

# Graphab 3.0: modéliser le rôle de la connectivité des habitats pour les processus écologiques paysagers avec des graphes multi-habitat

Équipe Graphab

Printemps 2024

**Résumé :** La connectivité des habitats occupe une place centrale dans les stratégies de conservation actuelles, et continue de faire l'objet de nombreuses recherches. Le concept initial de "connectivité du paysage" mettait l'accent sur le rôle du mouvement des espèces pour l'émergence de processus écologiques à l'échelle du paysage. En effet, les mouvements qui dépendent du degré de connectivité d'un paysage peuvent être la condition *sine qua none* pour (i) la survie de populations dans des taches d'habitat sous-optimales (par le biais d'effets sources-puits), (ii) l'accomplissement de leur cycle de vie si celui-ci s'effectue dans différents types d'habitat (complémentation paysagère), et (iii) pour l'accès à des ressources supplémentaires réparties au sein du paysage (supplémentation paysagère). Malgré les progrès significatifs de la modélisation de la connectivité, la plupart des approches ne considèrent pas les différents types d'habitat dont une même espèce peut bénéficier. Négliger cette complexité pourrait empêcher les modèles de révéler ce sur quoi le concept de connectivité mettait initialement l'accent : l'émergence de processus écologiques à l'échelle du paysage via le mouvement des espèces. Afin de pallier à cette lacune conceptuelle et méthodologique, nous proposons d'inclure plusieurs types d'habitat dans les modèles spatiaux de connectivité basés sur la théorie des graphes. Nous présentons dans ce document les bases théoriques de la modélisation des graphes multi-habitat, ainsi que la version 3.0 du logiciel Graphab qui la rend possible. En nous basant sur trois exemples d'application, nous illustrons comment ces modèles, plus directement ancrés dans la théorie écologique, peuvent accompagner la gestion de la biodiversité urbaine, la mise en œuvre de stratégies de lutte biologique en milieu agricole et la conservation des amphibiens. Cette liste d'applications n'étant pas exhaustive, nous espérons que cette méthode trouvera d'autres usages aussi bien pour la recherche en écologie que pour la conservation de la biodiversité.

## Avant-propos

Ce document vise à décrire les bases théoriques de la version 3.0 du logiciel Graphab, dédié à la modélisation de la connectivité écologique des habitats et basé sur la théorie des graphes (Foltête et al., 2021). Créé il y a plus de 10 ans au sein du laboratoire ThéMA (UMR 6049 - Université de Franche-Comté - CNRS, Besançon), ce logiciel a suscité des travaux de recherche sur la connectivité écologique et est utilisé pour guider les décisions en termes d'aménagement du territoire et de conservation de la biodiversité. Le développement du logiciel Graphab et les travaux connexes ont rassemblé une équipe de chercheurs et chercheuses. Les évolutions du logiciel présentées dans ce document sont issues des échanges ayant eu lieu lors de nos rencontres et projets de recherche respectifs.

## Contexte et objectifs

Depuis une quarantaine d'années, les travaux d'écologie du paysage tâchent de révéler la façon dont la structure du paysage affecte les processus écologiques et, par suite, la distribution spatiale et temporelle de la biodiversité. En mettant en lumière le rôle de l'hétérogénéité des paysages, ils établissent les bases théoriques sur lesquelles peuvent s'appuyer les stratégies de conservation de la biodiversité dans des paysages remaniés par les activités humaines et en constant changement.

Aux débuts des années 1990, Dunning et al. (1992) ont identifié plusieurs types de processus écologiques ayant lieu à l'échelle du paysage et ayant des conséquences majeures sur les populations. Ce faisant, ils ont justifié la pertinence des approches paysagères en écologie et mis l'accent sur ce qui constitue aujourd'hui encore le principal objet d'étude de l'écologie du paysage : le rôle de l'hétérogénéité du paysage pour l'émergence de processus écologiques. Ces auteurs mentionnaient tout d'abord les **effets source-puits**, par lesquels des espèces survivent dans des habitats sous-optimaux (puits) en bénéficiant de l'immigration d'individus provenant d'habitats optimaux situés à proximité (sources). Dans une telle situation, seule une analyse de l'hétérogénéité de la qualité des habitats dans le paysage permet d'expliquer la survie des populations dans les habitats puits. Par ailleurs, certaines espèces ont besoin de plusieurs types d'habitat pour accomplir leur cycle de vie. Sans cette complémentarité des habitats, elles ne peuvent persister dans le paysage, d'où le terme de **complémentation paysagère** choisi par Dunning et al. (1992). Le taxon dans lequel l'importance de cette complémentarité des habitats est la plus évidente est celui des amphibiens, qui séparent la phase de reproduction et les autres phases de leur cycle de vie entre mares ou étangs et zones humides ou forestières, respectivement (amphi- : de deux côtés, -bio : la vie). Enfin, certaines populations peuvent accomplir l'intégralité de leur cycle dans une tache d'habitat favorable, mais ont une dynamique démographique qui reflète l'acquisition de ressources supplémentaires en dehors de celle-ci. On parle alors de **supplémentation paysagère**. Ce processus écologique revêt une importance particulière en milieu agricole car certaines stratégies de lutte biologique par conservation en dépendent. En effet, certains ennemis naturels (ex. : coléoptères carabiques) des ravageurs de cultures (ex. : pucerons) se reproduisent et passent la majeure partie de leur cycle de vie dans les bordures de champs et jachères. Ils peuvent toutefois se déplacer au sein des cultures pour se nourrir des ravageurs lorsque les populations de ceux-ci sont grandes. Quand ce processus implique de grandes populations d'ennemis naturels, ceux-ci peuvent considérablement réguler les populations de ravageurs. Cela limite indirectement les dégâts qu'ils occasionnent sur les cultures et l'usage de pesticides parfois employés pour y remédier.

Peu après la publication de l'article de Dunning et al. (1992), Taylor et al. (1993) ont pertinemment fait remarquer que ces processus écologiques ne pouvaient avoir lieu qu'à la condition que les mouvements des individus soient possibles. Ces mouvements, et les processus écologiques qu'ils provoquent,

sont dépendants de la perméabilité du paysage aux déplacements des individus. Cette perméabilité est elle-même dépendante de l'hétérogénéité du paysage. Taylor et al. (1993) ont alors introduit le terme de "connectivité du paysage" (*landscape connectivity*), qu'ils définissaient comme "le degré auquel le paysage facilite ou limite les mouvements entre les taches de ressources"<sup>1</sup>. Cet article et cette définition ont été cités plusieurs milliers de fois par la suite, mais le contexte dans lequel elle a été formulée et son lien avec les processus mis en évidence par Dunning et al. (1992) ont souvent été négligés.

En 2006, les mêmes auteurs (Taylor et al., 2006) ont rédigé un texte dans lequel ils indiquent comment modéliser la connectivité du paysage de façon plus rigoureuse. Ils alertent notamment sur le fait que le terme "connectivité du paysage" est imprécis dans la mesure où la perméabilité d'un paysage doit s'évaluer pour une espèce donnée qui occupe un habitat précis. De manière générale, et probablement encore plus suite à ces mises en garde, les modèles de connectivité ont concerné un seul type d'espèce, de taxon ou de profil écologique occupant un seul type d'habitat. Conséquemment, le rôle de la connectivité pour que des processus écologiques émergent du déplacement des individus entre différents types de ressources (source-puits, complémentaires ou supplémentaires) a peu à peu été négligé.

Dans la mesure où les processus mis en évidence par Dunning et al. (1992) jouent un rôle clé pour le maintien de la biodiversité dans des paysages hétérogènes et la lutte biologique, entre autres, il apparaît primordial d'intégrer différents types d'habitat et de mouvement dans les modèles de connectivité. Parmi ces modèles, certains consistent à représenter le réseau d'habitats sous la forme d'un graphe comportant des nœuds (taches d'habitat) reliés entre eux par des liens (chemins de déplacement potentiels). Le graphe paysager obtenu fournit une représentation spatiale de la connectivité des habitats au sein d'un paysage et sert de support au calcul d'indicateurs locaux et globaux de connectivité (Urban and Keitt, 2001). Alors que les graphes paysagers se basent traditionnellement sur un seul type d'habitat (graphe mono-habitat), nous proposons d'étendre cette méthode de modélisation pour qu'ils en incluent plusieurs et considèrent la diversité des liens entre ces différents types d'habitat (Clauzel et al., 2024; Savary et al., 2024).

