



Intégration de fonctions topologiques du paysage dans le calcul des distances-coût

Use of topological functions of landscape for cost-distance computation

Jean-Christophe Foltête, Karine Berthier et Jean-François Cosson



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/cybergeo/9262>

DOI : 10.4000/cybergeo.9262

ISSN : 1278-3366

Éditeur

UMR 8504 Géographie-cités

Ce document vous est offert par Centre national de la recherche scientifique (CNRS)



Référence électronique

Jean-Christophe Foltête, Karine Berthier et Jean-François Cosson, « Intégration de fonctions topologiques du paysage dans le calcul des distances-coût », *Cybergeo : European Journal of Geography* [En ligne], Dossiers, document 394, mis en ligne le 18 juillet 2007, consulté le 17 septembre 2019.

URL : <http://journals.openedition.org/cybergeo/9262> ; DOI : 10.4000/cybergeo.9262



La revue *Cybergeo* est mise à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 3.0 non transposé.

Intégration de fonctions topologiques du paysage dans le calcul des distances-coût

Use of topological functions of landscape for cost- distance computation

[Jean-Christophe Foltête*](#), [Karine Berthier**](#), [Jean-François
Cosson**](#)

**Théma – UMR 6049 CNRS
32, rue Mégevand
F-25030 Besançon cedex*

*** Centre de Biologie et de Gestion des Populations, INRA
Campus International de Baillarguet
F-34980 Montferrier-sur-Lez*

RÉSUMÉ. La distance est une notion fondamentale dans les problématiques de déplacement des espèces animales. Pour représenter des distances de façon plus réaliste, les distances-coût sont de plus en plus utilisées à partir de valeurs de résistance affectées aux catégories de paysage. Nous proposons une méthode pour calculer les résistances en tenant compte de la proximité aux lisières entre habitat et non habitat, sous l'expression de « fonction topologique du paysage ». Après la présentation des données d'application concernant la propagation des pullulations de campagnols terrestre en Franche-Comté, plusieurs fonctions sont proposées. Les résultats montrent une corrélation nettement améliorée par rapport aux distances-coût usuelles.

ABSTRACT. Distance is a basic concept in the issue of animal species motion. Cost distances are more and more used, in order to measure a realistic distance, by means of resistance values given for each landscape types. Here, we propose a method to compute resistance values by using 'topological functions of landscape', i. e. by taking account of proximity to habitat/ non habitat edges. We used a data set concerning the spreading of the fossorial water vole outbreak in the Franche-Comté region, and we tested several functions. The results show that statistical correlations clearly increase in comparison with usual cost-distances.

MOTS-CLÉS : distance-coût, résistance, lisière, habitat, propagation, campagnol terrestre.

KEYWORDS: cost distance, resistance, edge, habitat, spread, water vole.

1. Introduction

La distance est une notion fondamentale inhérente à tout espace géographique. En écologie des populations et particulièrement dans l'étude des mouvements de populations animales, la distance est un paramètre-clé. En témoigne en premier lieu la théorie de l'« isolement par la distance » (Wright, 1943), qui place cette notion au centre des dynamiques de colonisation et d'extinction des espèces. Cette théorie stipule que la différenciation génétique entre les populations augmente avec la distance géographique lorsque l'échelle spatiale considérée est supérieure à la distance de dispersion moyenne de l'espèce. La relation entre distance génétique et distance géographique (Rousset 1997, Rousset 2000) constitue alors une méthode indirecte pour inférer les capacités de mouvements des individus d'une espèce donnée (Arter, 1990 ; Michels et al., 2001, Arnaud, 2003 ; Coulon et al., 2005 ; Berthier et al., 2005). La distance spatiale est également fondamentale vis-à-vis des concepts de connectivité et de fragmentation (Forman et Godron, 1986 ; Forman, 1995). Elle est explicitement intégrée dans le calcul de certaines métriques paysagères, comme l'indice de proximité (Gustafson et Parker, 1994), également dans l'application de la théorie des graphes aux relations spatiales entre taches paysagères (Urban et Keitt, 2000 ; Bunn et al., 2000). La distance intervient aussi dans l'application des modèles de diffusion-réaction (Okubo, 2001 ; Turchin, 1998), qui nécessitent le calcul de l'éloignement de chaque lieu par rapport à des épicycles. Globalement, la diversité des applications qui se fondent sur la notion de distance spatiale montre à quel point la question de sa mesure est d'importance.

