utilisation de chemins à moindre coût afin de représenter les mouvements potentiels entre les habitats présente également certaines limites, déjà mentionnées dans la section 2.4.3 et liées notamment au choix des valeurs de résistance et au fait de ne considérer qu'un seul plus court chemin.

Finalement, les simulations sont également limitées par le choix des différents paramètres utilisés avec *CD-POP*, qui peuvent également influencer les résultats obtenus.

4 Conclusion

La première partie de ce projet a permis d'étudier la répartition des espaces verts dans la région du Grand Genève et la connectivité entre ces espaces, notamment pour *Plantago major* et *Pieris rapae*, espèces fréquentes en milieu urbain et choisies comme modèles biologiques pour cette étude. Les résultats ont mis en évidence une fragmentation importante des espaces verts dans les zones périurbaines à faible densité (zones villas notamment) où de nombreux espaces sont présents, mais de taille restreinte. Les centres urbains denses (notamment Genève et Annemasse) comprennent peu d'espaces verts alors que les régions périphériques peu urbanisées contiennent des espaces verts peu fragmentés et donc souvent de grande taille.

Les résultats ont également mis en évidence des barrières potentielles pour la dispersion des deux espèces, constituées notamment par les bâtiments, les routes, mais également les grandes surfaces de forêts, cultures et vignobles. Dans ces milieux, il est donc important de maintenir des surfaces herbeuses favorables pour la biodiversité, afin d'améliorer ou maintenir la connectivité entre les espaces verts. Dans les centres urbains denses tels que ceux de Genève et Annemasse, le nombre de chemins potentiels de dispersion est également réduit. Pour *P. rapae* la connectivité avec l'extérieur est encore maintenue mais pour *P. major* aucun chemin potentiel ne permet de relier les petits espaces verts du centre avec les espaces plus grands situés en périphérie. La connectivité dans ces milieux est donc fragile et il est important de veiller à la maintenir, voire à la restaurer, en préservant les espaces verts de grande taille qui permettent la présence de populations plus grandes, favorables à une diversité génétique élevée, et en maintenant également les habitats plus petits permettant de diminuer les distances entre les habitats potentiels et de jouer ainsi le rôle de relais pour les flux assurant la connectivité avec la périphérie.

L'impact de différents projets d'aménagement prévus dans la région du Grand Genève à l'horizon 2030 (projets de construction et projets routiers) a également été étudié et a permis de mettre en évidence la quantité d'espaces verts menacée par ces projets ainsi que les flux de dispersion potentiels touchés. Les projets de construction ont principalement pour effet de supprimer des espaces verts et des flux potentiels et de dévier certains chemins à moindre coût. Les projets routiers provoquent une fragmentation des habitats, une perte d'espaces verts et un effet barrière limitant des flux de dispersion. Lors de la planification de ces différents projets, il est donc important de veiller à limiter le nombre d'espaces verts touchés, surtout en milieu urbain.

La deuxième partie de ce projet a permis d'utiliser les résultats de flux de mouvement potentiels pour simuler l'évolution spatio-temporelle de la diversité génétique dans la région de Marseille. Les résultats ont montré une diminution du nombre d'individus et de la diversité génétique dans les régions les plus urbanisées. A l'inverse, les régions périphériques, présentant une densité d'urbanisation faible, possèdent généralement un nombre stable d'individus et une diversité génétique relativement élevée. Il est donc important de maintenir des liaisons avec ces grands habitats qui peuvent agir comme source de biodiversité pour les habitats plus petits.

Les différences de diversité génétique observées sont plus importantes lorsqu'une migration des individus de la périphérie vers le centre est simulée que lorsque des individus sont déjà présents dans le centre urbanisé au début des simulations. Ces résultats semblent donc aller en faveur de l'hypothèse de Schoville et al. (2013) selon laquelle les populations de *P. rapae* situées en périphérie de la ville augmenteraient jusqu'à atteindre leur capacité maximale puis les individus migreraient vers le centre de la ville.

Les simulations ont également été réalisées pour des espèces de papillon ayant une capacité de dispersion plus faible, puis en prenant en compte une intensification de l'urbanisation. Les résultats ont permis de mettre en évidence un impact important sur le nombre d'individus et sur la diversité génétique de régions possédant une densité d'urbanisation modérée ou forte. Pour une espèce moins mobile, ces résultats peuvent s'expliquer par une diminution importante du nombre de flux de gène dans ces régions où certains coûts de déplacement étaient déjà relativement élevés en raison des résistances causées notamment par les bâtiments, les zones imperméables et les forêts. Avec une capacité de dispersion plus faible, ces déplacements ne sont plus possibles. Pour le cas d'étude comprenant une intensification d'urbanisation ces résultats s'expliquent car l'intensification d'urbanisation affecte principalement ces zones possédant actuellement une densité d'urbanisation moyenne. De façon générale, la simulation d'une diminution de la capacité de dispersion ou d'une intensification de l'urbanisation indique également une diminution de la diversité génétique sur tout le territoire. Par conséquent, il est important de veiller à maintenir la connectivité la plus élevée possible dans le paysage, notamment lors de la planification de projets d'urbanisation afin d'assurer le maintien de populations génétiquement stables, également pour des espèces ayant de faibles capacités de dispersion.