Afin de rendre accessible au plus grand nombre ces modèles de connectivité, nous avons publié une nouvelle version du logiciel open-source Graphab. Dans les sections qui suivent, nous présentons tout d'abord les évolutions majeures distinguant Graphab 3.0 des versions précédentes. Puis, nous illustrons son utilisation dans le cadre de trois cas d'étude, dédiés à la modélisation : (i) des potentielles dynamiques source-puits affectant la biodiversité urbaine, (ii) des déplacements entre milieux semi-naturels et champs cultivés au cœur des stratégies de lutte biologique et (iii) des migrations saisonnières des amphibiens conditionnant leur reproduction et survie à long terme au sein de réseaux d'habitats composites. Nous concluons en suggérant des améliorations futures de cette approche.

---

1. "Landscape connectivity is the degree to which the landscape facilitates or impedes movement among resource patches." (Taylor et al., 1993)

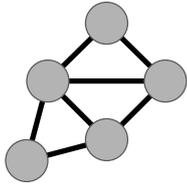
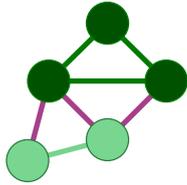
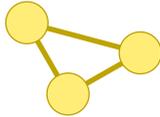
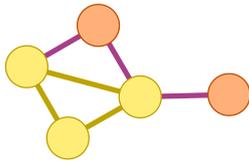
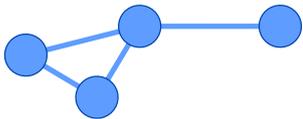
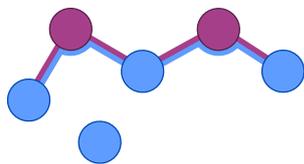
| Exemples théoriques                       | Graphe mono-habitat   | Graphe multi-habitat   | Exemples d'applications  |
|---|---|--|--|
| <b>a</b><br><br>Effets source-puits       |    |    | <b>Connectivité en milieu urbain</b><br><ul style="list-style-type: none"> <li>● Forêt</li> <li>● Espaces verts urbains</li> <li>— Entre forêts</li> <li>— Entre forêts et espaces verts</li> <li>— Entre espaces verts urbains</li> </ul> |
| Type d'habitat                            | ● Noeud (unique type)   | ● Source ● Puits   |  |
| Type de mouvement                         | — Lien (unique type)  | — Entre sources — Entre sources et puits — Entre puits                               |  |
| <b>b</b><br><br>Supplémentation paysagère |   |   | <b>Lutte biologique</b><br><ul style="list-style-type: none"> <li>● Bordures de champs et jachères</li> <li>● Cultures</li> <li>— Déplacement facultatif des ennemis naturels</li> <li>— Dispersion des ennemis naturels</li> </ul>        |
| Type de ressource                         | ● Ressource 1   | ● Ressource 2  |  |
| Type de mouvement                         | — Dispersion  | — Recherche de ressources supplémentaires  |  |
| <b>c</b><br><br>Complémentation paysagère |  |  | <b>Réseaux d'habitats pour amphibiens</b><br><ul style="list-style-type: none"> <li>● Forêt (nourrissage, hibernation)</li> <li>● Mares, étangs (reproduction)</li> <li>— Migration saisonnière</li> <li>— Dispersion</li> </ul>           |
| Type d'habitat                            | ● Type 1  | ● Type 2   |  |
| Type de mouvement                         | — Entre type 1  | — Entre types 1 et 2   |  |

FIGURE 1 – Les graphes multi-habitat (colonne centrale droite) offrent un avantage par rapport aux graphes d'habitat unique (colonne centrale gauche) pour modéliser comment la connectivité entre différents types d'habitats et différents déplacements fait apparaître les processus écologiques suivants à l'échelle du paysage : (A) effets source-puits, (B) supplémentation du paysage, et (C) complémentation du paysage (cadres séparés verticalement). Les taches d'habitat (nœuds) et les chemins de déplacement (liens) sont représentés par des cercles simples ou des lignes épaisses, respectivement ; les couleurs spécifiant les types d'habitat/ressource et les types de déplacement auxquels ils correspondent, pour les graphes d'habitats multiples (une seule couleur dans les autres cas). La colonne la plus à droite fournit des exemples d'application (cf. section Études de cas) pour lesquels l'approche des graphes multi-habitats s'avérera utile.

## Le logiciel Graphab en quelques mots

Le logiciel **Graphab** permet de modéliser des réseaux de taches d'habitat à partir de cartes d'occupation du sol, en mobilisant la théorie des graphes. Un des avantages majeurs de cet outil, comparé à d'autres outils de modélisation de la connectivité, est qu'il permet à la fois de construire et de visualiser des graphes, de réaliser les analyses de connectivité, et de les lier à des données externes. Programmé dans le langage Java, il peut être utilisé par le biais d'une interface graphique, aussi bien qu'à l'aide de lignes de commandes, d'un plugin QGIS ou d'un package R (Foltête et al., 2021). Les résultats de la modélisation sont exportables et utilisables par une vaste gamme d'applications, pour des analyses statistiques et représentations cartographiques en particulier.

Les utilisateur.ice.s de Graphab doivent préalablement préparer une carte du paysage qui permettra de distinguer les taches d'habitat du reste de la matrice paysagère, et de calculer les chemins potentiels de déplacement. Le plugin QGIS Graphab peut être d'une aide précieuse pour ces étapes préalables. Ils/elles doivent également connaître un certain nombre de paramètres qui détermineront la façon dont les habitats sont délimités, les chemins calculés, et dont le graphe en lui-même sera créé et les métriques calculées à partir de celui-ci. Nous renvoyons les lecteur.ice.s aux [tutoriels et guides d'utilisation du logiciel disponibles en ligne](#).

Ces étapes de modélisation s'accompagnent en pratique de la création d'un "projet Graphab", stocké en tant que dossier dans l'ordinateur de l'utilisateur.ice. Dans les versions initiales (< 3.0), la création du projet imposait la définition d'un seul type de taches d'habitat<sup>2</sup>. Par ailleurs, les jeux de liens créés dans le projet étaient tous définis par rapport à cet unique type d'habitat. La version 3.0 rend cela plus flexible et permet d'intégrer plusieurs types d'habitat. Les principales modifications et leurs implications pour l'ensemble du processus de modélisation sont décrites ci-après.

## Dernières modifications du logiciel

La version 3.0 de Graphab élargit les possibilités des précédentes versions en permettant la modélisation de la connectivité entre plusieurs types d'habitat. Lors de la création d'un projet, les utilisateur.ice.s peuvent créer plusieurs types d'habitat, définis à partir de la même carte du paysage, ou à partir de couches vectorielles. Deux choix s'offrent ensuite à eux.elles pour créer les jeux de liens, c'est-à-dire les trajectoires spatiales et les distances-coûts associées aux chemins de déplacement potentiels :

1. L'option la plus simple consiste à calculer les chemins reliant tous les types d'habitat, quelle que soit leur nature, comme dans les versions précédentes. La distinction des taches d'habitat selon leur type sera néanmoins conservée pour les calculs ultérieurs.
2. La seconde option consiste à calculer séparément les chemins reliant les taches d'habitat de chaque type (liens "intra-habitat"), et/ou les liens reliant les taches d'un type à celles d'un autre type (liens "inter-habitat").

Par la suite, chacun de ces ensembles de taches d'habitat et de liens peuvent être considérés conjointement ou séparément pour créer des graphes paysagers. Les critères topologiques définissant les liens inclus dans un graphe à partir de contraintes de voisinage ou de distances peuvent être différents pour chacun des ensembles de liens lors de la création des graphes.

