



Mission pour les  
Initiatives  
Transverses et  
Interdisciplinaires

## 80 | PRIME

### Appel à candidature pour un contrat doctoral Projet REFUGE Réseaux Ecologiques, Forme Urbaine et flux GÉNétiques

#### Sujet de la thèse

Evaluer la capacité des formes urbaines au maintien de la biodiversité : approche par la simulation

#### Contexte et objectif

La thèse se place dans le cadre du projet REFUGE (appel CNRS 80 | PRIME) qui concerne la biodiversité au sein des agglomérations urbaines. Elle vise à comparer différentes formes de croissance urbaine selon leur capacité à maintenir des populations animales à long terme. L'hypothèse principale est que sous certaines conditions, la forme de ville fractale a des propriétés avantageuses sur le plan écologique, et que plus globalement, les formes urbaines se différencient selon leur capacité à offrir un cadre viable aux populations animales.

Du point de vue méthodologique, il s'agira de comparer des scénarios différenciés de développement urbain, de façon prospective, et d'évaluer pour chacun l'évolution de la diversité et la structure génétique de plusieurs groupes d'espèces. Cette démarche reposera sur un couplage entre un modèle de simulation de la croissance urbaine dont le paramétrage permettra de produire différentes formes, et un modèle de simulation de flux génétiques mis en œuvre de façon dynamique, en fonction de l'évolution des usages du sol définie dans le premier modèle. Les cas étudiés seront d'une part des villes théoriques, d'autre part l'agglomération de Lyon.

#### Encadrement et moyens mis à disposition

La thèse sera codirigée par Jean-Christophe Foltête (UMR ThéMA, université de Franche-Comté) et Stéphane Garnier (UMR Biogéosciences, université de Bourgogne). Elle bénéficiera également de l'appui financier du projet REFUGE et l'appui scientifique des participants à ce projet : en modélisation spatiale, géomatique et développement informatique à ThéMA et en écologie, génétique des populations et génétique du paysage à Biogéosciences.

#### Compétences attendues et candidature

Le ou la candidat(e) doit être titulaire soit d'un master en géographie, soit d'un master en écologie ou biologie de l'évolution. Dans le premier cas, nous attendons un géographe spécialisé en modélisation de l'environnement (la connaissance de l'écologie du paysage est un plus), pour lequel une acquisition des concepts et outils de la génétique des populations sera nécessaire. Dans le second cas, nous attendons un ou une biologiste/écologue qui devra disposer ou acquérir de bonnes compétences en analyse spatiale, et avoir un goût prononcé pour les approches théoriques.

Les candidatures doivent être adressées jusqu'au 07 juin 2019 par mail (CV et lettre de motivation) à Jean-Christophe Foltête : [jean-christophe.foltete@univ-fcomte.fr](mailto:jean-christophe.foltete@univ-fcomte.fr)

## Description détaillée du projet

### 1 - Contexte, verrous scientifiques et objectifs

Les conséquences environnementales, économiques et sociales de l'urbanisation invitent à s'interroger sur la forme durable des villes. De nombreux débats scientifiques ont déjà porté sur la configuration générale des régions urbaines (monocentrique *versus* polycentrique) et sur la forme du bâti (ville compacte *versus* étalée), ainsi que sur l'intérêt de nouveaux modèles urbanistiques, comme le Transit-Oriented Development. Toutefois, à l'aune de tous les critères d'évaluation, aucun consensus ne se dégage réellement et il reste difficile d'identifier la forme urbaine « idéale ». Cette question est particulièrement prégnante dans les pays où la croissance urbaine est très importante (en Asie notamment), mais elle concerne également les pays européens où les politiques actuelles favorisent la redensification urbaine.

La biodiversité et l'accès à la nature figurent parmi les critères de la ville durable, favorisés par l'émergence de l'écologie urbaine (Wu, 2014). Cependant, on sait peu de chose sur l'impact écologique des formes urbaines (Alberti et Mazluff, 2004 ; Alberti 2005), malgré les nombreuses études empiriques consacrées à l'évaluation de la biodiversité urbaine. Ceci est dû à deux difficultés majeures. La première est que mesurer l'impact écologique réel d'une forme de développement urbain implique de mener des suivis de longue durée de façon conjointe dans plusieurs sites, similaires à leur état initial mais différenciés dans leur évolution. Il s'avère que très peu de dispositifs permettent une approche rétrospective aussi coûteuse. La seconde difficulté est que les impacts écologiques mesurés localement dépendent en grande partie des effets de site et de la conjonction de multiples facteurs, à la fois sociaux et naturels, qui sont difficiles à contrôler ou mesurer. La généralisation de ces impacts est donc très limitée. Ces difficultés justifient l'intérêt des approches prospectives basées sur la simulation spatiale. Celles-ci sont limitées à l'évaluation d'impacts potentiels mais permettent de s'affranchir des effets de site par des études de cas théoriques, et se prêtent facilement à des comparaisons par une logique de scénarios.