La distance euclidienne, dite « à vol d'oiseau » quand elle se rapporte à l'espace plan de la carte, est la mesure la plus simple d'une distance. Cependant, son utilisation suppose implicitement un espace isotrope, ce qui est peu réaliste pour représenter l'accessibilité réelle (Dumolard, 1995). A propos de déplacements d'espèces animales, il est rare de vérifier l'hypothèse d'un espace homogène où tous les lieux sont également accessibles (Matthiopoulos, 2003) : selon le type d'habitat de l'espèce étudiée, la disposition spatiale de ses ressources, la présence de corridors ou de contraintes de déplacements, une forte différenciation de l'espace conduit en général à remettre en question l'utilisation de la distance euclidienne.

Suivant ce constat, de nombreux auteurs ont montré l'intérêt des distances de moindre coût (ou distances-coût), qui prennent en compte l'hétérogénéité spatiale. Ces distances sont mesurées à partir de données en mode image : il s'agit du calcul de coût minimal entre

deux points, qui permet de faire jouer un certain niveau de résistance au déplacement (ou friction) à chaque type de paysage. Les distances-coûts sont appelées parfois « distances effectives » par opposition à la distance euclidienne (Ferrerias, 2001).

Les calculs des distances-coût sont de plus en plus utilisés en écologie (Knaapen et al., 1992 ; Yu, 1996 ; Pain et al., 2000, Bunn et al., 2000 ; Halpin et Bunn, 2000 ; Ray et al., 2002 ; Chardon et al., 2003, Adriaensen et al., 2003), d'autant qu'ils sont implémentés dans plusieurs logiciels de Systèmes d'Information Géographique (ESRI, 1996 ; ESRI, 2001 ; Eastman, 1998).

L'emploi de ces distances nécessite l'attribution des niveaux de résistance, qui s'appuie en principe sur les connaissances acquises sur l'espèce étudiée. Une résistance de 1 est le plus souvent attribuée à la classe qui correspond à l'habitat de l'espèce et aux corridors de déplacement. Un niveau de résistance supérieur est attribué aux autres classes, en fonction de leur degré d'« hostilité » (prédation potentielle) ou de leur capacité à limiter les mouvements (obstacles physiques, absence de ressources).

En utilisant les distances-coût dans des modèles de prédiction de l'abondance d'une espèce animale, Verbeylen et al. (2003) ont montré comment rechercher une combinaison « optimale » de valeurs de résistance. Cependant, l'attribution des niveaux de résistance uniformes à l'intérieur de chaque catégorie de paysage sous-entend qu'un type de milieu donné occasionne un comportement uniforme de déplacement. Or, la proximité avec un milieu différent peut modifier ce comportement pour plusieurs raisons : changement des conditions d'accessibilité aux ressources, amplification du risque lié à d'éventuels prédateurs, etc. Par exemple, l'aspect uniformément favorable de l'habitat peut être modifié par l'influence des mouvements d'autres espèces, par exemple des prédateurs, selon qu'ils peuvent eux-mêmes y accéder plus ou moins facilement. Nous posons donc l'hypothèse que la proximité vis-à-vis de la limite entre les milieux favorable et défavorable joue à l'égard de la perméabilité des milieux un rôle fondamental.

Partant d'une simplification de l'hétérogénéité spatiale en deux classes de paysage : habitat (*H*) et non habitat (*NH*), une méthode est proposée, pour établir des résistances variables dans chaque classe. Celles-ci sont calculées en fonction de la position par rapport à la limite entre *H* et *NH*, en appliquant ce que nous appellerons une fonction topologique du paysage. Après la présentation des données d'application et de la méthode utilisée (2), nous montrons les résultats

obtenus pour le calcul d'une distance à un épïcentre de diffusion d'une espèce de rongeurs sur un plateau du massif jurassien (3).