---

2. Elles pouvaient néanmoins correspondre à plusieurs classes d'occupation du sol.

À titre d'exemple, une personne intéressée par les mouvements d'une espèce animale occupant des forêts et se nourrissant de façon saisonnière dans les cultures agricoles (ex. : sangliers) pourra créer un projet avec deux types d'habitat : des forêts, des parcelles agricoles (ex. : maïs). Elle pourra ensuite calculer d'une part les liens entre forêts, qui représenteront le processus de dispersion, et d'autre part les liens entre forêts et parcelles agricoles, qui représenteront les mouvements permettant de compléter leur alimentation. Par suite, un graphe incluant les liens, potentiellement longs, entre forêts pourra être créé pour modéliser la dispersion. Un second graphe n'incluant que les liens entre forêts et parcelles agricoles pourra être créé pour représenter les mouvements saisonniers destinés à l'alimentation. De fortes contraintes de distance ou de topologie (ex. : déplacements d'une forêt aux parcelles voisines de 5 km seulement) rendront plus réaliste la topologie de ce dernier.

Bien que la topologie des graphes et leur représentation cartographique soient en elles-mêmes informatives, le plus souvent, des métriques de connectivité sont calculées à partir de ces graphes. Ces métriques quantifient la connectivité des habitats au niveau des taches individuelles, d'un ensemble de taches connectées ou de l'ensemble du réseau qu'elles forment. Nous avons adapté ces métriques à la particularité d'un modèle incluant différents types d'habitat et/ou de liens entre eux. Étant donné qu'un nombre réduit de métriques suffit le plus souvent à caractériser sans redondance les différentes façons par lesquelles une tache d'habitat contribue à la connectivité, nous décrivons ci-après l'adaptation d'une métrique globale et de deux métriques locales aux graphes multi-habitat <sup>3</sup>.

Pour toutes les métriques présentées ci-après, rappelons que les calculs se basent sur un kernel de mouvement, c'est-à-dire une relation entre la distance parcourue et la probabilité que le mouvement ait lieu. Intuitivement, plus la distance est longue, plus la probabilité qu'un individu la parcoure est faible. Cette relation a été étudiée par le passé dans le cadre de l'analyse des mouvements conduisant à la colonisation de taches d'habitat dans des paysages fragmentés (voir les travaux de [Hanski \(1989\)](#), entre autres). Aussi, le postulat le plus commun considère que cette relation correspond à une fonction exponentielle négative reliant la distance  $d_{ij}$  entre les taches  $i$  et  $j$  à la probabilité de mouvement  $p_{ij}$  entre elles, tel que :  $p_{ij} = e^{-\alpha \times d_{ij}}$ . Dans ce cadre, le paramètre  $\alpha$  détermine la forme de la relation, et donc le déclin de la probabilité de mouvement à mesure que la distance augmente. Dans Graphab, la valeur de  $\alpha$  est fixée par l'utilisateur, qui spécifie une distance à laquelle est associée une probabilité de mouvement.

Dans un projet Graphab multi-habitat, les liens et types d'habitat considérés lors du calcul des métriques dépendent du graphe à partir duquel la métrique est calculée. Néanmoins, de manière générale, la valeur d'une métrique est déclinée par type d'habitat. Nous illustrons cela en considérant un graphe incluant des taches de deux types ( $a$  et  $b$ ) et les liens "intra-habitat" ( $aa$  ou  $bb$ ) aussi bien qu'"inter-habitat" ( $ab$ ) :

- La métrique globale de Connectivité Équivalente (EC) mesure la quantité d'habitat atteignable à l'échelle de l'ensemble du réseau d'habitat. Lors de son calcul, ainsi que du calcul des métriques suivantes, les nœuds du graphe sont pondérés par leur "capacité", c'est-à-dire le plus souvent par leur surface car les données permettant d'estimer leur véritable qualité écologique et capacité de charge sont rares. On peut considérer que la quantité totale d'habitat atteignable dans une zone est égale à la somme des capacités des taches. Néanmoins, pour tenir compte des contraintes de connectivité et du caractère atteignable de taches non contiguës, le calcul doit intégrer leur configuration spatiale (nombre et positions relatives) et les distances qui les séparent. La formule de la métrique EC est ainsi ([Saura et al., 2011](#)) :

---

3. Nous renvoyons vers les travaux de [Rayfield et al. \(2011\)](#) pour une analyse de la redondance des métriques de connectivité ; et vers les références suivantes pour des preuves empiriques de leur influence sur des réponses biologiques : [Daniel et al. \(2023\)](#), [Mony et al. \(2018\)](#) et [Savary et al. \(2022\)](#).

$$EC = \sqrt{\sum_i^n \sum_j^n a_i a_j e^{-\alpha \times d_{ij}}} \quad (1)$$

Dans la formule,  $n$  correspond au nombre total de taches d'habitat,  $e^{-\alpha \times d_{ij}}$  est la probabilité de mouvement entre  $i$  et  $j$  compte-tenu de la distance-coût  $d_{ij}$  entre elles et  $\alpha$  est le paramètre contrôlant le déclin de la probabilité de mouvement à mesure que  $d_{ij}$  augmente. La valeur de la métrique peut être interprétée comme la surface d'une tache unique au sein de laquelle la quantité d'habitat atteignable serait équivalente à celle qui est atteignable pour l'espèce par le biais de ses mouvements au sein du réseau de taches d'habitat.

Lorsqu'on distingue des taches d'habitat de natures différentes dans un graphe, on peut évaluer la contribution respective de chacun de ces types et des connexions entre eux à la quantité d'habitat atteignable totale. La métrique EC est égale à la racine carrée d'une somme de termes impliquant des paires de taches  $i$  et  $j$ . Supposons que ces taches appartiennent au type d'habitat  $a$  ou  $b$ . Il est alors possible de restreindre cette somme aux termes correspondant à des taches  $i$  et  $j$  (i) toutes deux du type  $a$ , (ii) toutes deux du type  $b$  ou (iii) du type  $a$  pour l'une et  $b$  pour l'autre. On obtient ainsi les trois composantes de la métrique EC<sup>4</sup> :

- $EC_{a,a}$  : quantité d'habitat équivalent pour le type d'habitat  $a$
  - $EC_{b,b}$  : quantité d'habitat équivalent pour le type d'habitat  $b$
  - $EC_{a,b}$  : connectivité entre les habitats de type  $a$  et  $b$
- La métrique nommée Flux est une métrique locale estimant la quantité d'habitat atteignable depuis chaque tache d'habitat  $i$ . Le calcul effectué est une somme des capacités  $a_j$  des  $n$  taches  $j$  connectées à la tache  $i$ , pondérée par la probabilité de mouvement entre  $i$  et chacune des taches  $j$ , tel que :

$$F_i = \sum_j^n a_j e^{-\alpha \times d_{ij}} \quad (2)$$

Dans un graphe multi-habitat, il est possible de distinguer les valeurs de la métrique en fonction de la nature de la tache focale  $i$  pour laquelle on la calcule, mais également en fonction de la nature des taches  $j$ . Soit les types d'habitat  $a$  et  $b$ , on obtient alors les valeurs suivantes :

- $F_{a \rightarrow a}$  : quantité d'habitat  $a$  atteignable depuis une tache de type  $a$
  - $F_{a \rightarrow b}$  : quantité d'habitat  $b$  atteignable depuis une tache de type  $a$
  - $F_{b \rightarrow a}$  : quantité d'habitat  $a$  atteignable depuis une tache de type  $b$
  - $F_{b \rightarrow b}$  : quantité d'habitat  $b$  atteignable depuis une tache de type  $b$
- La métrique nommée Centralité Intermédiaire (ou *Betweenness Centrality*, BC) évalue quant à elle la contribution d'une tache d'habitat donnée à la connectivité entre d'autres taches d'habitat. Elle est égale au nombre de fois où la tache focale  $i$  se trouve sur le chemin le plus court entre deux autres taches du graphe lorsqu'on considère l'intégralité des paires de taches, hormis celles incluant la tache  $i$ . Lorsque la tache  $i$  se trouve sur ce chemin, le terme de la somme contribuant à la valeur totale de cette métrique est pondéré par le produit des capacités des taches impliquées et par la probabilité qu'un mouvement ait lieu entre elles. La formule est ainsi :

$$BC_i = \sum_j \sum_k a_j a_k e^{-\alpha d_{jk}} \quad (3)$$

$j, k \in \{1, \dots, n\}, k < j, i \in P_{jk}$

Dans ce cadre,  $P_{jk}$  est l'ensemble des taches localisées sur le chemin de moindre coût entre les taches  $j$  et  $k$ .  $i$  doit en faire partie pour que leur connexion contribue à la valeur de BC. Une

---

4. Vu que la métrique EC est la racine carrée d'une somme de termes, la somme de ces composantes n'est pas égale à la métrique globale car :

$$EC_{Global} = \sqrt{EC_{a,a}^2 + EC_{b,b}^2 + EC_{a,b}^2}$$

tache  $i$  ayant une valeur de BC importante joue un rôle important dans le réseau, en permettant des connexions indirectes, potentiellement à longue distance, entre d'autres taches, d'où le terme de centralité intermédiaire.

