

Formes urbaines, connectivité des habitats et diversité génétique des aires urbaines européennes

Paul Savary, Jean-Christophe Foltête, Cécile Tannier, Gilles Vuidel, Stéphane Garnier, Aurélie Khimoun, Marc Bourgeois

▶ **To cite this version:**

Paul Savary, Jean-Christophe Foltête, Cécile Tannier, Gilles Vuidel, Stéphane Garnier, et al.. Formes urbaines, connectivité des habitats et diversité génétique des aires urbaines européennes. ARP Astrance, Paris; UMR 6049 ThéMA, Université Bourgogne Franche-Comté - CNRS; UMR 6282 Biogéosciences, Université Bourgogne Franche-Comté. 2022. hal-03936492

HAL Id: hal-03936492
https://hal.science/hal-03936492

Submitted on 12 Jan 2023

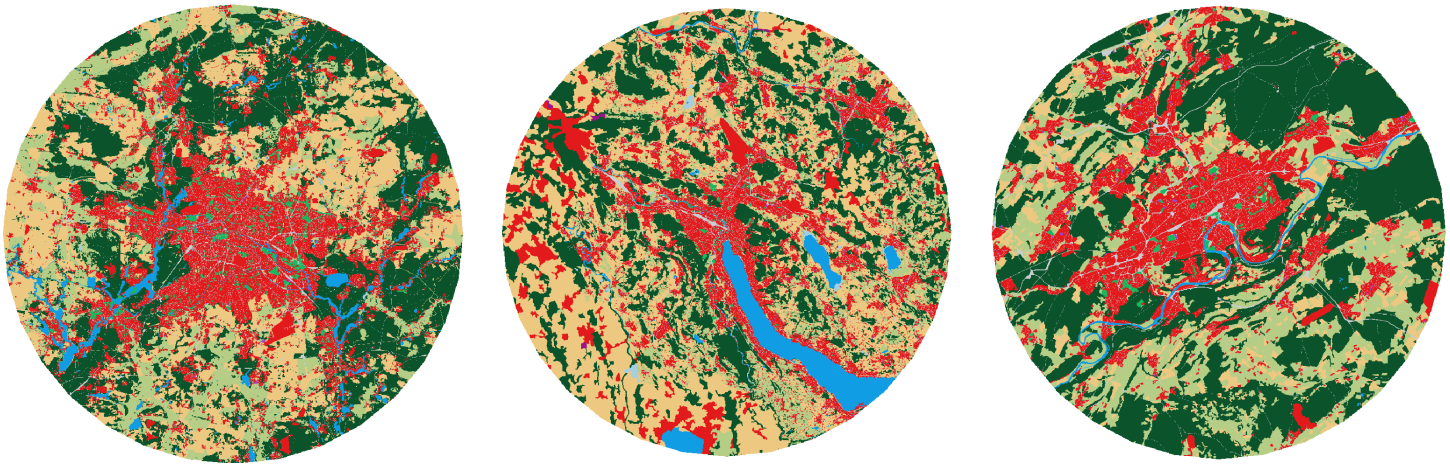
HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Formes urbaines, connectivité des habitats et diversité génétique des aires urbaines européennes



Paul Savary - ARP-Astrance, UMR ThéMA, UMR Biogéosciences

Sous la supervision de :

Hervé Moal, Gwennaële Chabroullet, Victor Lavisse - ARP-Astrance

Comité scientifique :

Jean-Christophe Foltête, Cécile Tannier, Gilles Vuidel - UMR ThéMA

Stéphane Garnier, Aurélie Khimoun - UMR Biogéosciences

Marc Bourgeois - UMR Environnement, Ville, Société

Août 2022

ARP-Astrance, 9 avenue Percier, 75008 Paris

UMR 6049 ThéMA, Université Bourgogne Franche-Comté - CNRS, 32 rue Mégevand, 25030 Besançon Cedex

UMR 6282 Biogéosciences, Université Bourgogne Franche-Comté - CNRS, 6 boulevard Gabriel, 21000 Dijon

Table des matières 3

Liste des figures 4

Liste des tableaux 5

Avant-propos 6

1 Contexte et problématique de l'étude 7
1.1 Biodiversité et urbanisation . . . 7
1.1.1 Érosion de la biodiversité et urbanisation : deux phénomènes contemporains . . 7
1.1.2 L'essor de l'écologie urbaine . . . 8
1.1.3 Réponses contrastées à l'urbanisation selon les espèces et les variables étudiées 8
1.2 Formes urbaines et processus écologiques : ce qu'on sait, ce qu'on ignore . . . 9
1.3 Objectifs et organisation de l'étude . . . 11

2 Analyse de la forme urbaine et de la connectivité des habitats des villes européennes 12
2.1 Introduction . . . 12
2.2 Données et méthodes d'analyse . . . 13
2.2.1 Traitement des données d'occupation des sols . . . 13
2.2.2 Délimitation des zones d'étude . . . 13
2.2.3 Analyses de forme urbaine . . . 15
2.2.4 Analyses de connectivité des habitats . . . 17
2.2.5 Analyse en composantes principales des variables de forme urbaine et de connectivité . . . 20
2.3 Résultats . . . 24
2.3.1 Forme urbaine . . . 24
2.3.2 Connectivité des habitats . . . 25
2.3.3 Analyse en composantes principales des métriques de forme urbaine et de connectivité . . . 26
2.4 Discussion et conclusion . . . 32
2.4.1 Caractéristiques et variabilité des formes urbaines européennes . . . 32
2.4.2 Connectivité des habitats des aires urbaines européennes . . . 33
2.4.3 Un gradient continu structuré par deux axes plutôt qu'une typologie discrète . 33
2.4.4 Limites et perspectives . . . 34

3 Simulation de la diversité génétique potentielle des populations animales des aires urbaines européennes 35
3.1 Introduction . . . 35
3.2 Méthodes d'analyse . . . 36
3.2.1 Paramètres des simulations génétiques . . . 36
3.2.2 Analyse des résultats des simulations . . . 38
3.3 Résultats . . . 40
3.3.1 Diversité génétique . . . 40
3.3.2 Différenciation génétique . . . 40
3.4 Discussion . . . 42
3.4.1 Les variations des patrons spatiaux de dispersion peuvent produire des réponses génétiques très contrastées . . . 43
3.4.2 Importance de la distribution spatiale des différents types d'habitat . . . 45
3.4.3 Implications pour la conservation de la biodiversité urbaine . . . 46
3.4.4 Limites et perspectives . . . 46

4 Relations entre forme urbaine, connectivité des habitats et diversité génétique 48
4.1 Introduction . . . 48
4.2 Méthodes d'analyse . . . 49
4.2.1 Principe du Partial Least Squares - Path Modelling . . . 49
4.2.2 Réponses biologiques . . . 51
4.2.3 Métriques de forme urbaine et de connectivité des habitats . . . 51
4.2.4 Analyses réalisées . . . 53
4.3 Résultats . . . 53
4.4 Discussion . . . 54

5 Synthèse et perspectives 57
5.1 Diversité des formes urbaines en Europe . . . 57
5.2 Connectivité des habitats forestiers (péri)-urbains et des espaces verts urbains en Europe 57
5.3 Diversité génétique potentielle des populations animales forestières en Europe . . . 58
5.4 Des interactions complexes entre forme urbaine, connectivité des habitats et diversité génétique . . . 59
5.5 Perspectives de recherche et implications pour la conservation de la biodiversité . . . 60
5.5.1 De la nécessité de la recherche en biologie évolutive urbaine . . . 60
5.5.2 Comment les aires urbaines peuvent-elles conserver la biodiversité ? . . . 60

Bibliographie 63

Table des figures

1 Principe de l'indice de Gini caractérisant le degré d'étalement urbain 21
2 Étapes de construction d'un graphe paysager 22
3 Principe du calcul de la métrique globale de connectivité EC 23
4 Exemples d'aires urbaines opposées en termes d'indice de Gini ou de City Mass Index 27
5 Exemples d'aires urbaines opposées en termes de dimension fractale D 28
6 Valeurs absolues et relatives des différentes métriques EC calculées dans les aires urbaines 29
7 Analyse de la localisation spatiale des chemins de moindre coût 30
8 Résultats de l'ACP des variables de forme urbaine et de connectivité 30
9 Exemples d'aires urbaines opposées selon l'axe 1 de l'ACP des métriques de forme urbaine et de connectivité 31
10 Richesse allélique moyenne des populations des forêts et des espaces verts urbains selon les scénarios de coût 41
11 Différenciation génétique moyenne entre les populations des forêts et des espaces verts urbains selon les scénarios de coût 42
12 Distance maximale de corrélation (DMC) et intensité de la relation d'isolement par la résistance du paysage (IBLR) 43
13 Adjusted Rand Index mesurant la cohérence de la partition en modules génétiques et de la partition en modules spatiaux ou en types d'habitats 44
14 Principe du PLS-SEM 50
15 Modèle testé avec le PLS-PM 52
16 Résultats du PLS-PM 54
17 Effets directs et indirects des variables latentes du PLS-PM 55

Liste des tableaux

1 Classification des 27 catégories initiales d'occupation des sols des données Urban Atlas en 10 catégories 14
2 Valeurs de coûts associées à chaque type d'occupation des sols 18
3 Distribution statistique des métriques de forme urbaine et de connectivité 24
4 Valeurs de coûts associées à chaque type d'occupation des sols 38

Avant-propos

Ce rapport s'inscrit dans le cadre d'une étude ayant pour objectif de comprendre le lien entre les formes urbaines et tissus urbains, la connectivité écologique des habitats au sein des aires urbaines et les réponses biologiques potentielles des espèces à ces environnements. Les réflexions initiées en 2019 lors du projet REFUGE financé par le CNRS et impliquant les laboratoires ThéMA (UMR 6049 - Université de Bourgogne Franche-Comté - CNRS, Besançon) et Biogéosciences (UMR 6282 - Université de Bourgogne Franche-Comté - CNRS, Dijon) se sont poursuivies au premier semestre 2022 et ont donné lieu à deux volets d'analyse complémentaires. Cette étude a été financée par l'entreprise ARP-Astrance et réalisée par Paul Savary sous la supervision d'Hervé Moal, Gwennaële Chabroullet et Victor Lavisse, et d'un comité scientifique composé de Jean-Christophe Foltête, Cécile Tannier, Gilles Vuidel, Stéphane Garnier, Aurélie Khimoun et Marc Bourgeois.

Le premier volet de l'étude, dont ce rapport fait l'objet, avait pour objectif d'évaluer l'influence de formes urbaines plus ou moins étalées ou compactes sur la biodiversité des aires urbaines européennes. Il s'est basé sur des analyses spatiales et sur des simulations de flux génétiques entre forêts et espaces verts urbains faites dans plus de 300 aires urbaines européennes. Le second volet de cette étude a quant à lui été réalisé en collaboration avec l'Institut Paris Région et cinq collectivités territoriales d'Île-de-France ayant répondu favorablement à notre proposition (communes d'Aulnay-sous-Bois, Gennevilliers et Saint-Germain-en-Laye, communautés de communes de Marne et Gondoire, et Paris Vallée de la Marne). Il a permis d'évaluer à une échelle locale l'influence des tissus urbains sur la connectivité des habitats et sur les réponses biologiques potentielles des espèces, avec un focus particulier sur la diversité génétique simulée des populations animales forestières.

Le présent rapport est dédié au premier volet de cette étude. La première section décrit tout d'abord le contexte et la problématique des analyses menées à l'échelle européenne. Il présente ensuite chacune des trois sous-parties de ce travail de façon détaillée. Elles sont dédiées (i) aux analyses de formes urbaines et de connectivité des habitats, (ii) aux simulations génétiques réalisées dans chaque aire urbaine, et enfin (iii) à la relation entre les variables de formes urbaines et de connectivité d'une part, et les réponses génétiques d'autre part. La dernière section résume les résultats obtenus et présente leurs implications pour la conservation de la biodiversité urbaine et la recherche en écologie urbaine.

1 Contexte et problématique de l'étude

1.1 Biodiversité et urbanisation

1.1.1 Érosion de la biodiversité et urbanisation : deux phénomènes contemporains

Nous vivons actuellement une crise du vivant, dont le rythme d'érosion, plusieurs dizaines voire centaines de fois supérieur au rythme des dix derniers millions d'années, surpasse indéniablement celui des cinq crises précédentes (Díaz *et al.*, 2019). Environ un quart des espèces animales et végétales connues est actuellement menacé d'extinction. Cinq conséquences des activités humaines sont principalement en cause : la surexploitation des ressources, la pollution, le changement climatique, les espèces exotiques envahissantes et la destruction des habitats (Pereira *et al.*, 2012). Cette dernière cause, à laquelle peu d'écosystèmes échappent, serait d'ailleurs celle dont les effets sont les plus importants (Díaz *et al.*, 2019).

Dans ce contexte, ce sont l'ensemble des composantes du monde vivant, communément désignées par le terme "biodiversité" (Wilson, 1988), qui perdent une part de leur variabilité. Certains écosystèmes, comme ceux qui sont associés aux zones humides, sont en voie de disparition (Díaz *et al.*, 2019). Des groupes d'espèces tels que les amphibiens ou les poissons voient le nombre des espèces qui les composent chuter drastiquement (Dirzo *et al.*, 2014). Enfin, au sein de chacune des espèces, la diversité génétique des populations a tendance à décliner (Frankham *et al.*, 2017; Miraldo *et al.*, 2016). Outre la diminution globale de la variabilité du vivant, on observe une homogénéisation des communautés d'espèces, au profit des espèces les plus généralistes (McKinney et Lockwood, 1999), ainsi qu'une adaptation de nombreux taxons à l'espèce humaine, mettant en évidence la place de notre espèce en tant que force évolutive à part entière (Pelletier et Coltman, 2018; Sarrazin et Lecomte, 2016). Ces derniers phénomènes ont lieu dans les zones où les conditions environnementales sont essentiellement déterminées par la nature des activités humaines.

Les aires urbaines font partie des zones les plus fortement artificialisées de la planète et hébergent déjà plus d'un être humain sur deux. Leur expansion continue à l'échelle mondiale et, selon les prévisions, elles devraient couvrir trois fois la surface qu'elles couvraient en 2000 à l'horizon 2030 (Seto *et al.*, 2012). Si l'expansion des villes et l'érosion de la biodiversité sont contemporaines, on peut aussi considérer qu'il existe un lien de causalité entre ces deux phénomènes. En effet, l'urbanisation s'accompagne d'une destruction des habitats naturels, le mode de vie urbain contribue au changement climatique et est source de pollutions, et les villes sont souvent des portes d'entrée et des environnements propices pour les espèces exotiques envahissantes. Ainsi, l'impact de l'urbanisation se manifeste à la fois par une diminution locale de la diversité en milieu urbain (Aronson *et al.*, 2014), mais aussi par sa contribution aux changements globaux limitant la biodiversité en dehors des villes.

Les impacts de l'urbanisation à l'échelle des territoires dans lesquels s'inscrivent les villes sont désormais pris en compte par le législateur et les responsables politiques. Par exemple, les plans d'urbanisme français doivent être élaborés en conformité avec la protection des réseaux d'habitats naturels identifiés sur les territoires (politique Trame Verte et Bleue). En outre, stopper l'artificialisation des sols est aujourd'hui un objectif des politiques d'aménagement du territoire (Zéro Artificialisation Nette).

Au sein des aires urbaines, la place accordée à la biodiversité a également évolué. Alors qu'au départ la ville était considérée comme un désert biologique, le constat que la ville héberge un nombre important d'espèces (Casanelles-Abella *et al.*, 2021), y compris autochtones (Aronson *et al.*, 2014), a par la suite été fait. Par ailleurs, il est avéré que conserver des espaces verts hébergeant une diversité d'espèces est bénéfique à la qualité du cadre de vie urbain. L'ensemble des espèces présentes en ville contribuent, entre autres, à la régulation thermique (Doick *et al.*, 2014), à l'épuration de l'eau et de l'air et à la santé psychique et physique des habitants (Hanski *et al.*, 2012; McKinney et VerBerkmoes, 2020; Rojas-Rueda *et al.*, 2019). La présence des "espaces verts" n'a pas toujours été une priorité de la planification urbaine et leur répartition a souvent reflété les inégalités sociales rencontrées en ville

(Schell *et al.*, 2020; Venter *et al.*, 2020). Mais, dans le contexte actuel, garantir à l'ensemble des urbains l'accès à des espaces végétalisés, accueillant une biodiversité importante et source de "services écosystémiques", est un enjeu sociétal majeur et apparaît explicitement dans l'agenda politique.

Pour répondre aux enjeux environnementaux et sociétaux associés aux relations entre biodiversité et urbanisation, il est primordial de comprendre quelles propriétés des villes influencent la présence et la dynamique des espèces. De nombreuses recherches sont dédiées à cela.

1.1.2 L'essor de l'écologie urbaine

L'impact des aires urbaines sur les espèces que l'on y trouve dépend de leur mode d'expansion et des pratiques d'aménagement et de gestion des zones occupées par les espèces (Garrard *et al.*, 2018; Ikin *et al.*, 2015). Cet impact est étudié depuis plusieurs décennies (McDonnell et Pickett, 1990), dans le cadre des travaux d'écologie urbaine en particulier (Forman, 2014; Gaston, 2010). De plus, comme signalé dès 1986 par Jared Diamond, le milieu urbain offre une opportunité d'étudier la sélection naturelle en action ("*opportunities to study natural selection in action*", Diamond (1986)). Ainsi, depuis quelques années, l'écologie urbaine prend de nouvelles directions pour comprendre la diversité des réponses écologiques à l'urbanisation et l'adaptation des espèces dans ce contexte. Des travaux ont par exemple mis en évidence la capacité des espèces à adapter leur comportement au milieu urbain (Møller, 2012; Uchida *et al.*, 2019). Mais l'urbanisation n'influence pas seulement la présence, l'abondance ou le comportement des espèces, elle façonne également les trajectoires évolutives des espèces. L'écologie urbaine évolutive (*urban evolutionary ecology*)(Johnson et Munshi-South, 2017; Rivkin *et al.*, 2019; Szulkin *et al.*, 2020b) s'intéresse ainsi à la façon dont le patrimoine génétique des espèces présentes en ville est façonné par le milieu urbain. Ces études permettent d'une part de comprendre les mécanismes de sélection naturelle associés à l'adaptation des espèces au milieu urbain (Szulkin *et al.*, 2020b). Elles permettent d'autre part de comprendre la dynamique des populations et la façon dont les espèces se déplacent dans la ville (Munshi-South et Richardson, 2020). Le nombre d'individus présents dans chaque population et les flux génétiques permis par leurs déplacements déterminent à la fois la diversité génétique présente dans chaque population et le degré de différenciation génétique entre populations (Hedrick, 2011). En effet, plus les individus sont nombreux dans une population, moins le phénomène de dérive génétique fait diminuer aléatoirement le nombre d'allèles différents qu'ils possèdent. Cela limite alors le risque de consanguinité et d'extinction de ces populations (Frankham *et al.*, 2017). De plus, les flux génétiques entre populations permettent de restaurer la diversité génétique dans les populations tout en limitant la différenciation génétique entre elles.

Toutefois, malgré la progression des connaissances, la façon dont les processus écologiques déterminent les patrons de biodiversité en milieu urbain conserve des parts d'ombre. Le milieu urbain contraint potentiellement les déplacements de nombreuses espèces, les expose à des stress environnementaux, voire à des prédateurs domestiqués par l'Humain ou à des espèces exotiques très compétitrices. Ces effets sont susceptibles de réduire la taille des populations, ce qui augmente en retour l'influence des phénomènes stochastiques. Dans un tel contexte, quels facteurs ont le plus d'influence sur les patrons de biodiversité observés ? Parmi les questions qui se posent actuellement (Lepczyk *et al.*, 2017), on se demande notamment quelles sont les influences respectives des pratiques de gestion des espaces verts et de la structure urbaine (forme urbaine, tissu urbain). Nous nous intéressons dans cette étude à l'influence de ce dernier facteur, et plus spécifiquement à l'influence de la configuration des surfaces artificialisées sur la biodiversité, indépendamment de leur quantité. Que l'on s'intéresse à ce facteur ou à un autre, obtenir des réponses tranchées est rarement possible en raison de la diversité de réponses des différentes espèces à chacun des facteurs.

1.1.3 Réponses contrastées à l'urbanisation selon les espèces et les variables étudiées

Les résultats des travaux d'écologie urbaine montrent que l'on peut distinguer plusieurs réponses des espèces à l'urbanisation (Blair, 1996). Tout d'abord, certaines espèces bénéficient du milieu urbain (*urban exploiters*, ex. : Rat des villes, Pigeon biset) (Fidino *et al.*, 2020; Miles *et al.*, 2019), y trouvant

probablement des conditions plus favorables que dans leur milieu d'origine (ex. : baisse de la pression parasitaire et du risque de prédation, disponibilité alimentaire accrue)(Møller, 2012). Cet effet positif de la ville sur certaines espèces ne s'observe parfois qu'en deçà d'un certain degré d'urbanisation, au-delà duquel elles sont impactées négativement (Fidino *et al.*, 2020). Au contraire, certaines espèces ne s'observent jamais en milieu urbain (*urban avoiders*), notamment parce qu'elles ont besoin d'un domaine vital incluant de grandes superficies d'habitat continues (ex. : grands cervidés tels que le Cerf élaphe ou grands carnivores tels que le Loup gris ou l'Ours brun). Enfin, certaines espèces s'observent à la fois au sein des aires urbaines et en dehors dans des contextes moins anthropisés (*urban adapters*). Plusieurs espèces d'oiseaux (ex. : les mésanges), d'insectes (notamment des papillons) ou de mammifères (ex. : hérissons, renards, martres), entre autres, font partie de cette dernière catégorie et ont été fréquemment étudiées en écologie urbaine. C'est d'ailleurs en étudiant ces espèces qu'on peut comprendre au mieux l'influence de l'urbanisation dans la mesure où les populations situées en dehors de la ville permettent d'avoir des observations "contrôle". En effet, étudier des populations situées à la fois en ville et en dehors fait partie des principales préconisations issues des récentes synthèses d'écologie urbaine (Fusco *et al.* (2021b), Miles *et al.* (2019), parmi d'autres).

En supposant que les espèces s'adaptant à la ville et en faisant leur milieu de prédilection sont rares, ces réponses contrastées expliquent en partie le nombre plus faible d'espèces observées en milieu urbain en comparaison avec le milieu rural alentour (Aronson *et al.*, 2014). Cette diversité de réponses pourrait ainsi expliquer pourquoi certains oiseaux ont des abondances plus élevées en ville plutôt qu'en milieu rural, alors que la communauté d'oiseaux dans son ensemble est moins riche en espèces en milieu urbain (Chace et Walsh, 2006) ; bien que la généralité de cette observation reste à prouver (Saari *et al.*, 2016).

Lorsqu'on s'intéresse à la réponse d'une espèce en particulier, dès lors qu'elle est présente à la fois en ville et en dehors, trois situations sont possibles. Prenons la diversité génétique pour exemple, car ces trois situations ont été observées dans des études portant sur cette variable (Fusco *et al.*, 2021a; Miles *et al.*, 2019). Il est d'abord possible qu'aucune différence significative ne soit observée entre les populations situées dans la ville et en dehors (Khimoun *et al.*, 2020). Il est par ailleurs possible que les populations urbaines aient une diversité génétique plus élevée que les populations rurales, ce qui devrait surtout s'observer pour des espèces commensales ou bénéficiant de la présence humaine pour des déplacements passifs ou pour leur alimentation. Enfin, et c'est la situation la plus fréquente d'après Miles *et al.* (2019), les populations urbaines peuvent avoir une diversité génétique moins élevée que les populations rurales. Un tel résultat a été observé chez une espèce d'écureuil à Los Angeles (DeMarco *et al.*, 2021), chez le Renard roux à Zurich (Wandeler *et al.*, 2003) ou encore chez le Sanglier à Berlin (Stillfried *et al.*, 2017). Lorsque la structure génétique des populations d'une espèce est étudiée, le patron de différenciation génétique entre populations révèle également l'influence de l'urbanisation sur la démographie de ces populations, la taille des populations et les déplacements déterminant conjointement la dérive et le flux génétique. Ainsi, Markowski *et al.* (2021) ont montré une plus forte différenciation génétique entre les populations urbaines de Mésange charbonnière et les populations péri-urbaines ou rurales, qu'entre ces deux derniers types de populations. De plus, plusieurs études ont montré que des *clusters* de populations relativement isolés les uns des autres par des infrastructures urbaines pouvaient se former (Braaker *et al.*, 2017; Stillfried *et al.*, 2017).

1.2 Formes urbaines et processus écologiques : ce qu'on sait, ce qu'on ignore

Ces dernières observations peuvent s'expliquer par la quantité et la configuration spatiale des habitats, qui déterminent la connectivité des habitats (Beninde *et al.*, 2015). En effet, à qualité d'habitat équivalente, les populations d'une espèce compteront plus d'individus et ceux-ci pourront davantage se déplacer entre les populations si les taches d'habitat sont grandes et bien connectées les unes aux autres. La quantité d'habitat atteignable, mesure de connectivité qui résulte de cette configuration, détermine ainsi l'intensité de la dérive locale et des flux génétiques, et par conséquent la diversité et la différenciation génétique d'un ensemble de populations (Savary *et al.*, 2022b). La quantité, la configu-

ration spatiale des taches d'habitat et la facilité avec laquelle les espèces peuvent se déplacer entre elles dépendent de l'occupation des sols. Celle-ci est déterminée par les activités humaines sur une portion grandissante de la planète, et en particulier dans les milieux urbains. Dans ce contexte, l'urbanisation réduit la surface des habitats et ces derniers sont subdivisés par un réseau d'infrastructures linéaires de transport souvent dense. On peut s'attendre à ce que la relation entre le degré d'urbanisation d'une zone d'une taille donnée et la connectivité des habitats dans cette zone soit négative dans la vaste majorité des cas. Toutefois, l'effet de la configuration spatiale des surfaces artificialisées sur la connectivité pour un degré d'urbanisation donné est moins connu. Analyser cette relation s'inscrit dans le cadre des recherches menées en écologie urbaine pour comprendre le lien entre formes urbaines et processus écologiques (Bourgeois, 2015; Flégeau *et al.*, 2020, 2021; Soga *et al.*, 2014; Sushinsky *et al.*, 2013).

Certains de ces travaux ont mis en évidence l'effet bénéfique pour la biodiversité de la densification urbaine ("ville compacte") par rapport à des modes d'urbanisation conduisant à l'étalement urbain (Sushinsky *et al.*, 2013). Néanmoins, ce résultat dépend des espèces étudiées et du degré d'urbanisation pré-existant (Soga *et al.*, 2014). Il faudrait donc considérer la diversité (i) des morphologies urbaines et (ii) des espèces potentiellement impactées pour approfondir ces recherches avant de généraliser leurs préconisations. En effet, tout d'abord les formes urbaines sont rarement analysées en standardisant le degré d'urbanisation pour se focaliser uniquement sur la configuration des surfaces artificialisées, ce qui limite la portée des conclusions obtenues. De plus, les métriques permettant de caractériser les formes urbaines en écologie urbaine ont fait l'objet de nombreux travaux (Moll *et al.*, 2019; Szulkin *et al.*, 2020b; Tian *et al.*, 2022), mais une synthèse de ces travaux apportant des préconisations claires et argumentées fait encore défaut, comme l'ont montré Flégeau *et al.* (2020) dans une revue systématique de ces travaux. D'autre part, dans un même contexte urbain, plusieurs espèces tolérant l'urbanisation pourraient toutefois avoir des réponses biologiques différentes (Fidino *et al.*, 2020). Cela rend primordiale la prise en compte d'une diversité de profils d'espèces, même si celles-ci se rencontrent à la fois en milieu urbain et rural.

Nous considérons ici que la "forme urbaine" désigne la configuration des surfaces bâties ou imperméabilisées, c'est-à-dire artificialisées, d'une aire urbaine dans son ensemble. Caractériser la forme urbaine permet de décrire de quelle manière l'urbanisation s'étend sur les zones "péri-urbaines" alentours. C'est particulièrement important pour comprendre les processus écologiques dans la mesure où les écosystèmes urbains ne sont pas isolés des autres écosystèmes (Fusco *et al.*, 2021a; Snep *et al.*, 2006). Cela signifie que l'on obtient une valeur pour chaque métrique utilisée pour décrire une forme urbaine. Analyser l'influence des formes urbaines sur les processus écologiques ne peut donc en théorie se faire qu'en considérant plusieurs aires urbaines afin d'établir une relation statistique entre les métriques utilisées et les réponses biologiques mesurées à partir de plusieurs observations.

Par ailleurs, il convient de considérer une large gamme de réponses biologiques pour comprendre l'influence des formes urbaines sur la biodiversité dans son ensemble. Or, la plupart des analyses de la distribution des habitats en milieu urbain sont réalisées sans que des données empiriques ne soient utilisées pour paramétrer ou valider les analyses (LaPoint *et al.*, 2015; Lookingbill *et al.*, 2022). Comme indiqué précédemment, les réponses génétiques neutres ont l'avantage de refléter les effets conjoints de plusieurs processus démographiques (dérive, flux génétique), ce qui en fait des candidats idéaux pour analyser l'influence des formes urbaines (Munshi-South et Richardson, 2020). Bien que la réplication standardisée d'analyses de matériel génétique soit très coûteuse et limite l'utilisation de ces données dans ce contexte, de nombreuses méthodes de simulation de processus génétiques sont aujourd'hui disponibles (Hoban, 2014) et ont un intérêt dans ce cadre (Balkenhol *et al.*, 2016; Munshi-South et Richardson, 2020). Elles consistent à reproduire les mouvements des espèces et les flux génétiques qu'ils génèrent tout en tenant compte des contraintes exercées par les différents types d'occupation des sols (ex. : Landguth et Cushman (2010)). Réaliser de telles simulations en considérant des espèces "virtuelles" aux capacités de déplacement variées dans des aires urbaines aux formes contrastées permettrait de dépasser les limites des précédentes études sur le lien entre formes urbaines, processus écologiques et patrons de biodiversité.

1.3 Objectifs et organisation de l'étude

L'objectif général du premier volet de ce projet était de comprendre le lien entre les formes urbaines, la connectivité des habitats et les réponses génétiques potentielles des populations animales en milieu urbain. Nous nous sommes focalisés pour cela sur les principales aires urbaines européennes, dont l'occupation des sols est cartographiée finement et de façon homogène par l'agence Copernicus (base de données Urban Atlas). Nous avons tout d'abord cherché à caractériser la variabilité des formes urbaines et à identifier des métriques distinguant les formes urbaines "compactes" ou au contraire "étalées". Nous avions également pour objectif d'évaluer la contribution à la connectivité globale de deux types d'habitat cartographiés, à savoir les espaces verts urbains et les forêts. Afin de nous focaliser sur l'influence de la configuration de l'urbanisation au sens strict, nous avons délimité les zones d'étude de façon à standardiser la proportion de surfaces artificialisées au sein d'elles.

Ensuite, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle des comportements de dispersion différents en milieu urbain pourraient générer des structures génétiques contrastées chez des espèces forestières. Pour cela, la structure génétique des populations animales de chaque aire urbaine a été simulée selon plusieurs scénarios afin de générer des réponses biologiques potentielles. Nous avons également distingué deux types d'habitat, ainsi que trois espèces "virtuelles" différant par leur degré d'aversion vis-à-vis des zones imperméabilisées ou non terrestres. À l'issue de ces analyses, nous avons décrit la structure génétique de ces populations et son lien avec le patron spatial des habitats.

Enfin, le dernier objectif de ce volet était d'évaluer l'influence de formes urbaines compactes ou étalées sur la diversité génétique potentielle des populations animales en milieu urbain. Pour cela, nous avons mis en œuvre une approche statistique permettant d'évaluer la relation entre les métriques de formes urbaines identifiées dans cette étude et la diversité génétique des deux types de populations simulées (espaces verts, forêts), tout en tenant compte de la connectivité des habitats présents dans chaque zone d'étude.

Ainsi, ce rapport est scindé en trois sections (2, 3 et 4), dédiées (i) aux analyses de formes urbaines et de connectivité des habitats, (ii) aux simulations génétiques réalisées dans chaque aire urbaine, et enfin (iii) à la relation entre les variables de formes urbaines et de connectivité d'une part, et les réponses génétiques d'autre part. Il se terminera par une discussion générale des résultats obtenus (section 5).

2 Analyse de la forme urbaine et de la connectivité des habitats des villes européennes

2.1 Introduction

La diversité des formes urbaines intéresse les géographes depuis longtemps (Alexander, 1965; Allain, 2006). De nos jours, cet intérêt est renforcé par le rôle des formes urbaines dans les stratégies à adopter face aux enjeux énergétiques (Haffner, 2022; Le Néchet, 2011), sociaux (Schell *et al.*, 2020) et écologiques (Tannier *et al.*, 2012, 2016). Selon le contexte dans lequel les formes urbaines sont étudiées, on ne s'intéressera pas aux mêmes métriques, y compris si l'on souhaite distinguer les villes "compactes" et les villes "étalées". Par exemple, dans la synthèse de Tsai (2005), les métriques permettant d'évaluer la compacité ou le degré d'étalement d'une ville se basent sur la distribution de la population ou des emplois urbains. Ultérieurement, Schwarz (2010) a réalisé une synthèse similaire dans laquelle, outre les métriques liées à la population ou à d'autres paramètres socio-économiques, les métriques liées à l'occupation des sols étaient prises en compte. Ce sont ces dernières qui sont censées refléter le plus directement l'impact des formes urbaines sur la distribution spatiale des habitats naturels dans les études d'écologie urbaine, bien que les variables d'ordre socio-économique puissent également refléter des impacts écologiques (ex. : pollution sonore et aérienne, intensité du trafic routier)(Khiali-Miab *et al.*, 2022). Dans ces synthèses et d'autres études (ex. : Kasanko *et al.* (2006)) en revanche, la composition et la configuration de l'occupation des sols n'étaient pas distinguées explicitement l'une de l'autre dans la mesure où certaines métriques de composition sont calculées au niveau d'aires urbaines ayant des degrés d'artificialisation très différents.