Différents travaux de recherche se sont basés sur une approche de simulation prospective pour évaluer l'impact de la croissance urbaine sur la fonctionnalité des réseaux écologiques (Aguilera et al., 2011 ; Mitsova et al., 2011 ; Tannier et al., 2012a ; 2016 ; van Strien & Grêt-Regamey 2016). Parmi ces travaux, certains utilisent des graphes paysagers et des métriques de connectivité pour modéliser la structure et l'accessibilité des habitats (Galpern et al., 2011 ; Foltête et al., 2014). La mise en œuvre diachronique de ces modèles a permis de dépasser le caractère structurel des indicateurs classiques de l'écologie du paysage, en intégrant le déplacement potentiel des individus (la dispersion notamment). Cependant, cette évaluation des impacts reste liée à des métriques déterministes calculées à un niveau agrégé, partant d'une densité de population uniforme dans les fragments d'habitat et ne prenant pas en compte la dynamique des sous-populations.

L'impact des modifications environnementales résultant de l'urbanisation se traduit généralement par une augmentation de la structuration génétique des populations et une érosion de leur diversité génétique (e.g., Delaney et al., 2010 ; Hitchings and Beebe, 1997). Comme cette réponse génétique peut préfigurer le déclin démographique des populations (Balkenhol et al., 2013 ; Pflüger et al., 2019), il est pertinent de considérer les impacts écologiques sur le plan de la variabilité génétique. Or, à ce jour, aucune recherche n'a examiné la façon dont les formes d'urbanisation jouent sur cette variabilité génétique.

Le projet REFUGE vise à comparer des formes de croissance urbaine en fonction de leur capacité à maintenir des flux de gènes entre les sous-populations animales, à l'échelle des agglomérations. Prolongeant des travaux sur la morphologie urbaine appréhendée à partir de la géométrie fractale (Frankhauser, 1993 ; Cavailhès et al., 2004 ; Tannier et al., 2012b), il repose sur l'hypothèse que sous certaines conditions, un développement urbain fractal a des propriétés intéressantes du point de vue écologique, car il permet de

préserver des espaces non bâtis (parcs, squares, petits jardins, corridors verts, coulées vertes...) au sein des zones urbanisées. Si la dimension fractale du tissu bâti est suffisamment élevée (mais pas trop), cette forme de développement peut minorer la perte d'habitats écologiques et réduire l'effet barrière des espaces bâtis (Tannier et al., 2016). Simuler un développement résidentiel fractal permet aussi d'obtenir, à un niveau local, des formes visuellement réalistes de développement résidentiel, en accord avec de nombreux résultats de recherche ayant montré que la croissance urbaine engendre des tissus bâtis fractals (voir par exemple Benguigui et al., 2000 ; Shen, 2002; Feng and Chen, 2010). Les développements fractals simulés correspondent soit à une densification locale des tissus bâtis existants, via l'augmentation de leur dimension fractale locale, soit à la création de nouvelles extensions résidentielles (Tannier et al., 2012a). A l'échelle d'une agglomération urbaine, la modélisation multifractale permet d'introduire en outre une hiérarchie entre les différents centres et sous-centres urbains, ainsi que davantage de diversité dans la taille des espaces urbanisés et non urbanisés (naturels ou agricoles) (Cavailhès et al, 2010 ; Frankhauser, 2015 ; Frankhauser et al., 2018).

Partant de cette hypothèse, le projet REFUGE vise à répondre aux questions suivantes :

- certaines formes de croissance urbaine ont-elles une plus grande capacité à maintenir les flux et la diversité génétiques, par rapport à d'autres formes d'évolution urbaine ? Si oui, quelle(s) propriété(s) (paramètres) morphologique(s) augmentent ou réduisent le plus cette capacité ?
- en fonction des scénarios, quel est le niveau d'évolution urbaine qui crée des points de rupture à partir desquels certaines sous-populations animales deviennent isolées ?
- les impacts des formes urbaines sont-ils du même ordre pour chaque espèce ou bien dépendants des traits d'histoire de vie ou des profils écologiques des espèces animales (en particulier leur comportement au sein des implantations humaines) ?