Dans le cadre d'un graphe multi-habitat, il est possible de décliner la valeur de BC en plusieurs composantes. Ainsi, on peut estimer le rôle d'une tache de type  $a$  à la connectivité entre d'autres taches de type  $a$  ( $BC_{aa}^a$ ), entre des taches de type  $b$  ( $BC_{bb}^a$ ) ou entre des taches de type  $a$  et des taches de type  $b$  ( $BC_{ab}^a$ ); et inversement le rôle d'une tache de type  $b$  à la connectivité entre d'autres taches de type  $b$  ( $BC_{bb}^b$ ), entre des taches de type  $a$  ( $BC_{aa}^b$ ) ou entre des taches de type  $a$  et des taches de type  $b$  ( $BC_{ab}^b$ ).

Avec Graphab 3.0, les décompositions de métriques présentées ci-dessus sont également possibles lorsqu'on considère plus de deux types d'habitat, et pour d'autres métriques de connectivité incluses dans Graphab. De même, la plupart des autres fonctionnalités de Graphab précédemment disponibles pour des graphes à un seul type d'habitat sont désormais utilisables pour des graphes multi-habitat (ex. : addition de taches, analyses de modularité, métriques calculées au niveau des liens). Enfin, bien que nous ne le présentions pas dans ce document, la relation entre des graphes paysagers et des données biologiques peut désormais être analysée en incluant des nœuds correspondant à des sites d'échantillonnage. Cela permet de caractériser au mieux leurs relations avec des taches d'habitat de différents types. Pour plus de détails, nous renvoyons les utilisateurs vers les manuels d'utilisation de Graphab 3.0 : <https://sourcesup.renater.fr/www/graphab/v3/>.

## Cas d'étude

Dans les trois études de cas suivantes, nous illustrons comment les graphes multi-habitat peuvent contribuer à une meilleure compréhension des processus écologiques à l'échelle du paysage et orienter l'aménagement du territoire.

### **Modéliser les potentielles dynamiques source-puits entre habitats urbains et péri-urbains**

Bien que l'urbanisation constitue un filtre environnemental majeur réduisant la diversité des espèces en milieu urbain, les habitats urbains hébergent les populations d'un nombre important d'espèces. Les conditions biotiques et abiotiques locales affectant la dynamique éco-évolutive de ces populations dépendent fortement des pratiques de gestion des habitats, mais aussi de leur taille, distribution spatiale et proximité avec des habitats péri-urbains potentiellement moins anthropisés. Ainsi, le rôle de la connectivité des habitats dans le maintien de la biodiversité urbaine a fait l'objet d'un corpus scientifique important ces dernières décennies (ex. : Balbi et al. (2018), Beninde et al. (2015), Khiali-Miab et al. (2022), LaPoint et al. (2015), Tannier et al. (2012) ou Tannier et al. (2016)). Dans le même temps, le développement et la restauration d'infrastructures végétalisées contribuant positivement à la connectivité des habitats est devenu un des piliers des stratégies de conservation de la biodiversité urbaine.

Dans ce cadre, il est primordial de déterminer à quel point les populations urbaines se maintiennent principalement grâce aux connexions qui s'effectuent entre elles, réduisant leurs risques d'extinction et de consanguinité à long terme, ou à l'inverse par des échanges avec les populations péri-urbaines. Il est également important de localiser les taches d'habitat qui contribuent à chacun de ces types de mouvement, aussi bien dans une perspective de compréhension de ces dynamiques, que pour l'aménagement des paysages urbains.