D'autre part, Tsai (2005) établit une typologie des paramètres caractérisant une forme urbaine, distinguant ceux qui sont liés à la taille d'une ville, à sa densité (de population ou d'emplois), à la distribution spatiale égale ou inégale de certaines variables et à leur caractère auto-corrélé, c'est-à-dire agrégé. Toutefois, parmi les métriques associées à cette typologie, aucune ne considère le fait que la configuration spatiale d'une ville est fortement centralisée. En effet, l'organisation radiale des villes autour d'un point central historique est presque universelle, en Europe en particulier (Guérois et Pumain, 2008; Lemoy et Caruso, 2020, 2021). C'est d'ailleurs parce que les villes sont généralement organisées de façon radiale que les termes de "villes compactes" ou "étalées" prennent tout leur sens. Aussi, il semble important de considérer cette organisation radiale pour étudier la configuration de l'urbanisation indépendamment du degré d'urbanisation, dans des zones d'étude de formes circulaires équivalentes, et pour caractériser ainsi le caractère compact ou étalé de ces configurations. Cette méthodologie implique de réfléchir à de nouvelles métriques caractérisant l'étalement urbain, et de d'évaluer à quel point elles enrichissent le panel des métriques existantes.

On peut en outre se demander si l'analyse d'un panel de métriques de formes urbaines calculées dans différentes villes européennes met en évidence un nombre réduit de métriques représentant de façon similaire le degré d'étalement urbain, ou confirme au contraire qu'il est difficile de mesurer cette propriété des formes urbaines avec peu de métriques (Schwarz, 2010; Tsai, 2005). Par ailleurs, on peut se demander si une telle analyse permet de distinguer une typologie de villes européennes configurées selon plusieurs archétypes, ou au contraire plusieurs gradients continus caractérisant les formes urbaines, sans qu'on puisse distinguer d'archétypes.

La configuration centralisée de la plupart des villes impacte également les habitats naturels que l'on trouve dans les aires urbaines. La distance au centre ville est d'ailleurs une variable souvent prise en compte en écologie urbaine (ex. : Rochat *et al.* (2017)), bien qu'elle ne soit pas suffisante pour caractériser précisément le rôle écologique d'une tache d'habitat. Elle interagit notamment avec le type d'habitat que l'on trouve dans les aires urbaines. En effet, au centre des villes, les espaces verts urbains sont fortement anthropisés et entretenus, tandis qu'à mesure qu'on s'éloigne du centre les habitats sont moins anthropisés et ressemblent davantage aux habitats qu'on trouve en milieu rural. Dans le cadre de cette étude, nous avons donc fait le choix de distinguer les espaces verts urbains des forêts situées dans les aires urbaines. Cette distinction permet d'évaluer la contribution respective de

ces types d'habitat à la connectivité, mais aussi de comparer les réponses biologiques qu'on y observe. En effet, les espaces verts urbains pourraient fréquemment jouer le rôle de milieux puits tandis que les habitats péri-urbains moins anthropisés pourraient jouer le rôle de sources (Lepczyk *et al.*, 2017). Cette hypothèse a déjà été vérifiée (ex. : Withey et Marzluff (2005)), et de telles analyses pourraient fournir une explication simple à ce phénomène.

Enfin, considérer conjointement les métriques de formes urbaines et de connectivité des espaces verts et des forêts permet également d'évaluer à quel point ces paramètres sont dépendants statistiquement. Ainsi, dans cette section, nous avons analysé la forme urbaine des principales aires urbaines européennes à l'aide de métriques utilisées plus ou moins couramment, ainsi que la connectivité de leurs différents types d'habitats. Enfin, nous avons fait une analyse multivariée permettant d'identifier les variables clés et une éventuelle typologie de formes urbaines.

2.2 Données et méthodes d'analyse

2.2.1 Traitement des données d'occupation des sols

Urban Atlas

Les données d'occupation des sols utilisées dans cette étude sont celles de la base de données Urban Atlas de 2018 créées et mises à disposition par l'agence Copernicus Land Monitoring Service. Cette base de données cartographie l'occupation des sols de 788 des principales aires urbaines fonctionnelles européennes (*Functional Urban Areas*, nommées simplement aires urbaines par la suite) comptant plus de 50 000 habitants. Ces aires urbaines se situent dans 38 états, incluant les états membres de l'Union Européenne ainsi que d'autres états partenaires tels que la Suisse, le Royaume-Uni, la Serbie ou la Turquie.

Ces données sont téléchargeables librement au format vectoriel (geopackage) dans le système de coordonnées ETRS89 (EPSG : 3035). La taille minimale des éléments cartographiés est de 0.25 ha au cœur des aires urbaines et de 1 ha dans les zones rurales au sein des aires urbaines. Les types d'occupation des sols cartographiés sont distincts dans ces deux zones, et c'est cette distinction entre types d'occupation des sols et non pas un zonage défini par ailleurs qui permet de différencier ces zones. Il y a initialement 27 types d'occupation des sols dans la base de données (Table 1).

Classification des catégories d'occupation des sols

Nous souhaitions nous focaliser sur la configuration des surfaces artificialisées dans leur ensemble et analyser la connectivité des habitats en estimant de façon réaliste la résistance des types d'occupation des sols au mouvement des espèces. Pour cela, nous avons simplifié la classification initiale des types d'occupation des sols à 27 catégories en une classification à 10 catégories (Table 1).

Nous avons distingué les routes des autres surfaces artificialisées afin de pouvoir délimiter des taches de surfaces artificialisées selon leur organisation en îlots et en parcelles desservis par le réseau routier. Par ailleurs, les routes et leurs abords immédiats n'étant pas bâtis, ces derniers sont plus favorables aux déplacements des espèces que les bâtiments. Nous avons tenu compte de cela dans les analyses de connectivité. Enfin, cela nous a également permis de distinguer l'impact des routes en elles-mêmes de celui des autres surfaces artificialisées (cf. section 3).

Lorsque les données Urban Atlas n'étaient pas disponibles dans toute la zone considérée, les données d'occupation des sols Corine Land Cover de l'agence Copernicus ont été utilisées, avec une classification de l'occupation des sols similaire.

2.2.2 Délimitation des zones d'étude

Analyses radiales et standardisation de la proportion de zones artificialisées

Nous voulions analyser la forme des principales villes européennes et mesurer leur degré "d'étalement" tout en tenant compte de leur organisation radiale, à l'instar de Lemoy et Caruso (2020).

Nouvelles catégories	Catégories d'occupation des sols initiales
Forêt	Forests
Zones humides	Wetlands
Prairies	Pastures, Herbaceous vegetation associations (natural grassland moors)
Espaces semi-naturels	Orchards at the fringe of urban classes
Espaces verts urbains	Green urban areas
Espaces agricoles	Arable land (annual crops), Permanent crops (vineyards fruit trees olive groves), Complex and mixed cultivation patterns
Eau	Water bodies
Routes	Fast transit roads and associated land, Other roads and associated land, Railways and associated land
Surfaces artificialisées	Continuous Urban Fabric (S.L. : 80 %), Discontinuous Dense Urban Fabric (S.L. : 50 % - 80 %), Discontinuous Medium Density Urban Fabric (S.L. : 30 % - 50 %), Discontinuous Low Density Urban Fabric (S.L. : 10 % - 30 %), Discontinuous Very Low Density Urban Fabric (S.L. : 10 %), Isolated Structures, Industrial commercial public and private units, Port areas, Airports, Mineral extraction and dump sites, Construction sites, Sports and leisure facilities
Autres espaces ouverts	Land without current use, Open spaces with little or no vegetations (beaches dunes bare rocks glaciers)

TABLE 1 – Classification des 27 catégories initiales d'occupation des sols des données Urban Atlas en 10 catégories. Les deux catégories notées en gras correspondent aux deux types d'habitats considérés lors de l'analyse de la connectivité des habitats.

Pour cela, nous avons défini le centre de chaque aire urbaine à partir de l'outil Nominatim. Cet outil permet d'accéder aux coordonnées des éléments cartographiés dans la base de données géographiques OpenStreetMap. Le package R `jsonlite` (Ooms, 2014) nous a permis d'obtenir dans l'environnement de R les résultats (objets json) des requêtes réalisées sur Nominatim. Le point central dont nous avons obtenu les coordonnées correspondait le plus souvent à la mairie de la ville principale de chaque urbaine, souvent utilisée comme point central dans de précédentes analyses radiales de formes urbaines (Lemoy et Caruso, 2020; Walker, 2018; Wilson *et al.*, 2012).

Pour analyser la configuration spatiale des surfaces artificialisées présentes dans chaque aire urbaine, nous souhaitions standardiser la proportion de ces surfaces dans les zones d'étude considérées. Pour cela, nous avons calculé leur proportion dans des zones circulaires centrées sur le point choisi comme point central. Leur rayon variait de 5 km à 40 km par pas de 500 m. Nous avons ensuite considéré plusieurs proportions de surfaces artificialisées "cibles" et identifié dans chaque cas et pour chaque aire urbaine le rayon à considérer pour obtenir cette proportion (± 1 %). Certaines proportions n'étaient jamais atteintes dans des aires urbaines, soit parce qu'au-delà de 5 km les proportions d'artificialisation étaient déjà trop faibles, soit au contraire parce que même à 40 km du centre, les proportions mesurées étaient encore trop élevées (ex. : Paris, Londres). Ainsi, la proportion cible qu'on arrivait à atteindre dans le plus grand nombre d'aires urbaines et pour laquelle la variabilité du rayon correspondant était la plus faible était de 20 %. Nous avons donc délimité les zones d'étude correspondant à chaque aire urbaine en choisissant le rayon pour lequel 20 ± 1 % de la surface de la zone d'étude est couverte par des surfaces artificialisées.

Sélection des aires urbaines

Parmi les zones ainsi délimitées, nous n'avons conservé que celles pour lesquelles les données Urban Atlas couvraient plus de 95 % de la surface totale. Cela nous a permis d'éliminer de l'analyse des aires urbaines côtières, situées au bord de grands lacs, ou limitrophes de pays non couverts par les données de l'agence Copernicus. Les analyses faites par la suite n'auraient pas été pertinentes dans de telles zones car la forme de ces zones d'étude n'aurait pas rendu les résultats comparables avec ceux obtenus dans les autres aires urbaines. Les 325 zones ainsi obtenues ont été rasterisées à une résolution spatiale de 5 m pour la suite des analyses.

2.2.3 Analyses de forme urbaine

Métriques issues de FRAGSTATS

Afin de décrire les propriétés morphologiques de chaque aire urbaine, des métriques de composition et de configuration de l'occupation des sols directement inspirées du logiciel d'analyse paysagère FRAGSTATS (McGarigal, 1995) ont été calculées à l'aide du package R `landscapemetrics` (Hesselbarth *et al.*, 2019). Il s'agissait des métriques suivantes :

— Proportion de la zone d'étude couverte par (i) des forêts, (ii) des espaces verts urbains, (iii) des routes et (iv) des surfaces artificialisées. Les métriques suivantes sont calculées pour ces quatre types d'occupation des sols (OS).

— Densité de taches (par type d'OS) : ratio entre le nombre de taches et la surface totale de la zone d'étude

— Surface moyenne des taches (par type d'OS)

— Complexité moyenne de la forme des taches (par type d'OS) : métrique prenant une valeur minimale lorsque les taches sont des carrés, et augmentant à mesure que la forme se complexifie.

— Compacité des taches : métrique qui mesure à quel point les différentes taches d'un même type d'occupation des sols sont spatialement agrégées (valeur maximale : 1, appelée Clumpy dans FRAGSTATS).

— Diversité de l'OS (tous types confondus), caractérisée à l'aide de l'indice de diversité de Shannon

— Contiguïté des taches (tous types confondus)

— Cohésion des taches (tous types confondus)

— Ratio entre les surfaces d'espaces verts et de forêt

Les formules et la signification de ces métriques sont présentées en détail par McGarigal (1995). Comme les données Urban Atlas incluent des informations démographiques précises, nous avons calculé la population incluse dans les zones d'étude délimitées, ainsi que le ratio entre les surfaces d'espaces verts et la population de chaque zone d'étude.

Indice de Gini

Alors que la typologie des métriques de formes urbaines identifiée par Tsai (2005) ou Schwarz (2010) inclut des métriques mesurant le caractère plus ou moins concentré de la distribution spatiale de certaines variables, ces métriques ne tiennent pas compte de la localisation du centre des aires urbaines. Nous avons ainsi développé un indice représentant le degré de concentration des surfaces artificialisées autour du centre de chaque aire urbaine (Figure 1). Cet indice se base sur l'indice de Gini, initialement utilisé en économie pour évaluer le degré d'inégalité de revenus des habitants (Gini, 1912). Pour cela, en économie, cet indice caractérise la façon dont la part de richesse accumulée augmente à mesure qu'on prend en compte un grand nombre d'individus, en commençant par ceux qui ont le moins de revenus. Si cette part de richesse accumulée augmente très peu lorsqu'on tient compte des personnes les plus pauvres puis augmente très rapidement lorsqu'on tient compte des plus riches, alors la courbe obtenue est éloignée de la droite d'équation $y = x$. L'indice de Gini est égal au double de l'aire qui sépare cette droite de la courbe obtenue.

Une ville aura une forme "compacte" si la plupart des surfaces artificialisées sont situées autour de son centre. Au contraire, elle sera "étalée" si on trouve des surfaces artificialisées jusqu'à une distance importante à partir de son centre. Pour comparer le degré d'étalement de différentes aires urbaines à partir de ce principe simple, nous nous sommes basés sur les proportions de surfaces artificialisées mesurées dans des zones circulaires de plus en plus grandes et centrées sur le centre de l'aire urbaine. À la distance maximale considérée r_{max}, 20 % de la zone d'étude considérée est couverte de surfaces artificialisées, dans toutes les aires urbaines. Ces 20 % correspondent à une surface totale variable, que nous appellerons $Surf.artif_{max}$. À mesure que le rayon considéré r_n augmente et s'approche du rayon maximal r_{max}, on inclut une proportion s_n de plus en plus grande de cette surface totale, avec $s_n = \frac{Surf.artif_n}{Surf.artif_{max}}$. De même, à mesure que le rayon r_n augmente, on couvre une proportion p_n de la

surface totale de la zone d'étude ($Surf_{max}$) de plus en plus grande, avec $p_n = \frac{Surf.artif_n}{Surf.artif_{max}}$. L'indice ici développé se base sur la façon dont la proportion s_n de la surface artificialisée maximale augmente à mesure que p_n augmente (Figure 1). Dans une aire urbaine compacte (Figure 1A-gauche), la proportion s_n devrait augmenter rapidement à mesure que p_n augmente. L'inverse devrait s'observer dans une ville étalée (Figure 1A-droite). En plaçant les valeurs de s_n obtenues pour les différents r_n en abscisse et les valeurs de p_n correspondantes en ordonnée, et en appliquant la formule de l'indice de Gini, on obtient donc un indice de concentration des surfaces artificialisées autour du centre d'une aire urbaine (Figure 1B). Sa formule est la suivante :

$$Gini = 1 - \sum_{n=1}^{N} (p_n + p_{n-1}) \times (s_n - s_{n-1})$$

Il est censé nous permettre de distinguer les aires urbaines étalées (valeurs faibles) des aires urbaines compactes (valeurs fortes). Nous l'avons calculé dans les 325 aires urbaines étudiées.

City Mass Index

À partir des données Urban Atlas de l'année 2012, Lemoy et Caruso (2021) ont analysé la façon dont la proportion de surfaces artificialisées évoluait dans 300 villes à mesure qu'on s'éloignait de leur centre, d'une façon similaire à celle mise en œuvre dans cette étude. Ils ont montré que cette évolution se faisait selon une loi exponentielle négative telle que :

$$s_n(r_n) = a \times e^{-\frac{r_n}{R}}$$

,

avec $s_n(r_n)$ la proportion de surfaces artificialisées à un rayon r_n au-delà du centre. a correspondait à la proportion d'artificialisation au centre de la ville ($r_n = 0$). Ils ont appelé R la distance caractéristique de la décroissance des surfaces artificialisées. Leur analyse a montré que R était proportionnelle à la racine carrée de la population totale des aires urbaines. Ce résultat implique que la surface artificialisée par habitant est indépendante de la taille de la ville. Ces auteurs ont alors développé un indice nommé *City Mass Index* (CMI par la suite), basé sur le principe de l'indice de masse corporelle utilisé en santé humaine, et mesurant le rapport entre R^2 et la population totale de l'aire urbaine Pop, tel que :

$$CMI = \frac{R^2}{Pop}$$

Plus cet indice est élevé, plus la surface disponible par habitant est grande, et plus la ville est censée être étalée, tandis que les valeurs faibles devraient caractériser des villes plus compactes.

Nous avons calculé cet indice pour les 325 aires urbaines étudiées. Pour cela, nous avons tout d'abord identifié le rayon caractéristique R à partir des proportions de surfaces artificialisées calculées aux différents rayons considérés (de 2.5 km jusqu'au rayon pour lequel on obtient 20 % de surfaces artificialisées). Nous avons fixé la valeur a à 100 % en ajoutant un point de coordoonées $r = 0$ et $s_0 = 100$. Puis, nous avons identifié le paramètre R à l'aide d'un modèle non-linéaire estimé avec la méthode *non-linear least squares* (fonction `nls()` sur R). Nous avons enfin calculé l'indice CMI à partir de la population incluse dans la zone circulaire délimitée pour l'étude, et non pas dans toute l'aire urbaine au-delà des limites de cette zone.

Fractalyse

Enfin, pour analyser de façon complémentaire la configuration spatiale des surfaces artificialisées, nous avons estimé la dimension fractale des surfaces artificialisées de chaque aire urbaine à l'aide du logiciel Fractalyse (Tannier et Thomas, 2013; Vuidel et Tannier, 2022). Pour cela, nous avons utilisé la méthode du *box-counting* qui consiste à compter le nombre de cellules d'un maillage régulier couvrant la zone d'étude qui incluent des surfaces artificialisées. On fait cela pour différentes tailles r des mailles de cette grille et on évalue la façon dont le nombre N de cellules qui incluent des surfaces artificialisées

diminue.

On obtient généralement une relation de la forme :

$$N = r^{-D}$$

, avec D la dimension fractale.

On estime D par régression linéaire en logarithmant cette relation :

$$log(N) = D \times log(r)$$

Nous avons estimé D pour les 325 aires urbaines après avoir "binarisé" les rasters d'occupation des sols de façon à ne conserver que les surfaces artificialisées.

2.2.4 Analyses de connectivité des habitats

Nous avons modélisé la connectivité écologique des habitats à l'aide du logiciel Graphab [1] (Foltête *et al.*, 2012b), qui permet de représenter un réseau de taches d'habitat sous la forme d'un graphe paysager à partir de données d'occupation des sols. Cette méthode est couramment appliquée, aussi bien dans des travaux scientifiques (Foltête *et al.*, 2020; Galpern *et al.*, 2011) que pour réaliser des documents de planification ou orienter les mesures de conservation (Foltête *et al.*, 2012a). Elle repose sur l'utilisation de la théorie des graphes, branche des mathématiques dédiée à l'analyse des réseaux.

Création de graphes paysagers

La création d'un graphe paysager implique d'identifier les taches d'habitat qui constitueront les nœuds du graphe ainsi que des chemins de moindre coût entre ces taches en tenant compte des coûts de déplacement à travers les différents types d'occupation des sols (Figure 2). Ces chemins servent à définir les liens du graphe. Le graphe ainsi créé peut être analysé à l'aide de métriques globales ou locales.

Identification des taches d'habitat

Dans le cadre de cette étude, les taches d'habitat constituant les nœuds des graphes paysagers étaient de deux types différents et incluaient toutes les taches d'espaces verts urbains ou de forêt d'une surface supérieure à 0.25 ha (taille minimale des éléments urbains cartographiés). La distinction entre ces deux types de taches a été conservée dans toutes les analyses décrites par la suite.

Définition des coûts de déplacement

Le chemin de moindre coût entre deux taches d'habitat est le tracé qui minimise la somme des valeurs de coût des pixels du raster qu'il traverse. Dans cette étude, nous avons attribué des valeurs de coût aux pixels des rasters utilisés en fonction de leur type d'occupation des sols, et en distinguant trois scénarios (Table 2). Les scénarios de coût sont censés représenter les capacités de dispersion des espèces étudiées à travers les différents types d'occupation des sols. Lors de l'étape de définition des coûts, le modélisateur introduit donc des paramètres d'analyse à partir de sa connaissance des espèces étudiées. Ce choix permet de donner plus de réalisme à l'analyse qu'en considérant que les espèces se déplacent en ligne droite indépendamment de l'occupation des sols, mais permet aussi de définir la gamme de taxons pour lesquels les résultats de l'analyse sont pertinents.

Les trois scénarios de coût utilisés se basent en partie sur les coûts utilisés par Sahraoui *et al.* (2017) et Tannier *et al.* (2016) pour modéliser la connectivité des habitats d'espèces forestières. Les coûts attribués aux habitats (1, minimum), aux prairies, espaces semi-naturels, espaces agricoles, zones humides et autres zones ouvertes sont communs aux trois scénarios. Ils diffèrent uniquement par les coûts attribués aux surfaces non terrestres (eau) ou artificialisées et aux routes. Ces coûts sont les plus élevés dans tous les cas. Ils valent 90, 900 et 9 000 pour les surfaces en eau ou les routes et 100,

1. Téléchargement gratuit du logiciel et de ressources nécessaires à son utilisation sur le site internet suivant : https://sourcesup.renater.fr/www/graphab/fr/home.html.

1 000, ou 10 000 pour les surfaces artificialisées dans les scénarios 1, 2 et 3, respectivement (Table 2). Une telle variation permet de modéliser la connectivité pour trois espèces forestières virtuelles dont l'aversion pour les surfaces artificialisées ou non terrestres serait de plus en plus forte. La valeur légèrement plus élevée attribuée aux surfaces artificialisées représente le fait qu'on peut théoriquement s'attendre à ce qu'une espèce préfère contourner un élément bâti plutôt que de passer au-dessus de celui-ci, même si cela implique de traverser une route ou de passer par un trottoir.

Types d'occupation des sols	**Scénario 1**	**Scénario 2**	**Scénario 3**
Forêt	1	1	1
Espaces verts urbains	1	1	1
Prairies	10	10	10
Espaces semi-naturels	10	10	10
Espaces agricoles	50	50	50
Autres zones ouvertes	50	50	50
Zones humides	100	100	100
Cours et plans d'eau	90	900	9000
Routes	90	900	9000
Surfaces artificialisées	100	1000	10000

TABLE 2 – Valeurs de coûts associées à chaque type d'occupation des sols selon les trois scénarios considérés. Les scénarios 1 à 3 représentent un degré d'aversion de plus en plus fort des espèces forestières virtuelles considérées vis-à-vis des surfaces artificialisées ou non terrestres

Le choix de scénarios de coût ainsi contrastés se justifie par les réponses des espèces à l'urbanisation observées depuis quelques années dans les travaux d'écologie urbaine (Blair, 1996). C'est à la connectivité des habitats des espèces présentes à la fois en ville et en dehors (*urban tolerant*) que nous nous intéressons dans cette étude. Au sein de ce groupe, on peut distinguer des réponses différentes à l'urbanisation. À ce titre, si l'on prend l'avifaune française comme exemple, le scénario 1 correspondrait aux contraintes qu'exerce le milieu urbain sur des espèces forestières telles que la Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) ou la Mésange charbonnière (*Parus major*). On les trouve communément jusqu'au cœur des aires urbaines dans des taches d'habitat parfois isolées et de taille réduite (Björklund *et al.*, 2010; Markowski *et al.*, 2021). Le scénario 2 correspondrait quant à lui à une espèce telle que le Pic épeiche (*Dendrocopos major*), que l'on trouve principalement dans les taches d'habitat les plus connectées aux autres et les plus boisées. Enfin, le scénario 3 correspondrait à une espèce forestière telle que le Pouillot siffleur (*Phylloscopus sibilatrix*), plus sensible à l'urbanisation.

Création des chemins de moindre coût et des liens des graphes

À partir des scénarios décrits ci-dessus, nous avons créé des chemins de moindre coût entre les taches d'habitat identifiées. Cette méthode simple s'est déjà avérée pertinente pour comprendre le déplacement des espèces en milieu urbain (Balbi *et al.*, 2019). Pour limiter la redondance des chemins et les temps de calcul, nous les avons calculés selon une topologie planaire, ce qui signifie que seuls les chemins séparant des taches voisines ont été calculés. À l'issue du calcul, chaque chemin est associé à une trajectoire spatiale (entité de type ligne dans un SIG) et à une distance-coût égale à la somme des coûts de l'ensemble des pixels traversés.

Trois graphes paysagers ont ensuite été créés à partir de ces trois jeux de chemins de moindre coût. Les graphes étaient planaires dans la mesure où chaque lien du graphe correspondait à un chemin de moindre coût. Les représentations réalistes et topologiques des graphes paysagers créés (Figures 2C et 2D, respectivement) incluent donc le même nombre d'éléments.

Métrique de quantité d'habitat atteignable

À partir d'un graphe paysager, on peut évaluer la connectivité d'un réseau de taches d'habitat en estimant la quantité d'habitat atteignable. Pour cela, on calcule une métrique de connectivité globale, c'est-à-dire à l'échelle du graphe dans son ensemble. On obtient ainsi une valeur par graphe.

La métrique calculée dans cette étude est la métrique de "connectivité équivalente" nommée EC (*Equivalent Connectivity*) qui représente la quantité d'habitat atteignable à l'échelle de l'ensemble du graphe (Saura *et al.*, 2011). Son calcul repose sur les points suivants. La capacité d'une tache d'habitat représente son potentiel démographique (capacité de charge) et dépend de sa surface et de sa qualité. Le plus souvent, les nœuds d'un graphe sont simplement pondérés par leur surface, car les données permettant d'estimer leur qualité écologique sont rares. On considère alors que la quantité totale d'habitat présente dans une zone est égale à la somme des capacités des taches. Dans ce contexte, calculer la quantité d'habitat atteignable revient à tenir compte dans le calcul de cette somme du fait que les quantités d'habitat ainsi accumulées ne sont pas contiguës et que des surfaces parfois défavorables aux déplacements des espèces séparent les taches. En cela, le calcul doit intégrer la configuration spatiale des taches d'habitat (nombre et positions relatives) et les distances-coûts qui les séparent.

La formule utilisée pour calculer la métrique EC est présentée en détail sur la figure 3. Le calcul de cette métrique dans deux situations dans lesquelles les quantités totales d'habitat sont égales mais dans lesquelles le nombre de taches et l'occupation des sols diffèrent aboutit à des valeurs différentes.

Lors du calcul de la métrique globale EC, le paramètre α détermine l'évolution de la probabilité de dispersion entre deux taches i et j à mesure que la distance-coût d_{ij} entre elles augmente. Il a été fixé en considérant qu'une espèce a une probabilité égale à 0.05 de parcourir 20 000 unités de coût lors de sa dispersion, quel que soit le scénario de coût considéré. Cette distance-coût était équivalente à une distance géographique de 5 km ne traversant pas les zones les plus défavorables aux déplacements des espèces. Nous l'avons estimée en nous basant sur la conversion de la distance géographique de 5 km en unités de coût dans toutes les aires urbaines. Le fait de considérer la même distance seuil au-delà de laquelle la probabilité de dispersion devient inférieure à 0.05 dans toutes les aires urbaines et tous les scénarios permet de simuler des espèces ayant les mêmes capacités de dispersion (20 000 unités de coût), mais un rapport différent aux surfaces artificialisées ou non terrestres lors de leurs déplacements.

Le fait de distinguer des taches d'habitat de natures différentes a permis d'évaluer la contribution respective des taches d'espace vert urbain ou de forêt et des connexions entre elles à la quantité d'habitat atteignable totale. En effet, la métrique EC est égale à la racine carrée d'une somme de termes impliquant des paires de taches i et j. Il est alors possible de ne calculer la racine de cette somme qu'en considérant les termes correspondant à des taches i et j (i) toutes deux de forêt, (ii) toutes deux d'espace vert urbain ou (iii) de forêt pour l'une et d'espace vert urbain pour l'autre. On obtient les trois composantes suivantes de la métrique EC [2] :

- $EC_{Forêt.Forêt}$
- $EC_{EV.EV}$
- $EC_{Forêt.EV}$

Afin de pouvoir comparer les valeurs des métriques obtenues dans des aires urbaines ayant différentes surfaces totales, elles ont été divisées par la surface de chaque zone d'étude. Le résultat final obtenu correspond donc à une quantité d'habitat atteignable par unité de surface de la zone d'étude.

Analyse spatiale des chemins de moindre coût

Les distances-coût associées à chaque chemin de moindre-coût renseignent sur le coût total associé à un déplacement entre deux taches. L'examen visuel du tracé de ces chemins est également instructif mais difficile à réaliser et à comparer dans 325 aires urbaines. Ainsi, il peut être utile de caractériser de façon plus systématique l'environnement dans lequel les espèces se déplacent potentiellement. C'est

2. Compte-tenu du fait que la métrique EC est la racine carré d'une somme de termes, la somme de ces composantes n'est pas égale à la métrique globale car :

$$EC_{Global} = \sqrt{EC^2_{Forêt.Forêt} + EC^2_{EV.EV} + EC^2_{Forêt.EV}}$$

ce que nous avons fait en créant une zone tampon de 25 m de part et d'autre de chacun des chemins de moindre coût créés, c'est-à-dire un "corridor" de 50 m de large au total. Nous avons ensuite évalué la proportion de chaque type d'occupation des sols au niveau de ces corridors. Enfin, nous avons comparé ces proportions aux proportions qu'occupent chacun de ces types d'occupation des sols dans la zone d'étude dans son ensemble. Cette comparaison permet d'interpréter l'écart entre les proportions calculées dans les corridors et dans la zone d'étude comme une sur- ou sous-représentation d'un type d'occupation des sols à proximité des milieux de déplacement des espèces.

2.2.5 Analyse en composantes principales des variables de forme urbaine et de connectivité

Après avoir calculé ces variables de forme urbaine et de connectivité des habitats, nous avons réalisé une Analyse en Composantes Principales (ACP) afin de visualiser leurs corrélations, d'identifier les variables contribuant le plus à la variabilité morphologique des aires urbaines européennes, et afin d'identifier une éventuelle typologie d'aires urbaines.

Nous souhaitions également vérifier que la standardisation de la proportion d'artificialisation conduisant à des zones d'étude de tailles différentes n'affectaient pas les résultats de façon artificielle. De plus, nous souhaitions évaluer à quel point la population des aires urbaines affectait les résultats. Aussi, la population, le rayon, la proportion de surfaces artificialisées et le ratio entre la surface d'espaces verts urbains et la population de chaque zone d'étude ont été pris en compte en tant que variables supplémentaires lors de l'ACP.

Enfin, pour identifier une éventuelle typologie d'aires urbaines, nous avons réalisé une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) à partir des coordonnées des individus (aires urbaines) sur les cinq premières composantes principales issues de l'ACP.