## **2 - Méthodes et terrains**

A partir d'un état initial de l'usage du sol, le projet vise à comparer des scénarios différenciés de développement urbain, de façon prospective, et à évaluer pour chacun l'évolution de la structure et de la diversité génétique de plusieurs espèces animales théoriques. Du point de vue méthodologique, il s'agit de coupler un modèle de simulation de la croissance urbaine et un modèle de simulation de flux génétiques. Ce type de couplage inédit permettra d'intégrer la dynamique de la biodiversité urbaine (Ramalho et Hobbs, 2012) et entre en résonance avec les perspectives données par Van Strien et al. (2018), qui souhaitent promouvoir le lien entre géographie et écologie par le biais de la modélisation.

La simulation de la croissance urbaine sera basée sur une combinaison des modèles MUP-City (Tannier et al., 2012b) et Fractalopolis (Frankhauser et al., 2018). Avec ces modèles, les nouveaux développements urbains simulés sont issus de l'application de règles géométriques récursives desquelles résultent le fait que les configurations spatiales ainsi créées sont statistiquement auto-similaires (fractales) : un espace non bâti à un niveau macro- ou mésoscopique ne peut pas être bâti à un niveau microscopique. Ainsi, MUP-City et Fractalopolis préservent, à une résolution spatiale fine, les espaces non bâtis identifiés à une résolution spatiale plus grossière. Ce faisant, ils respectent le principe selon lequel la fractalité des tissus urbains trouve essentiellement son origine dans l'organisation spatiale des espaces non bâtis et non dans celle des espaces bâtis.

La simulation des flux génétiques sera fondée sur un modèle individu-centré et spatialement explicite de type CDMetaPOP (Landguth et al., 2017 ; Hoban, 2014). Le principe est de simuler les événements démographiques et les flux de gènes qui en découlent à travers une approche permettant de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale et/ou temporelle des facteurs susceptibles de contraindre certains traits

d'histoire de vie. Ce modèle sera mis en œuvre de façon dynamique en fonction de l'évolution des usages du sol définie par les simulations de croissance urbaine.

Le couplage de la simulation du développement urbain (changements d'occupation du sol) avec la simulation des flux génétiques sera simple, c'est-à-dire sans boucle de rétroaction entre les modèles. Pas-à-pas au cours d'une simulation, les changements d'occupation du sol simulés seront introduits en entrée de la simulation des flux génétiques. Le pas de temps d'une simulation, de l'ordre de quelques années, devra être compatible avec celui de la reproduction des espèces animales modélisées.

Deux types de terrain seront abordés conjointement. Le projet pourra tout d'abord s'appliquer à des cas d'agglomérations urbaines théoriques définies sans référence à un terrain géographique précis. Cette première approche se place dans la logique des « neutral landscapes » en écologie spatiale (Van Strien et al., 2016). Elle associera la simulation des implantations humaines et celle du « paysage » dans lequel la ville se situe. Pour simuler le paysage, des méthodes telle que celle des clusters aléatoires (Saura et Martinez-Millán, 2000) seront alors mobilisables. Partant du concept de « landscape species », des profils d'espèces virtuelles seront définis pour plusieurs types d'habitats et à partir de plusieurs traits fonctionnels.

Secondairement, un terrain réel sera mis en œuvre avec le cas de l'agglomération de Lyon (emprise du Grand Lyon). Dans ce cas, les espèces considérées dans les simulations génétiques seront choisies parmi les espèces à enjeu dans ce territoire, de la même façon que dans d'autres études portant sur les réseaux écologiques (Mimet et al., 2016 ; Tannier et al., 2016 ; Sahraoui et al., 2017).

### **3 - Résultats attendus**

Les analyses vont permettre de répondre au questionnement général formulé plus haut. On attend en premier lieu que les résultats hiérarchisent les scénarios de développement urbain, de façon à identifier les formes qui préservent davantage les habitats des espèces, leur connectivité, et les flux de gènes qui en dépendent. Ces résultats vont contribuer à alimenter le débat sur les formes urbaines et leurs externalités environnementales tout en situant mieux la pertinence du développement urbain fractal sur le plan écologique. Plus précisément, il s'agira de déterminer quels paramètres conduisent à des formes « intéressantes », et pour quelles composantes de la biodiversité : niveau de diversité génétique sanctuarisé au sein des sous-populations urbaines et divergence entre elles ; diversité génétique locale *versus* régionale ; divergence entre populations situées de part et d'autre de l'agglomération.