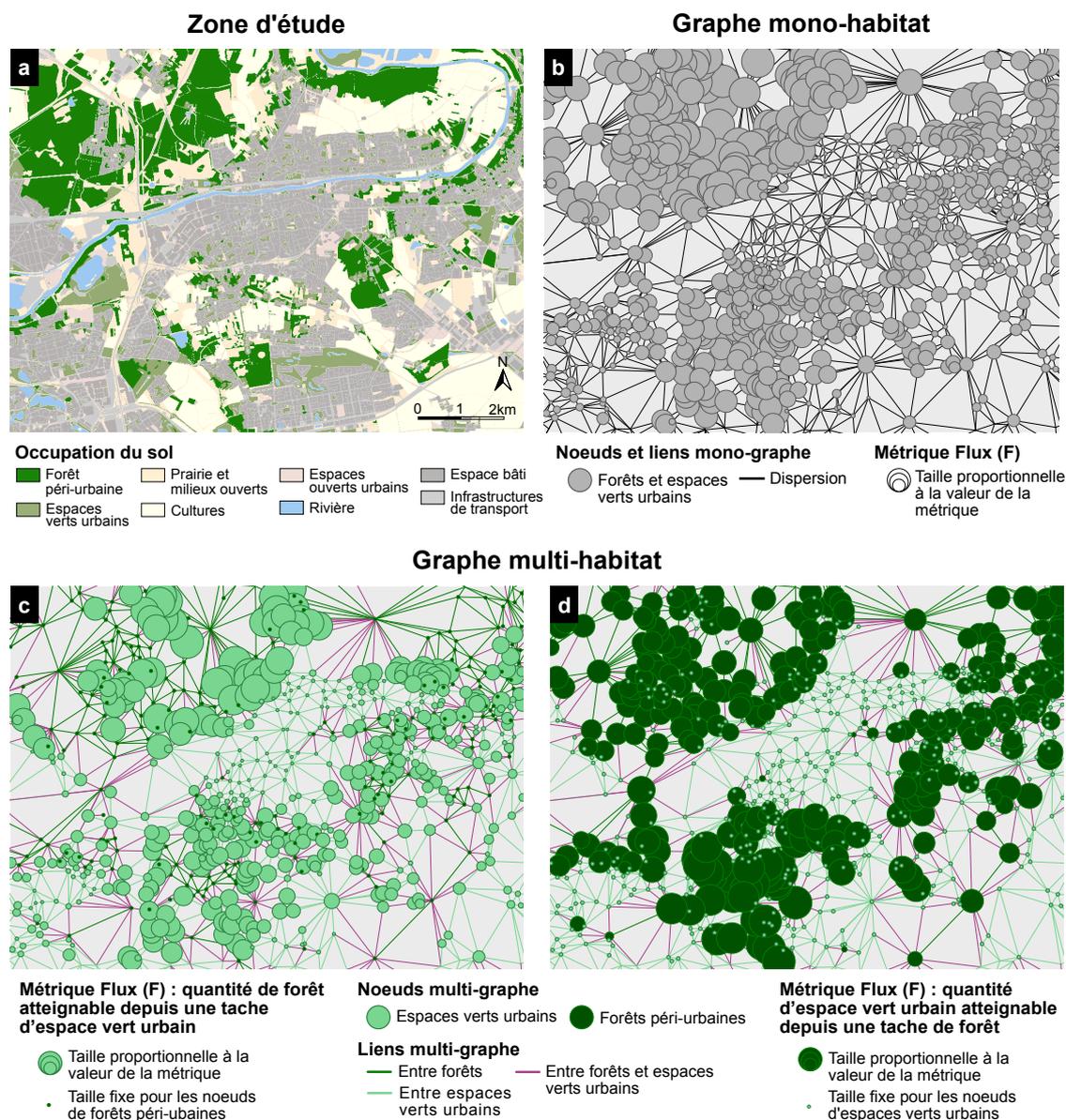


FIGURE 2 – (A) Occupation du sol de la zone d'étude, située en Île-de-France (48°86'N, 2°72'E). Graphes mono-habitat (B) et multi-habitat (C, D) représentant la connectivité d'un réseau de taches d'habitat composé d'espaces verts urbains boisés (vert clair) et de forêts (vert foncé), tous deux représentés en gris dans le graphe mono-habitat. La connectivité entre chaque tache et les taches alentours est évaluée par la métrique Flux (F). Les valeurs sont représentées au niveau de chaque tache (noeud) par des cercles dont la taille est proportionnelle à la valeur de la métrique. Dans le graphe mono-habitat (B), ces cercles sont gris et la métrique F évalue à la fois la quantité de forêt et d'espaces verts urbains atteignable depuis chaque tache, quelle que soit sa nature. En revanche, dans le graphe multi-habitat, les cercles sont vert clair lorsque la métrique F évalue la quantité de forêt atteignable depuis une tache d'espace vert urbain (C) et vert foncé quand elle évalue la quantité d'espace vert urbain atteignable depuis une tache de forêt (D). Les liens des graphes sont uniformément gris dans le graphe mono-habitat (B), tandis qu'ils sont vert foncé, vert clair ou violet lorsqu'ils représentent les connexions entre forêts, entre espaces verts urbains, ou entre forêts et espaces verts urbains, respectivement, dans le graphe multi-habitat (C, D).

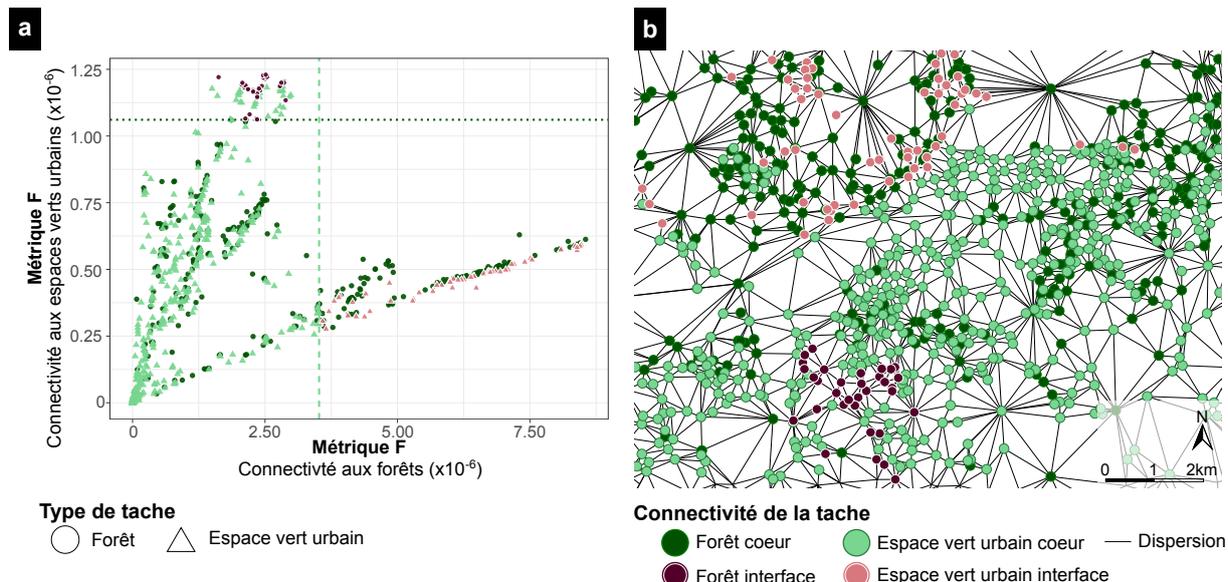


FIGURE 3 – Contrastes de connectivité révélés par les graphes multi-habitat parmi les taches de chaque type d’habitat. (A) Relation entre la quantité de forêt atteignable (axe des  $x$ ) depuis des taches de forêt (cercles) ou depuis des taches d’espace vert urbain (triangles), et la quantité d’espace vert urbain (axe des  $y$ ) atteignable depuis des taches de forêt ou d’espace vert urbain. Ces quantités sont mesurées à l’aide de la métrique Flux. Chaque point correspond à une tache. Les taches d’espace vert urbain situées à droite de la ligne verticale en pointillés (orange clair) prennent des valeurs pour la métrique Flux mesurant la connectivité aux forêts appartenant au 9<sup>e</sup> décile de sa distribution. Elles sont donc les plus connectées aux taches de forêt. De façon similaire, les taches de forêt situées au-dessus de la ligne horizontale en pointillés (violette) prennent des valeurs pour la métrique Flux mesurant la connectivité aux espaces verts urbains appartenant au 9<sup>e</sup> décile de sa distribution, et sont donc les mieux connectées à cet habitat. (B) Localisation spatiale des taches d’habitat, selon la relation entre leur connectivité aux forêts et aux espaces verts urbains. Les taches de forêt au dessus de la ligne horizontale en pointillés sur le panneau A et les taches d’espace vert urbain à droite de la ligne verticale en pointillés sont représentées de la même couleur sur le panneau B.

En effet, si la dynamique des populations urbaines n’assure pas leur maintien à long terme sans immigration d’individus provenant d’habitats péri-urbains, alors leurs taches d’habitat pourront être considérées comme des puits (Lepczyk et al., 2017; Pulliam, 1988; Stillfried et al., 2017). La stratégie de conservation prioritaire consistera alors à restaurer leur qualité locale. En outre, si les mouvements entre habitats urbains et péri-urbains assurent la viabilité des populations urbaines, les connexions permettant ce type de mouvements devront également faire l’objet de mesures de conservation.

Pour détecter ces dynamiques et cartographier avec acuité les mouvements qui les font émerger, il est essentiel de tenir compte de l’hétérogénéité des habitats urbains et péri-urbains. Dans ce cas, il faudra distinguer des habitats qui sont potentiellement similaires d’un point de vue structurel, mais qui sont localisés dans la ville ou à sa périphérie. Les habitats localisés au cœur des villes seront probablement soumis à une forte gestion dans un environnement très anthropisé (parcs urbains, pelouses urbaines), tandis que les habitats plus périphériques seront au contraire soumis à des dynamiques plus spontanées dans un environnement moins anthropisé (forêts, prairies). Les graphes multi-habitat présentent l’avantage de distinguer ces habitats et de tenir compte de cette distinction pour modéliser la connectivité. Il est ainsi possible d’identifier les taches d’habitat et les chemins de chaque type qui contribuent le plus aux mouvements entre habitats urbains et péri-urbains.

Pour illustrer cette approche, nous avons modélisé le réseau de taches de forêt et d’espace vert urbain au niveau de communes d’Île-de-France (48°86’N, 2°72’E; Figure 2). Nous avons utilisé une carte d’occupation du sol de 2017 produite par l’Institut Paris Région, incluant 9 types d’occupation du sol et rasterisée à une résolution spatiale de 2 m. Bien que nous ayons distingué deux types d’habitat, les chemins de dispersion potentiels considérés pour ce modèle ont été calculés entre toutes