Bibliographie

- Avon, C. and Bergès, L. (2014). Outils pour l'analyse de la connectivité des habitats : Test d'outils de diagnostic de la connectivité fonctionnelle potentielle de la trame forestière. *Projet J Diacofofor - Convention cadre Irstea - MEDDE DEB (2012-2014)*.
- Baranyi, G., Saura, S., Podani, J., and Jordan, F. (2011). Contribution of habitat patches to network connectivity : Redundancy and uniqueness of topological indices. *Ecological Indicators*, (11) :1301–1310.
- Bissoondath, C. and Wiklund, C. (1996). Effect of male history and body size on ejaculate size and quality in two polyandrous butterflies, *pieris napi* and *pieris rapae* (Lepidoptera : Pieridae). *Functional Ecology*, 10(457-464).
- Calabrese, J. and Fagan, W. (2004). A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(10) :529–536.
- Clauzel, C., Girardet, X., and Foltête, J.-C. (2013). Impact assessment of a high-speed railway line on species distribution : Application to the European tree frog (*Hyla arborea*) in Franche-Comté. *Journal of Environmental Management*, 127 :125–134.
- Dearborn, D. and Kark, S. (2009). Motivations for Conserving Urban Biodiversity. *Conservation Biology Essay*.
- Di Giulio, M., Holderegger, R., and Tobias, S. (2009). Effects of habitat and landscape fragmentation on humans and biodiversity in densely populated landscapes. *Journal of Environmental Management*, 90 :2959–2968.
- Engler, R., Randin, C., Vittoz, P., Czaka, T., Beniston, M., Zimmermann, N., and Guisan, A. (2009). Predicting future distributions of mountain plants under climate change : does dispersal capacity matter. supplementary material. *Ecography*, (32) :34–45.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34 :487–515.
- Foltête, J.-C., Clauzel, C., Girardet, X., Tournant, P., and Vuidel, G. (2012a). La modélisation des réseaux écologiques par les graphes paysagers. *Revue internationale de géomatique*, (4) :641–658.
- Foltête, J.-C., Clauzel, C., and Vuidel, G. (2012b). A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. *Environmental Modelling and Software*, (38) :316–327.
- Foltête, J.-C., Girardet, X., and Clauzel, C. (2014). A methodological framework for the use of landscape graphs in land-use planning. *Landscape and Urban Planning*, 124 :140–150.
- Fortier, E., Shani, T., and Burgos, S. (2010). Enherbement du vignoble genevois : bilan et perspectives. *Revue suisse Viticulture, Arboriculture, Horticulture*, 42(2) :96–103.
- Fu, W., Liu, S., Degloria, S., Dong, S., and Beazley, R. (2010). Characterizing the "fragmentation-barrier" effect of road networks on landscape connectivity : A case study in xishuangbanna, Southwest China. *Landscape and Urban Planning*, 95 :122–129.
- Galpern, P., Manseau, M., and Fall, A. (2011). Patch-based graphs of landscape connectivity : A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation*, 144 :44–55.
- Georgina, M. M., Ken, N., and Alastair, H. (2012). Biodiversity and ecosystem services : a multilayered relationship. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(1).
- Girardet, X., Foltête, J.-C., and Clauzel, C. (2013). Designing a graph-based approach to landscape ecological assessment of linear infrastructures. *Environmental Impact Assessment Review*, 42 :10–17.
- Haines-Young, R. and Potschin, M. (2006). Chapter six - the links between biodiversity, ecosystem services and human well-being. *BES Ecological Reviews Series*.
- Jones, R., Gilbert, N., Guppy, M., and Neals, V. (1980). Long-distance movement of *Pieris Rapae*. *Journal of Animal Ecology*, 49 :629–642.