Les simulations effectuées à partir d'agglomérations urbaines théoriques devraient aussi nous permettre de distinguer les impacts écologiques dus à la dynamique de morphogenèse urbaine modélisée des impacts particuliers dus à la configuration géographique initiale de chaque cas d'application. Il est en effet possible que les configurations spatiales initiales aient une influence plus grande sur les différentes composantes de la biodiversité que les paramètres de morphogenèse urbaine.

### **4 - Implications des équipes et rôle du doctorant**

Le projet va impliquer 3 laboratoires et mettre en réseau un groupe de 8 personnes.

(1) Le laboratoire ThéMA (UMR associée aux universités de Franche-Comté et de Bourgogne) a conduit depuis les années 2000 des recherches sur les modèles urbains, en particulier sur la morphologie urbaine fractale, et sur la simulation de la croissance urbaine à partir de scénarios d'aménagement. Ce laboratoire a également développé des modèles spatiaux pour représenter les réseaux écologiques basés sur la théorie des graphes (Foltête et al., 2012) et expérimenté des méthodes pour évaluer les impacts potentiels de la croissance urbaine (Tannier et al., 2012 ; 2016). ThéMA aura donc en charge la conception des simulations urbaines à partir de scénarios basés sur des modèles urbains différenciés, et leur mise en œuvre par le biais de modélisations spatiales et calculs spécifiques.

(2) Le laboratoire Biogéosciences (UMR associée à l'université de Bourgogne) mène depuis plusieurs années des recherches sur les conséquences de la fragmentation des habitats et de l'urbanisation, en privilégiant notamment des approches de génétique des populations et de génétique du paysage (Arnoux et al. 2014 ; Bichet et al. 2015 ; Bailly et al. 2016 ; Khimoun et al. 2016 ; Bailly et al. 2017 ; Khimoun et al. 2017a ; 2017b). Les membres de ce laboratoire prendront en charge le volet génétique du projet, en établissant des profils type d'espèces animales de façon à représenter la variabilité des traits d'histoire de vie, en concevant les simulations de l'évolution génétique des populations en fonction du temps et des modifications d'usage du sol dues à la croissance urbaine, et en interprétant les modifications de la structure génétique des populations.

(3) Le laboratoire Environnement Ville Société (UMR multi-tutelles sur le site de Lyon) sera impliqué dans l'application des méthodes à un cas de ville réelle. Le projet bénéficiera des avancées du projet en cours ARMATURE2 (Labex IMU) portant sur la modélisation des réseaux écologiques dans l'agglomération lyonnaise, en lien avec des écologues de l'UMR Lehna, et occasionnant la constitution d'une carte d'occupation du sol à très haute résolution spatiale.