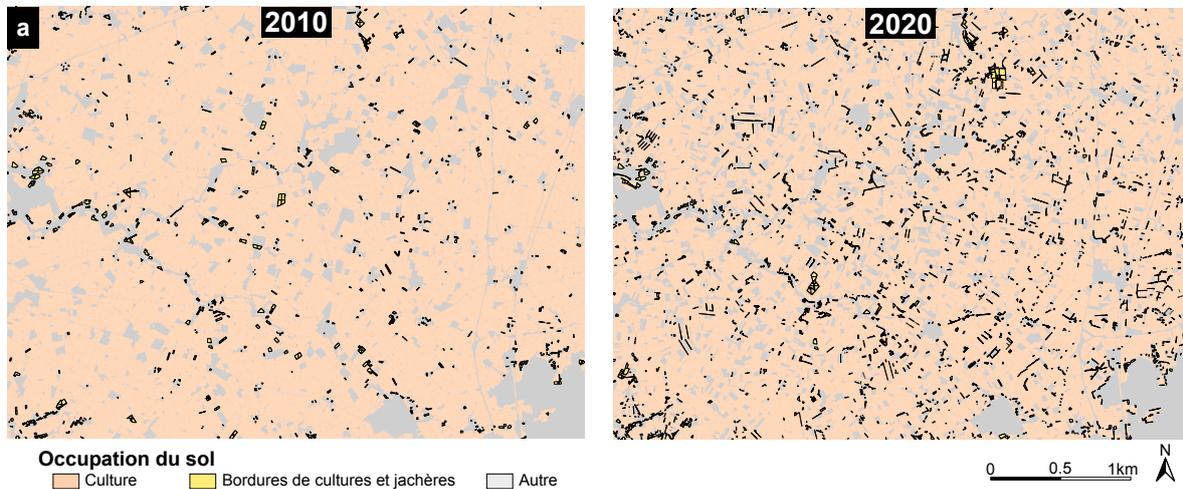
les paires de taches. Nous avons également conservé tous ces types de liens dans le graphe paysager. La connectivité a été évaluée au niveau de chaque tache à l'aide de la métrique de Flux (F), décomposée comme indiqué dans la section précédente. Cette analyse a révélé la complémentarité des taches de forêt et d'espace vert urbain pour la connectivité des habitats dans la zone d'étude, indiquant les facteurs potentiels de la dynamique démographique et de la diversité génétique et spécifique des populations qu'ils abritent (Figure 2). La Figure 3 révèle la valeur ajoutée des analyses basées sur des graphes multi-habitat. En effet, elle met en évidence les taches de forêt qui sont les plus connectées aux espaces verts urbains, ainsi que les espaces verts urbains les plus connectés aux forêts. Dans la mesure où ces taches ne coïncident pas nécessairement, les gestionnaires de l'espace urbain et de sa biodiversité peuvent nettement bénéficier de ces analyses pour affiner la déclinaison des mesures de conservation dans leurs territoires. Ces analyses peuvent également se révéler utiles pour planifier des inventaires et échantillonnages destinés à l'évaluation et à la compréhension de la dynamique de la biodiversité locale.

### **Orienter la gestion des habitats semi-naturels en milieu agricole pour optimiser la lutte biologique**

La modélisation que nous introduisons ici trouve également des applications pour comprendre les processus écologiques à l'œuvre dans les agro-écosystèmes. Cela revêt une importance particulière dans la mesure où cette compréhension est un des principaux leviers à disposition pour rendre la production agricole plus soutenable. En effet, bien que les ravageurs de cultures aient été régulés à l'aide de produits phytosanitaires pendant des décennies, les pratiques de lutte biologique aujourd'hui mises en œuvre se basent sur les processus écologiques pour réduire leurs populations. Dans ce cadre, une des principales stratégies consiste à favoriser les prédateurs des ravageurs de cultures, aussi appelés ennemis naturels (régulation *top-down*). Pour cela, la lutte biologique par conservation tâche de préserver les habitats semi-naturels permettant le cycle de vie des populations d'ennemis naturels dans les agro-écosystèmes. Il s'agit par exemple de bandes enherbées (ex. : *beetle banks*), de parcelles laissées en jachère, ou de bordures de champs non soumises au labour. Pour favoriser ce genre de pratiques, les réformes successives de la Politique Agricole Commune (PAC) ont subventionné les agriculteur.ice.s afin d'infléchir leurs choix d'assolement.

Néanmoins, le succès de la lutte biologique par conservation dépend également de la capacité des ennemis naturels à quitter leur habitat principal pour compléter leur alimentation par la prédation de ravageurs de cultures au niveau des parcelles. Pour que ce processus de supplémentation paysagère contribue à la régulation des ravageurs, la configuration spatiale des habitats semi-naturels et des parcelles agricoles doit donc être adéquate, et les mouvements entre eux possibles. Les graphes multi-habitat apparaissent comme l'outil idéal pour modéliser les mouvements entre ces habitats et identifier les configurations spatiales optimales pour qu'ils contribuent à la lutte biologique.

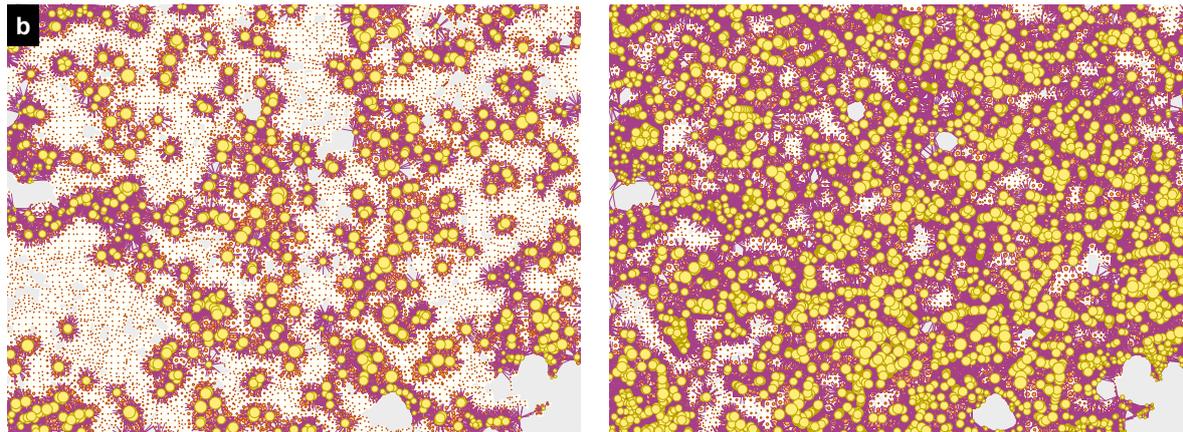
Dans ce cadre, le réseau d'habitats se compose d'habitats semi-naturels et de parcelles agricoles. Les connexions sur lesquelles l'analyse doit se focaliser sont celles qui relient les premiers aux seconds et s'effectuent à courte distance lors de déplacements saisonniers. Une fois le graphe multi-habitat construit pour représenter ce réseau, on peut évaluer sa connectivité globale. Si un tel modèle est réalisé pour le même paysage à deux dates différentes, on peut ainsi comparer à quel point deux assolements différents contribuent à la lutte biologique. Par ailleurs, les métriques de connectivité locale permettent de localiser les habitats semi-naturels constituant les principaux réservoirs d'ennemis naturels, et réciproquement, les parcelles agricoles vers lesquelles il est le plus probable qu'ils se déplacent. Les agriculteur.ice.s pourront ainsi orienter leurs choix d'assolement dans une optique d'optimisation de la lutte biologique, en fonction des contraintes de configuration des parcelles.



**Occupation du sol**  
 Culture Bordures de cultures et jachères Autre

0 0.5 1km N

### Multiple habitat graphs



**Métrie Flux (F) : quantité de cultures atteignables depuis les habitats semi-naturels**

○ Taille proportionnelle à la valeur de la métrique

**Métrie Flux (F) : quantité d'habitats semi-naturels atteignables depuis les cultures**

○ Taille proportionnelle à la valeur de la métrique

**Noeuds du graphe**

○ Habitats semi-naturels ○ Cultures

**Liens du graphe**

— Dispersion des ennemis naturels et ravageurs

FIGURE 4 – Connectivité du réseau d'habitat composé d'une part de cultures annuelles et d'autre part d'habitats semi-naturels dans un paysage agricole du centre de la France (48°08'N, 1°40'E), modélisé par des graphes multi-habitat pour les années 2010 et 2020. Les cultures annuelles (orange sur le panneau A) incluent des champs de céréale, maïs, betterave, pommes de terre, oléo-protéagineux et excluent les prairies, plantes fourragères pérennes et les plantations. Les habitats semi-naturels (jaune sur le panneau A) incluent les bordures de champs, les jachères et les bandes enherbées. La colonne de gauche correspond à l'année 2010, tandis que celle de droite correspond à l'année 2020. Les panneaux inférieurs représentent les graphes multi-habitat. Les liens entre habitats de types différents y sont représentés en violet. Les cercles représentant chaque nœud ont une taille proportionnelle aux valeurs de la métrique F, évaluant la quantité de cultures annuelles atteignable depuis les habitats semi-naturels (jaune) ou d'habitat semi-naturel atteignable depuis les cultures annuelles (orange).