- Kosman, E. (2003). Nei's gene diversity and the index of average differences are identical measures of diversity within populations. *Plant Pathology*, 52 :533–535.
- Lafranchis, T. (2004). *Butterflies of Europe. New field guide and keys*.
- Laita, A., Kotiaho, J., and Mönkkönen, M. (2011). Graph-theoretic connectivity measures : what do they tell us about connectivity ? *Landscape Ecology*, (26) :951–967.
- Landguth, E. and Cushman, S. (2010). CDPOP : A spatially explicit cost distance population genetics program. *Molecular Ecology Resources*, 10 :156–161.
- Landguth, E., Hand, B., Glassy, J., Cushman, S., and Sawaya, M. (2011). UNICOR : a species connectivity and corridor network simulator. *Ecography*, (34) :1–6.
- Luque, S. and Saura, S. (2012). Landscape connectivity analysis for conservation : insights from combining new methods with ecological and genetic data. *Landscape Ecology*, (27) :153–157.
- McAlpine, C. and Eyre, T. (2002). Testing landscape metrics as indicators of habitat loss and fragmentation in continuous eucalypt forest (Queensland, Australia). *Landscape Ecology*, 17 :711–728.
- McCain, J., Groth, J., and Roelfs, A. (1992). Inter- and intrapopulation isozyme variation in collections from sexually reproducing populations of the bean rust fungus, *Uromyces appendiculatus*. *Mycologia*, 84 :329–340.
- McGarical, K. and Marks, B. (1994). FRAGSTATS : Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure.
- Nei, M. (1973). Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 70 :3321–3323.
- OFROU (2002). Directive - Profils types, aires de repos et de ravitaillement des routes nationales. *Département fédéral de l'environnement, des transports, de l'énergie et de la communication - Office fédéral des routes*, pages 30–34.
- Ohsaki, N. (1979). Comparative population studies of three *Pieris* butterflies, *P. rapae*, *P. melete* and *P. napi*, living in the same area. I. Ecological requirements for habitat resources in the adults. *Researches on Population Ecology*, 20 :278–296.
- Ohsaki, N. (1982). Comparative population studies of three *Pieris* butterflies, *P. rapae*, *P. melete* and *P. napi*, living in the same area. III. Difference in the annual generation numbers in relation to habitat selection by adults. *Researches on Population Ecology*, 24 :193–210.
- Pascual-Hortal, L. and Saura, S. (2006). Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices : towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology*, (21) :959–967.
- Pinto, N. and Keitt, T. (2009). Beyond the least-cost path : evaluating corridor redundancy using a graph-theoretic approach. *Landscape Ecology*, 24 :253–266.
- Prunier, J. (2012). Echantillonnage individu-centré en génétique du paysage : Etude de l'impact de la fragmentation d'origine anthropique sur la dispersion du triton alpestre *Ichthyosaura alpestris*. *Thèse de l'Université de Lyon - Diplôme de Doctorat*.
- Ray, N. (2005). PATHMATRIX : a geographical information system tool to compute effective distances among samples. *Molecular Ecology Notes*, (5) :177–180.
- Ray, N., Lehmann, A., and Joly, P. (2002). Modeling spatial distribution of amphibian populations : a GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodiversity and Conservation*, 11 :2143–2165.
- Rayfield, B., Fortin, M., and Fall, A. (2010). The sensitivity of least-cost habitat graphs to relative cost surface values. *Landscape Ecology*, 25 :519–532.
- Richards, O. (1940). The biology of the small white butterfly (*Pieris Rapae*), with special reference to the factors controlling its abundance. *Journal of Animal Ecology*, 9(2) :243–288.

- Rochat, E. (2013). Espaces verts et santé en milieu urbain : Analyse de la relation entre classes de couverture du sol et l'indice de masse corporelle d'un échantillon représentatif de la population du canton de Genève. *Projet SIE EPFL*.
- Rudd, H., Vala, J., and Schaefer, V. (2002). Importance of backyard habitat in a comprehensive biodiversity conservation strategy : A connectivity analysis of urban green spaces. *Restoration Ecology*, 10(2) :368–375.
- Saura, S., Estreguil, C., Mouton, C., and Rodriguez-Freire, M. (2011). Network analysis to assess landscape connectivity trends : Application to european forests (1990-2000). *Ecological Indicators*, (11) :407–416.
- Saura, S. and Pascual-Hortal, L. (2007). A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning : Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning*, (83) :91–103.
- Saura, S. and Rubio, L. (2010). A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography*, (33) :523–537.
- Saura, S. and Torné, J. (2009). Conefor sensinode 2.2 : A software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling and Software*, (24) :135–139.
- Schoville, S., Widmer, I., Deschamps-Cottin, M., Lizée, M., and Desprès, L. (2013). Morphological Clines and Weak Drift along an Urbanization Gradient in the Butterfly, *Pieris rapae*. *PLOS ONE*, 8.
- Schwarzer, S., Allenbach, K., and Jaquet, J.-M. (2009). Cartographie semi-automatisée et multi-sources de la couverture du sol - 1. Périmètre de l'agglomération franco-valdo genevoise (CCSA04 moyenne résolution). *Archives des Sciences*, (62) :107–124.
- Shah, V. and McRae, B. (2008). Circuitscape : A tool for landscape ecology. *Proc. SciPy*, pages 62–66.
- Sutcliffe, O., Bakkestuen, V., Fry, G., and Stabbetorp, O. (2003). Modelling the benefits of farmland restoration : methodology and application to butterfly movement. *Landscape and Urban Planning*, 63 :15–31.
- Urban, D. and Keitt, T. (2001). Landscape connectivity : a graph-theoretic perspective. *Ecology*, (83) :1205–1218.
- URBANGENE (2013). Impact du processus d'urbanisation sur la diversité génétique dans l'agglomération franco-valdo-genevoise (URBANGENE).
- Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., Van de Lee, T., Hornes, M., Friters, A., Pot, J., Paleman, J., Kuiper, M., and Zabeau, M. (1995). AFLP : a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*, 23(21) :4407–4414.

A Annexes

A.1 Logiciels importants pour l'étude de la connectivité

De nombreux outils informatiques sont disponibles pour analyser la connectivité paysagère, pour réaliser des graphes paysagers et calculer différentes métriques de connectivité. Des logiciels adaptés pour les analyses réalisées sont présentés ci-dessous.