## 5 - Références bibliographiques

- Alberti M., Marzluff J.M., 2004. Ecological resilience in urban ecosystems: Linking urban patterns to human and ecological functions. *Urban Ecosystems* 7: 241-265.
- Alberti M., 2005. The effects of urban patterns on ecosystem function. *International Regional Science Review* 28, 168–192.
- Arnoux E., Eraud C., [...], Garnier S. 2014. Morphology and genetics reveal an intriguing pattern of differentiation at a very small geographic scale in a bird species, the forest thrush *Turdus Iherminieri*. *Heredity* 113: 514-525
- Balkenhol N., [...], Sommer S., 2013. Landscape-level comparison of genetic diversity and differentiation in a small mammal inhabiting different fragmented landscapes of the Brazilian Atlantic. *Conservation Genetics* 14: 355-367.
- Benguigui L., Czamanski D., Marinov M., Portugali Y., 2000. When and Where Is a City Fractal? *Environment and Planning B: Planning and Design* 27: 507-519.
- Bichet C., Moodley Y., Penn D., Sorci G., Garnier S. 2015. Genetic structure in insular and mainland populations of house sparrows (*Passer domesticus*) and their haemosporidian parasites. *Ecology and Evolution* 5: 1639-1652
- Cavallès J., Frankhauser P., Peeters D., Thomas I. 2010. Residential equilibrium in a multifractal metropolitan area. *The Annals of Regional Science* 45(3): 681–704.
- Delaney K.S., Riley S.P.D., Fisher R.N., 2010. A Rapid, Strong, and Convergent Genetic Response to Urban Habitat Fragmentation in Four Divergent and Widespread Vertebrates. *PlosOne* 5(9): e12767
- Feng J., Chen Y., 2010. Spatiotemporal evolution of urban form and land-use structure in Hangzhou, China: Evidence from fractals. *Environment and Planning B: Planning and Design* 37: 838-856.
- Foltête J.C., Girardet X., Clauzel C., 2014. A methodological framework for the use of landscape graphs in land-use planning. *Landscape and Urban Planning* 124: 140-150.
- Frankhauser P., 1993. La fractalité des formes urbaines. *Anthropos*, Paris.
- Frankhauser P., 2015. From fractal urban pattern analysis to fractal urban planning concepts. In M. Helbich, J. J. Arsanjani, M. Leitner (eds.) *Computational approaches for urban environments, geotechnologies and the environment*, Springer, pp. 13-48.
- Frankhauser P., Tannier C., Vuidel G., Houot H., 2018. An integrated multifractal modelling to urban and regional planning. *Computers, Environment and Urban Systems* 67: 132-146.
- Galpern P., Manseau M., Fall A., 2011. Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation* 144: 44–55.
- Hitchings S.P., Beebe T.J.C., 1997. Genetic substructuring as a result of barriers to gene flow in urban *Rana temporaria* (common frog) populations: implications for biodiversity conservation. *Heredity* 79: 117–127.
- Hoban S., 2014. An overview of the utility of population simulation software in molecular ecology. *Molecular Ecology* 23: 2383-2401.
- Khimoun A., Eraud C., [...], Garnier S. 2016. Habitat specialisation predicts genetic response to fragmentation in tropical birds. *Molecular Ecology* 25: 3831-3844.
- Khimoun A., Ollivier A., Faivre B., Garnier S., 2017a. Level of genetic differentiation affects relative performances of EST- and genomic SSRs. *Molecular Ecology Resources* 17: 893-903.
- Khimoun A., Peterman W., Eraud C., Faivre B., Navarro N., Garnier S. 2017b. Landscape genetic analyses reveal fine-scale effects of forest fragmentation in an insular tropical bird. *Molecular Ecology* 26: 4906-4919.
- Landguth E.L., Bearlin A., Day C.C., Dunham J., 2017. CDMetaPOP: an individual-based, eco-evolutionary model for spatially explicit simulation of landscape demogenetics. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 4–11.
- Pflüger F.J., Signer J. Balkenhol N., 2019. Habitat loss causes non-linear erosion in specialist species. *Global Ecology and Conservation*.
- Ramalho C.E., Hobbs R.J., 2012. Time for a change: dynamic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 179-188.

- Sahraoui Y., Foltête J.C., Clauzel C., 2017. A multi-species approach for assessing the impact of land-cover changes on landscape connectivity. *Landscape Ecology* 32: 1819-1835.
- Saura S., Martinez-Millán J., 2000. Landscape patterns simulation with a modified random clusters method. *Landscape Ecology* 15: 661–678.
- Shen G., 2002. Fractal Dimension and Fractal Growth of Urbanized Areas. *Int. J. of Geographical Information Science*, 16: 437-519.
- Tannier C., Bourgeois M., Houot H., 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., Girardet X., 2012a. Assessing the capacity of different urban forms to preserve the connectivity of ecological habitats. *Landscape and Urban Planning* 105: 128-139.
- Tannier C., Vuidel G., Houot H., Frankhauser P., 2012b. Spatial accessibility to amenities in fractal and nonfractal urban patterns. *Environment and Planning B: Planning and Design* 39: 801-819.
- Van Strien M.J., Slager C.T.J., de Vries B., Grêt-Regamey A., 2016. An improved neutral landscape model for recreating real landscapes and generating landscape series for spatial ecological simulations. *Ecology and Evolution* 6: 3808–3821.
- Van Strien M.J., [...], Holderegger R., 2018. Models of coupled settlement and habitat networks for biodiversity conservation: conceptual framework, implementation and potential applications. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6: 41.
- Wu J., 2014. Urban ecology and sustainability: The state-of-the-science and future directions. *Landscape and Urban Planning* 125: 209-221.