Pour fournir un exemple de cette application, nous avons modélisé le réseau de cultures annuelles et d'habitats semi-naturels d'un paysage agricole du centre de la France (48°08'N, 1°40'E) pour les années 2010 et 2020 (Figure 4). Pour ce faire, nous avons utilisé la base de données géographiques du Registre Parcellaire Graphique (mise en ligne par l'ASP). Nous avons ainsi pu identifier deux types de taches d'habitat : (i) les cultures annuelles, incluant les champs de céréale, maïs, betterave, pomme de terre et oléo-protéagineux, et (ii) les habitats semi-naturels, incluant les bordures de champs, les jachères et les bandes enherbées. Nous avons ensuite modélisé les chemins entre ces habitats (inter-habitat), en excluant les chemins au sein de chacun de ces deux types (intra-habitat) et en considérant qu'ils suivaient le plus court chemin (distance euclidienne). Enfin, nous avons calculé la métrique globale de connectivité équivalente (EC) pour chacune des deux années, et la métrique de Flux au niveau de chaque type d'habitat.

Cette analyse diachronique a révélé des changements importants entre 2010 et 2020, liés d'une part aux réformes de la PAC et aux évolutions du marché agricole (coût des intrants, prix de vente des produits agricoles, notamment), et d'autre part à des changements dans la cartographie des parcelles. Ces derniers changements affectent probablement nos conclusions, mais cet exemple a pour unique vocation d'illustrer l'utilisation de nos modèles en contexte agricole. Tout d'abord, le nombre de taches d'habitat semi-naturel a été multiplié par neuf en 10 ans, pour une augmentation de 57 % de leur surface totale. Au contraire, le nombre de parcelles de cultures a augmenté de 26 % pour une diminution de 6 % de leur surface totale. De 2010 à 2020, ces différents changements dans le nombre, la taille moyenne et totale des champs cultivés et des taches d'habitat semi-naturel se sont traduits par une augmentation de 28 % de la connectivité équivalente du réseau qu'ils forment.

Ces changements dans l'assolement et la gestion des habitats sont visibles sur la carte, qui permet de localiser où ont eu lieu les augmentations et diminutions locales de connectivité (Figure 4). Une analyse fine peut alors être envisagée pour prédire la dynamique des ennemis naturels et ravageurs, et ainsi choisir les itinéraires techniques et l'assolement optimal.

### **Considérer les migrations saisonnières pour conserver les réseaux d'habitat composites pour amphibiens**

Les espèces qui utilisent différents habitats pour accomplir leur cycle de vie (ex. : amphibiens, chiroptères, poissons) sont particulièrement sensibles à l'arrangement spatial et à la connectivité de ces habitats complémentaires. Les amphibiens, choisis pour cet exemple, se reproduisent dans des milieux aquatiques, tels que des mares, et passent le reste de leur cycle de vie dans des milieux terrestres (ex. : forêts, zones humides). Cette stratégie dépend donc essentiellement du processus de complémentation paysagère et est tributaire de la perméabilité du paysage à leurs mouvements. Néanmoins, la plupart des analyses de connectivité des habitats dédiées aux amphibiens se concentrent sur un seul type d'habitat. Ainsi, l'utilisation de graphes multi-habitat permettrait de mieux modéliser le fait que la dispersion des amphibiens implique des mouvements entre mares se faisant par l'intermédiaire de milieux terrestres. En effet, un flux génétique entre deux populations d'amphibiens  $i$  et  $j$  nécessite par exemple que deux individus de la population  $i$  migrent vers une mare  $A$  pour s'y reproduire, puis que les juvéniles naissant dans cette mare migrent vers un milieu terrestre, et enfin, pour qu'il y ait véritablement flux génétique, que l'un d'eux se reproduise dans une mare  $B$  avec des individus de la population  $j$ . Notons également que l'échelle à laquelle ce processus est modélisé doit correspondre aux caractéristiques des mouvements de migration saisonnière des amphibiens.

Pour illustrer cette approche, nous avons modélisé à l'aide d'un graphe multi-habitat un réseau composé de deux types d'habitat (aquatiques et terrestres) reliés uniquement par des connexions

inter-habitat (Figure 5). La zone d'étude se situe dans une zone agricole du sud de la région parisienne (48°44'N, 2°17'E, Clauzel et al. (2024)). Nous avons construit la carte d'occupation du sol pour l'année 2021 en combinant des données de l'Institut Paris Région, de l'IGN pour les infrastructures de transport et d'une association naturaliste (SNPN) pour la localisation des mares. La carte d'occupation du sol inclut 21 catégories différentes et a une résolution spatiale de 3 m. En associant un coût de déplacement à chaque catégorie d'occupation du sol, nous avons pu modéliser les chemins de mouvement potentiel des amphibiens dans la zone d'étude.

Une fois le graphe multi-habitat construit, nous avons calculé la métrique de Flux au niveau des mares. Par contraste, nous avons également réalisé un graphe n'incluant que les habitats aquatiques et calculé les mêmes métriques. Nous attirons l'attention sur l'importance des postulats concernant les distances de déplacement dans ce cadre. Alors que la migration annuelle sera mieux prédite en considérant des connexions à échelle fine, le flux génétique à l'échelle multi-générationnelle sera mieux estimé en considérant que les mouvements se font à échelle large par l'intermédiaire de plusieurs taches d'habitat. Il est donc nécessaire de calculer les métriques de connectivité avec des probabilités de dispersion paramétrées pour ces différents types de mouvements, pour prédire au mieux chaque processus écologique. Par soucis de concision et pour différencier simplement l'approche mono-habitat de l'approche multi-habitat, nous représentons les métriques de Flux calculées à l'échelle de la dispersion multi-générationnelle pour chacun des deux graphes (Figure 5).

Nos analyses révèlent des différences aux conséquences importantes entre les deux modèles. Certains habitats aquatiques (ex. : au nord) apparaissent relativement isolés dans le graphe mono-habitat tandis qu'ils sont connectés à d'autres habitats aquatiques par le biais d'habitats terrestres dans le graphe multi-habitat (Figure 5). Ce second modèle met donc en évidence le rôle des habitats terrestres à la fois pour la migration et la dispersion des amphibiens. Bien que les valeurs des métriques locales soient très similaires dans les deux cas, le graphe multi-habitat apparaît plus pertinent pour une analyse multi-échelle de la connectivité. Il représentera plus précisément sa contribution à des processus écologiques affectant les populations à différentes échelles spatiales et temporelles. Dans le cadre de l'élaboration de mesures de restauration des milieux, ce modèle peut permettre de considérer les milieux terrestres environnant les milieux aquatiques. Il peut aussi être utile pour estimer les impacts liés à une sécheresse ou à une pollution affectant les milieux aquatiques, ou à des changements d'occupation du sol, qu'ils impactent des milieux terrestres ou aquatiques.