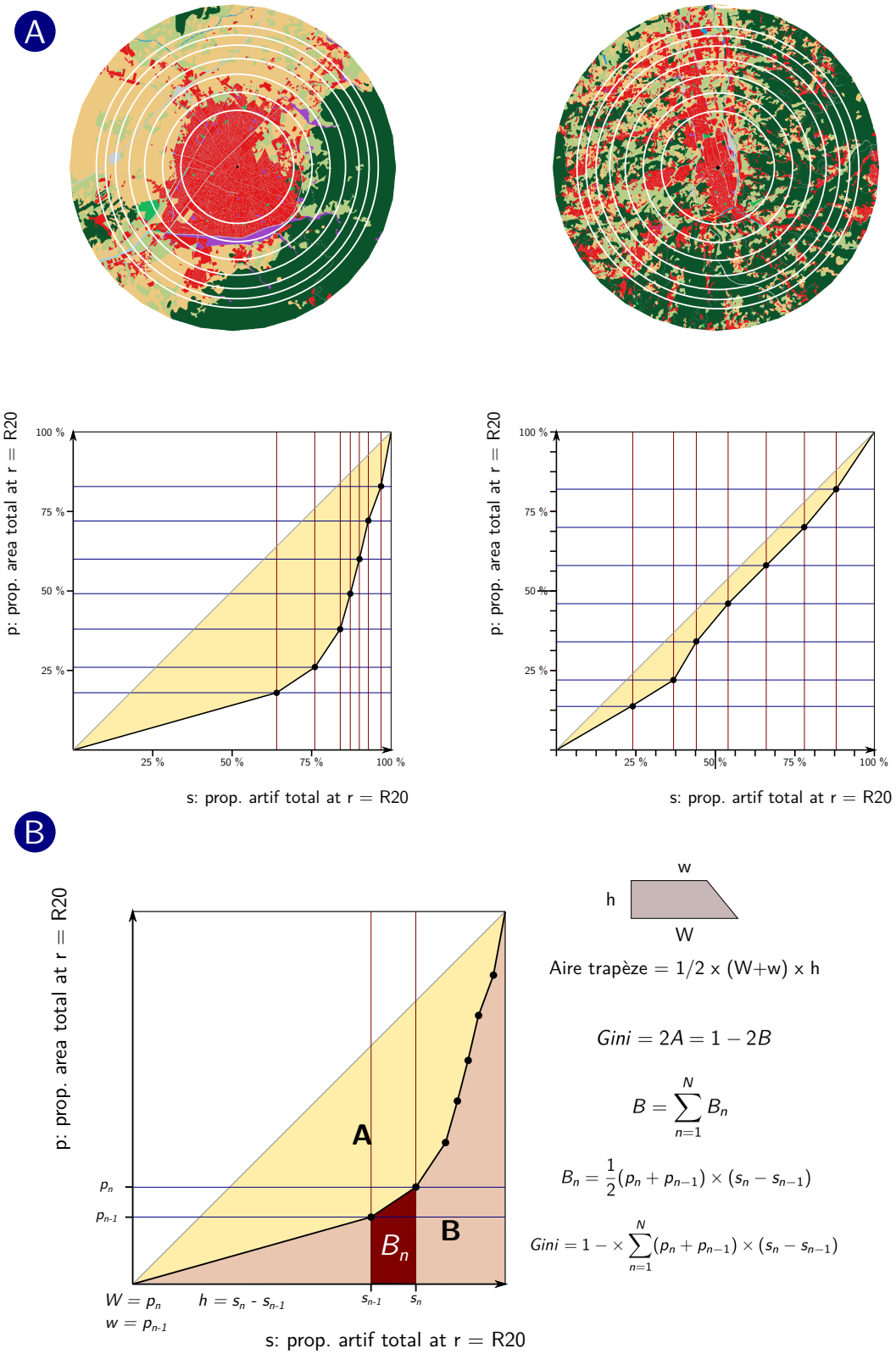


FIGURE 1 – Principe de l'indice de Gini caractérisant le degré d'étalement urbain. (A) Comparaison de deux aires urbaines "compacte" (gauche, Osmaniye, Turquie) et "étalée" (droite, Cosenza, Italie) comportant la même proportion de surfaces artificialisées

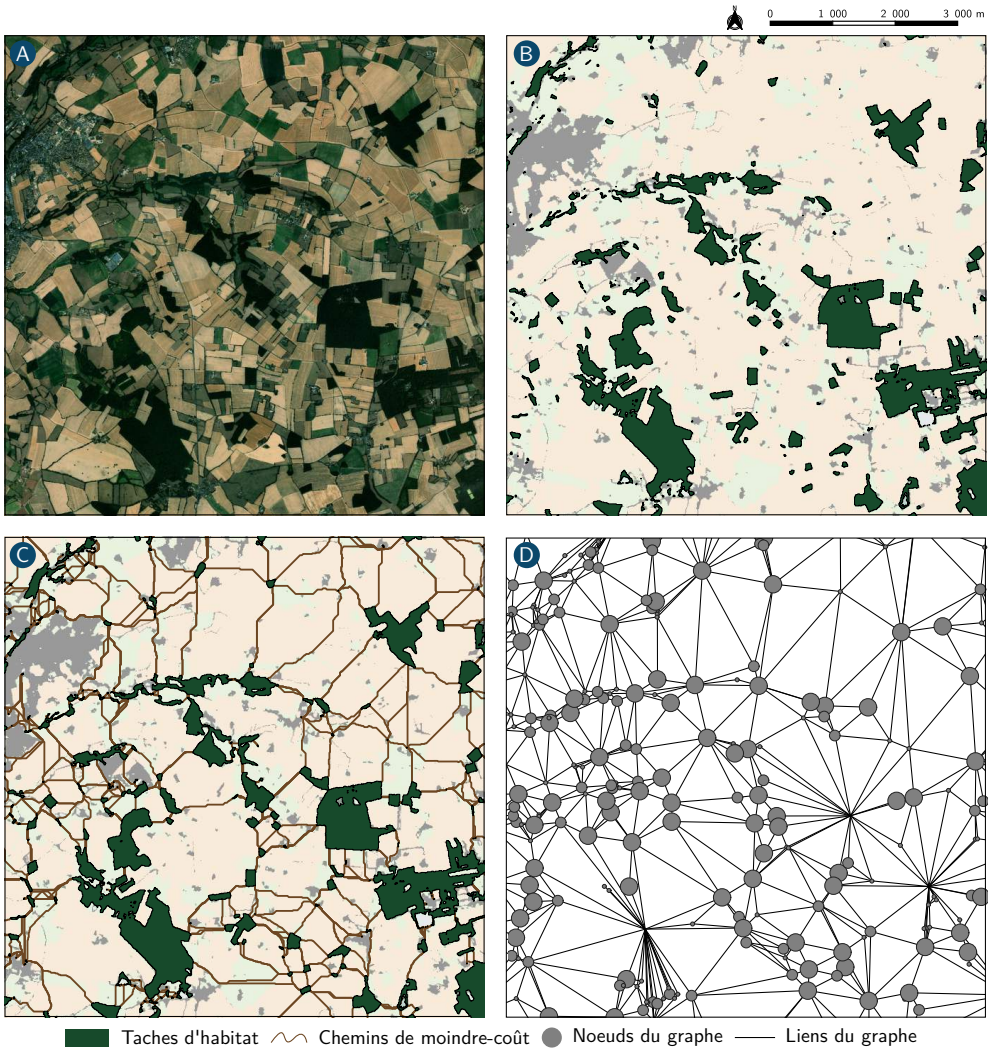


FIGURE 2 – Étapes de construction d'un graphe paysager. (A) Photographie aérienne de la zone choisie pour l'exemple. (B) Carte d'occupation des sols de la zone. Les taches vertes correspondent aux taches d'habitat (ici forestier) choisies pour l'exemple. (C) Représentation réaliste du graphe paysager formé par les taches et les chemins de moindre coût calculés entre elles selon une topologie planaire. (D) Représentation topologique du graphe paysager. Schéma tiré de Savary (2021)

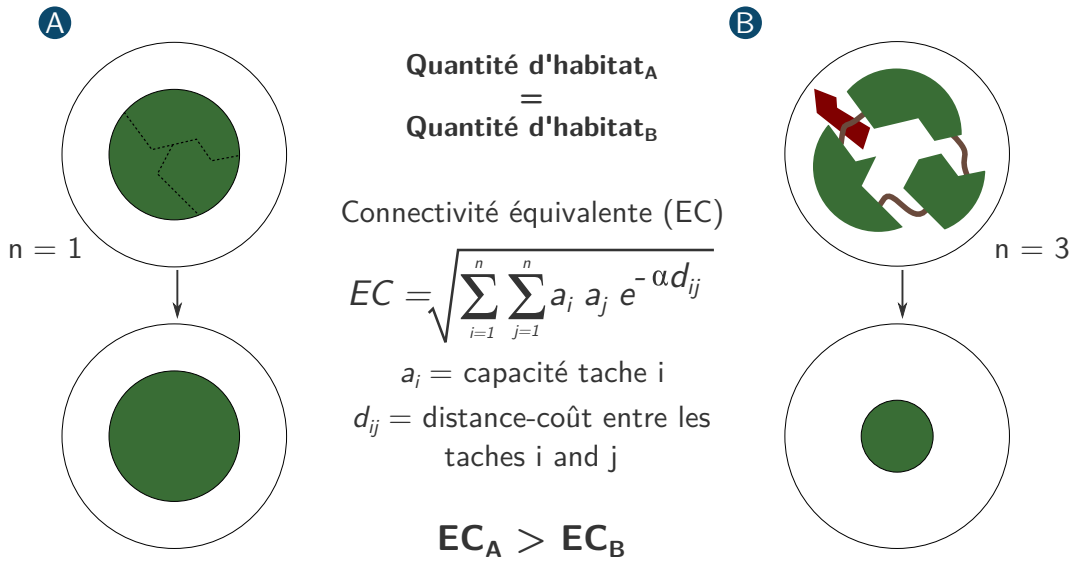


FIGURE 3 – Principe du calcul de la métrique globale de connectivité EC. Dans les situations A et B, les quantités totales d'habitat sont égales mais l'habitat est subdivisé en trois taches dans la situation B et celles-ci sont parfois séparées par un type d'occupation des sols défavorable aux déplacements de l'espèce étudiée. Ainsi, la métrique EC prend une valeur plus élevée dans la situation A (égale à la quantité totale d'habitat dans ce cas) que dans la situation B. Dans la formule, n correspond au nombre total de taches d'habitat, $e^{-\alpha \times d_{ij}}$ est équivalent à une probabilité de dispersion entre i et j compte-tenu de la distance-coût d_{ij}, α est le paramètre permettant de contrôler l'évolution de la probabilité de dispersion à mesure que d_{ij} augmente.

2.3 Résultats

2.3.1 Forme urbaine

Le rayon des zones d'étude que nous avons délimitées dans chaque aire urbaine de façon à standardiser la proportion de surfaces artificialisées autour de 20 % était en moyenne de 10 800 m (médiane : 8 500 m)(Table 3). La population contenue dans ces zones d'étude était comprise entre 40 000 et 6 000 000 d'habitants, avec une moyenne d'environ 300 000 habitants et une médiane de 140 000 habitants. Ces chiffres et l'analyse des formes urbaines font ressortir la très grande diversité et la variabilité morphologique des 325 aires urbaines européennes étudiées. En effet, la gamme de variation de la plupart des métriques calculées est très grande (Table 3).

Métrique	**Min.**	**Max.**	**Moyenne**	**Médiane**	**Coeff.var.**
Prop. Forêt (%)	0.10	66.54	21.28	20.06	0.67
Prop. Esp. verts (%)	0.19	6.81	1.14	0.95	0.71
Prop. Routes (%)	2.18	17.55	6.84	6.54	0.41
Prop. Surf. artif. (%)	16.13	21.37	19.98	19.99	0.02
Prop. Eau (%)	0.00	44.55	2.11	1.02	1.90
Dens.taches Forêt	1.12	263.41	77.72	73.64	0.54
Dens.taches Esp. verts	7.01	163.74	43.71	39.88	0.56
Dens.taches Surf. artif.	136.66	1659.54	533.35	472.4	0.48
Surf.moy.taches Forêt	2.75	160.93	30.47	23.48	0.79
Surf.moy.taches Esp. verts	0.76	17.40	2.75	2.45	0.58
Surf.moy.taches Surf. artif.	1.17	15.00	4.60	4.24	0.47
Complex.forme.taches Forêt	1.55	2.78	1.99	1.97	0.10
Complex.forme.taches Esp. verts	1.29	2.56	1.72	1.71	0.09
Complex.forme.taches Surf. artif.	1.48	2.49	1.86	1.84	0.10
Compacité.taches Forêt	0.94	0.99	0.98	0.98	0.01
Compacité.taches Esp. verts	0.92	0.99	0.95	0.95	0.01
Compacité.taches Surf. artif.	0.89	0.97	0.94	0.94	0.01
Diversité Shannon	0.92	1.97	1.46	1.48	0.10
Contiguïté OS	0.69	0.91	0.84	0.85	0.04
Cohésion OS	99.43	99.93	99.68	99.68	0.00
Ratio.surf. Esp.verts /Forêt	0.00	8.65	0.19	0.05	3.47
Indice de Gini	0.13	0.57	0.34	0.34	0.21
City Mass Index	3.84	14.12	5.44	5.40	0.15
Dim.fractale D	1.61	1.74	1.66	1.66	0.01
$EC_{Forêt.Forêt}$ (%)	0.06	55.99	14.11	11.66	0.80
$EC_{EV.EV}$ (%)	0.07	5.21	0.56	0.43	0.96
$EC_{Forêt.EV}$ (%)	0.04	11.16	2.75	2.14	0.78
Rayon zone étude (20 % artif.)	5000	40000	10180	8500	0.53
Population zone étude	43763.28	6036533.26	292242.29	139770.37	1.89
Ratio Surf.Esp.verts/ Population	2.13	100.10	17.95	15.13	0.73

TABLE 3 – Distribution statistique des métriques de forme urbaine et de connectivité. Les métriques de connectivité présentées sont celles issues du scénario de coût 1.

L'analyse des métriques issues du logiciel FRAGSTATS sera présentée ultérieurement dans le cadre de l'ACP. L'indice de Gini, le City Mass Index (CMI) et la dimension fractale D contribuaient peu à l'inertie portée par les composantes principales de l'ACP. Nous les décrivons donc de façon séparée. Alors que ces trois métriques sont chacune censées mesurer d'une certaine façon le caractère étalé ou compact des formes urbaines, elles sont très peu corrélées les unes avec les autres. L'indice de Gini est néanmoins plus fortement corrélé à la dimension fractale D ($r = 0.183$) qu'au CMI ($r = -0.035$). De la même manière, le CMI n'est pas corrélé à la dimension fractale D ($r = 0.001$). Bien que la corrélation soit relativement faible, notons que l'indice de Gini et la dimension fractale D sont corrélés positivement à la surface moyenne des taches artificialisées ($r = 0.208$ et $r = 0.342$, respectivement) et négativement à la densité de ces taches ($r = -0.199$ et $r = -0.267$, respectivement).

L'analyse visuelle des aires urbaines prenant des valeurs extrêmes pour les trois métriques précédentes (Figures 4 et 5) indique tout d'abord que l'indice de Gini permet par construction d'opposer des aires urbaines différant de par le degré de concentration des surfaces artificialisées autour du centre. L'interprétation des valeurs du CMI (Figure 4B) est plus complexe car cet indice prend la population de la zone d'étude en compte. Or, les aires urbaines européennes diffèrent fortement en termes de densité de population humaine, indépendamment de leurs formes urbaines. Notons par exemple que les villes turques se caractérisent par une densité de population plus forte que dans la plupart des autres états. Enfin, les oppositions mises en évidence par la dimension fractale D semblent davantage correspondre à des différences en termes d'étalement urbain (Figure 5). Dans les aires urbaines prenant les valeurs de D les plus fortes, on distingue de nombreux espaces non urbanisés. Toutefois, ils ne sont pas nécessairement situés en périphérie, ce qui peut expliquer la différence entre cette métrique et l'indice de Gini.

2.3.2 Connectivité des habitats

Le degré de connectivité des habitats dans les aires urbaines était également très variable. Les coefficients de variation des métriques $EC_{Forêt.Forêt}$, $EC_{EV.EV}$ et $EC_{Forêt.EV}$ valaient respectivement 0.80, 0.96 et 0.78 (Table 3). Alors que les surfaces de forêt représentaient en moyenne 21.28 % des zones d'étude, le ratio entre la quantité d'habitat atteignable et la surface des zones d'étude ($100 \times \frac{EC_{Forêt.Forêt}}{Surf.totale}$) valait en moyenne 11.66 %. De même, le ratio $100 \times \frac{EC_{EV.EV}}{Surf.totale}$ ne valait en moyenne que 0.43 % alors que les espaces verts urbains couvraient en moyenne 0.95 % des zones d'étude. Ces différences s'expliquent par l'effet négatif de la matrice fortement urbanisée sur le caractère atteignable des surfaces d'habitat.

Les chiffres précédents et la figure 6A indiquent que les taches de forêt contribuent de façon nettement plus importante à la quantité d'habitat atteignable au sein des aires urbaines que ne le font les taches d'espaces verts urbains. Il y a néanmoins quelques aires urbaines dans lesquelles ces contributions sont du même ordre. Il s'agit principalement d'aires urbaines dans lesquelles la quantité d'habitat atteignable est très faible car il y a peu de forêts (Figures 6A et 6B). Notons que les valeurs ici présentées sont obtenues avec le scénario de coût 1, c'est-à-dire celui qui attribue le coût de déplacement le plus faible aux surfaces artificialisées ou non terrestres. Les différences entre les contributions des taches forestières et d'espaces verts urbains sont encore plus marquées avec les deux autres scénarios.

Dans l'environnement des chemins de moindre coût calculés selon les trois scénarios de coût entre les taches d'habitat des aires urbaines (25 m de part et d'autre), on retrouve des proportions des différents types d'occupation des sols parfois relativement différentes de celles mesurées à l'échelle de l'ensemble des zones d'étude (Figure 7). Ces différences ne sont pas de même ampleur selon que l'on considère des chemins de plus ou de moins d'un kilomètre de longueur. En effet, tout d'abord, on remarque de façon logique que les proportions des types d'occupation des sols les plus favorables aux déplacements dans les différents scénarios (forêts et espaces verts) sont plus importantes aux abords de ces chemins que dans la zone d'étude. Le résultat inverse s'observe pour les surfaces artificialisées, mais uniquement autour des chemins les plus longs car ceux-ci permettent aux espèces d'éviter les zones les plus défavorables. Les chemins les plus courts relient principalement des taches situées au cœur de la matrice urbanisée. Il est ainsi nécessaire de traverser des surfaces artificialisées pour les relier.

Par ailleurs, on remarque que malgré les coûts importants qui leur sont associés, les surfaces en eau et les routes sont plus fréquentes autour des chemins de moindre coût que dans le reste de la zone d'étude (Figure 7). Cela s'explique par plusieurs raisons. Tout d'abord ces éléments ont une forme linéaire et traversent généralement les zones d'étude de part en part, et selon un maillage assez régulier dans le cas des routes. Il est donc difficile pour les espèces de les éviter lors de déplacements à large échelle. De plus, ces milieux peuvent constituer des alternatives à la traversée de surface artificialisées et généralement bâties. Enfin, ces éléments linéaires sont souvent bordés par des surfaces végétalisées

favorables aux déplacements des espèces, ce qui explique leur sur-représentation aux abords des chemins de dispersion modélisés.

2.3.3 Analyse en composantes principales des métriques de forme urbaine et de connectivité

L'Analyse en Composantes Principales (ACP) des métriques de forme urbaine et de connectivité met en évidence deux axes principaux de variabilité (Figure 8A). Néanmoins, ces deux premiers axes ne représentent respectivement que 19.8 % et 13.6 % de l'inertie totale des variables considérées. Le premier axe oppose principalement la densité des taches artificialisées d'une part (coordonnées négatives), et la surface moyenne des taches artificialisées, la connectivité entre forêts et entre forêts et espaces verts urbains, la compacité des forêts, la compacité des taches artificialisées et la complexité de forme de ces dernières d'autre part (coordonnées positives). Ainsi, les aires urbaines ayant des coordonnées négatives sur cet axe ont des formes relativement étalées dans lesquelles un nombre important de taches est nécessaire pour atteindre la même proportion de 20 % de surfaces artificialisées (Figure 9). À l'inverse, les aires urbaines ayant des coordonnées positives sur cet axe sont relativement compactes, et incluent des taches artificialisées relativement grandes, ce qui explique leur faible densité. Notons par ailleurs que dans ces aires urbaines la configuration des surfaces artificialisées ainsi que la compacité des taches forestières semblent contribuer à un degré de connectivité important entre les forêts et les espaces verts urbains.

L'axe 2 oppose d'une part (coordonnées positives) des aires urbaines dans lesquelles la proportion d'espaces verts urbains et le ratio entre leur surface et celle des forêts sont importants, et d'autre part, des aires urbaines dans lesquelles la connectivité liée aux forêts est importante, tout comme le nombre et la surface moyenne des forêts (Figure 8). Ainsi, ce second axe distingue les aires urbaines selon la nature des habitats qu'elles incluent et le caractère plus ou moins anthropisé de ces derniers.

De façon logique, la proportion de surfaces artificialisées est très faiblement corrélée aux deux principaux axes, confirmant que notre méthode permet de contrôler l'effet que pourrait avoir cette variable. De même, la taille de la zone d'étude est faiblement corrélée à l'axe 2 et de façon négligeable à l'axe 1. L'indice de Gini est faiblement corrélé aux deux axes de l'ACP. Enfin, on note que la population de la zone d'étude et le ratio entre la surface d'espaces verts et la population sont corrélés positivement à l'axe 2 de l'ACP. Cela indique que les aires urbaines dans lesquelles on trouve les plus grandes surfaces d'espaces verts urbains par habitant et le moins de surfaces de forêt sont des aires urbaines relativement peuplées.

La forte variabilité en termes de formes urbaines et de connectivité des habitats ne permet pas d'identifier une typologie de villes. En effet, les résultats de la CAH ne mettent pas en évidence des ensembles d'aires urbaines bien distincts les uns des autres. On observe au contraire un gradient continu le long de chacun des deux axes du plan factoriel (Figure 8B). Notons par ailleurs que les aires urbaines françaises (seul exemple testé) ne se distinguent pas des aires urbaines des autres états européens au sein de ces principaux gradients.

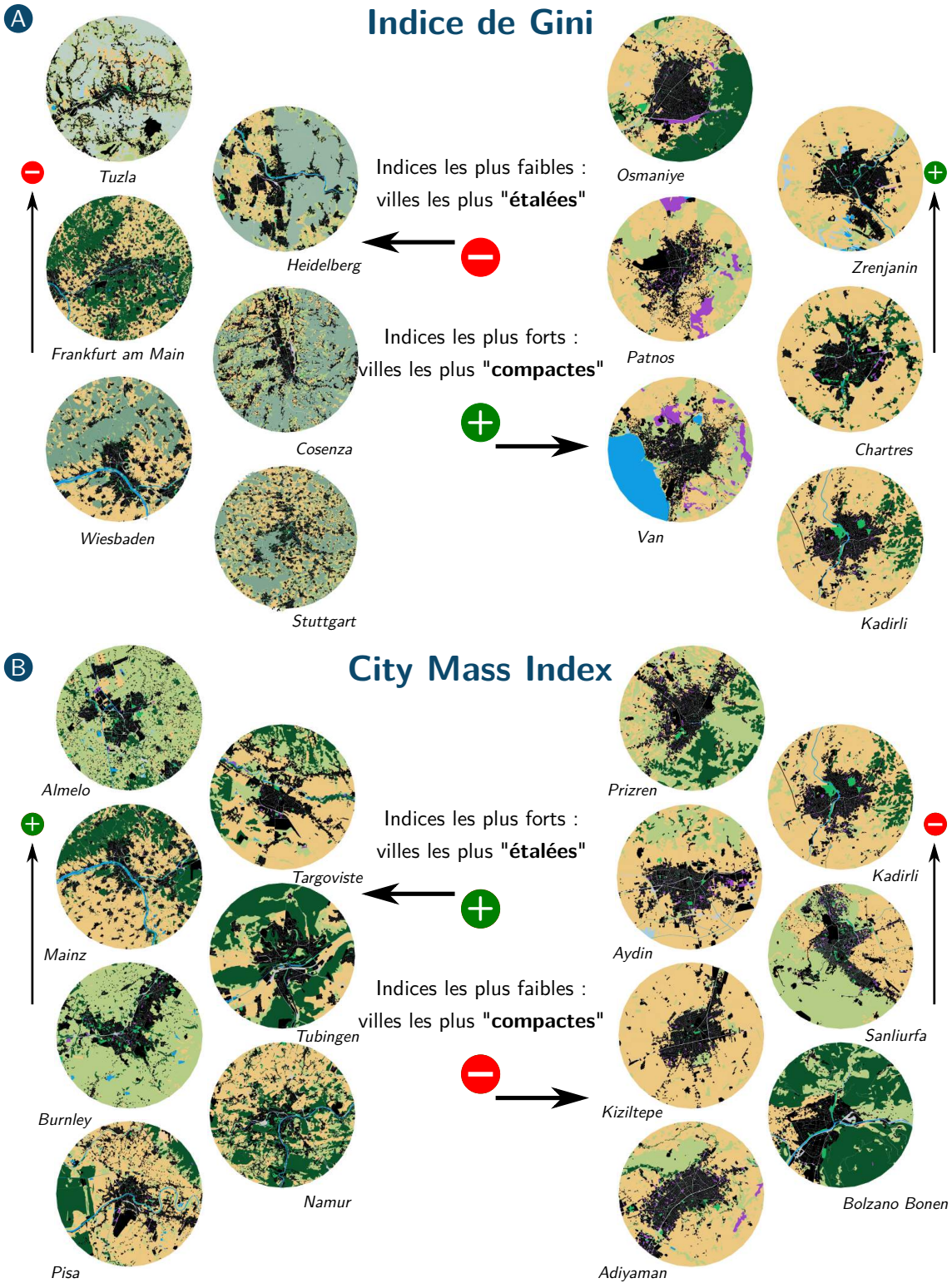


FIGURE 4 – Exemples d'aires urbaines opposées en termes (A) d'indice de Gini de concentration des surfaces artificialisées autour du centre des aires urbaines ou de (B) City Mass Index.

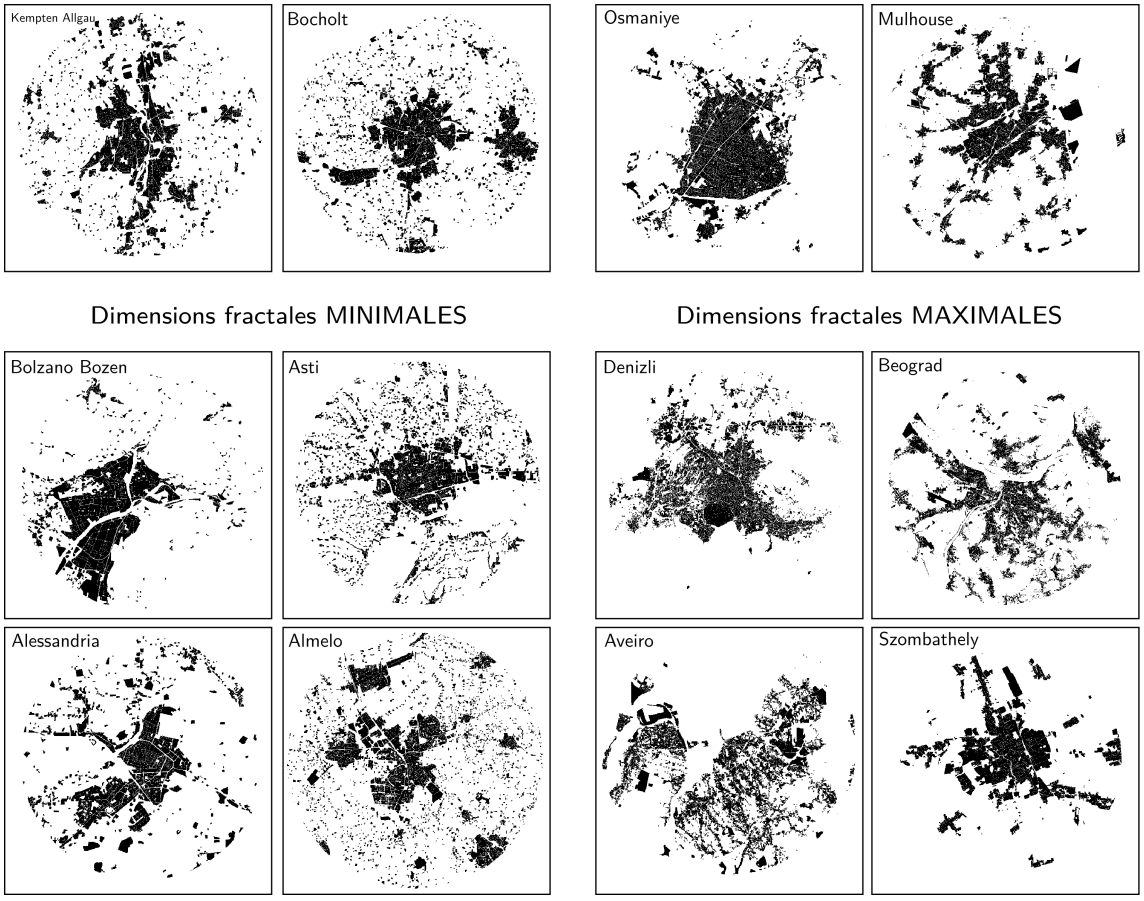


FIGURE 5 – Exemples d'aires urbaines opposées en termes de dimension fractale D

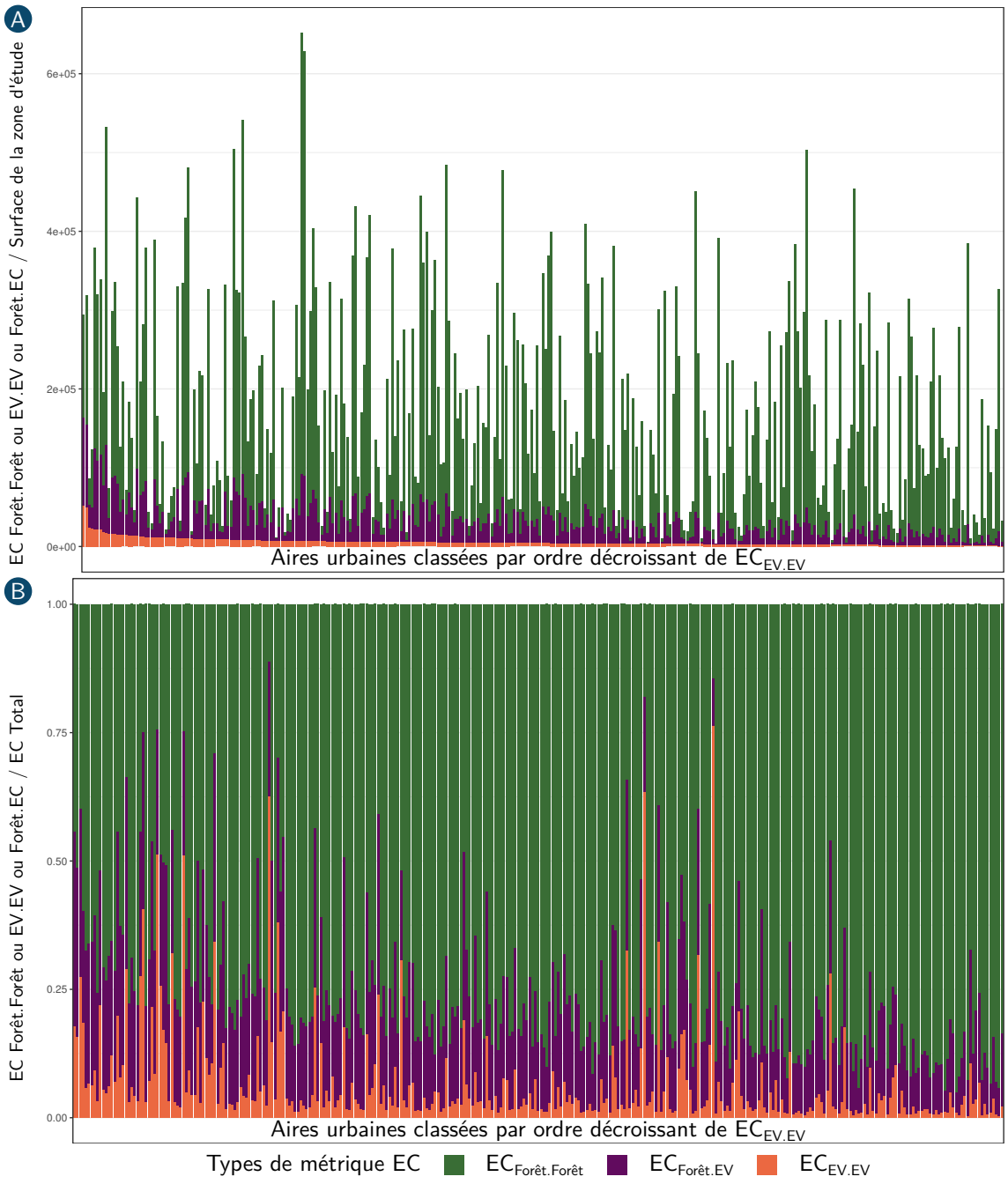


FIGURE 6 – Valeurs absolues et relatives des différentes métriques EC calculées dans les aires urbaines. (A) Valeurs absolues des métriques $EC_{Forêt.Forêt}$ (vert), $EC_{Forêt.EV}$ (violet) et $EC_{EV.EV}$ (orange) calculées dans chaque aire urbaine. (B) Contributions relatives des métriques $EC_{Forêt.Forêt}$ (vert), $EC_{Forêt.EV}$ (violet) et $EC_{EV.EV}$ (orange) calculées dans chaque aire urbaine à la quantité d'habitat atteignable totale. Les valeurs présentées ont été divisées par la surface totale de chaque zone d'étude.