FRAGSTATS

FRAGSTATS est un logiciel libre développé par Kevin McGarigal et Barbara J. Marks du département des sciences forestières de l'université de l'Etat d'Oregon (McGarigal and Marks, 1994). Il peut être téléchargé sur le site du laboratoire d'écologie du paysage de l'université du Massachussets (<http://www.umass.edu/landeco/research/FRAGSTATS/FRAGSTATS.html>).

Ce logiciel permet de calculer un grand nombre de métriques de connectivité structurelle à partir d'une carte de classification de la couverture du sol qui est fournie sous forme raster ou vectorielle (McGarigal and Marks, 1994). Sur cette carte, une classe doit correspondre à l'habitat d'intérêt. *FRAGSTATS* permet ensuite de calculer pour cette catégorie différentes métriques au niveau du paysage entier ou des aires d'habitat individuelles. Les métriques proposées comprennent notamment la surface moyenne des habitats, la surface intérieure après suppression des effets de bords, la distance au plus proche voisin, l'indice fractal ou encore l'indice de forme (aire/périmètre).

Le logiciel *FRAGSTATS* est toutefois limité à l'étude de la connectivité structurelle et n'offre pas de possibilités de mesurer la connectivité fonctionnelle potentielle.

UNICOR - UNiversal CORidor Network Simulator

UNICOR est un logiciel libre développé par Erin Landguth, Brian Hand et Joe Glassy du laboratoire d'écologie computationnelle (CEL - Computational Ecology Laboratory) de l'université du Montana (Landguth et al., 2011). Il peut être téléchargé sur le site du CEL (<http://cel.dbs.umt.edu/cms/>).

Ce logiciel permet de mesurer la connectivité fonctionnelle potentielle entre des points précis du paysage, à partir de cartes de résistance. Les points d'habitats choisis par l'utilisateur sont donnés sous forme de fichiers de coordonnées. Un fichier raster contenant les valeurs de résistances pour tous les points du territoire est également fourni comme donnée initiale. *UNICOR* utilise ensuite l'algorithme de Dijkstra pour calculer les chemins les plus courts permettant de relier ces points, en tenant compte des résistances (Landguth et al., 2011). Seuls les plus courts chemins ayant un coût inférieur au coût maximum de dispersion sont retenus.

Les résultats fournissent un fichier *.xml* contenant les tracés des plus courts chemins entre chaque couple de points. Ce fichier peut être utilisé pour visualiser les flux dans un logiciel de SIG. Les résultats fournissent également une matrice contenant les coûts minimaux pour se déplacer entre chaque couple de point.

Dans le cadre de cette étude, le logiciel *UNICOR* était limité par la taille des données pouvant être stockées en mémoire et toute la zone d'étude ne pouvait pas être enregistrée. Des tests ont été réalisés avec ce logiciel en choisissant une zone restreinte autour du centre de Genève.

PathMatrix

PathMatrix est une extension libre pour le logiciel ArcGIS développée par Nicolas Ray au laboratoire de génétique des populations de l'université de Berne (Ray, 2005). Il peut être téléchargé sur le site *PathMatrix* (<http://cmpg.unibe.ch/software/PathMatrix/>).

PathMatrix fonctionne de façon très similaire à *UNICOR*, en permettant le calcul de chemin à moindres coûts et de matrices de distances entre des points précis du paysage. Les chemins à moindre coûts sont calculés avec l'algorithme intégré dans le module *Spatial Analyst* d'ArcGIS, sur la base d'une carte de résistance (Ray, 2005).

Toutefois, contrairement à *UNICOR*, ce logiciel offre également la possibilité d'utiliser un ensemble de polygones au lieu d'un échantillon de points (Ray, 2005). Cette possibilité permet d'analyser la connectivité entre des habitats au lieu de s'intéresser uniquement à des points ponctuels dans le paysage. De plus, l'insertion dans le logiciel de SIG ArcGIS permet une visualisation directe des résultats.

En raison des similitudes avec *UNICOR* et *Graphab*, ce logiciel n'a pas été testé pour l'étude présentée ici.

Conefor

Conefor est un logiciel libre et gratuit développé par Josep Torné de l'Université de Lleida et Santiago Saura de l'Institut Polytechnique de Madrid (Saura and Torné, 2009). Il peut être téléchargé sur le site de *Conefor* (<http://www.conefor.org/>).

Ce logiciel permet de calculer différentes métriques de connectivité à partir d'un graphe paysager, notamment la *probabilité de connectivité PC* et la *Probabilité de Connectivité Décomposée*. En revanche, ce logiciel ne permet pas la construction et la visualisation du graphe paysager. Les noeuds et liens du graphe doivent être fournis comme données d'entrée au logiciel, ainsi que les attributs de chaque noeuds, tels que la surface de l'habitat, son périmètre, etc. (Saura and Torné, 2009). Ce logiciel doit donc être combiné avec un autre outil permettant la création du graphe paysager. Ce logiciel a été utilisé dans un grand nombre d'études de connectivité (Saura and Pascual-Hortal, 2007; Saura and Rubio, 2010).