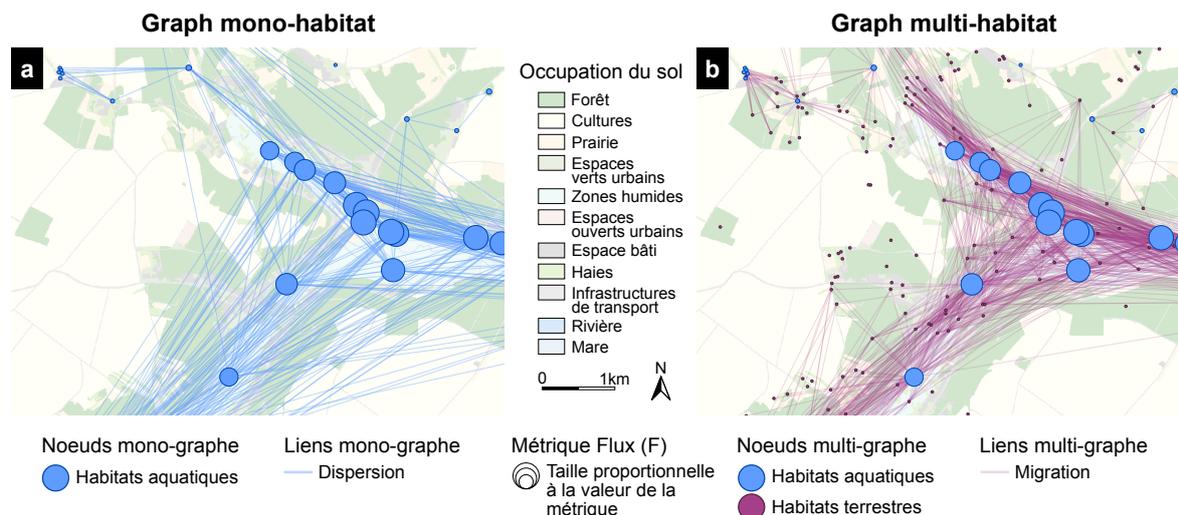


FIGURE 5 – Connectivité du réseau d’habitat pour amphibiens dans un paysage agricole français (48°44’N, 2°17’E), modélisée à l’aide d’un graphe mono-habitat (A) ou d’un graphe multi-habitat (B). Tandis que le graphe mono-habitat n’inclut que les taches d’habitat aquatique, le graphe multi-habitat inclut les habitats aquatiques (bleu) et les habitats terrestres (violet), connectés par des liens inter-habitat. Dans les deux cas, la topologie des liens est complète. La connectivité entre chaque tache et les taches voisines a été évaluée à l’aide de la métrique Flux (F). Les valeurs sont représentées par des cercles au niveau de chaque tache, dont la taille est proportionnelle à la valeur de la métrique. Ces cercles sont bleus lorsque la métrique F évalue la quantité d’habitat aquatique atteignable depuis une tache d’habitat aquatique directement (A) ou indirectement via une tache d’habitat terrestre (B).

## Autres applications et développements ultérieurs

En rendant possible l’inclusion de plusieurs types d’habitat dans les modèles de connectivité basés sur la théorie des graphes, nous espérons renforcer l’adéquation entre les théories d’écologie du paysage et leur mobilisation pour la compréhension des dynamiques écologiques et la conservation de la biodiversité. Avec la version 3.0 de Graphab qui permet cette modélisation, nous permettons aux utilisateur.ice.s de dépasser les limites des modèles précédents, qui n’incluaient qu’un seul type d’habitat. Bien que nous ayons décrit plusieurs exemples d’application de ce type de modèle dans ce document, d’autres applications existent et nous espérons qu’elles seront mises en œuvre à l’avenir.

Les modèles de connectivité sont le plus souvent dédiés à un profil écologique, généralement une espèce ou un taxon spécialiste d’un type d’habitat. Néanmoins, la considération de plusieurs types d’habitat dans un même modèle rend possible la modélisation de la connectivité de plusieurs habitats pour des espèces plus ou moins généralistes, sur une même base. Les comparaisons et prises en compte conjointes seront donc facilitées. Cela pourrait également aider à comprendre les compromis permettant la co-existence de ces espèces à l’échelle paysagère (ex. : *competition-colonization trade-offs*). De même, ces modèles pourraient trouver des applications à la compréhension et au contrôle des dynamiques épidémiologiques impliquant des espèces hôtes et parasites ne coïncidant spatialement que dans certains habitats (ex. : maladie de Lyme ou échinococcose).

Les graphes multi-habitat pourraient accompagner la planification spatiale des aires protégées. Dans ce cadre, ils pourraient inclure plusieurs types d’habitat et évaluer la cohérence spatiale ou redondance de leur conservation. Ils distingueraient aussi les habitats, situés dans des zones protégées ou non, afin d’identifier les zones dont la protection maximiserait la couverture spatiale et la connectivité du réseau d’aires protégées.

Nous avons adapté aux graphes multi-habitat plusieurs métriques de connectivité (EC, F, IF et BC) et fonctionnalités du logiciel Graphab déjà applicables à des graphes n’ayant qu’un seul type d’habitat. Toutefois, nous pensons important de développer à l’avenir des variantes de ces dernières spécialement conçues pour les graphes multi-habitat. Cela pourrait être une garantie supplémentaire pour que l’application de ce type de modèle contribue à une meilleure compréhension des processus écologiques paysagers et à des pratiques de conservation plus pertinentes.

## Accès aux données et codes utilisés

Les données et codes utilisés pour les cas d’étude sont disponibles sur Zenodo :  
<https://doi.org/10.5281/zenodo.10576225>.

## Références

- Balbi, M., Ernoult, A., Poli, P., Madec, L., Guiller, A., Martin, M.-C., Nabucet, J., Beaujouan, V., and Petit, E. J. (2018). Functional connectivity in replicated urban landscapes in the land snail (*Cornu aspersum*). *Molecular Ecology*, 27(6) :1357–1370.
- Beninde, J., Veith, M., and Hochkirch, A. (2015). Biodiversity in cities needs space : a meta-analysis of factors determining intra-urban biodiversity variation. *Ecology letters*, 18(6) :581–592.
- Clauzel, C., Godet, C., Tarabon, S., Eggert, C., Vuidel, G., Bailleul, M., and Miaud, C. (2024). From single to multiple habitat connectivity : The key role of composite ecological networks for amphibian conservation and habitat restoration. *Biological Conservation*, 289 :110418.
- Daniel, A., Savary, P., Foltête, J.-C., Khimoun, A., Faivre, B., Ollivier, A., Éraud, C., Moal, H., Vuidel, G., and Garnier, S. (2023). Validating graph-based connectivity models with independent presence-absence and genetic data sets. *Conservation Biology*, 37(3) :e14047.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., and Pulliam, H. R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65(1) :169–175.
- Foltête, J.-C., Vuidel, G., Savary, P., Clauzel, C., Sahraoui, Y., Girardet, X., and Bourgeois, M. (2021). Graphab : an application for modeling and managing ecological habitat networks. *Software Impacts*, 8 :100065.
- Hanski, I. (1989). Metapopulation dynamics : does it help to have more of the same? *Trends in Ecology & Evolution*, 4(4) :113–114.
- Khiali-Miab, A., Grêt-Regamey, A., Axhausen, K. W., and 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.
- LaPoint, S., Balkenhol, N., Hale, J., Sadler, J., and van der Ree, R. (2015). Ecological connectivity research in urban areas. *Functional Ecology*, 29(7) :868–878.
- Lepczyk, C. A., Aronson, M. F., Evans, K. L., Goddard, M. A., Lerman, S. B., and 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.
- Mony, C., Abadie, J., Gil-Tena, A., Burel, F., and Ernoult, A. (2018). Effects of connectivity on animal-dispersed forest plant communities in agriculture-dominated landscapes. *Journal of Vegetation Science*, 29(2) :167–178.
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132(5) :652–661.
- Rayfield, B., Fortin, M.-J., and Fall, A. (2011). Connectivity for conservation : a framework to classify network measures. *Ecology*, 92(4) :847–858.
- Saura, S., Estreguil, C., Mouton, C., and 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., Clauzel, C., Foltete, J.-C., Vuidel, G., Girardet, X., Bourgeois, M., Martin, F.-M., Ropars, L., and Garnier, S. (2024). Multiple habitat graphs : how connectivity brings forth landscape ecological processes. *Submitted to Landscape Ecology*. Publisher : EcoEvoRxiv.
- Savary, P., Foltête, J.-C., van Strien, M. J., Moal, H., Vuidel, G., and Garnier, S. (2022). Assessing the influence of the amount of reachable habitat on genetic structure using landscape and genetic graphs. *Heredity*, 128(2) :120–131.
- Stillfried, M., Fickel, J., Börner, K., Wittstatt, U., Heddergott, M., Ortmann, S., Kramer-Schadt, S., and 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.
- Tannier, C., Bourgeois, M., Houot, H., and 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., and 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.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K., and Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68(3) :571–573.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., and With, K. A. (2006). Landscape connectivity : a return to the basics. In Crooks, K. R. and Sanjayan, M., editors, *Connectivity conservation*, chapter 2, pages 29–43. Cambridge University Press.
- Urban, D. and Keitt, T. (2001). Landscape connectivity : a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82(5) :1205–1218.