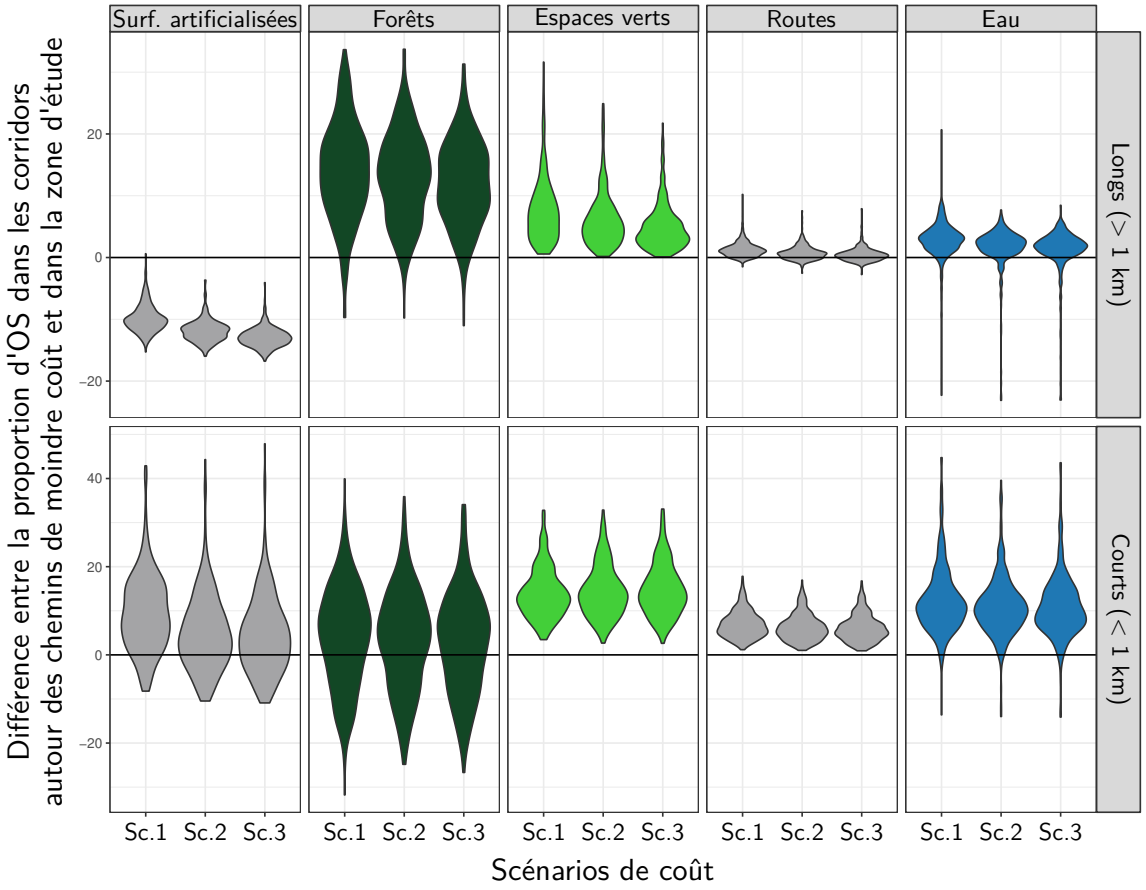


FIGURE 7 – Analyse de la localisation spatiale des chemins de moindre coût. Les *violin plots* représentent la distribution statistique ($n = 325$) de la différence entre la proportion de chaque type d'occupation des sols dans les corridors autour des chemins de moindre coût et dans la zone d'étude. Une valeur positive signifie que le type d'OS est davantage représenté autour des chemins de moindre coût que dans la zone d'étude. Les chemins de moindre coût de plus d'1 km de long et ceux de moins d'1 km de long sont distingués.

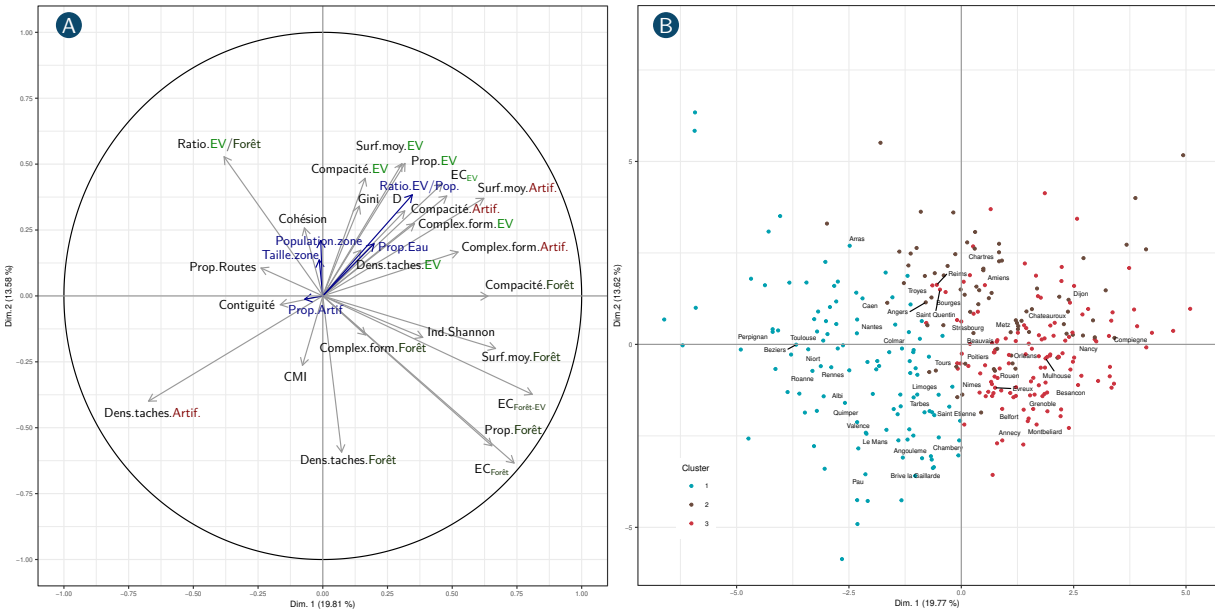


FIGURE 8 – Résultats de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) des variables de forme urbaine et de connectivité des habitats. (A) Projection des variables dans le cercle des corrélations défini par le premier plan factoriel (composantes principales 1 et 2). Les variables supplémentaires sont représentées en bleu foncé. (B) Projection des individus (aires urbaines) dans le premier plan factoriel. Les couleurs correspondent à la meilleure partition en trois clusters issue de la CAH. Seul le nom des aires urbaines françaises est indiqué sur la figure.

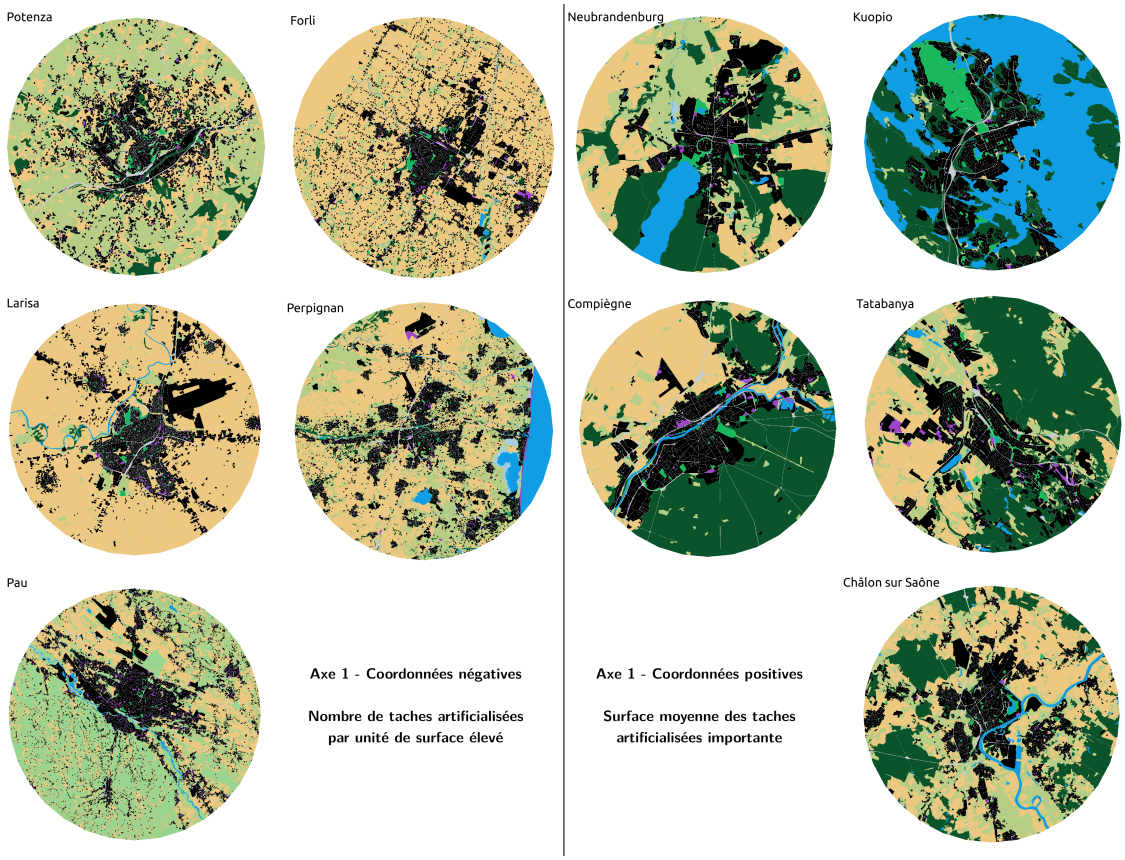


FIGURE 9 – Exemples d'aires urbaines opposées selon l'axe 1 de l'ACP des métriques de forme urbaine et de connectivité

2.4 Discussion et conclusion

Dans cette section, nous avons caractérisé la diversité des formes des aires urbaines européennes tout en évaluant le degré de connectivité de leurs habitats. Des métriques de configuration de l'occupation des sols couramment utilisées reflétaient davantage l'axe principal de variabilité des formes urbaines européennes que des métriques plus rarement utilisées ou développées pour cette étude. Par ailleurs, la contribution des forêts à la quantité d'habitat atteignable au sein des aires urbaines était nettement plus importante que celle des espaces verts urbains. Néanmoins, dans quelques aires urbaines où la connectivité globale était faible, ce dernier type d'habitat avait une contribution relativement importante. Ces différences en termes de contributions relatives des deux types d'habitat constituaient la seconde source principale de variabilité entre aires urbaines en termes de formes urbaines et de connectivité. Enfin, ces axes de variabilité constituaient des gradients continus et nous n'avons pas distingué de types de villes archétypaux.

2.4.1 Caractéristiques et variabilité des formes urbaines européennes

Nous avons calculé plusieurs métriques afin de mesurer le degré d'étalement urbain, un concept encore relativement "vague". Pourtant, la caractérisation de ce paramètre morphologique et l'évaluation de son influence sur la biodiversité, entre autres, font l'objet d'études depuis de longues années (Flégeau *et al.*, 2020; Schwarz, 2010; Soga *et al.*, 2014; Tsai, 2005). Nous avons calculé des métriques relativement communes issues du logiciel FRAGSTATS (McGarigal, 1995), des métriques plus rarement utilisées et issues de travaux de géographie (Vuidel et Tannier, 2022; Lemoy et Caruso, 2021), ainsi qu'une dernière métrique développée spécialement pour cette étude et inspirée de l'indice de Gini. Toutes ces métriques mettent en évidence des différences entre aires urbaines relatives à leurs formes, que l'on peut assimiler à des différences en termes d'étalement. Néanmoins, l'analyse visuelle et les faibles corrélations entre ces métriques soulignent également les différences conceptuelles entre elles. L'indice de Gini que nous avons développé est par définition sensible à la concentration des surfaces artificialisées autour du centre des aires urbaines. Bien que le City Mass Index soit également basé sur une analyse radiale, il est quant à lui sensible à la population de la zone d'étude. À ce titre, il inclut une dimension socio-économique et non plus uniquement morphologique dans l'analyse. Enfin, la dimension fractale ne prend pas en compte l'organisation radiale des villes et est davantage sensible à la présence d'interstices dans le tissu urbain.

Bien que les trois métriques précédentes soient complémentaires et aient toutes un intérêt évident pour caractériser les formes urbaines, il ressort de nos analyses que ce sont les variables issues du logiciel FRAGSTATS qui permettent de distinguer le mieux les formes des aires urbaines européennes. En effet, la taille moyenne des taches artificialisées, la compacité et la complexité de leur forme et, corrélée négativement à ces dernières, la densité de ces taches, étaient fortement liées au principal axe de variabilité identifié lors de l'ACP. Visuellement, les différences mises en évidence par cet axe semblent également liées au degré d'étalement urbain. Nous nous focaliserons donc sur ces métriques relativement simples et communes dans la dernière partie de cette étude. Il n'est pas à exclure que le fait que nous ayons calculé plusieurs variables de ce type ait influencé le résultat de l'ACP, leur donnant davantage d'importance qu'elles n'en auraient eue en les incluant séparément dans l'analyse. Néanmoins, ces métriques ont aussi l'avantage d'être simples à calculer et à interpréter, renforçant ainsi notre choix de nous focaliser sur elles.

Le fait de standardiser la proportion de surfaces artificialisées nous a permis d'étudier leur configuration indépendamment. Cette approche est rarement appliquée, bien qu'elle rappelle celles qui sont employées en écologie du paysage pour analyser les influences respectives sur les processus écologiques de la composition et de la configuration de l'occupation des sols (Fahrig *et al.*, 2011), ou encore de la quantité et de la configuration des habitats (Fahrig, 2017). Nous préconisons la mise en œuvre de cette approche à l'avenir pour éviter d'aboutir à des conclusions principalement liées à l'effet probablement prédominant de la taille des villes sur les variables cibles. Cela ne signifie pas que cet effet n'existe pas

ou ne doit pas être pris en compte, mais simplement qu'il faut le contrôler pour pouvoir étudier celui de la forme urbaine en elle-même, toutes choses égales par ailleurs.

2.4.2 Connectivité des habitats des aires urbaines européennes

Les habitats que l'on trouve dans les aires urbaines ont divers degrés d'anthropisation. Aussi, nous avons choisi de distinguer les espaces verts urbains des forêts lors des analyses de connectivité. La modélisation de la connectivité de ces deux types d'habitat sous la forme de graphes paysagers nous a permis d'estimer la quantité d'habitat atteignable liée à chacun d'eux, ainsi qu'aux connexions entre eux. Malgré la forte attention accordée à la connectivité des espaces verts urbains dans les études d'écologie urbaine (Aronson *et al.*, 2017; Kong *et al.*, 2010), il apparaît que ces types d'habitat contribuent relativement peu à la quantité d'habitat atteignable dès lors qu'on considère les forêts présentes dans les aires urbaines à une échelle large (à un rayon de 10 km en moyenne à partir du centre ville dans cette étude). Ce résultat s'observe dans la très grande majorité des aires urbaines européennes. Il tient au fait que les espaces verts urbains occupent une surface totale généralement plus faible que les forêts, que leurs taches sont plus subdivisées et qu'elles sont relativement peu atteignables par les espèces dès lors que celles-ci ont des difficulté à se déplacer à travers des surfaces artificialisées.

Nous avons également observé qu'en milieu urbain, les espèces étaient amenées à se déplacer préférentiellement aux abords des cours d'eau et des routes, du fait de la forme linéaire et de la configuration spatiale de ces éléments. Le caractère souvent végétalisé de ces zones pourrait expliquer également le déplacement des espèces à leurs abords. Cela implique d'une part que préserver la végétalisation de ces zones est important afin de garantir la connectivité. Toutefois, cela indique également que les collisions et autres impacts sur les espèces liés aux routes sont probablement plus fréquents qu'on ne pourrait le prédire à partir de la surface de ces infrastructures uniquement. Pour ces deux raisons, ces résultats renforcent l'intérêt des passages à faune. En effet, ils permettent de bénéficier du caractère favorable à la dispersion de ces milieux, sans pour autant que ce type de déplacements ne force les espèces à traverser les routes.

Ces résultats invitent à repenser la façon dont les problématiques de connectivité sont traitées en milieu urbain. Tout d'abord, l'échelle des analyses doit être large afin de considérer la forte contribution à la connectivité des milieux les moins anthropisés. Au vu des quantités d'habitat relatives impliquées, il semble que la principale contribution que puisse avoir le réseau d'espaces verts urbains à la conservation de la connectivité soit de favoriser les connexions entre des habitats peu anthropisés qui se trouveraient déconnectés si ces espaces verts urbains ne jouaient pas le rôle d'étapes (ou *stepping-stones*) le long des chemins de dispersion. Notons qu'en dehors des situations où les espaces verts urbains assurent ce rôle, on peut se demander à quel point ils ne jouent pas le rôle de milieux puits, dans lesquels les espèces ne pourraient se maintenir sans un apport extérieur d'individus venant de milieux "sources" (Lepczyk *et al.*, 2017; Verrelli *et al.*, 2022). Si tel était le cas, bien que la conservation de ces espaces reste une priorité à l'heure où l'artificialisation des sols doit cesser, la gestion de ces espaces devrait prendre davantage en compte les autres rôles qu'ils assurent. Par exemple, la gestion et l'éventuelle création de nouveaux espaces verts devraient se faire en considérant de façon prioritaire leur rôle dans la régulation des crues ou de la température lors d'épisodes caniculaires, dans la fourniture d'espaces récréatifs à la population ou encore dans la sensibilisation du grand public à la biodiversité. En parallèle, ces résultats incitent à renforcer les efforts de conservation des forêts péri-urbaines, tout en continuant de faire en sorte que la gestion forestière y soit favorable à la biodiversité. Les réflexions actuelles sur la multi-fonctionnalité des forêts, en particulier péri-urbaines, vont dans ce sens et doivent être poursuivies en intégrant le fait que la biodiversité de ces forêts contribue à la biodiversité que l'on trouve au cœur même des villes.

2.4.3 Un gradient continu structuré par deux axes plutôt qu'une typologie discrète

Une fois que la proportion de surfaces artificialisées dans les aires urbaines est standardisée, nos analyses révèlent que les deux principaux axes de variabilité entre aires urbaines en termes de forme

urbaine et de connectivité sont liés à l'étalement urbain et à la proportion relative des habitats plus ou moins anthropisés. Les différentes aires urbaines étudiées se distribuent de façon continue le long de ces deux axes, si bien que nous n'avons pas pu établir de typologie. Ce résultat empêche de distinguer des archétypes de villes et de leur associer des réponses biologiques potentielles typiques ou des préconisations urbanistiques. En revanche, il est intéressant d'un point de vue statistique car il indique que nous disposons d'une gamme de situations très variée pour la suite de nos analyses. Par ailleurs, le degré d'étalement urbain pourra être traité comme une variable continue à l'aide des métriques identifiées.

2.4.4 Limites et perspectives

Nos analyses se sont focalisées sur des aires urbaines européennes. Or, les aires urbaines des pays émergents sont connues pour avoir une population plus dense et des formes probablement plus compactes, tandis qu'à l'inverse, les aires urbaines nord américaines sont généralement plus étalées (Huang *et al.*, 2007). Les villes turques constituaient un bon exemple de cela. Reproduire nos analyses en incluant des aires urbaines situées dans plusieurs régions du monde y apporterait des compléments, et permettrait probablement de mettre en évidence une typologie de formes urbaines. Par ailleurs, nous aurions pu explorer davantage les particularités morphologiques des aires urbaines selon leur pays, mais aussi selon leur contexte géo-morphologique (présence de reliefs, climat extrême, vallées à forts risques d'inondations, etc.).

Lors des analyses de connectivité, nous avons supposé vrais de nombreux postulats, ce qui invite à être prudent dans l'interprétation des valeurs absolues obtenues. En effet, nous avons considéré que les espaces verts urbains cartographiés par la base de données Urban Atlas pouvaient constituer un habitat pour une espèce forestière. Or, tous ne sont pas nécessairement boisés. De plus, nous n'avons pas introduit de différences en termes de qualité de l'habitat entre les espaces verts et les forêts des aires urbaines. Il a déjà été montré que les ressources alimentaires présentes dans les espaces verts urbains sont de moins bonne qualité pour les espèces animales que celles qu'on trouve dans des milieux moins anthropisés (Sinkovics *et al.*, 2021). De plus, la disponibilité des micro-habitats nécessaires aux espèces est certainement plus faible dans des habitats anthropisés qu'en forêt. Aussi, ce postulat nous a probablement amenés à sur-estimer la contribution des espaces verts à la connectivité. À l'inverse, notons que les données Urban Atlas ne nous permettent pas de distinguer les surfaces bâties des surfaces considérées comme artificialisées mais parfois relativement favorables aux déplacements des espèces. Par exemple, des travaux ont estimé que près d'un tiers des espaces verts publics en ville était constitué par les trottoirs et bords de routes (Marshall *et al.*, 2019). Au cœur des villes, ces espaces sont le plus souvent cartographiés comme des routes dans la base de données Urban Atlas, ce qui peut conduire à sous-estimer les quantités d'habitat atteignable calculées. De même, la contribution des jardins particuliers n'est pas prise en compte alors qu'ils peuvent occuper des surfaces importantes, notamment dans les quartiers pavillonnaires. Enfin, rappelons que ces résultats sont uniquement issus de modélisations spatiales et nécessiteraient d'être confortés par des analyses de données empiriques.

3 Simulation de la diversité génétique potentielle des populations animales des aires urbaines européennes

3.1 Introduction

Évaluer l'influence des formes urbaines sur la biodiversité est un objectif clé des travaux actuels en écologie urbaine (Flégeau *et al.*, 2020; Soga *et al.*, 2014). Compte tenu de la complexité des processus écologiques en jeu et de la diversité de réponse des espèces à l'urbanisation, tirer de simples conclusions à partir d'analyses spatiales des formes urbaines et de la connectivité des habitats naturels ne paraît pas suffisant (LaPoint *et al.*, 2015). Parmi les données empiriques reflétant la réponse biologique à l'urbanisation, les données génétiques présentent l'intérêt d'apporter des informations indirectes sur la taille des populations et la capacité des individus à se déplacer entre elles (Frankham *et al.*, 2004). En effet, la structure génétique neutre des populations résulte de l'influence conjointe de la dérive génétique et du flux génétique, processus dont les déterminants sont démographiques. L'analyse de la structure génétique des populations en milieu urbain pourrait donc apporter de nombreuses informations sur l'influence des formes urbaines et de la distribution des habitats en milieu urbain sur la dynamique des populations (Munshi-South et Richardson, 2020).

Lorsqu'on réalise ce type d'analyses, la façon dont on confronte les variables reflétant la diversité ou la différenciation génétique (réponses) et les variables environnementales (prédicteurs) doit dépendre du type de patron génétique observé (Balkenhol *et al.*, 2009). En effet, lorsque l'échelle spatiale à laquelle les flux génétiques ont lieu est restreinte, il faut tenir compte du fait que la différenciation génétique entre populations ne reflète la résistance du paysage qu'entre certaines paires de populations relativement voisines (Savary *et al.*, 2021a). Par ailleurs, lorsque la présence de barrières à la dispersion provoque l'apparition d'ensembles de populations déconnectés, il est pertinent d'utiliser des méthodes visant à détecter ces barrières (Wagner et Fortin, 2013). Ces différents patrons résultent de l'intensité relative de la dérive et du flux génétique (Hutchison et Templeton, 1999), elle-même dépendante de la taille des populations, de la topologie des connexions entre elles et des probabilités de dispersion associées à ces connexions (Savary *et al.*, 2021a; Van Strien, 2017). Dans ce contexte, il est difficile de déterminer quel type de patron génétique devrait se former entre un ensemble de populations en milieu urbain. Mieux identifier les déterminants de ces patrons génétiques et leurs contributions respectives est pourtant primordial pour inférer l'influence des formes urbaines sur la biodiversité.

Les patrons génétiques observés empiriquement en milieu urbain sont divers. Khimoun *et al.* (2020) et Schoville *et al.* (2013) n'ont pas détecté de différences significatives de diversité génétique, ni de relations significatives d'isolement par la distance, en étudiant des populations de fourmis et de papillons, respectivement. De même, Schmidt *et al.* (2020) n'ont pas détecté de relation significative entre la diversité ou la différenciation génétiques de populations d'amphibiens d'Amérique du Nord et le degré d'urbanisation des sites échantillonnés. À l'inverse, Delaney *et al.* (2010) ont mis en évidence une influence négative de l'urbanisation et des routes qui y sont associées sur la diversité génétique des populations de trois espèces de lézards et d'une espèce d'oiseau. Ces auteurs ont aussi détecté une influence positive de l'urbanisation sur la différenciation génétique, malgré l'absence de relation significative entre la distance géographique et la distance génétique entre toutes ces populations. En étudiant les populations de sangliers vivant au sein et en dehors de la ville de Berlin, Stillfried *et al.* (2017) ont au contraire détecté un patron significatif d'isolement par la distance, ainsi qu'une différence de diversité génétique entre les populations urbaines et rurales. Ces différences pourraient s'expliquer par une dynamique des populations péri-urbaines et urbaines de type "source-puits" (Pulliam, 1988), phénomène potentiellement fréquent en milieu urbain (Lepczyk *et al.*, 2017). La structure génétique des populations de sangliers se caractérisait également par l'existence de clusters génétiques, distinguant les populations urbaines et péri-urbaines d'une part, et les populations urbaines entre elles d'autre part. Enfin, Lourenço *et al.* (2017) ont montré que des populations de salamandres de la ville d'Oviedo en Espagne étaient fortement différenciées et n'échangeaient probablement pas d'individus. La dérive était alors la principale force déterminant la structure génétique de ces populations.

Cette grande variabilité des réponses génétiques à l'urbanisation peut s'expliquer en partie par le fait que certaines espèces maintiennent des effectifs très élevés en milieu urbain, limitant ainsi l'effet de la dérive. Certaines espèces ont même parfois des densités plus élevées dans ce contexte qu'en milieu rural (Chamberlain *et al.*, 2009; Shochat, 2004). Au contraire, d'autres espèces voient leurs effectifs décroître en milieu urbain. Dans le premier cas, cela peut être lié à des paramètres environnementaux tels qu'une plus grande disponibilité de nourriture, une baisse de prédation parasitaire ou de prédation, ou à une adaptation de l'espèce par plasticité phénotypique ou par évolution génétique (Thompson *et al.*, 2021). Dans le second cas, cela peut s'expliquer au contraire par une diminution de la qualité des habitats urbains ou par des interactions biotiques défavorables.

Indépendamment des caractéristiques locales des habitats et de toute adaptation des espèces au milieu urbain, on peut toutefois se demander si la distribution spatiale des habitats en milieu urbain ne pourrait pas affecter différemment les espèces selon leurs capacités à traverser les surfaces artificialisées. Dans ce cas, les populations d'espèces ayant le même type d'habitat, la même densité d'individus au sein de cet habitat, et différant uniquement par leur degré d'aversion vis-à-vis des surfaces artificialisées pourraient avoir des structures génétiques très distinctes. La question qui se pose alors est la suivante : est-ce que les contraintes à la dispersion imposées par le milieu urbain et limitant le flux génétique sont suffisantes pour expliquer la diversité des patrons génétiques observés en milieu urbain ?

Bien que l'analyse de données empiriques soit particulièrement importante car elles reflètent une part de la réalité écologique, l'acquisition de telles données pour plusieurs taxons dans plusieurs zones d'étude est coûteuse et chronophage. Par ailleurs, pour répondre à la question posée ici, il est nécessaire de considérer des taxons ayant la même densité d'individus et ne différant que par leur degré d'aversion pour les surfaces artificialisées lors de leurs mouvements. Nous avons donc simulé la structure génétique des populations de trois espèces animales forestières, occupant aussi bien des forêts peu anthropisées que des espaces verts urbains. En adoptant une approche similaire, Rochat *et al.* (2017) ont montré que de telles simulations pouvaient refléter la façon dont l'urbanisation affecte la structure génétique d'une espèce de papillon. Dans la zone étudiée, ils disposaient de données empiriques pour le vérifier. Ici, afin de nous affranchir des particularités propres à chaque aire urbaine et tenter d'identifier un phénomène potentiellement fréquent, nous avons effectué les simulations dans plus de 300 villes européennes. Par ailleurs, nous avons distingué les espaces verts urbains et les forêts afin de tester les différences de réponses génétiques entre ces deux types d'habitat et d'identifier de potentielles dynamiques "sources-puits". Nous nous attendions à ce que la variation de la capacité de déplacement des espèces à travers les surfaces artificialisées soit suffisante pour reproduire des patrons génétiques très contrastés, et cela de façon similaire dans toutes les aires urbaines. Nous nous attendions également à ce que les différences de distribution spatiale des espaces verts urbains et des forêts expliquent à elles seules une part importante de la variabilité génétique.

3.2 Méthodes d'analyse

Nous avons simulé des flux génétiques entre des populations localisées dans les taches de forêt ou d'espaces verts urbains de 325 aires urbaines européennes, telles que délimitées à partir des données Urban Atlas (cf. section précédente). Puis, nous avons analysé la diversité et la différenciation génétiques de ces populations et l'échelle spatiale de l'éventuelle relation d'isolement par la résistance du paysage. Enfin, nous avons cherché à détecter des clusters génétiques et leur degré de structuration spatiale.

3.2.1 Paramètres des simulations génétiques

Nombre et localisation des populations

Dans chaque aire urbaine, il y avait entre 10 et 400 populations dans chacun des deux types de taches d'habitat (espaces verts urbains, forêts). Il ne pouvait y avoir qu'une seule population par tache et les taches considérées étaient celles identifiées dans la section précédente à l'aide du logiciel Graphab (Foltête *et al.*, 2012b). Le nombre de populations choisies dans un type d'habitat donné dans

chaque aire urbaine était proportionnel au nombre total de taches de ce type. Afin que la distribution statistique des nombres de populations soit normale, les nombres de taches ont été logarithmés et les valeurs obtenues ré-échelonnées entre 10 et 400 avec la formule suivante :

$$Nb.populations_i = 10 + (400 - 10) \times \frac{log(Nb.taches_i) - log(Nb.taches_{min})}{log(Nb.taches_{max}) - log(Nb.taches_{min})}$$

tel que $Nb.populations_i$ est le nombre de populations simulées dans un type d'habitat donné dans l'aire urbaine i qui compte $Nb.taches_i$ taches de ce type. $Nb.taches_{min}$ et $Nb.taches_{max}$ sont respectivement les nombres minimum et maximum de taches d'un type donné au sein des 325 aires urbaines.

Une fois le nombre $Nb.populations_i$ de populations déterminé pour les deux types d'habitat, chaque population a été associée aléatoirement à une tache d'habitat. 200 tirages aléatoires ont été réalisés et nous avons conservé celui qui maximisait la distance minimale entre les populations afin d'éviter que les populations ne soient trop proches.

Nombre d'individus

Lors des simulations, chaque aire urbaine comptait entre 500 et 10 000 individus au total. Afin que la population totale reflète la surface totale d'habitat disponible dans chaque aire urbaine, tous types confondus, nous avons logarithmé cette surface totale avant de la ré-échelonner entre 500 et 10 000. Pour cela, nous avons utilisé la même formule que celle utilisée pour attribuer un nombre de populations à chaque aire urbaine. La distribution statistique des effectifs ainsi obtenus était normale. Ensuite, nous avons attribué un minimum de 10 individus à chaque tache d'habitat. Le nombre d'individus restant à attribuer correspondait alors à la différence entre l'effectif total et 10× le nombre total de taches. Il a été attribué aléatoirement à chaque tache de façon proportionnelle à sa surface (distribution multinomiale). Ainsi, les aires urbaines comptant le plus de taches comptaient le plus de populations, les aires urbaines ayant le plus de surfaces d'habitats le plus grand nombre total d'individus, et les plus grandes taches le plus d'individus localement.

Paramètres de dispersion et de reproduction

Nous avons calculé les distances-coût entre toutes les paires de populations le long des liens des graphes paysagers, selon les trois scénarios de coût créés lors des analyses de la section précédente (Table 4). Ces trois scénarios différaient de par les coûts associés aux surfaces non-terrestres, aux routes et aux surfaces artificialisées, valant respectivement 90, 90 et 100 dans le premier scénario, 900, 900 et 1000 dans le second et 9 000, 9 000 et 10 000 dans le troisième. Ces variations de scénario nous ont permis de simuler trois espèces "virtuelles" différant de par leur degré d'aversion vis-à-vis des surfaces artificialisées. Le coût des surfaces non-terrestres (plans et cours d'eau) et des routes variait dans les différents scénarios afin d'éviter que ces éléments paysagers ne soient des corridors ou au contraire des barrières au niveau des surfaces artificialisées qu'ils traversent. Toutefois, la légère différence de coût entre ces éléments et les surfaces artificialisées permettait de représenter le fait qu'il est plus facile pour une espèce de longer ou de traverser une route ou un cours d'eau que de traverser une surface artificialisée et souvent bâtie.

Au cours de chacune des 250 générations simulées, 10 % des individus pouvaient se disperser en dehors de leur population d'origine pour en rejoindre une autre. La probabilité de dispersion diminuait à mesure que la distance-coût entre deux populations augmentait, de sorte qu'à la distance-coût $d_{ij.0.05}$, la probabilité était égale à 0.05. La diminution de la probabilité suivait une décroissance exponentielle telle que : $p_{d_{ij}} = e^{-\alpha d_{ij}}$, avec α fixé de telle sorte que $p_{d_{ij.0.05}} = 0.05$. La valeur de $d_{ij.0.05}$ a été fixée à 20 000 unités de coût, équivalentes à 5 km dans tous les scénarios selon les conversions réalisées à la section précédente. Ainsi, les trois "espèces virtuelles" simulées ne différaient pas en termes de capacité absolue de mouvement dès lors qu'elles ne traversaient pas de surfaces en eau ou artificialisées ou de route.