Pour cette étude, des tests ont été réalisés avec *Conefor* en utilisant des graphes paysagers créés avec *Graphab*. L'utilisation de ce logiciel était limitée par les capacités de mémoire (toute la zone d'étude ne pouvait pas être traitée) et le temps des calculs. Les métriques de connectivité ne pouvaient donc pas être calculées sur toute la zone d'étude, mais des tests ont été réalisés pour la zone restreinte choisie autour du centre de Genève (voir 2.3.3).

Graphab

Graphab est un logiciel libre développé par Jean-Christophe Foltête, Céline Clauzel et Gilles Vuidel de l'Université de Franche-Comté (Foltête et al., 2012a,b). Il peut être téléchargé sur le site de l'Université (<http://thema.univ-fcomte.fr/productions/Graphab/fr-home.html>).

Tout comme *UNICOR* et *PathMatrix*, ce logiciel permet de mesurer la connectivité fonctionnelle potentielle et de calculer des chemins à moindres coûts en prenant en compte les résistances constituées par l'environnement. En revanche contrairement aux deux logiciels précédent, *Graphab* présente l'avantage de pouvoir réaliser ces calculs à partir d'une carte du paysage (par exemple carte de couverture du sol ou une carte combinant des données de couverture du sol et de relief) au lieu de devoir définir des points précis du territoire ou des polygones d'habitat. La carte du paysage utilisée doit contenir une catégorie qui représente l'habitat que l'on désire étudier. La surface minimale pour que l'habitat soit pris en compte doit également être définie puis tous les éléments correspondant à ces critères seront automatiquement identifiés. Les résistances peuvent directement être définies à partir de la carte du paysage utilisée, ce qui permet de changer rapidement les valeurs de résistance données, sans passer par la création d'un nouveau fichier raster.

Les résultats fournissent les habitats sélectionnés et les flux entre ces habitats sous forme de fichier vectoriel *.shp*. Il est également possible d'importer un fichier de points et d'extraire les distances à moindre coût entre ces couples de points afin d'obtenir une matrice similaire à celle fournie par *UNICOR* ou *PathMatrix*.

Graphab offre également la possibilité de calculer quelques métriques de connectivité, notamment la *Probabilité de Connectivité PC* et la *Probabilité de Connectivité décomposée*. De plus, *Graphab* permet la création du graphe paysager et sa visualisation directe grâce à une interface de SIG. Pour cette raison, *Graphab* a été préféré à *Conefor* pour l'étude présentée ici. Les temps de calcul des métriques de connectivité étaient toutefois similaires à ceux de *Conefor*, ce qui limitait la zone d'étude pouvant être analysée.

CircuitScape

CircuitScape est un logiciel libre développé par Viral B. Shah de la société *Interactive Supercomputing* de Waltham, Massachusetts et Brad McRae de *The Nature Conservancy* de Washington (Shah and McRae, 2008). Il peut être téléchargé sur le site de *CircuitScape* (<http://www.CircuitScape.org/>).

CircuitScape a été développé en utilisant les algorithmes des circuits électriques (Shah and McRae, 2008). Tout comme *UNICOR* et *PathMatrix*, il permet de mesurer les flux entre des points précis du territoire. En revanche, contrairement aux deux logiciels précédents, *CircuitScape* prend en compte tous les chemins possibles et non seulement les plus courts chemins entre deux points. Ce logiciel est basé sur l'utilisation d'une carte de paysage (par exemple classification de la couverture du sol) au format raster. A partir de cette carte, le logiciel crée un graphe paysager dans lequel tous les pixels sont des noeuds. Ces noeuds sont connectés par des liens dont la résistance correspond à la valeur moyenne entre la résistance des deux pixels connectés. Les résultats fournissent une carte permettant de mettre en évidence les endroits les plus connectés.

Toutefois, les calculs sont limités à une échelle restreinte. Pour les besoins de cette analyse, les calculs n'ont pas pu être réalisés car ils auraient demandé plusieurs semaines de calcul (avancement de 1.4 % après un jour entier de calcul).

A.2 Métriques de connectivité : Probabilité de Connectivité et Probabilité de Connectivité Décomposée

Probabilité de connectivité

Cette métrique représente la probabilité que deux individus pris aléatoirement sur le territoire puissent se rencontrer, autrement dit la probabilité qu'il existe un habitat approprié qui puisse être atteint par les deux individus. Elle s'exprime par :

$$PC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i a_j p_{ij}^*}{A^2} \quad (\text{A.2.1})$$

où a_i est la surface de l'habitat i (ou son potentiel démographique), a_j la surface de l'habitat j , A la surface totale de la zone d'étude et p_{ij}^* la probabilité maximale de mouvement entre ces deux points. Cette probabilité dépend du coût du plus court chemin reliant les deux habitats. Elle peut être définie comme :

$$p_{ij}^* = e^{-\alpha d_{ij}} \quad (\text{A.2.2})$$

où d_{ij} est la distance entre les deux points (distance euclidienne ou distance effective liée au coût du chemin) et α est un paramètre à définir.

La probabilité de connectivité prend des valeurs entre 0 et 1 avec la valeur de 1 correspondant au cas idéal où toute la zone d'étude est recouverte par l'habitat (Saura and Pascual-Hortal, 2007).

Probabilité de connectivité décomposée

Saura and Rubio (2010) ont divisé la probabilité de connectivité PC en trois indices distincts qui peuvent être additionnés pour obtenir la probabilité de connectivité totale PC . Le premier indice mesure la connectivité intra-taches alors que les deux suivants donnent une mesure de la connectivité inter-taches (Saura and Rubio, 2010).

Pour un habitat k , la probabilité de connectivité PC_k est ainsi donnée par (Saura and Rubio, 2010) :

$$PC_k = PC_{intra_k} + PC_{flux_k} + PC_{connector_k} \quad (\text{A.2.3})$$

où :

- PC_{intra_k} est la contribution de l'habitat k à la connectivité intra-taches. Elle est donnée par a_k^2 où a_k est l'aire de l'habitat k . Cette première partie présente donc la connectivité qui existe à l'intérieur d'un habitat et qui dépend de sa taille.
- PC_{flux_k} est la contribution des flux en provenance ou à destination de l'habitat k . Elle dépend donc de la taille de l'habitat mais également de la quantité de flux liés à cet habitat et des coûts de ces flux. Cette partie indique donc à quel point un habitat est connecté aux autres habitats.
- $PC_{connector_k}$ est la contribution de l'habitat k à la connectivité entre les autres habitats. Cette mesure dépend uniquement de la position de l'habitat dans le réseau paysager. Un habitat qui intervient dans un grand nombre de plus courts chemins entre deux points est à ce niveau plus important. Elle est donnée par : $dPC_{connector_k} = \sum a_i a_j p_{ij}^*$ pour $i \neq j, j \neq k$ et k faisant partie du plus court chemin entre i et j .

Pour un habitat isolé sans aucun flux, on aura donc $PC_k = PC_{intra_k}$. Quand un habitat est connecté avec au moins un autre habitat, il contribuera également à la connectivité à travers PC_{flux_k} et si l'habitat fait partie d'au moins un plus court chemin entre deux autres habitats, il contiendra une composante $PC_{connector_k}$.

A.3 Paramètres utilisés pour les simulations avec *CDPOP*

xyfilename	points_total	MdispmoveparA	0
agefilename	N	MdispmoveparB	0
matecdmat	Marseille_cdmatrix_total	Mdispmovethresh	1350
dispcdmat	Marseille_cdmatrix_total	offno	2
mcruns	5	lmbda	300
looptime	100	Femalepercent	50
nthfile_choice	sequence	EqualsexratioBirth	N
nthfile_seq	1	birthmortperc	99
matemoveno	1	agemortperc	95
matemoveparA	0	subpopmortperc	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
matemoveparB	0	muterate	0.0005
matemovethresh	4000	mutationtype	random
sexans	Y	loci	161
Freplace	Y	intgenesans	random
Mreplace	Y	allefreqfilename	random
philopatry	N	alleles	2
multiple_paternity	Y	mtdna	N
selfans	N	cdevolveans	N
reproage	0	burningen	2
Fdispmoveno	1	cdinfect	N
FdispmoveparA	0	cdclimate	N
FdispmoveparB	0	Edmatans	N
Fdispmovethresh	4000	gendmatans	N
Mdispmoveno	1	gridformat	cdpop

TABLE 9 – Liste des paramètres utilisés pour les simulations réalisées avec *CDPOP*.

A.4 Code *Matlab* écrit et utilisé pour les calculs de diversité génétique

```

k = 161; % nombre de loci
na = 2; % nombre d'allèles

% Fichier qui indique dans quelle zone se situe un point (correspondance
% entre les coordonnées x,y du point et la zone dans laquelle il se situe)
ID_pop = load('ID_pop.csv'); % colonnes: x, y, zone

for gen=0:100
    % importer le fichier d'l génération dans un tableau cellulaire
    % (les données comprennent du texte et des nombres)
    grid_0=read_mixed_csv(['grid' num2str(gen) '.csv'],'');
    % colonnes: subpop,x,y,id,sex,age,infection,L0A0, L0A1....L49A0,L49A1...

    gen=gen+1; % L'indice 0 n'est pas accepté dans les matrices

    % grid: matrice avec uniquement les colonnes des données génétiques
    % remplacement des NA par -9999 pour stocker ces données dans une matrice
    % (NA présent lorsqu'un point n'est pas occupé par un individu)
    grid = cellfun(@(s) {str2double(s)},grid_0(2:end,8:2:end));
    grid=cell2mat(grid);
    grid(isnan(grid))=-9999;

    % transformation des données pour obtenir un code de type "AFLP"
    % (présence ou absence d'une allèle dominante)
    grid(grid==2)=1;

    % création d'une matrice avec le numéro de la zone correspondant à
    % chaque individu (ordre des lignes correspondant à l'ordre de grid)
    x=cellfun(@(s) {str2double(s)},grid_0(2:end,2)); % coordonnée x du point
    x=cell2mat(x);
    y=cellfun(@(s) {str2double(s)},grid_0(2:end,3)); % coordonnée y du point
    y=cell2mat(y);

    for i=1:length(x)
        ID=ID_pop((ID_pop(:,1)==x(i)) & (ID_pop(:,2)==y(i)),3);
        %utilisation du fichier ID_pop pour retrouver le numéro de la
        %zone dans laquelle est situé un individu en fonction de ces
        %coordonnées
        pop(i) = ID(1,1);
    end
    pop = pop';

    % nombre total d'individus présents pour cette génération
    n=length(grid(grid(:,1)>=0,1));

    % Suppression de tous les points où il n'y a pas d'individus
    % (pas pris en compte pour les calculs de diversité génétique)
    pop=pop(grid(:,1)>=0,:);
    grid=grid(grid(:,1)>=0,:);

    % Suppression de tous les points extérieurs aux 12 zones
    pop=pop(pop>0,:);
    grid=grid(pop>0,:);