Il y avait autant de mâles que de femelles et à chaque génération la population totale était constante. Dans de rares cas, l'intégralité des mâles ou des femelles d'une populations émigraient, tandis qu'au-

Types d'occupation des sols	Scénario 1	Scénario 2	Scénario 3
Forêt	1	1	1
Espaces verts urbains	1	1	1
Prairies	10	10	10
Espaces semi-naturels	10	10	10
Espaces agricoles	50	50	50
Autres zones ouvertes	50	50	50
Zones humides	100	100	100
Cours et plans d'eau	90	900	9000
Routes	90	900	9000
Surfaces artificialisées	100	1000	10000

TABLE 4 – Valeurs de coûts associées à chaque type d'occupation des sols selon les trois scénarios considérés. Les scénarios 1 à 3 représentent un degré d'aversion de plus en plus fort des espèces forestières virtuelles considérées vis-à-vis des surfaces artificialisées ou non terrestres

cun individu ou uniquement des individus du sexe restant immigraient. Dans ce cas, la population s'éteignait. Les appariements et la reproduction avaient lieu entre individus d'une même population. Chaque couple engendrait trois descendants par génération, et les individus surnuméraires étaient supprimés aléatoirement. Chaque individu était caractérisé par son génotype au niveau de 20 loci comportant initialement 20 allèles chacun. Les mutations étaient possibles et se produisaient à une fréquence de 0.0005. Les simulations ont été réalisées à l'aide du package `PopGenReport` (Adamack et Gruber, 2014), modifié de façon à ce que les tailles des populations puissent varier.

3.2.2 Analyse des résultats des simulations

Diversité et différenciation génétiques

Nous souhaitions évaluer l'influence du scénario de coût et des différences entre types d'habitat sur la structure génétique simulée. À l'issue des 250 générations simulées, dans les 325 aires urbaines et pour les 3 scénarios, nous avons évalué la diversité génétique de chaque population par le nombre moyen d'allèles différents par locus, c'est-à-dire la richesse allélique. Nous avons également évalué la différenciation génétique entre populations à l'aide de l'indice D_{PS} (Bowcock *et al.*, 1994), égal à 1− proportion d'allèles en commun.

En parallèle, afin d'évaluer l'influence des connexions entre les deux types d'habitat, et d'identifier de potentielles dynamiques "source-puits", nous avons distingué les taches d'habitat de chaque type en fonction de leur connectivité aux taches d'habitat de l'autre type. Pour cela, à partir des graphes paysagers construits lors des analyses de la section précédente, nous avons calculé la métrique F (Flux) qui représente la quantité d'habitat atteignable depuis chaque tache en tenant compte des distances-coût qui séparent chaque tache des autres taches. Elle se calcule avec la formule suivante :

$$F_i = \sum_{j=1;j\neq i}^{n} a_j e^{-\alpha d_{ij}}$$

avec i l'indice de la tache considérée et j celui de chacune des n autres taches, d_{ij} la distance entre les taches i et j, a_j la capacité de la tache j. La valeur α était telle que $p(d_{ij} = 20000) = 0.05$ (cf. section précédente).

Cette formule permet de distinguer les valeurs en fonction de la nature de la tache focale i, mais également de décomposer la métrique en deux composantes selon que les taches j sont des espaces verts urbains ou des forêts. On obtient alors les valeurs suivantes :

— $F_{Forêt \to Forêt}$: prise en compte des flux reliant les taches de forêt entre elles, calculée au niveau de ces taches

— $F_{Forêt \to EV}$: prise en compte des flux reliant les taches de forêt aux taches d'espaces verts urbains, calculée au niveau des taches de forêt

— $F_{EV \to Forêt}$: prise en compte des flux reliant les taches d'espaces verts urbains aux taches de forêt, calculée au niveau des taches d'espaces verts urbains

— $F_{EV \to EV}$: prise en compte des flux reliant les taches d'espaces verts urbains entre elles, calculée au niveau de ces taches

Les taches de forêt pour lesquelles les valeurs de $F_{Forêt \to EV}$ étaient dans le dernier quartile, c'est-à-dire les taches de forêt les plus connectées aux taches d'espaces verts urbains, ont été qualifiées de taches de type "Forêt - Interface". De même, les taches d'espaces verts urbains dont les valeurs de $F_{EV \to Forêt}$ étaient dans le dernier quartile ont été qualifiées de taches de type "EV - Interface".

Suite à ces calculs, nous avons calculé la richesse allélique moyenne (i) par aire urbaine, (ii) par type d'habitat ("Forêt", "Forêt - Interface", "EV", "EV - Interface") et (iii) pour chaque scénario ($n = 325 \times 4 \times 3$). Par ailleurs, nous avons calculé la différenciation génétique moyenne (i) par aire urbaine, (ii) soit entre deux populations situées dans deux taches d'espaces verts urbains, entre deux taches de forêts ou entre des taches de chacun des deux types et (iii) pour chaque scénario ($n = 325 \times 3 \times 3$).

Patron d'Isolement par la Résistance du Paysage (IBLR)

Le patron d'isolement par la distance, c'est-à-dire la forme de la relation entre différenciation génétique et distance géographique, apporte des informations sur l'influence relative de la dérive et du flux génétique sur la différenciation génétique (Hutchison et Templeton, 1999). Lors des simulations, le flux génétique était déterminé par les distances-coût et non pas par des distances géographiques. Dans chaque aire urbaine et pour chaque scénario, nous avons donc analysé le patron d'isolement par la résistance du paysage (IBLR), c'est-à-dire la relation entre la différenciation génétique (D_{PS}) et les distances-coût. Pour cela, nous avons calculé le coefficient de corrélation de Mantel entre les matrices de distances correspondantes. Plus ce coefficient est élevé, plus la différenciation génétique augmente vite à mesure que la distance-coût augmente.

Nous avons également calculé ce coefficient en considérant uniquement les paires de populations séparées par une distance-coût inférieure à un certain seuil, pour plusieurs distances seuil. Cela nous a permis d'identifier la distance seuil à laquelle le coefficient de corrélation atteint sa valeur maximale, aussi appelée DMC (*Distance of Maximum Correlation*) par Van Strien *et al.* (2015). Lorsque la DMC est égale à la distance maximale séparant deux populations, les flux génétiques, souvent indirects et pluri-générationnels, sont suffisants pour influencer la différenciation génétique à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude (patron de type I selon la typologie d'Hutchison et Templeton (1999)). À l'inverse, lorsque la DMC est inférieure à cette distance maximale, la différenciation génétique entre des populations séparées par une distance supérieure à la DMC dépend essentiellement de la dérive génétique (type IV). Enfin, lorsque la DMC est très faible, cela signifie généralement que la relation d'IBLR n'est pas significative car il s'agit soit d'une situation de panmixie (type II) ou d'isolement total (type III). Pour pouvoir comparer ces valeurs dans des aires urbaines de tailles différentes, nous avons calculé le ratio entre la DMC et la distance-coût maximale entre deux populations.

Partition en modules

Lorsque des barrières paysagères isolent des groupes de populations en limitant la dispersion, des clusters génétiques se forment. Au sein d'eux, les populations sont plus semblables génétiquement qu'elles ne le sont vis-à-vis des populations d'autres clusters. Cette structure peut également s'observer sans barrières strictes, lorsque la topologie des connexions entre populations fait apparaître des ensembles de populations mieux connectées les unes aux autres qu'aux populations des autres ensembles. Lorsqu'on représente le réseau de populations sous la forme d'un graphe, on appelle ces ensembles des communautés ou encore des modules. Les analyses dites de modularité permettent de les identifier en faisant itérativement des partitions du graphe en modules jusqu'à ce que la valeur de l'indice atteigne un maximum. Lorsque ce maximum est atteint, la partition est optimale.

Lorsque le graphe a pour nœuds des populations et que ses liens sont pondérés par des indices de différenciation génétique, on parle de graphe génétique (Savary, 2021). Nous avons représenté les populations simulées sous la forme d'un graphe dont les liens étaient pondérés par les valeurs de D_{PS}. Puis, nous avons identifié la partition optimale à l'aide de l'algorithme de modularité *fast greedy* de Clauset *et al.* (2004).

En plus d'évaluer si des clusters génétiques se formaient dans les différentes aires urbaines et pour les différents scénarios, nous souhaitions évaluer (i) à quel point les modules étaient organisés spatialement et (ii) si les populations des différents types d'habitat appartenaient à des modules différents. Ainsi, nous avons créé un graphe similaire dont les liens étaient pondérés par des distances-coût. Nous l'avons également partitionné en modules en imposant un nombre de modules égal au nombre optimal de modules du graphe génétique. Puis, nous avons comparé les modules génétiques à ces modules spatiaux basés sur les distances-coût en calculant l'Adjusted Rand Index (ARI, Hubert et Arabie (1985)) en suivant la méthode décrite par Savary *et al.* (2022a). Cet indice prend une valeur maximale (1) lorsque deux nœuds inclus dans le même module selon une partition sont aussi dans le même module selon l'autre partition, et minimale (-1) lorsque les partitions sont totalement distinctes. Enfin, nous avons également comparé la partition en modules génétiques à la classification des taches en deux catégories selon le type d'habitat, en utilisant le même indice. Ces analyses ont été réalisées à l'aide du package `graph4lg` dans R (Savary *et al.*, 2021b).

3.3 Résultats

3.3.1 Diversité génétique

Le niveau de diversité génétique simulé dans les différentes aires urbaines variait assez fortement d'une aire urbaine à l'autre (Figure 10). Malgré cela, des différences assez nettes se distinguaient entre les scénarios de coût et entre les différents types de taches d'habitat. Tout d'abord, la richesse allélique tendait à décliner du scénario 1 au scénario 3 quel que soit le type d'habitat considéré (Figure 10). Ainsi, plus la résistance attribuée aux surfaces en eau, aux routes et aux surfaces artificialisées était élevée, plus le niveau de diversité génétique moyen des populations diminuait.

C'est dans les populations situées dans les espaces verts urbains que le niveau de diversité génétique était le plus faible (Figure 10). Il variait d'un facteur 2 à chaque fois que la plus forte valeur de coût était multipliée par 10, et donc d'un facteur 4 du scénario 1 au 3 (valeurs médianes : 8.79, 4.51, 2.12 dans les scénarios 1, 2 et 3 respectivement). Néanmoins, les populations situées dans des taches d'espaces verts urbains bien connectées aux taches de forêt maintenaient des niveaux de diversité génétiques plus élevés (valeurs médianes : 10.50, 7.79, 3.74 dans les scénarios 1, 2 et 3 respectivement). Ces populations se situaient généralement en périphérie du centre urbain dense ou au sein de taches urbaines plus réduites et éloignées de celui-ci.

Les populations situées dans les taches de forêt maintenaient la plus forte richesse allélique (Figure 10). Parmi elles, celles situées dans les populations les plus connectées aux espaces verts urbains avaient la richesse allélique moyenne la plus élevée. Elle valait 11.30 dans ces taches contre 10.20 dans les autres taches de forêt dans le scénario 1, 9.86 *vs* 9.00 dans le scénario 2 et 6.32 *vs* 5.66 dans le scénario 3. Ces différences étaient néanmoins plus réduites qu'entre les deux types de populations des espaces verts considérées ici. Enfin, notons que les différences de richesse allélique entre les types d'habitat étaient de plus en plus fortes du scénario 1 au scénario 3 (Figure 10).

3.3.2 Différenciation génétique

La différenciation génétique (D_{PS}) moyenne entre les populations tendait à augmenter du scénario 1 au scénario 3 (Figure 11), et prenait globalement des valeurs importantes (valeurs médianes toutes supérieures à 0.6). Ainsi, plus les déplacements à travers les surfaces artificialisées, en eau ou couvertes par des routes devenaient difficiles, plus les populations étaient différentes les unes des autres d'un

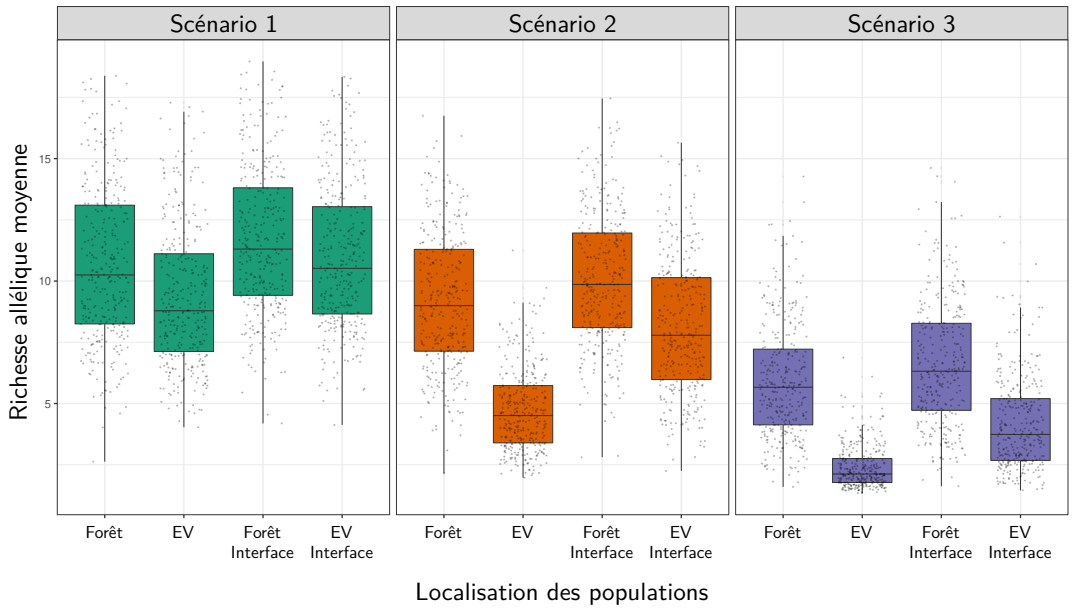


FIGURE 10 – Richesse allélique moyenne des populations des forêts et des espaces verts urbains selon les scénarios de coût. Les indices de richesse allélique sont initialement égaux à la valeur moyenne des nombres d'allèles par locus pour les différents individus d'une population. Les valeurs représentées sur la figure sont égales à la moyenne de ces valeurs par aire urbaine (325), par type d'habitat ("Forêts", "Forêts-Interface", "EV", "EV-Interface") et par scénario de coût (3 scénarios) ($n = 325 \times 4 \times 3 = 3900$). La distinction des populations s'est faite sur la base des métriques $F_{Forêt \to EV}$ et $F_{EV \to Forêt}$, qui représentent la quantité d'habitat d'un type atteignable depuis une tache d'habitat d'un autre type : "Forêt - Interface" : taches de forêts dont les valeurs de $F_{Forêt \to EV}$ sont dans le dernier quartile, "Forêt" : autres taches de forêts, "EV - Interface" : taches d'espaces verts urbains dont les valeurs de $F_{EV \to Forêt}$ sont dans le dernier quartile, "EV" : autres taches d'espaces verts urbains

point de vue génétique.

C'est entre les paires constituées de populations situées toutes deux en forêt que la différenciation génétique était la plus faible (Figure 11). Elle augmentait peu du scénario 1 (médiane : 0.62) au scénario 2 (médiane : 0.63) et atteignait son maximum au scénario 3 (médiane : 0.79). Les populations situées dans des espaces verts urbains étaient les plus différentes (médianes : 0.66, 0.81, 0.92 dans les scénarios 1, 2 et 3 respectivement). La différenciation génétique entre les populations forestières et d'espaces verts urbains était intermédiaire, mais elle atteignait un niveau proche de la différenciation génétique entre populations urbaines dans le scénario 3 (médiane : 0.89).

Distance de corrélation maximale (DMC)

Les patrons d'isolement par la résistance du paysage (IBLR) étaient très différents d'un scénario à un autre. Dans le scénario 1, la DMC était égale à la distance-coût maximale séparant deux populations dans la majorité des cas (Figure 12A), signifiant que le flux génétique et la dérive influençaient conjointement la différenciation génétique à l'échelle de toute l'aire urbaine. La pente de cette relation d'IBLR était plus faible que dans les autres scénarios (Figure 12B).

Dans le scénario 2, la valeur médiane de la DMC était égale à 0.45 et la valeur moyenne à 0.47, ce qui signifie que la DMC était généralement égale à la moitié de la distance-coût maximale entre populations (Figure 12A). Le coefficient de corrélation calculé en prenant en compte uniquement les paires de populations séparées par une distance-coût inférieure à la DMC était élevé et valait en moyenne 0.81 (Figure 12B). La relation d'IBLR prenait donc la forme d'une relation linéaire jusqu'à la DMC, puis d'un plateau au-delà.

Enfin, dans le scénario 3, la DMC était très faible et le coefficient de corrélation maximal très élevé (Figure 12). Ce résultat indique qu'il n'y avait en général pas de relation d'IBLR car toutes les populations étaient fortement différenciées, sans que cela dépende de la distance-coût qui les séparaient. La dérive avait une influence prédominante sur la différenciation génétique compte-tenu de la faible

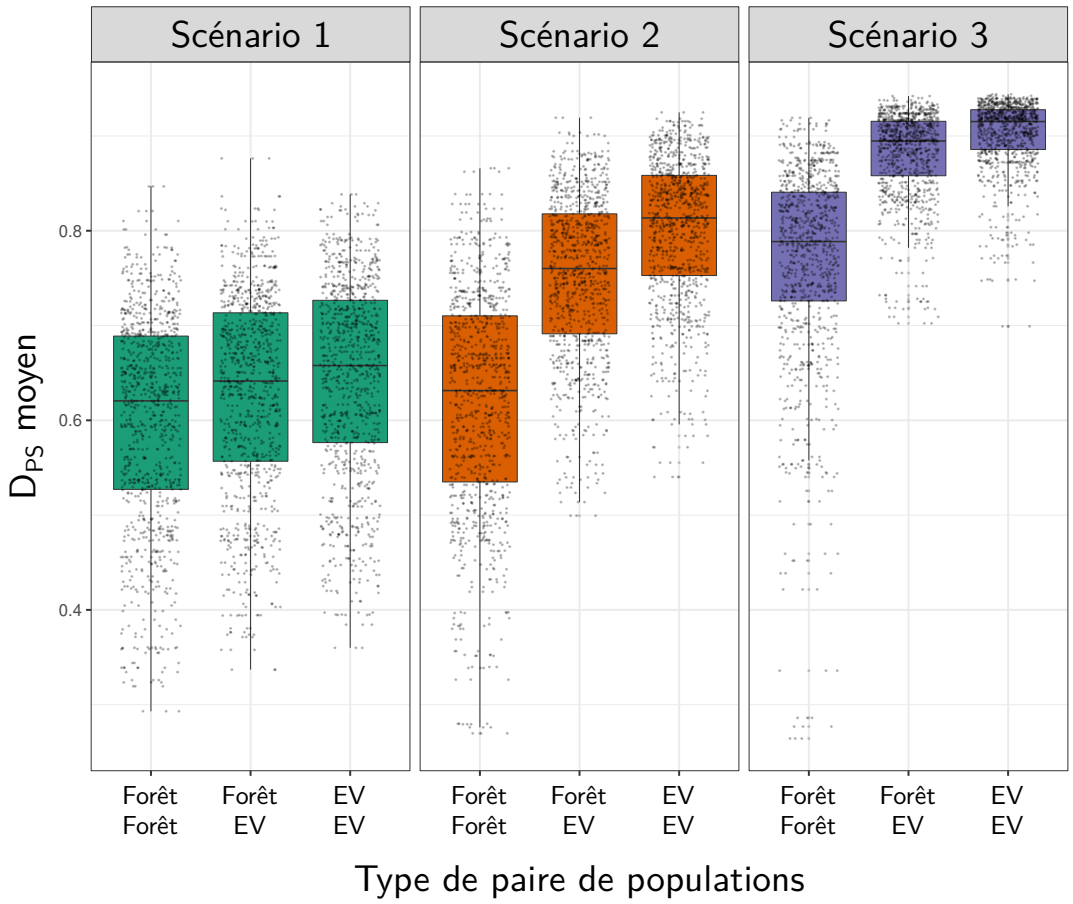


FIGURE 11 – Différenciation génétique moyenne entre les populations des forêts et des espaces verts urbains selon les scénarios de coût. L'indice de différenciation génétique calculé est le D_{PS}, égal à 1− proportion d'allèles en commun. Les valeurs moyennes de l'indice ont été calculées dans chaque aire urbaine selon chaque scénario entre les populations des taches de forêt ("Forêt - Forêt"), des taches d'espaces verts urbains ("EV - EV") ou entre une tache de forêt et une tache d'espace vert urbain ("Forêt - EV").

intensité du flux génétique dans ce scénario où les déplacements étaient très contraints.

Modularité des graphes de population

Les modules des graphes génétiques dont les liens étaient pondérés par des indices de différenciation génétique s'organisaient spatialement de la façon la plus similaire aux modules du graphe pondéré par des distances-coût dans le scénario 2 (Figure 13A). En effet, les valeurs médianes de l'Adjusted Rand Index (ARI) évaluant cette similarité valaient respectivement 0.02, 0.25 et 0.00 dans les scénarios 1, 2 et 3 (valeurs moyennes : 0.12, 0.27, 0.00, respectivement).

De même, c'est dans le scénario 2 que les modules génétiques reflétaient le plus la différence entre les deux types d'habitat (Figure 13B). Les valeurs médianes de l'ARI valaient respectivement 0.02, 0.13 et 0.00 dans les scénarios 1, 2 et 3 (valeurs moyennes : 0.05, 0.17, 0.00). Bien que ces valeurs soient faibles, cela signifie qu'il était plus fréquent dans le scénario 2 que deux populations qui appartiennent au même module génétique se situent soit toutes deux dans des espaces verts urbains, soit toutes deux dans des forêts.

3.4 Discussion

En simulant dans 325 aires urbaines européennes la structure génétique d'espèces se déplaçant plus ou moins facilement à travers les surfaces artificialisées, nous souhaitions vérifier que les contraintes à la dispersion imposées par le milieu urbain peuvent être suffisantes pour expliquer la variabilité des patrons génétiques observés empiriquement dans ce contexte. Nous nous attendions également à ce que la distribution spatiale des espaces verts urbains et des forêts dans ce type d'environnement explique

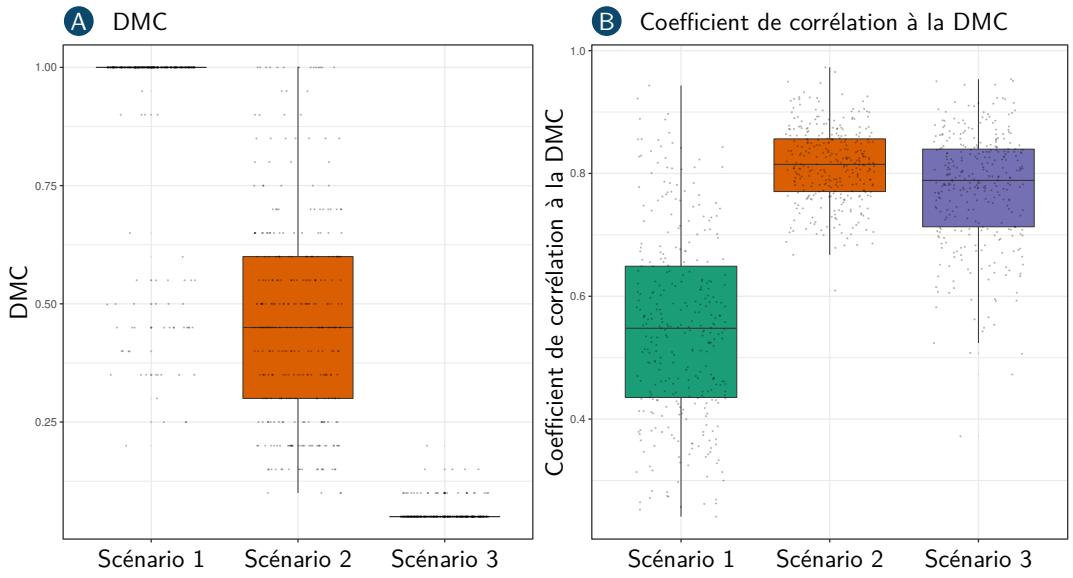


FIGURE 12 – Distance maximale de corrélation (DMC) et intensité de la relation d'isolement par la résistance du paysage (IBLR). (A) Distance maximale de corrélation dans chaque aire urbaine selon le scénario de coût. Les valeurs représentées sur la figure correspondent au ratio entre (i) la distance-coût à laquelle on obtient la plus forte corrélation entre distances génétiques et distances-coût en excluant les paires de populations séparées par une distance-coût plus forte et (ii) la distance-coût maximale séparant deux populations dans l'aire urbaine considérée. (B) Coefficient de corrélation de Mantel entre distances génétiques et distances-coût obtenu lorsqu'on ne considère que les paires de populations séparées par une distance-coût inférieure à la DMC, pour chaque aire urbaine et selon chaque scénario de coût.

une part importante de la variabilité génétique simulée ; indépendamment de toute autre hypothèse sur l'utilisation de ces différents habitats par les espèces. Les résultats obtenus vont dans le sens de nos hypothèses initiales. Ils ont des implications sur la façon dont on devrait évaluer l'influence relative des facteurs purement spatiaux, liés à la dispersion des espèces ou à leur adaptation au milieu urbain, à ses ressources et interactions biotiques. Ils apportent également des éléments pouvant influencer la façon dont la biodiversité est mesurée et conservée en milieu urbain et péri-urbain.

3.4.1 Les variations des patrons spatiaux de dispersion peuvent produire des réponses génétiques très contrastées

En faisant varier la résistance exercée par les surfaces artificialisées, les routes et les cours et plans d'eau sans modifier la distance-coût totale que les individus pouvaient parcourir, nous avons principalement modifié le patron spatial des épisodes de dispersion. Les déplacements entre les taches séparées par ces types d'occupation des sols devenaient de moins en moins fréquents du scénario 1 au scénario 3. Cependant, les déplacements traversant des taches d'habitat ou des éléments paysagers peu résistants (ex. : prairies, espaces agricoles, friches et autres zones ouvertes, zones humides) n'étaient pas affectés par les changements de scénarios. Dans ce cadre, nous avons vu que la diversité génétique moyenne dans les deux types d'habitat tendait à diminuer à mesure que les scénarios contraignaient davantage les mouvements à travers les surfaces les moins favorables aux déplacements. De même, la différenciation génétique entre populations tendait à augmenter. Même si des variations similaires s'observaient dans chaque aire urbaine d'un scénario à un autre, nous avons également observé une variabilité importante entre aires urbaines.

Les contrastes entre aires urbaines étaient tout d'abord liés aux différences de surfaces d'habitat totales, qui déterminaient les effectifs des populations. En effet, lorsque des résultats similaires sont observés empiriquement, ils sont en partie attribués à une diminution des tailles de population efficaces (Schmidt *et al.*, 2020). Notons que ces résultats sont sûrement liés également à la façon dont les différentes formes urbaines influençaient les chemins de dispersion. Ils rappellent l'importance de la surface des habitats et de leur connectivité pour le maintien de la biodiversité à l'échelle d'une aire urbaine (Beninde *et al.*, 2015).

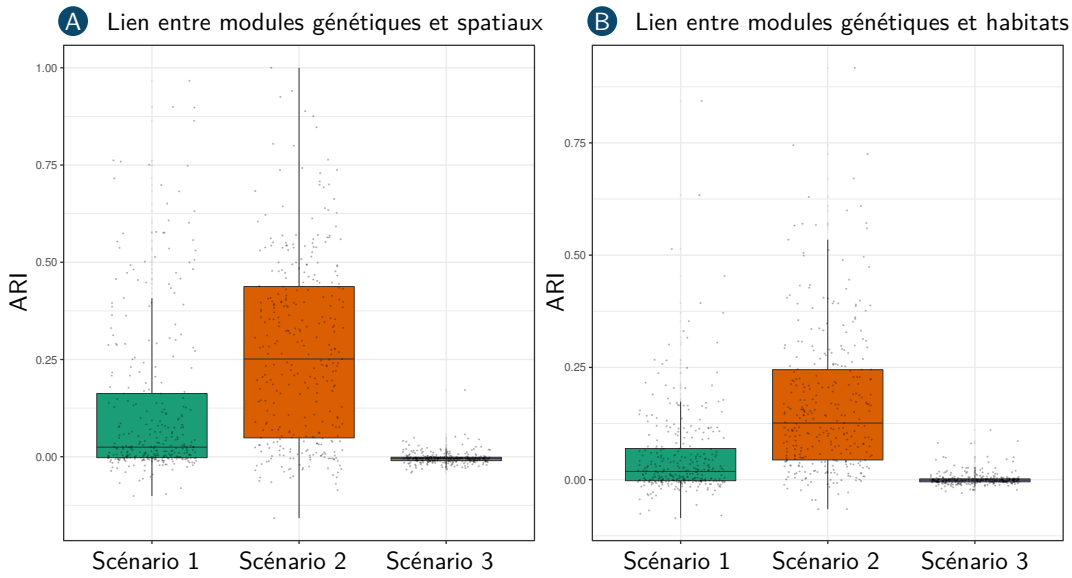


FIGURE 13 – Adjusted Rand Index mesurant la cohérence de la partition en modules génétiques et de la partition en modules spatiaux (A) ou en types d'habitats (B). Une valeur est calculée pour chaque aire urbaine et chaque scénario de coût. Plus la valeur est élevée, plus les partitions en modules sont similaires.

Bien que ces différences d'effectifs expliquent les contrastes entre aires urbaines, le nombre d'individus dans les populations ne variait pas d'un scénario à un autre pour une même aire urbaine et la qualité de l'habitat était supposée constante. Nos résultats représentent donc les contrastes en termes de réponse génétique qu'on pourrait s'attendre à observer chez les populations de plusieurs espèces ayant les mêmes effectifs mais différant de par leur comportement de dispersion en milieu urbain. Ils traduisent ainsi la forte influence potentielle des contraintes imposées par le milieu urbain sur la dispersion et les flux génétiques qui en dépendent. En faisant varier la fréquence relative des flux génétiques au niveau des paires de populations, tout en conservant une intensité constante de la dérive génétique, nous avons reproduit trois des quatre patrons génétiques décrits par Hutchison et Templeton (1999). En effet, dans le scénario 1, le patron d'IBLR obtenu se caractérisait par une faible pente et un équilibre entre dérive et flux génétique à l'échelle de toute la zone d'étude. Il était similaire au patron de type I décrit par ces auteurs. Dans le scénario 2, le patron d'IBLR se caractérisait par une forte pente jusqu'à l'atteinte d'un plateau à une échelle relativement restreinte, caractéristique d'un patron de type IV. Enfin, dans le scénario 3, le patron d'IBLR n'était pas apparent et rappelait le patron de type II décrit par Hutchison et Templeton (1999). Ces résultats indiquent que des variations du patron spatial de dispersion peuvent être suffisantes pour que les modifications de l'influence relative de la dérive et du flux génétique créent des patrons génétiques très contrastés, comme l'avaient observé Savary *et al.* (2021a) à partir de paysages simulés.

Par ailleurs, on se serait attendus à observer la plus forte structuration spatiale des populations en clusters génétiques dans le scénario 3, qui est le plus contraignant et le plus à même de créer des barrières paysagères strictes à la dispersion. Or, c'est dans le scénario 2 que la partition des populations en modules génétiques reflétait le plus les modules identifiés à partir des contraintes spatiales à la dispersion ainsi que la différence entre les deux types d'habitat (forêts et espaces verts urbains). Cela rappelle qu'il est important que le flux génétique, déterminé par des contraintes spatiales, ne soit pas négligeable pour qu'une structure spatiale s'observe au niveau génétique. À l'inverse, si celui-ci est fréquent à large échelle, l'influence relative de la dérive n'est pas assez importante pour que cette structure génétique s'observe.

En somme, conformément à notre hypothèse, les résultats indiquent que des variations du patron spatial de dispersion peuvent être suffisantes pour expliquer les contrastes observés dans les études empiriques de *landscape genetics* en milieu urbain, passées en revue par Fusco *et al.* (2021a) et Miles

et al. (2019) notamment. Cela ne signifie en aucun cas que les contraintes liées à la dispersion sont les seuls déterminants de la structure génétique des populations en milieu urbain. En effet, il est attesté que les populations d'une espèce vivant en milieu urbain peuvent avoir une alimentation différente de celle des populations rurales (Sinkovics *et al.*, 2021), des phénotypes différents et parfois plus variables (Thompson *et al.*, 2021), et cela en raison de leur plasticité ou d'adaptations génétiques (Khimoun *et al.*, 2020). On attribue également l'absence de structure génétique entre les populations rurales et urbaines à l'effet positif des activités humaines sur la dispersion passive (Balbi *et al.*, 2018). Dans ce contexte, si nos résultats n'apportent aucun élément en faveur ou contre l'existence des mécanismes précédents, ils invitent néanmoins à prendre explicitement en compte le fait que le patron spatial de dispersion puisse avoir une influence majeure sur la structure génétique. Nous préconisons ainsi d'adopter en *landscape genetics* un raisonnement proche de celui adopté en écologie des communautés pour séparer l'influence relative des mécanismes décrits par la théorie neutre de ceux liés aux effets de niche et aux règles de coexistence des espèces (voir par exemple Viana *et al.* (2022)). En effet, les paramètres des simulations réalisées attribuaient les mêmes capacités de dispersion à chaque individu et la même capacité à exploiter le milieu quelle que soit sa localisation, proportionnellement à sa surface. En cela, elles s'apparentent aux postulats de la théorie neutre, qui s'applique au niveau des différentes espèces d'une communauté (Hubbell, 2001).