```

```

% identification des individus présents dans chaque zone
% les individus proche du centre peuvent se retrouver dans plusieurs zones
% différentes: par exemple les zones 3 et 6. Dans ce cas, ils avaient pour
% l'instant un numéro de zone noté "36". La fonction group_zones permet de
% dupliquer de tels individus et de les assigner une fois à la zone 3 et
% une fois à la zone 6
[pop grid] = group_zones(pop,grid);
pop=pop';

%% Fréquence d'apparition de chaque marqueurs (f) pour les différentes
% populations
for zone=1:12
    grid2=grid(pop==zone,:);
    n2(gen,zone)=size(grid2,1);
    for loci=1:k
        f(zone,loci)=sum(grid(pop==zone,loci))/n2(gen, zone);
    end
end

%% Nei's average diversity per locus
for zone=1:12
    Hs(gen,zone)=1/k*sum(1-(1-f(zone,:))-(1-sqrt(1-f(zone,:))).^2);
end

%% Average differences within populations (ADW)
for zone=1:12
    grid2=grid(pop==zone,:);
    n2(gen,zone)=size(grid2,1);
    d=zeros(n2(gen,zone),n2(gen,zone));
    for i=1:n2(gen,zone)
        for j=1:n2(gen,zone)
            d(i,j)=length(find((grid(i,:)+grid(j,:))~=1));
        end
    end
    m = 1/k*d;
    ADW(gen,zone)=1/(n2(gen,zone))^2*sum(sum(m));
end
end

```

A.5 Evolution spatio-temporelle de la diversité génétique pour les simulations avec 500 marqueurs

Scénario 1 (répartition homogène)

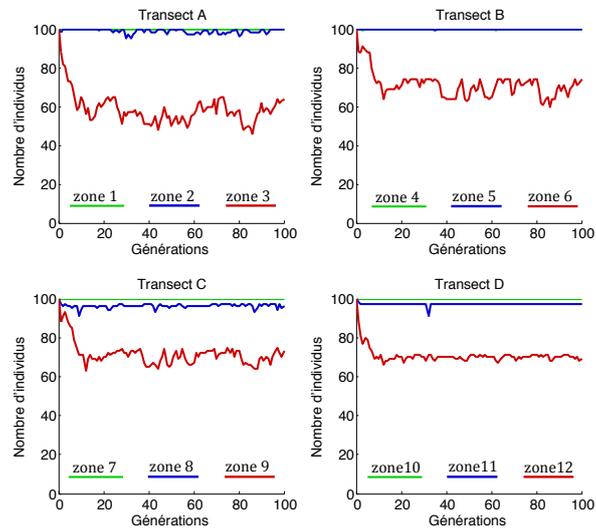


FIGURE 47 – Evolution du nombre d’individus dans chaque zone au cours des 100 générations, pour le scénario 1 (répartition homogène), en réalisant les simulations pour 500 marqueurs génétiques. En rouge, les zones du centre urbain, en bleu les zones intermédiaires et en vert les zones extérieures.