3.4.2 Importance de la distribution spatiale des différents types d'habitat

Nous souhaitions également évaluer les contrastes en termes de réponses génétiques simulées entre les espaces verts urbains et les forêts des aires urbaines européennes. Nos résultats indiquent que la diversité génétique était la plus faible et le niveau de différenciation génétique le plus fort au niveau des espaces verts urbains. Ce contraste était d'autant plus marqué que le scénario de coût pénalisait fortement les déplacements à travers les surfaces artificialisées, les routes et les plans et cours d'eau. Il rappelle les résultats obtenus par Wandeler *et al.* (2003) en étudiant les populations urbaines et rurales de Renard roux (*Vulpes vulpes*) à Zurich, ainsi que ceux obtenus par Stillfried *et al.* (2017) en étudiant les populations de Sanglier (*Sus scrofa*) de Berlin et ses environs. Ce résultat s'explique en partie par la surface plus réduite des taches d'espaces verts urbains, en comparaison avec les taches de forêt, ainsi que par l'isolement de celles-ci au sein d'une matrice le plus souvent artificialisée. Il rappelle en cela les fortes différences de contribution relative de ces deux types d'habitat à la quantité d'habitat atteignable à l'échelle des aires urbaines, mises en évidence dans la première partie de cette étude (Figure 6). Dans ce cadre, la dérive génétique semble éroder plus fortement la diversité génétique des populations dans les espaces verts urbains qu'en forêt, et les faibles flux génétiques ayant lieu entre les populations urbaines ne suffisent pas à la maintenir. Ces résultats confirment notre hypothèse concernant l'influence importante des différences de distribution spatiale entre espaces verts et forêts sur la structure génétique des populations.

Toutefois, les flux génétiques ayant lieu d'un type d'habitat à un autre tendaient à réduire ces différences de diversité génétique. En effet, les populations occupant les espaces verts urbains les mieux connectés aux taches de forêt avaient des richesses alléliques nettement plus élevées que celles des autres populations urbaines. De même, les populations forestières les mieux connectées aux espaces verts urbains avaient des richesses alléliques plus élevées que les autres populations forestières, même si l'écart était plus faible que dans le cas des espaces verts urbains. Enfin, c'est dans les aires urbaines où la diversité génétique moyenne des populations forestières était la plus forte que celle des populations urbaines l'était également. L'ensemble de ces résultats suggère que des flux génétiques allant des forêts vers les espaces verts urbains sont cruciaux pour le maintien de la diversité génétique en ville. Ils indiquent aussi que la diversité génétique dans les milieux les moins anthropisés des aires urbaines détermine en grande partie celle qu'on trouve dans les espaces verts urbains. Snep *et al.* (2006) ont mis en évidence un phénomène similaire en simulant des communautés de papillons urbaines et péri-urbaines.

D'après ces résultats, les populations situées à l'interface entre les centres urbains et les zones péri-urbaines peuvent jouer un rôle clé pour le maintien de la diversité génétique. Néanmoins, le très faible niveau de diversité génétique simulé dans les espaces verts urbains interroge sur la capacité des

populations urbaines à se maintenir sur le long terme, quand bien même elles bénéficient d'un apport extérieur. Dans un tel cas, ces espaces joueraient le rôle de puits (Delibes *et al.*, 2001; Lepczyk *et al.*, 2017; Pulliam, 1988; Verrelli *et al.*, 2022). Par ailleurs, si l'apport de diversité génétique semble se faire davantage depuis les forêts vers les espaces verts urbains, il se fait dans une moindre mesure dans l'autre direction. Si un phénomène similaire s'observe au niveau de marqueurs soumis à la sélection naturelle, on peut se demander si les variants sélectionnés en milieu urbain ne pourraient pas être une cause de mal-adaptation des populations en milieu forestier. De plus, des flux génétiques importants entre deux milieux soumis à des pressions de sélection différentes pourraient limiter la vitesse à laquelle les populations s'adaptent aux conditions locales (Lenormand, 2002).

3.4.3 Implications pour la conservation de la biodiversité urbaine

Le fait d'avoir réalisé nos analyses à partir de patrons spatiaux correspondant à la réalité de l'occupation des sols de 325 aires urbaines européennes indique que les phénomènes mis en évidence sont potentiellement répandus. Ainsi, nos résultats ont des implications pour la conservation de la biodiversité à l'échelle des aires urbaines. Tout d'abord, ils mettent en évidence l'importance de considérer des échelles spatiales suffisamment larges pour évaluer cette biodiversité. Les zones situées à proximité immédiate des centres urbains sont potentiellement celles dans lesquelles les populations peuvent maintenir le plus de diversité génétique. En supposant que des processus similaires affectent l'extinction et la colonisation des espèces, on peut aussi supposer que leurs habitats hébergent le plus d'espèces. Limiter les inventaires de biodiversité aux espaces verts urbains dans une zone réduite autour du centre ville ne serait donc pas pertinent. Cela empêcherait par ailleurs de mettre en évidence la contribution des espaces péri-urbains au maintien de la biodiversité urbaine.

D'autre part, nos résultats indiquent le rôle important que peuvent jouer les connexions entre les espaces verts urbains et les habitats moins anthropisés pour les différences de biodiversité respectives de ces types d'habitat. Ils invitent donc à prêter davantage attention à ce type de connexions qu'aux connexions entre espaces verts urbains. Si l'objectif des mesures de conservation mises en œuvre dans une aire urbaine est de maximiser la connectivité pour conserver la biodiversité, alors il semble que favoriser ce type de connexions puisse être bien plus efficace que favoriser les connexions entre espaces verts urbains.

Enfin, les espèces ayant le plus de difficultés à traverser les surfaces artificialisées auront probablement du mal à se maintenir au sein des espaces verts urbains. Dans ce cadre, favoriser leur accès à ces espaces ne serait pas pertinent. Plus généralement, favoriser l'accès à ces habitats à des espèces qu'on y trouve rarement en l'état actuel pourrait les exposer à une adaptation au milieu urbain qui n'apporterait au mieux aucun avantage sélectif aux populations rurales avec lesquelles elles continueraient à échanger, et au pire constituerait un risque de mal-adaptation des populations rurales. Ces éléments et le rôle important de force évolutive que joue l'espèce humaine sont donc à prendre en compte pour la conservation (Sarrazin et Lecomte, 2016). Cela permettrait d'éviter que les mesures de conservation aient des effets délétères sur la biodiversité, à long terme et dans une perspective évolutive.

3.4.4 Limites et perspectives

Les analyses mises en œuvre ont plusieurs limites, qui invitent à les approfondir, mais ouvrent aussi des perspectives de recherche qui dépassent le cadre des hypothèses testées ici. Tout d'abord, d'un point de vue purement méthodologique, les comparaisons des valeurs de diversité génétique auraient pu faire l'objet d'analyses statistiques. Toutefois, dans le cadre de simulations, les deux paramètres clés des tests de significativité statistique, à savoir (i) la taille de l'échantillon et (ii) le degré de liberté, sont (i) "artificiellement" contrôlé par le nombre de réalisations des simulations ou (ii) difficile à déterminer. Par ailleurs, l'échelle à laquelle le patron d'IBLR s'observe aurait pu être déterminée en utilisant des corrélogrammes de Mantel, à l'instar de Wagner *et al.* (2005), car le nombre de populations était suffisant pour que leurs résultats soient robustes. Enfin, compte-tenu des faibles valeurs de l'ARI obtenues, la cohérence spatiale des modules génétiques et spatiaux aurait pu être analysée en tenant compte des

valeurs attendues selon un modèle nul (Danon *et al.*, 2005) ; en distribuant aléatoirement les poids des liens des graphes lors des analyses de modularité (voir Borthagaray *et al.* (2012) par exemple).

D'autre part, lorsqu'on compare les résultats obtenus selon plusieurs scénarios de coût dans une même aire urbaine, on évalue l'influence des variations de flux génétique uniquement. Néanmoins, pour un même scénario, les différences d'effectif entre deux populations et leur isolement relatif expliquent conjointement leur diversité génétique respective et leur différenciation génétique. Il serait intéressant d'en tenir compte pour évaluer l'intérêt relatif qu'il y aurait à augmenter la surface des espaces verts urbains ou à favoriser leur connectivité afin d'augmenter leur niveau de diversité génétique. Une telle prise en compte des tailles de populations dans les analyses de *landscape genetics* a déjà été mise en œuvre par Prunier *et al.* (2017) et Serrouya *et al.* (2012), entre autres. Elle aurait un intérêt dans ce contexte.

Nos analyses se sont focalisées sur les réponses génétiques des populations d'espèces forestières occupant les espaces verts urbains et forêts péri-urbaines. Néanmoins, elles pourraient s'étendre à d'autres contextes de deux manières. Tout d'abord, d'autres types d'habitat pourraient être étudiés, comme par exemple les zones humides naturelles ou restaurées en milieu urbain et péri-urbain, habitats pour de nombreuses espèces d'amphibiens (Clauzel et Godet, 2020). D'autre part, simuler la dynamique des communautés occupant les différentes taches d'habitat des aires urbaines (métacommunautés) permettrait d'évaluer l'influence des facteurs spatiaux sur les patrons de diversité spécifique (Thompson *et al.*, 2020). Comparer ces réponses à celles simulées au niveau génétique permettrait probablement de reproduire les patrons attendus selon certains des mécanismes reliant la diversité génétique et spécifique (Vellend et Geber, 2005).

Enfin, nous n'avons pas étudié les causes des différences de résultats obtenues dans les différentes aires urbaines. Elles s'expliquent probablement par les formes urbaines et par les différences en termes de quantité d'habitat atteignable. On peut s'attendre à ce que plusieurs effets indirects déterminent conjointement la diversité génétique des populations. Nous les étudions en détail dans la partie suivante.

4 Relations entre forme urbaine, connectivité des habitats et diversité génétique

4.1 Introduction

Les villes devraient couvrir trois fois la surface qu'elles couvraient en 2000 à horizon 2030 (Seto *et al.*, 2012) et les directives préconisant que ce développement urbain soit le plus "compact" possible se multiplient. Cependant, l'impact des formes urbaines sur la biodiversité est encore insuffisamment compris (Flégeau *et al.*, 2020), alors qu'il est étudié depuis plusieurs décennies (Alberti, 2005; McDonnell et Pickett, 1990; Soga *et al.*, 2014; Tannier *et al.*, 2012). Des travaux ont mis en évidence l'effet bénéfique pour la biodiversité de la densification urbaine ("ville compacte") par rapport à des modes d'urbanisation conduisant à l'étalement urbain (Sushinsky *et al.*, 2013). Néanmoins, ce résultat ne s'observe pas dans toutes les études (Soga *et al.*, 2014; Varet *et al.*, 2014) et dépend des espèces étudiées et du degré d'urbanisation pré-existant. De nouvelles recherches sont donc nécessaires pour mieux comprendre l'impact des formes urbaines sur la biodiversité (Flégeau *et al.*, 2020; McDonald *et al.*, 2020).

Évaluer cet impact est complexe à plusieurs titres. Tout d'abord, le terme "biodiversité" englobant l'ensemble du vivant, il est nécessaire de définir plus précisément le ou les taxons et la réponse biologique à étudier pour évaluer une part de l'impact des formes urbaines sur la biodiversité. Les espèces présentes exclusivement en ville ou évitant au contraire ce milieu ont une réponse trop dichotomique à l'urbanisation pour que leur étude permettent d'évaluer l'impact de différentes formes urbaines. Il est ainsi préférable de se focaliser sur des espèces présentes dans les deux types de milieux ("*urban tolerant*" *sensu* Blair (1996)). Ces espèces se trouvent généralement dans les espaces verts urbains ainsi que dans des milieux moins anthropisés à l'extérieur de la ville. Considérer leur dynamique à une échelle large est donc primordial pour étudier l'impact des formes urbaines sur leurs populations et les mouvements entre ces populations. La plupart des espaces verts urbains étant arborés, il est fréquent que des espèces forestières tolérant l'urbanisation soient étudiées en écologie urbaine (DeMarco *et al.*, 2021; Fidino *et al.*, 2020; Markowski *et al.*, 2021; Stillfried *et al.*, 2017), entre autres raisons.

Par ailleurs, lorsqu'on se focalise sur une espèce, les réponses génétiques neutres reflètent des processus démographiques. Elles constituent donc des réponses biologiques idéales pour étudier la façon dont la taille des populations et les flux génétiques sont potentiellement affectés par les formes urbaines (Munshi-South et Richardson, 2020). Nous avons vu dans la section précédente que de fortes différences de diversité génétique pouvaient potentiellement apparaître entre les populations d'une espèce forestière situées dans des espaces verts urbains et dans des forêts péri-urbaines. Néanmoins, nous n'avons pas étudié à quel point la forme des différentes aires urbaines européennes dans lesquelles ces simulations ont été réalisées affectait le niveau de diversité génétique. L'intérêt des simulations dans ce contexte est qu'elles permettent de simuler la même réponse biologique dans plusieurs aires urbaines. La forme urbaine étant également un paramètre qui se mesure à cette échelle, on peut ensuite mettre en relation réponses biologiques et métriques de forme urbaine. C'est la seule façon de conclure quant à l'impact de celle-ci. En effet, sans réplication des mesures dans plusieurs aires urbaines, il est impossible d'étudier l'impact relatif de formes urbaines compactes ou étalées, car la taille de l'échantillon ne vaut qu'un.

La complexité de ce type d'analyse vient aussi du choix des métriques caractérisant le degré d'étalement d'une aire urbaine. Ce concept est encore relativement abstrait et peut se mesurer de multiples façons (Lemoy et Caruso, 2021; Schwarz, 2010; Tsai, 2005; Vuidel et Tannier, 2022). Notons néanmoins que le degré d'étalement est relatif à la configuration d'une aire urbaine et devrait être indépendant du degré d'urbanisation de celle-ci, représenté par la taille de l'aire urbaine ou par son pourcentage de surfaces artificialisées. À ce titre, les débats concernant la mesure de l'étalement urbain rappellent des débats similaires ayant lieu dans le champ de l'écologie du paysage et relatifs à l'influence respective sur la biodiversité de la composition *versus* la configuration du paysage (Fahrig *et al.*, 2011; Tscharntke *et al.*, 2005), ou encore de la quantité *versus* la configuration des habitats (Didham *et al.*, 2012; Fahrig,

2003). Une des conclusions de ces débats est qu'il est important de mesurer la configuration d'un type d'occupation des sols indépendamment de sa quantité totale pour arriver à une conclusion (Fahrig, 2017). Il en va de même pour le degré d'étalement urbain, qu'il est préférable de séparer de la surface totale artificialisée pour arriver à une conclusion concernant l'impact des formes urbaines en elles-mêmes sur la biodiversité. Les métriques caractérisant la densité des taches artificialisées, leur taille moyenne et leur degré d'agrégation spatiale pourraient s'avérer utiles pour cela, comme nous l'avons vu dans la première section de cette étude. Notons qu'une telle approche revient à distinguer l'impact du degré d'urbanisation sur la biodiversité, probablement très fort, de celui probablement plus faible de la configuration des zones urbaines en elle-même.

En écologie, il est très fréquent de chercher à comprendre le lien qui existe entre deux patrons spatiaux, l'un correspondant à la distribution spatiale d'une réponse biologique (ex. : la diversité génétique des populations) et l'autre à la distribution spatiale d'une variable environnementale pouvant l'influencer (ex. : la forme urbaine)(Alberti et Wang, 2022; Andrade *et al.*, 2021). Toutefois, ces patrons ne peuvent s'influencer que par le biais de processus écologiques, et ils le font souvent de façon indirecte. La forme urbaine n'influence la diversité génétique des populations que parce qu'elle détermine en partie la quantité et la configuration des habitats que les populations peuvent occuper et entre lesquels les individus se dispersent. Ainsi, on peut s'attendre à ce que la forme urbaine interagisse avec la quantité d'habitat dans une aire urbaine pour déterminer à quel point les taches d'habitat sont grandes et atteignables par les individus. Ne pas tenir compte de cette influence conjointe amènerait à négliger un facteur confondant et empêcherait de conclure quant à l'impact des formes urbaines en elles-mêmes sur les réponses biologiques. Des méthodes statistiques telles que le *Structural Equation Modeling* (SEM) permettent de modéliser explicitement des interactions entre des variables abstraites, dites latentes (ex. : l'étalement urbain, la connectivité), déterminant conjointement d'autres variables abstraites (ex. : la diversité génétique), chacune étant représentée par une ou plusieurs variables mesurées et dites manifestes (Sanchez, 2013). Ce type de méthode a été préconisé dans ce contexte (Richardson *et al.*, 2016), mais pas encore utilisé à notre connaissance. Ici, le SEM pourrait se révéler particulièrement utile pour estimer l'impact des formes urbaines, toutes choses égales par ailleurs.

Ainsi, dans la dernière section de cette étude, nous avons étudié le lien entre les formes urbaines, la connectivité des habitats et la diversité génétique simulée dans les espaces verts urbains et les forêts de 325 aires urbaines européennes. Nous avons utilisé le *Structural Equation Modeling* afin de tenir compte des interactions complexes déterminant la réponse des espèces à l'urbanisation et d'estimer l'impact lié aux formes urbaines. Nous nous attendions à ce que le niveau de diversité génétique soit plus limité dans les aires urbaines les plus étalées car ces formes devraient impacter la distribution des habitats et les mouvements entre eux à une échelle plus large.

4.2 Méthodes d'analyse

Les analyses mises en œuvre dans cette section se basent sur les calculs de métriques et les simulations réalisés dans les sections précédentes. Elles concernent donc 325 aires urbaines européennes, chacune délimitée de façon à ce que 20 % de sa surface soit couverte de surfaces artificialisées. Nous renvoyons donc à ces sections pour une explication détaillée de la méthode utilisée pour obtenir les variables intégrées dans les modèles d'équations structurelles. Nous expliquons ci-dessous le principe du *Partial Least Squares - Path Modelling*, méthode utilisée pour mettre en œuvre ce type de modèle, ainsi que la façon dont les variables y ont été prises en compte.

4.2.1 Principe du Partial Least Squares - Path Modelling

La modélisation d'un système de relations linéaires formant un réseau de variables a pris les noms de *path analysis*, *path modelling* ou encore de *structural equation modelling* (SEM) (Hair Jr *et al.*, 2021; Sanchez, 2013). Le terme SEM est davantage utilisé en référence aux méthodes d'estimation les plus contraintes par la nature des données, les postulats de distribution et de covariance, et basées sur la maximisation de la vraisemblance à l'aide de l'algorithme LISREL (Sanchez, 2013). Lorsque

les paramètres des modèles sont estimés avec un algorithme basé sur les moindres carrés, on parle de *Partial Least Squares - Path Modelling* (PLS-PM), terme que nous emploierons par la suite. Dans ce cas, la méthode consiste à estimer les différents modèles constituant l'ensemble des relations entre variables avec la méthode des moindres carrés de façon itérative. À l'issue de ces opérations, la somme des carrés des erreurs de l'ensemble est minimale. Ainsi, à chaque étape, on ne minimise pas les carrés de l'ensemble mais seulement d'une partie de l'ensemble. Ce sont les itérations qui garantissent l'obtention d'une solution optimale pour l'ensemble. En d'autres termes, plusieurs minimisations "partielles" des carrés permettent d'estimer le modèle global optimal, d'où le terme de *Partial Least Squares* (PLS).

Le modèle dans son ensemble contient deux types de variables, à savoir les variables manifestes et les variables latentes (Figure 14). Les variables latentes ne sont pas observées, ce sont des constructions (ou construits). Ce sont les variables manifestes qui permettent de les définir. Ces dernières sont les variables véritablement mesurées et constituent le jeu de données de l'utilisateur. Elles forment les modèles de mesure, ou *outer models* (Figure 14). Ces derniers relient chacune des variables latentes à une ou plusieurs variables manifestes. Le sens de la relation est très important et on distingue ainsi deux types d'*outer model*[3] :

— Les modèles réflexifs : la variable latente est reflétée par plusieurs variables manifestes, qu'elle explique. Le sens de ces relations va de la variable latente à chacune des variables manifestes qui la reflètent.

— Les modèles formatifs : la variable latente est formée, expliquée, par plusieurs variables manifestes qui peuvent avoir des effets complémentaires sur cette dernière.

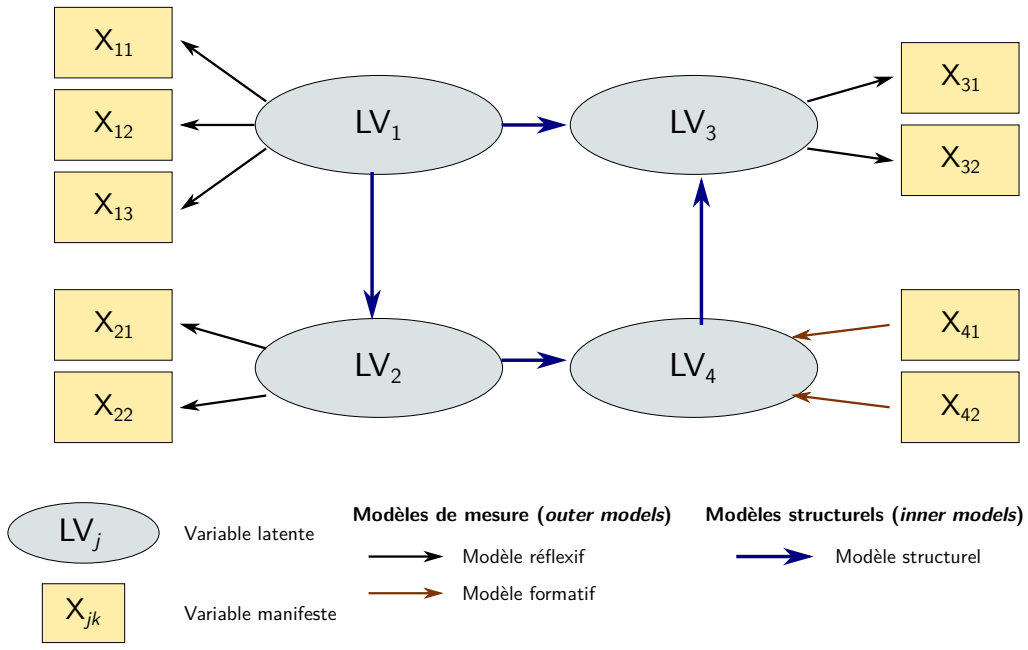


FIGURE 14 – Principe général de la modélisation de type PLS-SEM. Le schéma représente à la fois les relations entre les variables manifestes (boîtes carrées) définissant les modèles de mesure (ou modèles externes, *outer models*), et les relations entre les variables latentes (boîtes ovales) définissant les modèles structurels (ou internes, *inner models*). La direction des flèches noires et marron détermine la distinction entre un modèle de mesure réflexif ou normatif, respectivement. Les flèches bleues indiquent le sens des relations entre variables latentes dans les modèles structurels : la flèche part d'une variable explicative et pointe vers une variable réponse.

Les modèles structurels, ou *inner models*, relient quant à eux les variables latentes entre elles (Figure 14). L'ensemble de ces modèles se représente graphiquement comme un graphe avec des liens

3. Certains parlent parfois de modèle de mesure au singulier pour désigner l'ensemble des modèles reliant des variables manifestes à une variable latente. De même, modèle structurel peut s'employer au singulier ou au pluriel selon qu'on désigne une relation entre une variable latente et d'autres variables latentes, ou au contraire l'ensemble de ces relations.

dirigés entre les variables latentes, selon que chaque variable est expliquée par/explique une ou plusieurs autres variables latentes. Une fois le modèle construit, il peut s'interpréter en analysant tout d'abord les liens entre les variables des *outer models*, leur caractère cohérent et l'ajustement des relations, avant de s'intéresser à la direction et à l'intensité de chacun des liens des *inner models*. L'ensemble fournit une représentation assez complète du phénomène modélisé. On verra qu'on peut évaluer la significativité de chacun de ces sous-modèles et estimer la qualité de l'ensemble. La significativité des paramètres peut notamment être testée à l'aide de méthodes classiques de ré-échantillonnage (*bootstrap* en particulier), permettant ainsi une certaine forme d'inférence et l'utilisation de la méthode à des fins explicatives. Nous avons mis en œuvre cette méthode à l'aide du package R `plspm`. Pour une explication plus détaillée et algébrique de la méthode et de sa mise en œuvre, nous renvoyons au livre de Sanchez (2013) [4].

Le modèle de PLS-PM réalisé dans cette étude était relativement simple dans la mesure où un seul modèle de mesure était multivarié. La plupart des variables latentes n'étaient représentées que par une seule variable manifeste. Nous décrivons à présent la façon dont nous l'avons construit pour répondre à la question posée dans cette étude.

4.2.2 Réponses biologiques

La réponse biologique considérée dans cette étude pour évaluer l'impact des formes urbaines sur la biodiversité est la diversité génétique neutre, c'est-à-dire non soumise à la sélection naturelle, des populations d'une espèce forestière occupant les forêts et les espaces verts des aires urbaines étudiées. En raison des caractéristiques différentes des espaces verts urbains et des forêts en termes de surface, d'isolement relatif et de localisation par rapport au centre des aires urbaines, il paraissait important de distinguer les populations occupant ces deux types d'habitat. En effet, la section précédente a mis en évidence des différences importantes en termes de diversité génétique dans ces deux habitats. Cette distinction avait également pour but d'évaluer l'influence relative de la connectivité de ces deux types d'habitat sur la diversité génétique qu'on y observe.

Ainsi, deux variables latentes représentaient la diversité génétique des forêts et des espaces verts urbains. Chacune était reflétée par une variable manifeste, à savoir la richesse allélique moyenne des populations des forêts ou des espaces verts urbains. Ces indices ont été calculés à partir des résultats des simulations de flux génétique réalisées dans la section précédente, selon le second scénario de coût. Le choix de ce scénario vient du fait que la structure génétique simulée à l'issue des simulations reflétait les réponses génétiques observées empiriquement lors de l'étude d'espèces affectées négativement par l'urbanisation (Delaney *et al.*, 2010; DeMarco *et al.*, 2021; Markowski *et al.*, 2021; Stillfried *et al.*, 2017; Wandeler *et al.*, 2003).

4.2.3 Métriques de forme urbaine et de connectivité des habitats

Selon notre hypothèse initiale, la forme urbaine n'influence pas directement la diversité génétique mais interagit avec la quantité d'habitat et le nombre de taches d'habitat pour déterminer la quantité d'habitat atteignable. Par la suite, la quantité d'habitat atteignable affecte la diversité génétique. Le modèle a été construit de façon à tester cette hypothèse tout en distinguant les deux types d'habitat considérés.

Métriques de forme urbaine

La première section de cette étude a révélé que plusieurs métriques incluses dans le logiciel FRAGSTATS (McGarigal, 1995) reflétaient le degré d'étalement des aires urbaines étudiées. Il s'agissait en particulier de la densité des taches de surface artificialisée, c'est-à-dire du nombre de taches constituant les 20 % de surface artificialisée inclus dans chaque aire urbaine. Le degré de compacité de ces taches ainsi que leur surface moyenne reflétaient également l'étalement, mais étaient corrélés négativement à ce paramètre et à la variable précédente. Il est nécessaire que toutes les variables manifestes d'un modèle réflexif soient liées positivement à la variable latente qu'elles reflètent (Sanchez, 2013). Aussi,

4. Un tutoriel complet inspiré de ce cas d'étude peut être demandé aux auteurs

le modèle expliquant l'étalement urbain était constitué de : (i) la densité des taches de surface artificialisée, (ii) l'opposé du degré de compacité de ces taches et (iii) de l'inverse de leur surface moyenne (Figure 15).

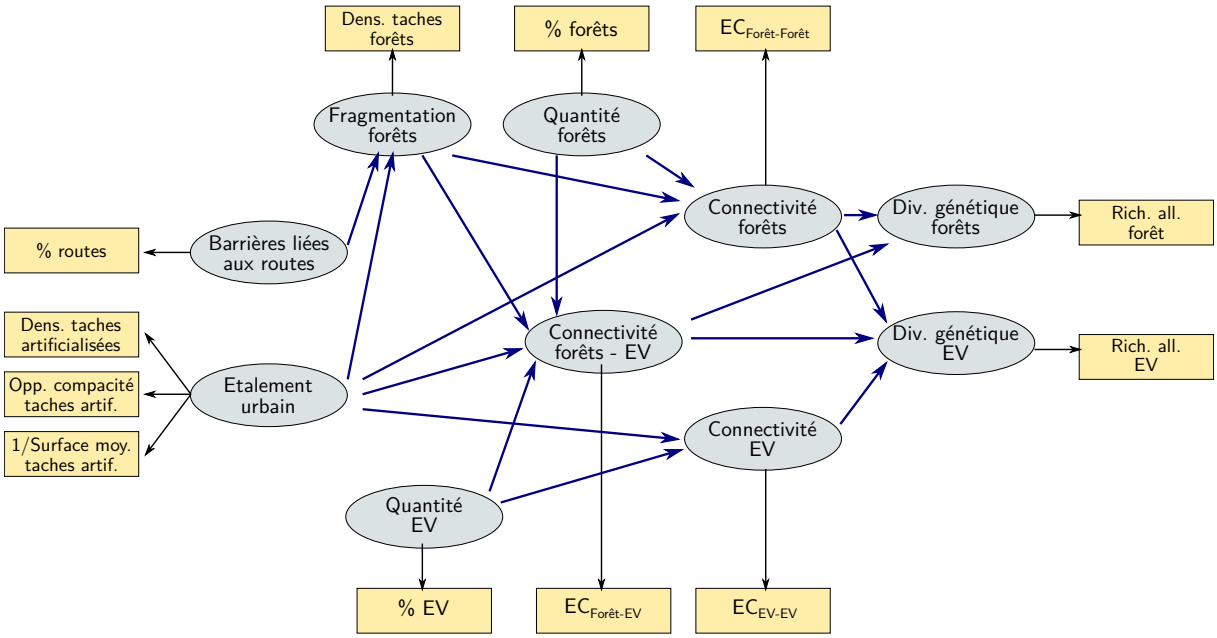


FIGURE 15 – Modèle testé avec le PLS-PM. Les variables manifestes sont représentées par des boîtes carrées et les variables latentes par des boîtes ovales.

Métriques de connectivité des habitats

La connectivité des habitats est définie dans cette étude comme la quantité d'habitat atteignable, concept introduit par Saura et de la Fuente (2017). Cette quantité d'habitat atteignable dépend avant tout de la quantité totale des habitats de la zone d'étude. Ainsi, les deux variables latentes "Quantité de forêt" et "Quantité d'espaces verts urbains (EV)" étaient reflétées par les variables manifestes correspondant à la proportion de forêt et d'EV dans chaque aire urbaine, respectivement (Figure 15).

À quantité d'habitat équivalente, la quantité d'habitat atteignable dépend de la fragmentation des habitats au sens strict (Fahrig, 2003) et de la nature de la matrice. La fragmentation des habitats correspond au degré de subdivision des surfaces d'habitat. Alors que le nombre de taches d'espaces verts urbains dépend fortement de la forme des surfaces artificialisées, le nombre de taches de forêt en est moins dépendant. Il reflète davantage la fragmentation des habitats liée à la nature du paysage péri-urbain, paramètre dont nous souhaitions tenir compte. Aussi, la variable latente "Fragmentation des forêts" était reflétée dans le modèle par une variable manifeste représentant la densité de taches de forêt (nombre de taches divisé par la surface de la zone d'étude) (Figure 15).

La fragmentation des forêts dépend elle-même du degré d'étalement urbain, ainsi que de la présence de routes. L'effet de barrière qu'ont les routes a été inclus sous la forme d'une variable latente correspondant à la proportion de la zone d'étude couverte par des routes. Ainsi, la variable latente "Fragmentation des forêts" était expliquée par les variables latentes "Barrières liées aux routes" et "Étalement urbain" (Figure 15).

La quantité d'habitat atteignable dans les aires urbaines était reflétée par la métrique EC calculée dans la première section de cette étude (Figures 3 et 6). Les composantes de cette métrique reflétaient la quantité d'habitat atteignable liées aux forêts ($EC_{Forêt-Forêt}$), aux espaces verts urbains (EC_{EV-EV}) et aux connexions entre forêts et espaces urbains ($EC_{Forêt-EV}$). Ces trois variables manifestes expliquaient chacune les variables latentes suivantes : "Connectivité des forêts", "Connectivité des EV" et "Connectivité entre forêts et EV" (Figure 15).

En accord avec notre hypothèse sur les déterminants de la connectivité des habitats en milieu urbain, la variable latente "Connectivité des forêts" était expliquée par la "Quantité de forêt", la "Fragmentation des forêts" et par l'"Étalement urbain" (Figure 15). La variable latente "Connectivité des EV" était expliquée par la "Quantité d'EV" et l'"Étalement urbain". Enfin, la "Connectivité entre forêts et EV" était expliquée par la quantité des deux types d'habitat, la fragmentation des forêts et par l'étalement urbain. L'effet potentiel de la fragmentation des espaces verts urbains n'a pas été inclus car une telle variable aurait potentiellement été redondante avec la variable d'étalement urbain, liée en partie à la façon dont les taches artificialisées sont subdivisées au cœur de la matrice urbaine.

Enfin, nous avons supposé que la connectivité des forêts influençait la diversité génétique des populations urbaines. En outre, nous avions constaté la faible contribution de la connectivité des EV à la quantité d'habitat atteignable totale (Figure 6). Aussi, nous avons considéré que la diversité génétique des populations urbaines était expliquée par la connectivité de tous les types d'habitat, tandis que la diversité génétique des populations forestières dépendait uniquement de la connectivité des forêts et de celle liée aux connexions entre forêts et espaces verts (Figure 15).

4.2.4 Analyses réalisées

Une fois le modèle hypothétique construit, nous avons tout d'abord estimé la force des relations entre variables manifestes et variables latentes, pour le seul modèle de mesure multivarié expliquant l'étalement urbain. Nous avons ensuite estimé les coefficients reliant les variables latentes entre elles. La multiplication de ces coefficients, équivalents à des coefficients de régression linéaire, le long d'un chemin reliant indirectement deux variables latentes permet d'estimer l'effet indirect d'une variable latente sur une autre, après avoir tenu compte des autres paramètres influençant cette dernière. Dans ce cadre, nous nous sommes particulièrement intéressés à l'effet indirect de l'étalement urbain sur la diversité génétique des populations urbaines et forestières.

La qualité du modèle global a été évalué en considérant les coefficients de détermination (R^2) de l'ensemble des modèles structurels, ainsi que l'indice de *goodness of fit* global (Sanchez, 2013). Enfin, nous avons ré-évalué 1000 fois l'ensemble des paramètres du modèle par une procédure de ré-échantillonnage aléatoire de type *bootstrap*. Nous avons considéré que les paramètres les plus significatifs étaient ceux pour lesquels la gamme contenant 95 % des valeurs recalculées par *bootstrap* n'incluait pas 0. Cette procédure ne constitue pas un test de significativité en elle-même, en particulier appliquée à des données simulées, mais elle donne une indication sur la robustesse du modèle calibré.

4.3 Résultats

Le modèle global estimé avait un indice de *goodness of fit* égal à 0.65, indiquant un bon ajustement (Figure 16). Le modèle de mesure reflétant l'étalement urbain était unidimensionnel car les poids (*loadings*) associés à chaque variable manifeste le constituant étaient tous positifs et supérieurs à 0.85.

Les variables latentes les mieux expliquées étaient la connectivité des forêts ($R^2 = 0.74$), la connectivité entre forêts et EV ($R^2 = 0.67$) et la connectivité des EV ($R^2 = 0.63$), suivies de la diversité génétique des forêts ($R^2 = 0.45$) et des EV ($R^2 = 0.36$) (Figure 16). La fragmentation des forêts était mal expliquée par les barrières liées aux routes et l'étalement urbain.

La plupart des coefficients de régression estimés étaient significativement différents de 0 d'après notre procédure basée sur le *bootstrap* (Figure 16). Néanmoins, l'effet des routes sur la fragmentation des forêts, ainsi que l'effet de la connectivité entre forêts et EV sur la diversité génétique dans les deux types d'habitat n'étaient pas significatifs.

L'étalement urbain avait un effet direct négatif sur les trois composantes de la quantité d'habitat atteignable (-0.06, -0.11 et -0.11 pour la connectivité des forêts, entre forêts et EV et des EV, respecti-

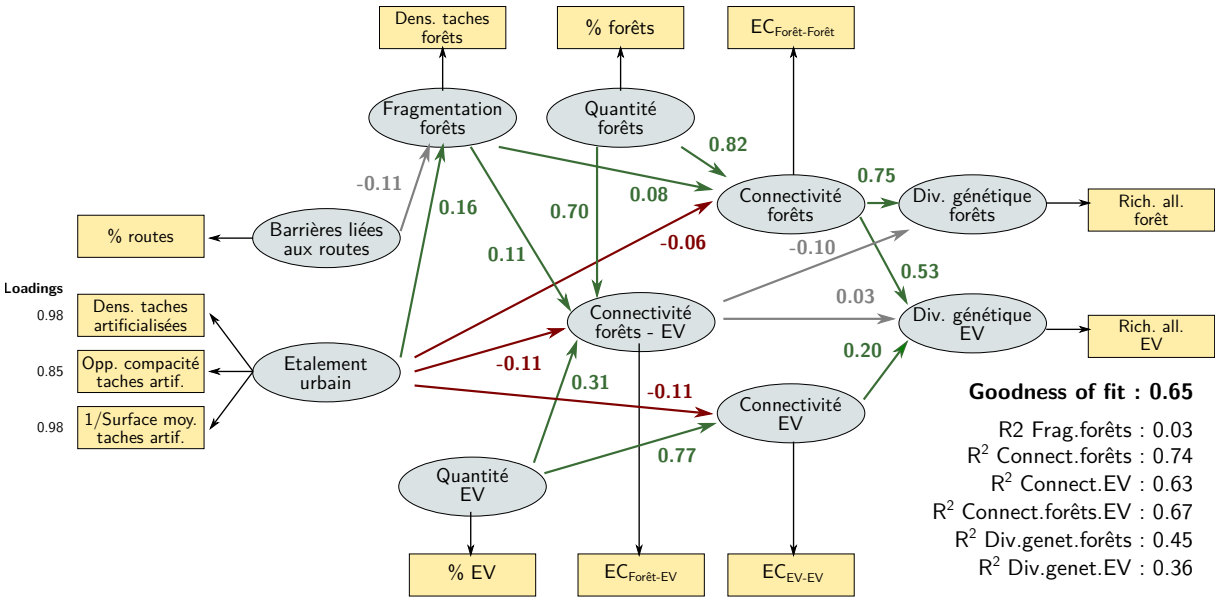


FIGURE 16 – Résultats du PLS-PM. Les flèches correspondant aux relations du modèle structurel sont représentées en vert si elles correspondent à une relation positive significative, en rouge si cette relation est négative et significative et en gris si elle n'est pas significative. La significativité est ici évaluée par *bootstrap*. Les coefficients correspondent à des coefficients de régression linéaire et sont comparables. Les coefficients de détermination (R^2) correspondant à chaque modèle structurel sont indiqués, ainsi que l'indice de *goodness of fit* du modèle dans son ensemble.

vement). Néanmoins, la connectivité des forêts était plus fortement influencée par la quantité de forêt (0.82), et dans une moindre mesure par la fragmentation des forêts (0.08). De même, la connectivité des EV dépendait fortement de la quantité d'EV (0.77). Enfin, la connectivité entre forêts et EV dépendait de la quantité de forêt et d'EV (0.70 et 0.31, respectivement), et dans une moindre mesure de la fragmentation des forêts (0.11).

La diversité génétique des populations forestières dépendait fortement de la connectivité des forêts (0.75) (Figure 16). Celle-ci influençait fortement la diversité génétique des populations urbaines (0.53). L'effet de la connectivité des EV sur la diversité génétique des populations urbaines était en revanche plus limité (0.20).

Enfin, l'évaluation des effets indirects des variables latentes les unes sur les autres révélait l'impact négatif de l'étalement urbain sur la diversité génétique des populations forestières (-0.03) et urbaines (-0.05) (Figure 17). L'effet indirect sur les populations forestières était à la limite de la significativité (intervalle représentant 95 % des valeurs estimées par *bootstrap* : $(-0.06; 0.01)$), tandis que l'effet sur les populations urbaines était significatif. Cela s'explique en partie par l'effet positif de l'étalement urbain sur la fragmentation des forêts, variable ayant elle-même un effet indirect positif sur la diversité génétique des populations forestières (Figure 17).

4.4 Discussion

Dans cette section, nous souhaitions évaluer l'influence des formes urbaines sur la diversité génétique des populations. En nous appuyant sur des simulations génétiques réalisées dans 325 aires urbaines européennes, nous avons isolé l'effet de l'étalement urbain en tenant compte des interactions complexes entre connectivité des habitats, formes urbaines et diversité génétique. Nous nous attendions à ce que le degré d'étalement urbain influence négativement la diversité génétique des populations. Nos résultats confirment cette hypothèse bien que l'effet estimé ne soit pas aussi fort qu'attendu. Nous les discutons à présent.

La plupart des études de l'impact de l'étalement urbain sur la biodiversité ne sont réalisées que dans une seule aire urbaine car il est plus fréquent d'avoir des données empiriques acquises de façon

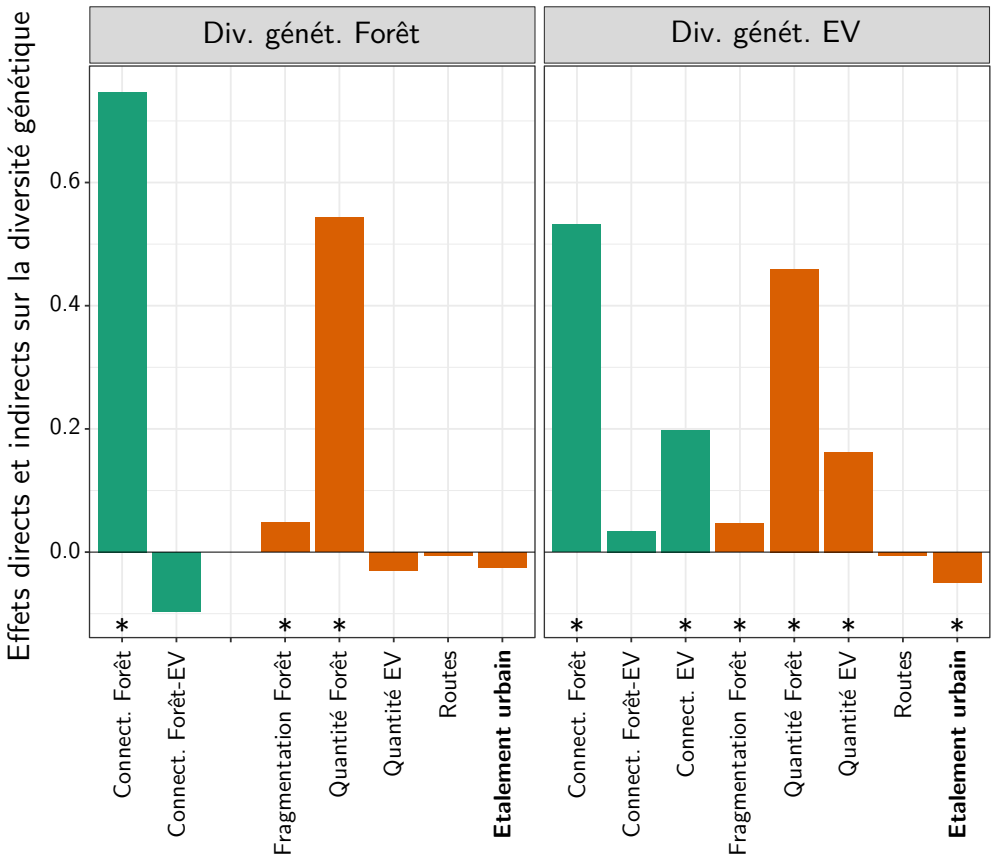


FIGURE 17 – Effets directs et indirects des variables latentes du PLS-PM. Les effets sont équivalents à des coefficients de régression linéaire s'ils sont directs. Les effets indirects sont estimés en multipliant les coefficients de régression le long du chemin reliant deux variables latentes dans le réseau de modèles structurels. Les effets directs sont représentés en vert et les indirects en orange. Les étoiles indiquent à quel point l'effet est significatif, tel qu'évalué par *bootstrap*.

standardisée à cette échelle. Pour dépasser la limite liée au fait que dans ce cas, il n'y a qu'une seule forme urbaine étudiée, les auteurs modélisent généralement la relation actuelle entre la biodiversité et l'artificialisation, puis prédisent l'impact potentiel de développements futurs plus ou moins étalés ou compacts (Bourgeois, 2015; Soga *et al.*, 2014; Sushinsky *et al.*, 2013; Tannier *et al.*, 2016). Cette approche permet ainsi une *time for space substitution*. À l'inverse, nous avons ici adopté une approche de type *space for time substitution* afin d'estimer l'impact du processus d'étalement urbain en comparant les réponses simulées dans des aires urbaines ayant différents degrés d'étalement. Cette approche offre l'avantage d'estimer cet impact à partir de configurations spatiales indépendantes et d'identifier les aires urbaines les plus propices à la biodiversité. En outre, elle se basait dans ce cas sur un gradient d'étalement urbain réaliste et continu reflétant la diversité des aires urbaines européennes.

Bien que relativement limité, l'impact négatif de l'étalement urbain sur la diversité génétique ici estimé était indépendant du degré d'artificialisation des aires urbaines ainsi que de la quantité totale d'habitat. Ces résultats indiquent qu'à surface artificialisée et à quantité d'habitat équivalentes, il est préférable que les surfaces artificialisées soient compactes pour maintenir la biodiversité à l'échelle d'une aire urbaine. Une telle compacité limite la résistance de la matrice aux déplacements des espèces entre les habitats. En effet, pour une quantité d'habitat et un nombre de taches donnés, l'étalement urbain avait un effet négatif sur la connectivité. Or, lorsque la connectivité des habitats est importante, les populations échangent davantage et ce brassage génétique contribue au maintien de la diversité génétique, expliquant ainsi notre résultat.

On note par ailleurs que la connectivité des forêts influençait à la fois la diversité génétique des forêts et celle des espaces verts urbains. Elle avait même un effet plus fort sur cette dernière que la connectivité des espaces verts eux-mêmes. Cela suggère que les échanges entre ces deux types d'habitat

sont très importants, comme d'autres auteurs l'avaient montré et/ou observé empiriquement (Snep *et al.*, 2006; Stillfried *et al.*, 2017). En réduisant l'impact de l'étalement urbain sur la connectivité des forêts, principales sources de diversité, ainsi que sur les connexions entre forêts et espaces verts urbains, une forme compacte contribue donc à la diversité génétique globale de l'ensemble des habitats d'une aire urbaine. Ces résultats impliquent qu'il est primordial de limiter l'impact de l'urbanisation sur les habitats peu anthropisés situés en dehors des centres urbains, afin de maintenir la biodiversité aussi bien dans ces habitats que dans les espaces verts urbains. Elle confirme également qu'il est très important d'évaluer la biodiversité à une échelle large autour des centres urbains car les écosystèmes urbains ne sont pas indépendants de ceux qui les entourent (Fusco *et al.*, 2021a; Snep *et al.*, 2006).

Nos résultats mettent en évidence un effet positif direct de la fragmentation des forêts sur leur connectivité, et indirect sur la diversité génétique. Ce résultat rappelle les conclusions de Fahrig (2017) sur les effets parfois positifs de la fragmentation au sens strict sur la biodiversité. Il tient ici au fait qu'une forte densité de petites taches de forêt dans les aires urbaines étudiées favorise le déplacement entre elles à une échelle large. Ainsi, à quantité d'habitat équivalente, la préservation de la diversité génétique à l'échelle d'une aire urbaine pourrait être aussi efficace en maintenant un réseau dense de taches d'habitat qu'en préservant des forêts de grande superficie séparées les unes des autres. Ce résultat doit toutefois dépendre de la distribution spatiale des taches et de la variabilité de leurs surfaces, en raison de la forte dérive génétique attendue dans un ensemble de populations de petite taille (Franklin, 1980; Frankham *et al.*, 2017). Comprendre plus précisément cette interaction entre la distribution spatiale des taches, leurs surfaces respectives et les processus génétiques serait nécessaire pour mieux orienter la gestion des habitats dans des contextes soumis à de fortes pressions anthropiques. Cet effet positif de la fragmentation sur la diversité génétique tendait à limiter l'impact négatif de l'étalement urbain sur la diversité génétique. Cette interdépendance illustre le fait que malgré la méthodologie adoptée, il est très difficile d'évaluer les effets toutes choses égales par ailleurs.

Bien que les effets de l'étalement urbain soient limités, il faut rappeler qu'ils sont estimés en considérant des degrés d'artificialisation équivalents. Aussi, notre étude ne permet pas d'estimer l'impact de l'artificialisation en elle-même sur la biodiversité. Elle indique simplement que si une artificialisation supplémentaire est faite aux dépends des surfaces de forêt ou d'espaces verts urbains, et dans une zone non contiguë aux zones artificialisées existantes, elle aura pour conséquence une diminution de la diversité génétique. À ce titre, nos résultats confirment l'importance primordiale de la quantité d'habitat totale et de leur connectivité pour le maintien de la biodiversité urbaine (Beninde *et al.*, 2015).

Nous avons ici considéré que la densité des populations était la même quel que soit le type d'habitat et que l'impact des types d'occupation des sols était le même quelle que soit sa localisation au sein de l'aire urbaine. Il serait probablement plus réaliste de considérer que les espaces verts urbains ont une qualité moindre, et que la concentration des surfaces artificialisées amplifie leur impact via la génération de niveaux de pollution ou de trafic routier importants par exemple. Ce type de paramètres renforcerait probablement la réduction de la diversité génétique en milieu urbain. Dans la mesure où ces populations sont fortement dépendantes des populations forestières dans notre modèle, on peut se demander quel serait l'impact de l'étalement urbain en lui-même dans ce contexte.

Notre étude mériterait également d'être approfondie en simulant différents scénarios d'étalement urbain à partir d'un instant t, conduisant au même degré d'artificialisation (> 20 %) dans les aires urbaines. En effet, la forme urbaine pré-existante peut influencer l'impact d'une artificialisation ultérieure sur la biodiversité (Soga *et al.*, 2014), et cela permettrait d'évaluer cette interaction. Par ailleurs, prendre en compte différents taxons et types d'habitat, voire la réponse des communautés d'espèces à l'urbanisation serait primordial à l'heure où les mesures de conservation doivent intégrer l'ensemble des composantes de la biodiversité (Díaz *et al.*, 2019).

5 Synthèse et perspectives

Dans cette dernière section, nous synthétisons l'ensemble des résultats obtenus ainsi que les préconisations de gestion de la biodiversité en milieu urbain et les pistes de recherche en écologie urbaine que nous avons mentionnées tout au long des sections.

5.1 Diversité des formes urbaines en Europe

La base de données Urban Atlas présente l'avantage de cartographier les principales aires urbaines européennes de manière uniforme, ouvrant la possibilité à des comparaisons instructives. En délimitant des zones d'étude ayant un même degré d'urbanisation (20 % de surfaces artificialisées), nous avons mis en évidence la grande diversité des formes urbaines en Europe. Cette diversité s'expliquait notamment par des différences en termes de taille moyenne ou de compacité des taches artificialisées. Elles reflétaient le fait que dans certaines aires urbaines, les surfaces artificialisées se composent d'un grand nombre de petites taches dispersées tandis que dans d'autres on trouve des amas relativement compacts de taches contiguës. Cette différence s'apparente à l'opposition communément faite entre les villes étalées et les villes compactes. Nous avons ainsi identifié les métriques représentant la densité de taches artificialisées, la surface moyenne et la compacité de ces taches comme étant de bons indicateurs du degré d'étalement urbain. Elles permettent de comparer des aires urbaines entre elles dès lors que l'on considère des zones ayant un même degré d'artificialisation.

Nous avons considéré d'autres métriques d'étalement urbain dans cette étude, mais elles reflétaient moins la diversité des aires urbaines existantes que celles citées ci-dessus. Il s'agissait de l'indice de Gini mesurant la concentration des surfaces artificialisées autour du centre ville, du *City Mass Index* développé par Lemoy et Caruso (2021) et dépendant de la population humaine, et enfin de la dimension fractale mesurant à quel point le tissu urbain comporte des interstices non artificialisés (Vuidel et Tannier, 2022). Ces métriques mettaient en évidence des différences nettes entre les formes urbaines, bien qu'elles ne correspondaient pas à l'axe de variabilité principal, ni aux contrastes en termes d'étalement urbain les plus susceptibles d'affecter les processus écologiques. Ces différences entre formes urbaines affectent probablement d'autres processus ou activités humaines (efficacité énergétique, structure des réseaux de transport, dissémination de polluants, etc.). Ainsi, nos résultats ne remettent pas en cause leur intérêt potentiel pour d'autres analyses. En effet, si nos résultats complètent des études précédentes sur la façon dont les formes urbaines doivent être caractérisées (Schwarz, 2010; Tsai, 2005), il faut garder à l'esprit qu'ils ne sont pertinents que pour orienter des travaux d'écologie étudiant l'impact de l'occupation des sols sur la dynamique des populations en milieu urbain.

L'analyse des formes urbaines n'a pas permis de distinguer de typologie de formes urbaines au sein des villes européennes. Ce résultat ne signifie pas que les formes urbaines sont uniformes et exercent toutes les mêmes contraintes sur la biodiversité, comme nos simulations ont pu le montrer. Au contraire, il signifie que la variabilité observée prend la forme d'un gradient continu en termes (i) d'étalement urbain et (ii) de contribution relative des espaces verts et des forêts aux surfaces végétalisées globales. Si ce gradient ne permet pas d'élaborer plusieurs ensembles de préconisations, chacun adapté à un type de ville en particulier, il offre l'avantage de pouvoir étudier l'impact de l'étalement en le représentant par une variable continue.

5.2 Connectivité des habitats forestiers (péri)-urbains et des espaces verts urbains en Europe

Nous avons analysé de façon uniforme la connectivité des habitats dans 325 aires urbaines européennes, en séparant les contributions relatives des espaces verts urbains et des forêts. Les analyses de connectivité en milieu urbain sont fréquentes (LaPoint *et al.*, 2015), compte-tenu notamment des prérogatives réglementaires (UE, 2011) et de l'importance de ce paramètre pour comprendre la dynamique des populations (Beninde *et al.*, 2015). Toutefois, il est rare qu'elles soient répliquées dans autant de zones d'étude simultanément et qu'elles comparent de manière standardisée la contribution

relative de différents types d'habitat. Le résultat principal apporté par ces analyses est que dans des aires urbaines d'un rayon d'environ 10 km à partir du centre de la ville principale et artificialisées à hauteur de 20 %, les forêts contribuent nettement plus à la connectivité que les espaces verts urbains. La contribution relative de ce dernier type d'habitat est souvent réduite, à l'exception des situations dans lesquelles la connectivité globale est dans l'absolu très faible car les forêts sont rares.

Nos résultats indiquent aussi que l'impact des infrastructures linéaires de transport est potentiellement plus fort que ce qu'on pourrait espérer compte tenu de leur faible surface. Ces infrastructures sont fréquemment traversées par les espèces car elles maillent le territoire de façon assez régulière. Elles sont probablement longées également par les animaux car leurs abords sont souvent plus favorables que le milieu environnant en zone urbaine. Ainsi, limiter l'impact des barrières aux déplacements que constituent les routes, par des passages à faune notamment, et préserver les zones végétalisées linéaires qui les bordent parfois serait une façon d'atténuer leur impact potentiel.

En somme, comme d'autres études l'ont montré, les espaces verts assurent un grand nombre de fonctions en milieu urbain. Ils hébergent indéniablement une diversité d'espèces (Casanelles-Abella *et al.*, 2021), assurent une régulation de la température et des crues (Doick *et al.*, 2014) et améliorent nettement la qualité de vie des citadins (Hanski *et al.*, 2012; McKinney et VerBerkmoes, 2020; Rojas-Rueda *et al.*, 2019), entre autres fonctions. On met fréquemment en avant leur contribution à la connectivité des habitats et leur intégration aux Trames Vertes et Bleues est souvent un objectif. Néanmoins, nos résultats montrent que leur contribution à la connectivité est probablement faible en comparaison avec d'autres types d'habitat. De plus, lorsque les espèces transitent par ces espaces, elles sont exposées à des milieux peu favorables, propices aux collisions avec des véhicules par exemple. Ainsi, la gestion des espaces verts urbains devrait probablement considérer en priorité les fonctions mentionnées précédemment, qu'ils assurent en milieu urbain et que d'autres espaces ne peuvent pas assurer. En outre, la conservation des forêts péri-urbaines apparaît comme un enjeu majeur pour la conservation de la biodiversité urbaine à une échelle large. Il est nécessaire de les protéger et de favoriser une gestion durable de ces espaces pour maximiser leur biodiversité.

Cette préconisation basée sur la contribution limitée des espaces verts urbains à la connectivité doit toutefois être nuancée dans certaines situations. En effet, la connectivité des forêts dépend parfois de la présence d'espaces verts urbains jouant le rôle d'étapes dans des déplacements longs à travers des zones urbaines peu favorables aux mouvements et difficilement "contournables" compte-tenu des capacités de dispersion des espèces. Ce rôle se reflétait notamment par la contribution à la connectivité des connexions entre forêts et espaces verts. Celle-ci était généralement plus importante que la contribution des connexions entre espaces verts à la connectivité globale. Ces situations s'observent probablement lorsque l'urbanisation s'organise de façon linéaire (par exemple en longeant une vallée et sa rivière, ou une frontière) et constitue une barrière importante aux déplacements à large échelle.

5.3 Diversité génétique potentielle des populations animales forestières en Europe

En simulant le mouvement et la reproduction d'individus formant des populations dans les espaces verts urbains et les forêts des aires urbaines européennes, nous avons pu étudier la structure génétique potentielle d'espèces forestières en milieu urbain. Les paramètres de simulation utilisés, à savoir la densité de population, le taux de migration et le nombre de générations, étaient similaires dans tous les cas. Les probabilités de dispersion entre chaque paire de populations dépendaient des distances-coût calculées entre les taches d'habitat. Pour ce calcul, nous avons utilisé trois scénarios de coûts. Ainsi, nous avons en quelque sorte simulé trois espèces forestières différant uniquement par leur degré d'aversion vis-à-vis des surfaces non terrestres ou imperméabilisées (routes et surfaces artificialisées).

Il semble assez réducteur de considérer que la variabilité des réponses biologiques des espèces au milieu urbain ne puisse être liée qu'à leur comportement de dispersion, et non pas à leurs distances maximales de dispersion, ou à des adaptations au milieu urbain. Pourtant, ces simples variations de coûts nous ont permis de générer une grande diversité de patrons de diversité et de différenciation

génétiques. Ces variations reflétaient les patrons génétiques qu'on s'attend théoriquement à observer par le simple jeu de l'influence relative de la dérive et du flux génétique sur la différenciation génétique (Hutchison et Templeton, 1999). En déterminant ces influences relatives, la façon dont les espèces se déplacent en milieu urbain compte-tenu de la localisation de leurs habitats pourrait donc avoir à elle seule un impact très fort sur les patrons génétiques. Si ce résultat simulé ne signifie en aucun cas que c'est l'unique explication de l'impact de l'urbanisation sur la biodiversité, il indique néanmoins que les facteurs spatiaux et liés à la dispersion doivent être pris en compte explicitement dans les analyses. Les séparer d'autres effets liés aux conditions locales, à la plasticité ou à l'adaptation des espèces est primordial pour tester d'autres hypothèses et améliorer ainsi notre compréhension de la biodiversité urbaine. L'importance de la topologie des réseaux de dispersion avait déjà été mise en évidence en écologie des communautés (Economo et Keitt, 2008; Thompson *et al.*, 2017), ainsi qu'en génétique des populations (Van Strien, 2017). Cela renforce l'intérêt de l'utilisation de la théorie des graphes dans ce contexte car elle permet de tenir compte de la topologie des réseaux d'habitat et de populations de façon explicite (Savary *et al.*, 2022a).

La diversité génétique simulée était plus réduite dans les populations des espaces verts urbains que dans les populations forestières. Ce résultat était d'autant plus marqué que les surfaces artificialisées étaient défavorables aux mouvements des espèces. Une telle différence entre ces milieux est fréquemment observée empiriquement (Miles *et al.*, 2019). Par ailleurs, nous avons remarqué que la diversité génétique des espaces verts urbains dépendait fortement de celle des forêts. Le brassage génétique se faisait par l'intermédiaire de taches d'habitat assurant la connexion entre les deux types d'habitat, probablement situées à l'interface entre les zones les plus et les moins urbanisées. La diversité génétique atteignait d'ailleurs son maximum dans ces taches d'habitat, en raison de leur position centrale dans le réseau d'habitats. Il est probable que pour de nombreuses espèces et dans de nombreuses aires urbaines, les espaces péri-urbains peu anthropisés constituent des sources maintenant la diversité des populations urbaines (Snep *et al.*, 2006; Stillfried *et al.*, 2017). Enfin, de façon surprenante, la coïncidence des clusters génétiques avec la distinction des habitats en deux types ou avec des clusters de taches d'habitat liés à la connectivité du réseau d'habitat était la plus forte dans le scénario de coût intermédiaire. Cela signifiait qu'une telle structuration spatiale de la variation génétique ne se forme pas nécessairement chez les espèces dont les déplacements sont les plus impactés par l'urbanisation.

L'absence de clusters génétiques dans le scénario le plus contraignant était principalement liée au fait que les flux génétiques à large échelle étaient très rares et que la dérive génétique prédominait dans ce cas. De plus, la diversité génétique simulée selon ce scénario était si faible qu'on peut se demander si les populations seraient viables à long terme. Si tel était le cas, cela signifierait que l'impact de l'urbanisation sur le déplacement des espèces pourrait être en lui-même suffisant pour exclure une espèce du milieu urbain.

5.4 Des interactions complexes entre forme urbaine, connectivité des habitats et diversité génétique

Pour comprendre l'impact de l'étalement urbain sur la biodiversité, nous avons tenu compte des interactions complexes entre forme urbaine, connectivité des habitats et diversité génétique. En ayant standardisé la proportion de surfaces artificialisées dans les zones d'études et en modélisant ces interactions sous la forme d'un réseau de variables, notre objectif était d'isoler l'impact de la configuration spatiale des surfaces artificialisées sur la diversité génétique. Ces analyses ont révélé un impact négatif des formes urbaines les plus étalées sur la diversité génétique des espaces verts urbains et des forêts.

Cet impact était relativement réduit en comparaison avec l'impact de la quantité totale d'habitat dans les aires urbaines. De plus, il faut garder à l'esprit que le degré d'artificialisation d'une aire urbaine, constant dans nos analyses, a probablement un effet très fort, ne serait-ce qu'en raison de son influence négative sur la quantité d'habitat. Notre résultat indique simplement qu'à surface d'habitat, densité des taches d'habitat et degré d'artificialisation équivalents, la diversité génétique sera plus importante dans des aires urbaines compactes plutôt qu'étalées. Il apporte ainsi un élément de plus

à la littérature existante concernant cette question (Flégeau *et al.*, 2020; Soga *et al.*, 2014; Sushinsky *et al.*, 2013).

Cette conclusion mériterait d'être confirmée par des données empiriques. La méthodologie à mettre en œuvre pour cela consisterait à échantillonner un même taxon dans plusieurs aires urbaines ayant des degrés d'artificialisation similaires mais des configurations spatiales des surfaces artificialisées différentes. Il n'est cependant pas sûr que les niveaux de diversité génétique de ces aires urbaines soient directement comparables. Ils sont dépendants du scénario évolutif des populations étudiées qui est propre à chaque contexte. Le protocole permettant de tester la validité des résultats simulés dans notre étude mériterait donc de faire l'objet de futures recherches.

5.5 Perspectives de recherche et implications pour la conservation de la biodiversité

5.5.1 De la nécessité de la recherche en biologie évolutive urbaine

La diversité des réponses des espèces à l'urbanisation fait l'objet de nombreux travaux. Ils sont essentiels pour comprendre les mécanismes déterminant les assemblages d'espèces observés en ville, ainsi que la structure génétique des populations de ces espèces. Depuis que des chercheurs ont montré que la sélection naturelle pouvait influencer les patrons de biodiversité à des échelles de temps très courtes (voir les synthèses de Leibold *et al.* (2022) et Szulkin *et al.* (2020b) entre autres), les travaux d'écologie intègrent explicitement les mécanismes évolutifs. Le milieu urbain exposant les espèces à de fortes pressions de sélection, ce type d'approche semble primordial en écologie urbaine.

Dans ce contexte, il semble tout aussi essentiel néanmoins de considérer l'ensemble des hypothèses plus "parcimonieuses" pouvant expliquer les réponses des espèces à l'urbanisation. Dans notre étude, les variations des patrons de dispersion pouvaient générer des réponses génétiques très distinctes. Il faut donc en tenir compte pour pouvoir évaluer la part d'influence sur la biodiversité urbaine propre aux phénomènes d'adaptation génétique ou à la simple plasticité des espèces.

Les approches éco-évolutives présentent également l'intérêt de considérer explicitement la fitness des individus à des échelles temporelles parfois longues. Les résultats obtenus pourraient mettre en évidence plus directement l'existence de milieux puits auxquels les individus ne sont pas adaptés. Ces milieux sont dépendants de milieux sources pour que les populations persistent malgré un taux de croissance ne permettant pas leur survie. Ces situations sont potentiellement fréquentes dans les espaces verts urbains (Lepczyk *et al.*, 2017; Verrelli *et al.*, 2022). Ne pas en tenir compte et se focaliser uniquement sur la présence des espèces pourrait rendre contre-productives les mesures de conservation.

La prise en compte de la fitness des individus permettrait aussi d'évaluer à quel point leur persistance et leur adaptation au milieu urbain ne pourraient pas engendrer une mal-adaptation à long terme (Delibes *et al.*, 2001). En effet, il est probable qu'en s'adaptant à des pressions de sélection anthropiques, la fitness des individus soit à long terme bien plus faible dans un milieu moins anthropisé. À quel point une telle inflexion des trajectoires évolutives pourrait-elle nuire à la conservation de la biodiversité ? Voilà une question à laquelle il semble nécessaire de répondre pour que les mesures de conservation soient le plus adapté possible (Pelletier et Coltman, 2018; Sarrazin et Lecomte, 2016; Szulkin *et al.*, 2020a). Si de telles mal-adaptations étaient constatées, les mesures consistant à favoriser la présence de certaines espèces en milieu urbain devraient peut-être être reconsidérées.