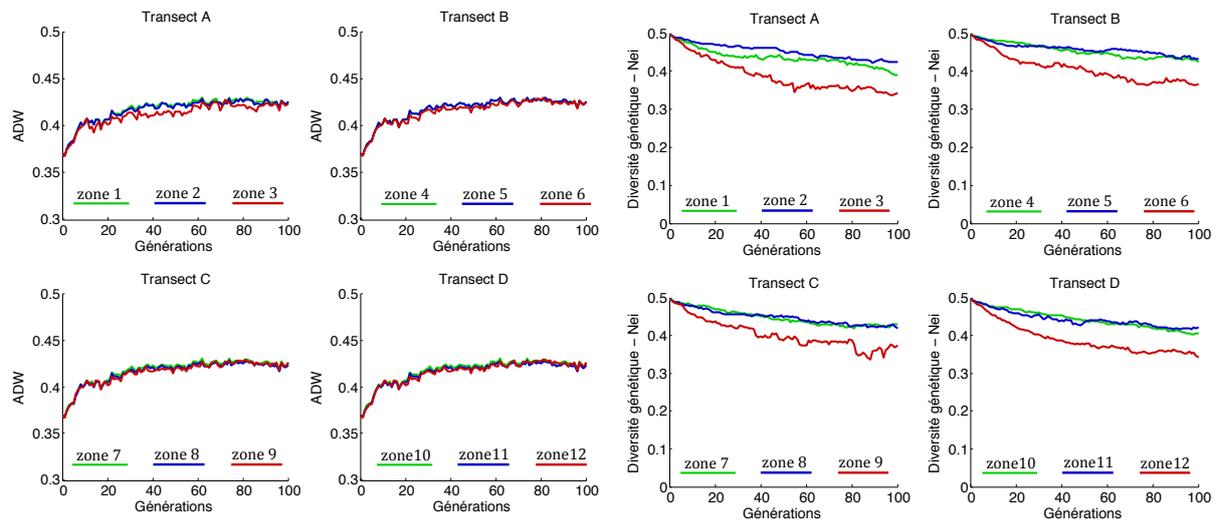


FIGURE 48 – Evolution de la diversité génétique dans chaque zone au cours des 100 générations, selon l’indice ADW (gauche) et l’indice de Nei (droite), pour le scénario 1 (répartition homogène), en réalisant les simulations pour 500 marqueurs génétiques. En rouge, les zones du centre urbain, en bleu les zones intermédiaires et en vert les zones extérieures. Remarque : la graduation de l’indice ADW ne commence pas à 0.

Scénario 2 (migration depuis la périphérie)

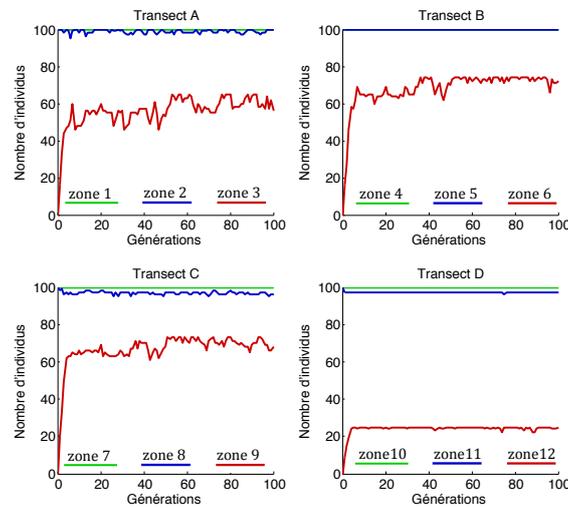


FIGURE 49 – Evolution du nombre d’individus dans chaque zone au cours des 100 générations, pour le scénario 2 (migration depuis la périphérie), en réalisant les simulations pour 500 marqueurs génétiques. En rouge, les zones du centre urbain, en bleu les zones intermédiaires et en vert les zones extérieures.

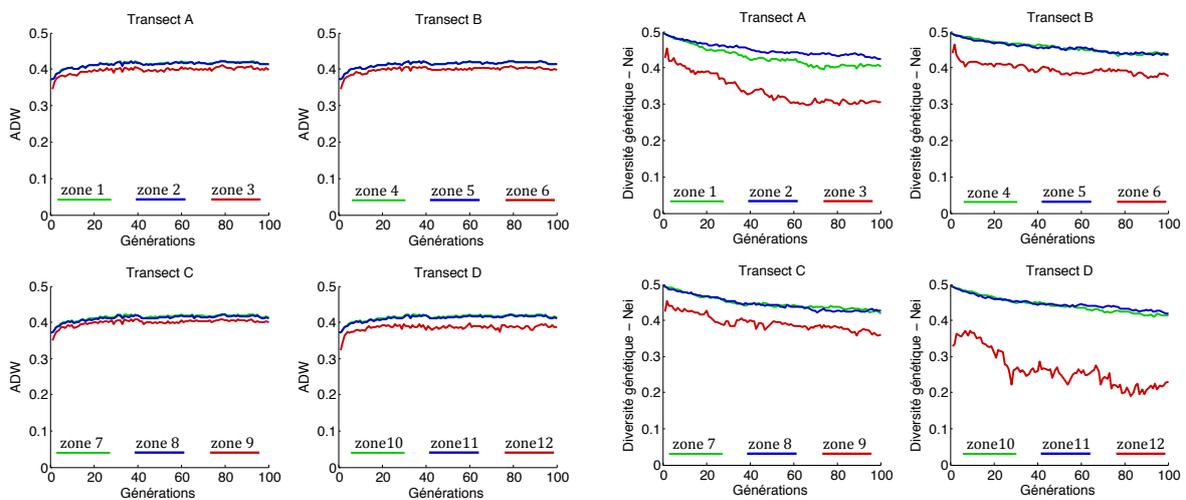


FIGURE 50 – Evolution de la diversité génétique dans chaque zone au cours des 100 générations, selon l’indice *ADW* (gauche) et l’indice de *Nei* (droite), pour le scénario 2 (migration depuis la périphérie), en considérant 500 marqueurs génétiques pour les simulations. En rouge, les zones du centre urbain, en bleu les zones intermédiaires et en vert les zones extérieures.