5.5.2 Comment les aires urbaines peuvent-elles conserver la biodiversité ?

Les résultats obtenus rappellent le fait que pour de nombreuses espèces, la ville et les espaces verts qu'elle héberge constituent une île relativement hostile située au milieu d'écosystèmes moins anthropisés et hôtes d'une biodiversité moins influencée par l'Humain et ses activités. Une telle conception est de moins en moins commune en écologie urbaine depuis le constat que la ville héberge de nombreuses formes de vie et que les espèces s'y adaptent fréquemment. Néanmoins, on peut se demander à quel

point une telle conception n'est pas encore pertinente quand l'objectif est de mettre au point des mesures de conservation de la biodiversité (mais voir Ives *et al.* (2016) et Soanes et Lentini (2019)). En effet, les espèces adaptées au milieu urbain voire favorisées par celui-ci n'ont par définition pas besoin que des mesures de conservation leur soient dédiées. En revanche, la conservation de celles qui sont affectées négativement par ce milieu voire absentes de celui-ci bénéficierait de telles mesures. Si une des solutions apportées consiste souvent à favoriser la présence de ces espèces dans le milieu urbain, une solution alternative consisterait à limiter l'emprise du milieu urbain sur les habitats de ces espèces. Une telle conception ne se base pas sur l'adaptation des villes à la biodiversité, ni de la biodiversité à la ville, mais plus simplement sur une limitation de l'emprise spatiale de l'anthropisation. Nos résultats montrant l'impact négatif de l'étalement urbain, et rappelant l'importance de la quantité d'habitat, vont dans ce sens. En d'autres termes, plutôt que se demander comment les aires urbaines peuvent conserver la biodiversité, on pourrait se demander comment elles peuvent ne pas lui nuire. La réduction de l'emprise spatiale de l'urbanisation apparaît alors comme une solution simple.

Cette solution simple n'est pas incompatible avec la présence d'espaces verts en ville, car de nombreux espaces urbains pourraient être re-végétalisés, y-compris dans des zones denses en population, voire plus denses qu'elles ne le sont aujourd'hui (Boutreux *et al.*, 2022). L'aménagement de telles zones pourrait tout à fait se faire dans ce cas avec des objectifs anthropocentrés et basés sur les services écosystémiques, car il est probable qu'il ne contribue que de façon négligeable à la conservation des espèces les plus affectées par l'urbanisation.

En résumé, il semble que les aires urbaines contribueront positivement à la conservation de la biodiversité en considérant leur inclusion dans des réseaux d'habitat à une échelle large et en limitant leur impact sur ceux-ci. Cela passera entre autres par une limitation de l'étalement urbain et une protection des forêts péri-urbaines. Bien que l'artificialisation des sols doive cesser, des artificialisations supplémentaires ont lieu et auront lieu. Leur compacité semble moins néfaste à la biodiversité mais on peut toutefois se demander s'il est préférable que les artificialisations supplémentaires aient lieu dans des aires urbaines déjà fortement urbanisées ou au contraire dans des aires peu urbanisées. Pour étudier de tels impacts, de nombreux facteurs sont à prendre en compte (transports, usage des surfaces, ratio entre surfaces artificialisées et population), et il est primordial que les écologues s'associent à des géographes, des urbanistes et des économistes pour cela.

Références

Adamack, A. T. et Gruber, B. (2014). PopGenReport : simplifying basic population genetic analyses in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(4):384–387.

Alberti, M. (2005). The effects of urban patterns on ecosystem function. *International regional science review*, 28(2):168–192.

Alberti, M. et Wang, T. (2022). Detecting patterns of vertebrate biodiversity across the multidimensional urban landscape. *Ecology Letters*.

Alexander, C. (1965). A city is not a tree. *Architectural Forum*, 122(1):58–62.

Allain, R. (2006). *Morphologie Urbaine - géographie, aménagement et architecture*. Armand Colin, Paris.

Andrade, R., Franklin, J., Larson, K. L., Swan, C. M., Lerman, S. B., Bateman, H. L., Warren, P. S. et York, A. (2021). Predicting the assembly of novel communities in urban ecosystems. *Landscape Ecology*, 36(1):1–15.

Aronson, M. F., La Sorte, F. A., Nilon, C. H., Katti, M., Goddard, M. A., Lepczyk, C. A., Warren, P. S., Williams, N. S., Cilliers, S., Clarkson, B. *et al.* (2014). A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the Royal Society B*, 281(1780):20133330.

Aronson, M. F., Lepczyk, C. A., Evans, K. L., Goddard, M. A., Lerman, S. B., MacIvor, J. S., Nilon, C. H. et Vargo, T. (2017). Biodiversity in the city : key challenges for urban green space management. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15(4):189–196.

Balbi, M., Ernoult, A., Poli, P., Madec, L., Guiller, A., Martin, M.-C., Nabucet, J., Beaujouan, V. et Petit, E. J. (2018). Functional connectivity in replicated urban landscapes in the land snail (*Cornu aspersum*). *Molecular Ecology*, 27(6):1357–1370.

Balbi, M., Petit, E. J., Croci, S., Nabucet, J., Georges, R., Madec, L. et Ernoult, A. (2019). Ecological relevance of least cost path analysis : An easy implementation method for landscape urban planning. *Journal of Environmental Management*, 244:61–68.

Balkenhol, N., Cushman, S., Storfer, A. et Waits, L. (2016). *Landscape genetics : concepts, methods, applications*. John Wiley & Sons.

Balkenhol, N., Waits, L. P. et Dezzani, R. J. (2009). Statistical approaches in landscape genetics : an evaluation of methods for linking landscape and genetic data. *Ecography*, 32(5):818–830.

Beninde, J., Veith, M. et Hochkirch, A. (2015). Biodiversity in cities needs space : a meta-analysis of factors determining intra-urban biodiversity variation. *Ecology letters*, 18(6):581–592.

Björklund, M., Ruiz, I. et Senar, J. C. (2010). Genetic differentiation in the urban habitat : the great tits (parus major) of the parks of barcelona city. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99(1):9–19.

Blair, R. B. (1996). Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological applications*, 6(2):506–519.

Borthagaray, A. I., Arim, M. et Marquet, P. A. (2012). Connecting landscape structure and patterns in body size distributions. *Oikos*, 121(5):697–710.

Bourgeois, M. (2015). *Impacts écologiques des formes d'urbanisation : modélisations urbaines et paysagères*. Thèse de doctorat, Université de Franche-Comté.

Boutreux, T., Bourgeois, M. et Kaufmann, B. (2022). Dénouer le compromis de l'urbanisme écologique en conciliant densification et végétalisation, une stratégie opérationnelle de maîtrise foncière de l'artificialisation. *In Qu'est-ce qu'artificialiser veut dire ?*

Bowcock, A. M., Ruiz-Linares, A., Tomfohrde, J., Minch, E., Kidd, J. R. et Cavalli-Sforza, L. L. (1994). High resolution of human evolutionary trees with polymorphic microsatellites. *Nature*, 368(6470):455–457.

Braaker, S., Kormann, U., Bontadina, F. et Obrist, M. K. (2017). Prediction of genetic connectivity in urban ecosystems by combining detailed movement data, genetic data and multi-path modelling. *Landscape and Urban Planning*, 160:107–114.

Casanelles-Abella, J., Chauvier, Y., Zellweger, F., Villiger, P., Frey, D., Ginzler, C., Moretti, M. et Pellissier, L. (2021). Applying predictive models to study the ecological properties of urban ecosystems : A case study in Zürich, Switzerland. *Landscape and Urban Planning*, 214:104137.

Chace, J. F. et Walsh, J. J. (2006). Urban effects on native avifauna : a review. *Landscape and urban planning*, 74(1):46–69.

Chamberlain, D. E., Cannon, A. R., Toms, M., Leech, D. I., Hatchwell, B. et Gaston, K. (2009). Avian productivity in urban landscapes : a review and meta-analysis. *Ibis*, 151(1):1–18.

Clauset, A., Newman, M. E. et Moore, C. (2004). Finding community structure in very large networks. *Physical review E*, 70(6):1–6.

Clauzel, C. et Godet, C. (2020). Combining spatial modeling tools and biological data for improved multispecies assessment in restoration areas. *Biological Conservation*, 250:1–15.

Danon, L., Diaz-Guilera, A., Duch, J. et Arenas, A. (2005). Comparing community structure identification. *Journal of Statistical Mechanics : Theory and Experiment*, 2005(09):P09008.

Delaney, K. S., Riley, S. P. et Fisher, R. N. (2010). A rapid, strong, and convergent genetic response to urban habitat fragmentation in four divergent and widespread vertebrates. *PLoS ONE*, 5(9):e12767.

Delibes, M., Gaona, P. et Ferreras, P. (2001). Effects of an attractive sink leading into maladaptive habitat selection. *The American Naturalist*, 158(3):277–285.

DeMarco, C., Cooper, D. S., Torres, E., Muchlinski, A. et Aguilar, A. (2021). Effects of urbanization on population genetic structure of western gray squirrels. *Conservation Genetics*, 22(1):67–81.

Diamond, J. M. (1986). Natural selection : rapid evolution of urban birds. *Nature*, 324(6093):107–108.

Díaz, S. M., Settele, J., Brondízio, E., Ngo, H., Guèze, M., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K., Butchart, S. *et al.* (2019). The global assessment report on biodiversity and ecosystem services : Summary for policy makers. Rapport technique, Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.

Didham, R. K., Kapos, V. et Ewers, R. M. (2012). Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos*, 121(2):161–170.

Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. et Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *science*, 345(6195):401–406.

Doick, K. J., Peace, A. et Hutchings, T. R. (2014). The role of one large greenspace in mitigating London's nocturnal urban heat island. *Science of the total environment*, 493:662–671.

Economo, E. P. et Keitt, T. H. (2008). Species diversity in neutral metacommunities : a network approach. *Ecology Letters*, 11(1):52–62.

Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1):487–515.

Fahrig, L. (2017). Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1):1–23.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Sirami, C., Siriwardena, G. M. et Martin, J.-L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2):101–112.

Fidino, M., Gallo, T., Lehrer, E. W., Murray, M. H., Kay, C., Sander, H. A., MacDougall, B., Salsbury, C. M., Ryan, T. J., Angstmann, J. L. *et al.* (2020). Landscape-scale differences among cities alter common species' responses to urbanization. *Ecological Applications*, 2253.

Flégeau, M., Clergeau, P., Carré, S. et Soubelet, H. (2020). Formes urbaines et biodiversitÃ© - un Ã©tat des connaissances. Collection réflexions en partage, Programme Urbanisme Construction Architecture.

Flégeau, M., Soubelet, H., Carré, S., Barot, S., Lagurgue, X., Bognon, S. et Clergeau, P. (2021). What evidence exists on the possible effects of urban forms on terrestrial biodiversity in western cities ? a systematic map protocol. *Environmental Evidence*, 10(1):1–11.

Foltête, J.-C., Clauzel, C., Girardet, X., Tournant, P. et Vuidel, G. (2012a). La modélisation des réseaux écologiques par les graphes paysagers. *Revue Internationale de Géomatique*, 22(4):641–658.

Foltête, J.-C., Clauzel, C. et Vuidel, G. (2012b). A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. *Environmental Modelling & Software*, 38:316–327.

Foltête, J.-C., Savary, P., Clauzel, C., Bourgeois, M., Girardet, X., Sahraoui, Y., Vuidel, G. et Garnier, S. (2020). Coupling landscape graph modeling and biological data : a review. *Landscape Ecology*, 35(5):1035–1052.

Forman, R. T. (2014). *Urban ecology : science of cities*. Cambridge University Press.

Frankham, R., Ballou, J. D. et Briscoe, D. A. (2004). *A primer of conservation genetics*. Cambridge University Press.

Frankham, R., Ballou, J. D., Ralls, K., Eldridge, M. D. B., Dudash, M. R., Fenster, C. B., Lacy, R. C. et Sunnucks, P. (2017). *Genetic management of fragmented animal and plant populations*. Oxford University Press.

Franklin, I. R. (1980). Evolutionary change in small populations. *In* Soulé, M. et Wilcox, B., éditeurs : *Conservation biology : an evolutionary-ecological perspective*, volume 395, pages 135–149. Sunderland, MA : Sinauer Associates.

Fusco, N. A., Carlen, E. J. et Munshi-South, J. (2021a). Urban landscape genetics : Are biologists keeping up with the pace of urbanization ? *Current Landscape Ecology Reports*, pages 1–11.

Fusco, N. A., Pehek, E. et Munshi-South, J. (2021b). Urbanization reduces gene flow but not genetic diversity of stream salamander populations in the new york city metropolitan area. *Evolutionary Applications*, 14(1):99–116.

Galpern, P., Manseau, M. et Fall, A. (2011). Patch-based graphs of landscape connectivity : a guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation*, 144(1):44–55.

Garrard, G. E., Williams, N. S., Mata, L., Thomas, J. et Bekessy, S. A. (2018). Biodiversity sensitive urban design. *Conservation Letters*, 11(2):e12411.

Gaston, K. J. (2010). *Urban ecology*. Oxford University Press.

Gini, C. (1912). Variabilità e mutabilità. *Memorie di metodologica statistica*, 10.

Guérois, M. et Pumain, D. (2008). Built-up encroachment and the urban field : a comparison of forty european cities. *Environment and Planning A*, 40(9):2186–2203.

Haffner, M. (2022). *L'impact des formes urbaines dans la mise en place des politiques de transition énergétique - une approche par la modélisation*. Thèse de doctorat, ENPC.

Hair Jr, J. F., Hult, G. T. M., Ringle, C. M., Sarstedt, M., Danks, N. P. et Ray, S. (2021). *Partial Least Squares Structural Equation Modeling (PLS-SEM) Using R : A Workbook*. Springer Nature.

Hanski, I., von Hertzen, L., Fyhrquist, N., Koskinen, K., Torppa, K., Laatikainen, T., Karisola, P., Auvinen, P., Paulin, L., Mäkelä, M. J. *et al.* (2012). Environmental biodiversity, human microbiota, and allergy are interrelated. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(21):8334–8339.

Hedrick, P. (2011). *Genetics of populations*. Jones & Bartlett Learning.

Hesselbarth, M. H., Sciaini, M., With, K. A., Wiegand, K. et Nowosad, J. (2019). landscapemetrics : an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography*, 42(10):1648–1657.

Hoban, S. (2014). An overview of the utility of population simulation software in molecular ecology. *Molecular Ecology*, 23(10):2383–2401.

Huang, J., Lu, X. X. et Sellers, J. M. (2007). A global comparative analysis of urban form : Applying spatial metrics and remote sensing. *Landscape and urban planning*, 82(4):184–197.

Hubbell, S. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ., 1 édition.

Hubert, L. et Arabie, P. (1985). Comparing partitions. *Journal of classification*, 2(1):193–218.

Hutchison, D. W. et Templeton, A. R. (1999). Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures : inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability. *Evolution*, 53(6):1898–1914.

Ikin, K., Le Roux, D. S., Rayner, L., Villaseñor, N. R., Eyles, K., Gibbons, P., Manning, A. D. et Lindenmayer, D. B. (2015). Key lessons for achieving biodiversity-sensitive cities and towns. *Ecological Management & Restoration*, 16(3):206–214.

Ives, C. D., Lentini, P. E., Threlfall, C. G., Ikin, K., Shanahan, D. F., Garrard, G. E., Bekessy, S. A., Fuller, R. A., Mumaw, L., Rayner, L. *et al.* (2016). Cities are hotspots for threatened species. *Global Ecology and Biogeography*, 25(1):117–126.

Johnson, M. T. et Munshi-South, J. (2017). Evolution of life in urban environments. *Science*, 358(6363).

Kasanko, M., Barredo, J. I., Lavalle, C., McCormick, N., Demicheli, L., Sagris, V. et Brezger, A. (2006). Are european cities becoming dispersed ? : A comparative analysis of 15 european urban areas. *Landscape and urban planning*, 77(1-2):111–130.

Khiali-Miab, A., Grêt-Regamey, A., Axhausen, K. W. et van Strien, M. J. (2022). A network optimisation approach to identify trade-offs between socio-economic and ecological objectives for regional integrated planning. *City and Environment Interactions*, 13:100078.

Khimoun, A., Doums, C., Molet, M., Kaufmann, B., Peronnet, R., Eyer, P. et Mona, S. (2020). Urbanization without isolation : the absence of genetic structure among cities and forests in the tiny acorn ant temnothorax nylanderi. *Biology letters*, 16(1):20190741.

Kong, F., Yin, H., Nakagoshi, N. et Zong, Y. (2010). Urban green space network development for biodiversity conservation : Identification based on graph theory and gravity modeling. *Landscape and Urban Planning*, 95(1-2):16–27.

Landguth, E. L. et Cushman, S. (2010). CDPOP : a spatially explicit cost distance population genetics program. *Molecular Ecology Resources*, 10(1):156–161.

LaPoint, S., Balkenhol, N., Hale, J., Sadler, J. et van der Ree, R. (2015). Ecological connectivity research in urban areas. *Functional Ecology*, 29(7):868–878.

Le Néchet, F. (2011). Consommation d'énergie et mobilité quotidienne selon la configuration des densités dans 34 villes européennes. *Cybergeo : European Journal of Geography*.

Leibold, M. A., Govaert, L., Loeuille, N., De Meester, L. et Urban, M. C. (2022). Evolution and community assembly across spatial scales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 53.

Lemoy, R. et Caruso, G. (2020). Evidence for the homothetic scaling of urban forms. *Environment and Planning B : Urban Analytics and City Science*, 47(5):870–888.

Lemoy, R. et Caruso, G. (2021). Radial analysis and scaling of urban land use. *Scientific reports*, 11(1):1–8.

Lenormand, T. (2002). Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4):183–189.

Lepczyk, C. A., Aronson, M. F., Evans, K. L., Goddard, M. A., Lerman, S. B. et MacIvor, J. S. (2017). Biodiversity in the city : fundamental questions for understanding the ecology of urban green spaces for biodiversity conservation. *BioScience*, 67(9):799–807.

Lookingbill, T. R., Minor, E. S., Mullis, C. S., Nunez-Mir, G. C. et Johnson, P. (2022). Connectivity in the urban landscape (2015–2020) : Who ? where ? what ? when ? why ? and how ? *Current Landscape Ecology Reports*, pages 1–14.

Lourenço, A., Álvarez, D., Wang, I. J. et Velo-Antón, G. (2017). Trapped within the city : Integrating demography, time since isolation and population-specific traits to assess the genetic effects of urbanization. *Molecular Ecology*, 26(6):1498–1514.

Markowski, M., Minias, P., Bańbura, M., Glądalski, M., Kaliński, A., Skwarska, J., Wawrzyniak, J., Zieliński, P. et Bańbura, J. (2021). Genetic structure of urban and non-urban populations differs between two common parid species. *Scientific Reports*, 11(1):1–10.

Marshall, A. J., Grose, M. J. et Williams, N. S. (2019). From little things : More than a third of public green space is road verge. *Urban forestry & urban greening*, 44:126423.

McDonald, R. I., Mansur, A. V., Ascensão, F., Crossman, K., Elmqvist, T., Gonzalez, A., Güneralp, B., Haase, D., Hamann, M., Hillel, O. *et al.* (2020). Research gaps in knowledge of the impact of urban growth on biodiversity. *Nature Sustainability*, 3(1):16–24.

McDonnell, M. J. et Pickett, S. T. (1990). Ecosystem structure and function along urban-rural gradients : an unexploited opportunity for ecology. *Ecology*, 71(4):1232–1237.

McGarigal, K. (1995). *FRAGSTATS : spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure*, volume 351. US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.

McKinney, M. L. et Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization : a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11):450–453.

McKinney, M. L. et VerBerkmoes, A. (2020). Beneficial health outcomes of natural green infrastructure in cities. *Current Landscape Ecology Reports*, 5(2):35–44.

Miles, L. S., Rivkin, L. R., Johnson, M. T., Munshi-South, J. et Verrelli, B. C. (2019). Gene flow and genetic drift in urban environments. *Molecular Ecology*, 28(18):4138–4151.

Miraldo, A., Li, S., Borregaard, M. K., Flórez-Rodríguez, A., Gopalakrishnan, S., Rizvanovic, M., Wang, Z., Rahbek, C., Marske, K. A. et Nogués-Bravo, D. (2016). An anthropocene map of genetic diversity. *Science*, 353(6307):1532–1535.

Moll, R. J., Cepek, J. D., Lorch, P. D., Dennis, P. M., Tans, E., Robison, T., Millspaugh, J. J. et Montgomery, R. A. (2019). What does urbanization actually mean ? a framework for urban metrics in wildlife research. *Journal of Applied Ecology*, 56(5):1289–1300.

Møller, A. P. (2012). Urban areas as refuges from predators and flight distance of prey. *Behavioral Ecology*, 23(5):1030–1035.

Munshi-South, J. et Richardson, J. (2020). Landscape genetic approaches to understanding movement and gene flow in cities. *In* Szulkin, M., Munshi-South, J. et Charmantier, A., éditeurs : *Urban evolutionary biology*, pages 54–73. Oxford University Press, USA.

Ooms, J. (2014). The jsonlite package : A practical and consistent mapping between json data and r objects. *arXiv preprint arXiv :1403.2805*.

Pelletier, F. et Coltman, D. W. (2018). Will human influences on evolutionary dynamics in the wild pervade the anthropocene ? *BMC biology*, 16(1):1–10.

Pereira, H. M., Navarro, L. M. et Martins, I. S. (2012). Global biodiversity change : the bad, the good, and the unknown. *Annual Review of Environment and Resources*, 37:25–50.

Prunier, J. G., Dubut, V., Chikhi, L. et Blanchet, S. (2017). Contribution of spatial heterogeneity in effective population sizes to the variance in pairwise measures of genetic differentiation. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(12):1866–1877.

Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132(5):652–661.

Richardson, J. L., Brady, S. P., Wang, I. J. et Spear, S. F. (2016). Navigating the pitfalls and promise of landscape genetics. *Molecular Ecology*, 25(4):849–863.

Rivkin, L. R., Santangelo, J. S., Alberti, M., Aronson, M. F. J., de Keyzer, C. W., Diamond, S. E., Fortin, M.-J., Frazee, L. J., Gorton, A. J., Hendry, A. P., Liu, Y., Losos, J. B., MacIvor, J. S., Martin, R. A., McDonnell, M. J., Miles, L. S., Munshi-South, J., Ness, R. W., Newman, A. E. M., Stothart, M. R., Theodorou, P., Thompson, K. A., Verrelli, B. C., Whitehead, A., Winchell, K. M. et Johnson, M. T. J. (2019). A roadmap for urban evolutionary ecology. *Evolutionary Applications*, 12(3):384–398.

Rochat, E., Manel, S., Deschamps-Cottin, M., Widmer, I. et Joost, S. (2017). Persistence of butterfly populations in fragmented habitats along urban density gradients : motility helps. *Heredity*, 119(5):328–338.

Rojas-Rueda, D., Nieuwenhuijsen, M. J., Gascon, M., Perez-Leon, D. et Mudu, P. (2019). Green spaces and mortality : a systematic review and meta-analysis of cohort studies. *The Lancet Planetary Health*, 3(11):e469–e477.

Saari, S., Richter, S., Higgins, M., Oberhofer, M., Jennings, A. et Faeth, S. H. (2016). Urbanization is not associated with increased abundance or decreased richness of terrestrial animals-dissecting the literature through meta-analysis. *Urban ecosystems*, 19(3):1251–1264.

Sahraoui, Y., Foltête, J.-C. et Clauzel, C. (2017). A multi-species approach for assessing the impact of land-cover changes on landscape connectivity. *Landscape Ecology*, 32(9):1819–1835.

Sanchez, G. (2013). *PLS path modeling with R.* Berkeley : Trowchez Editions.

Sarrazin, F. et Lecomte, J. (2016). Evolution in the anthropocene. *Science*, 351(6276):922–923.

Saura, S. et de la Fuente, B. (2017). Connectivity as the amount of reachable habitat : conservation priorities and the roles of habitat patches in landscape networks. *In* Gergel, S. E. et Turner, M. G., éditeurs : *Learning landscape ecology : a practical guide to concepts and techniques*, pages 229–254. Springer.

Saura, S., Estreguil, C., Mouton, C. et Rodríguez-Freire, M. (2011). Network analysis to assess landscape connectivity trends : application to European forests (1990–2000). *Ecological Indicators*, 11(2):407–416.

Savary, P. (2021). *Utilisation conjointe de graphes génétiques et paysagers pour l'analyse de la connectivité écologique des habitats.* Thèse de doctorat, Université Bourgogne Franche-Comté.

Savary, P., Foltête, J.-C., Moal, H. et Garnier, S. (2022a). Combining landscape and genetic graphs to address key issues in landscape genetics. *Landscape Ecology*, X(X):1–17.

Savary, P., Foltête, J.-C., Moal, H., Vuidel, G. et Garnier, S. (2021a). Analysing landscape effects on dispersal networks and gene flow with genetic graphs. *Molecular Ecology Resources*, 21(4):1167–1185.

Savary, P., Foltête, J.-C., Moal, H., Vuidel, G. et Garnier, S. (2021b). graph4lg : a package for constructing and analysing graphs for landscape genetics in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(3):539–547.

Savary, P., Foltête, J.-C., van Strien, M. J., Moal, H., Vuidel, G. et Garnier, S. (2022b). Assessing the influence of the amount of reachable habitat on genetic structure using landscape and genetic graphs. *Heredity*, 128(2):120–131.

Schell, C. J., Dyson, K., Fuentes, T. L., Des Roches, S., Harris, N. C., Miller, D. S., Woelfle-Erskine, C. A. et Lambert, M. R. (2020). The ecological and evolutionary consequences of systemic racism in urban environments. *Science*, 369(6510):eaay4497.

Schmidt, C., Domaratzki, M., Kinnunen, R., Bowman, J. et Garroway, C. (2020). Continent-wide effects of urbanization on bird and mammal genetic diversity. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1920):20192497.

Schoville, S. D., Widmer, I., Deschamps-Cottin, M. et Manel, S. (2013). Morphological clines and weak drift along an urbanization gradient in the butterfly, *Pieris rapae*. *PLoS ONE*, 8(12):e83095.

Schwarz, N. (2010). Urban form revisited - selecting indicators for characterising european cities. *Landscape and urban planning*, 96(1):29–47.

Serrouya, R., Paetkau, D., McLellan, B. N., Boutin, S., Campbell, M. et Jenkins, D. A. (2012). Population size and major valleys explain microsatellite variation better than taxonomic units for caribou in western Canada. *Molecular Ecology*, 21(11):2588–2601.

Seto, K. C., Güneralp, B. et Hutyra, L. R. (2012). Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(40):16083–16088.

Shochat, E. (2004). Credit or debit ? resource input changes population dynamics of city-slicker birds. *Oikos*, 106(3):622–626.

Sinkovics, C., Seress, G., Pipoly, I., Vincze, E. et Liker, A. (2021). Great tits feed their nestlings with more but smaller prey items and fewer caterpillars in cities than in forests. *Scientific reports*, 11(1):1–13.

Snep, R. P., Opdam, P., Baveco, J., Wallis De Vries, M., Timmermans, W., Kwak, R. et Kuypers, V. (2006). How peri-urban areas can strengthen animal populations within cities : A modeling approach. *Biological Conservation*, 127(3):345–355.

Soanes, K. et Lentini, P. E. (2019). When cities are the last chance for saving species. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(4):225–231.

Soga, M., Yamaura, Y., Koike, S. et Gaston, K. J. (2014). Land sharing vs. land sparing : does the compact city reconcile urban development and biodiversity conservation ? *Journal of Applied Ecology*, 51(5):1378–1386.

Stillfried, M., Fickel, J., Börner, K., Wittstatt, U., Heddergott, M., Ortmann, S., Kramer-Schadt, S. et Frantz, A. C. (2017). Do cities represent sources, sinks or isolated islands for urban wild boar population structure ? *Journal of Applied Ecology*, 54(1):272–281.

Sushinsky, J. R., Rhodes, J. R., Possingham, H. P., Gill, T. K. et Fuller, R. A. (2013). How should we grow cities to minimize their biodiversity impacts ? *Global change biology*, 19(2):401–410.

Szulkin, M., Munshi-South, J. et Charmantier, A. (2020a). Introduction. *In* Szulkin, M., Munshi-South, J. et Charmantier, A., éditeurs : *Urban evolutionary biology*, pages 1–12. Oxford University Press, USA.

Szulkin, M., Munshi-South, J. et Charmantier, A. (2020b). *Urban evolutionary biology*. Oxford University Press, USA.

Tannier, C., Bourgeois, M., Houot, H. et Foltête, J.-C. (2016). Impact of urban developments on the functional connectivity of forested habitats : a joint contribution of advanced urban models and landscape graphs. *Land Use Policy*, 52:76–91.

Tannier, C., Foltête, J.-C. et Girardet, X. (2012). Assessing the capacity of different urban forms to preserve the connectivity of ecological habitats. *Landscape and Urban Planning*, 105(1):128–139.

Tannier, C. et Thomas, I. (2013). Defining and characterizing urban boundaries : A fractal analysis of theoretical cities and belgian cities. *Computers, Environment and Urban Systems*, 41:234–248.

Thompson, M., Capilla-Lasheras, P., Dominoni, D., Réale, D. et Charmantier, A. (2021). Phenotypic variation in urban environments : mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution*, 37(2):171–182.

Thompson, P. L., Guzman, L. M., De Meester, L., Horváth, Z., Ptacnik, R., Vanschoenwinkel, B., Viana, D. S. et Chase, J. M. (2020). A process-based metacommunity framework linking local and regional scale community ecology. *Ecology Letters*, 23(9):1314–1329.

Thompson, P. L., Rayfield, B. et Gonzalez, A. (2017). Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. *Ecography*, 40(1):98–108.

Tian, Y., Tsendbazar, N.-E., van Leeuwen, E., Fensholt, R. et Herold, M. (2022). A global analysis of multifaceted urbanization patterns using earth observation data from 1975 to 2015. *Landscape and Urban Planning*, 219:104316.

Tsai, Y.-H. (2005). Quantifying urban form : compactness versus' sprawl'. *Urban studies*, 42(1):141–161.

Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. et Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology letters*, 8(8):857–874.

Uchida, K., Suzuki, K. K., Shimamoto, T., Yanagawa, H. et Koizumi, I. (2019). Decreased vigilance or habituation to humans ? mechanisms on increased boldness in urban animals. *Behavioral Ecology*, 30(6):1583–1590.

UE (2011). Our life insurance, our natural capital : an eu biodiversity strategy to 2020. Rapport technique, European Parlament/European Council/Economic and Social Committee/Committee of the Regions. Communication from the Commission to the European Parlament, the Council, the Economic and Social Committee and the Committee of the Regions.

Van Strien, M. J. (2017). Consequences of population topology for studying gene flow using link-based landscape genetic methods. *Ecology and Evolution*, 7(14):5070–5081.

Van Strien, M. J., Holderegger, R. et Van Heck, H. J. (2015). Isolation-by-distance in landscapes : considerations for landscape genetics. *Heredity*, 114(1):27–37.

Varet, M., Burel, F. et Pétillon, J. (2014). Can urban consolidation limit local biodiversity erosion ? responses from carabid beetle and spider assemblages in western france. *Urban ecosystems*, 17(1):123–137.

Vellend, M. et Geber, M. A. (2005). Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters*, 8(7):767–781.

Venter, Z. S., Shackleton, C. M., Van Staden, F., Selomane, O. et Masterson, V. A. (2020). Green Apartheid : Urban green infrastructure remains unequally distributed across income and race geographies in South Africa. *Landscape and Urban Planning*, 203:103889.

Verrelli, B. C., Alberti, M., Des Roches, S., Harris, N. C., Hendry, A. P., Johnson, M. T., Savage, A. M., Charmantier, A., Gotanda, K. M., Govaert, L. *et al.* (2022). A global horizon scan for urban evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*.

Viana, D. S., Keil, P. et Jeliazkov, A. (2022). Disentangling spatial and environmental effects : flexible methods for community ecology and macroecology. *Ecosphere*, 13(4):e4028.

Vuidel, G. et Tannier, C. (2022). *Fractalyse 3.0 User manual*. UMR 6049 ThéMA, Besançon, France.

Wagner, H. H. et Fortin, M.-J. (2013). A conceptual framework for the spatial analysis of landscape genetic data. *Conservation Genetics*, 14(2):253–261.

Wagner, H. H., Holderegger, R., Werth, S., Gugerli, F., Hoebee, S. E. et Scheidegger, C. (2005). Variogram analysis of the spatial genetic structure of continuous populations using multilocus microsatellite data. *Genetics*, 169(3):1739–1752.

Walker, K. (2018). Locating neighbourhood diversity in the american metropolis. *Urban Studies*, 55(1):116–132.

Wandeler, P., Funk, S. M., Largiader, C., Gloor, S. et Breitenmoser, U. (2003). The city-fox phenomenon : Genetic consequences of a recent colonization of urban habitat. *Molecular Ecology*, 12(3):647–656.

Wilson, E. O. (1988). *Biodiversity*. National Academy Press.

Wilson, G., Plane, D., Mackun, P., Fischetti, T. et Goworowska, B. (2012). Patterns of metropolitan and micropolitan population change : 2000–2010, 2010 census special reports, us department of commerce. *Economics and Statistics Administration*.

Withey, J. C. et Marzluff, J. M. (2005). Dispersal by juvenile american crows (corvus brachyrhynchos) influences population dynamics across a gradient of urbanization. *The Auk*, 122(1):205–221.