2. Matériel et méthode

2.1. Données d'application

Dans le contexte d'un programme de recherche sur la propagation des populations de campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) en Franche-Comté, une étude est menée sur le plateau de Nozeroy (environ 200 km²) pour déterminer les facteurs paysagers jouant un rôle sur les modalités de diffusion de cette espèce. Le campagnol terrestre est un rongeur qui se nourrit des racines des graminées : le milieu herbacé constitue donc son habitat préférentiel. Des relevés de densité par indice d'abondance (Giraudoux et al., 1995) ont été effectués sur 91 placettes tous les 6 mois depuis le mois d'avril 2002 jusqu'à septembre 2004. La figure 1 montre qu'à partir d'un foyer situé au nord du plateau, les pullulations de cette espèce diffusent globalement vers le sud, mais de façon plus rapide vers le sud-ouest. Les explications de cette différenciation sont d'une part la pression exercée par les prédateurs vivant en milieu boisé et surtout dans les haies, d'autre part la disponibilité du milieu d'habitat (Foltête et al., 2005). La proximité vis-à-vis des éléments boisés et arbustifs constitue donc une contrainte vis-à-vis du déplacement.

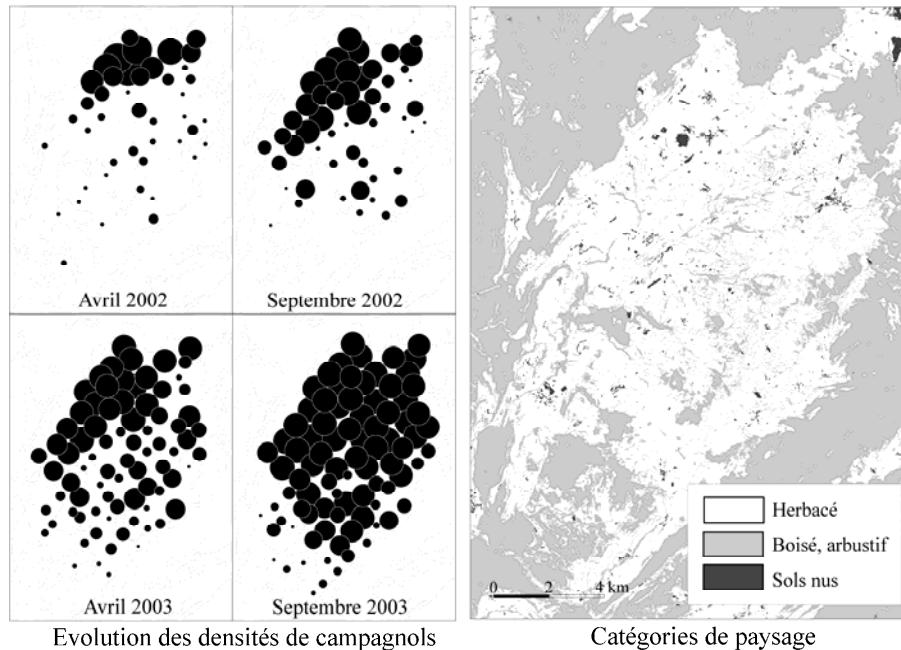


Figure 1. *Données utilisées*

Parallèlement, une image satellite Landsat ETM à 15 m de résolution spatiale datant de septembre 1999 a permis de produire par classification une image classée en 3 catégories : herbacé, boisé et arbustif, autre (sols nus, tourbières).

2.2. Principe général de la méthode

Les hypothèses énoncées en introduction conduisent à remplacer la dichotomie entre un habitat uniformément non contraignant et un milieu hostile uniformément contraignant, par une fonction de résistance continue dépendant de la limite entre H et NH . L'application de cette fonction permet de définir des surfaces de résistance qui peuvent être utilisées pour des calculs de distance-coût. Le principe général de la méthode repose donc sur une définition particulière des valeurs de résistance.

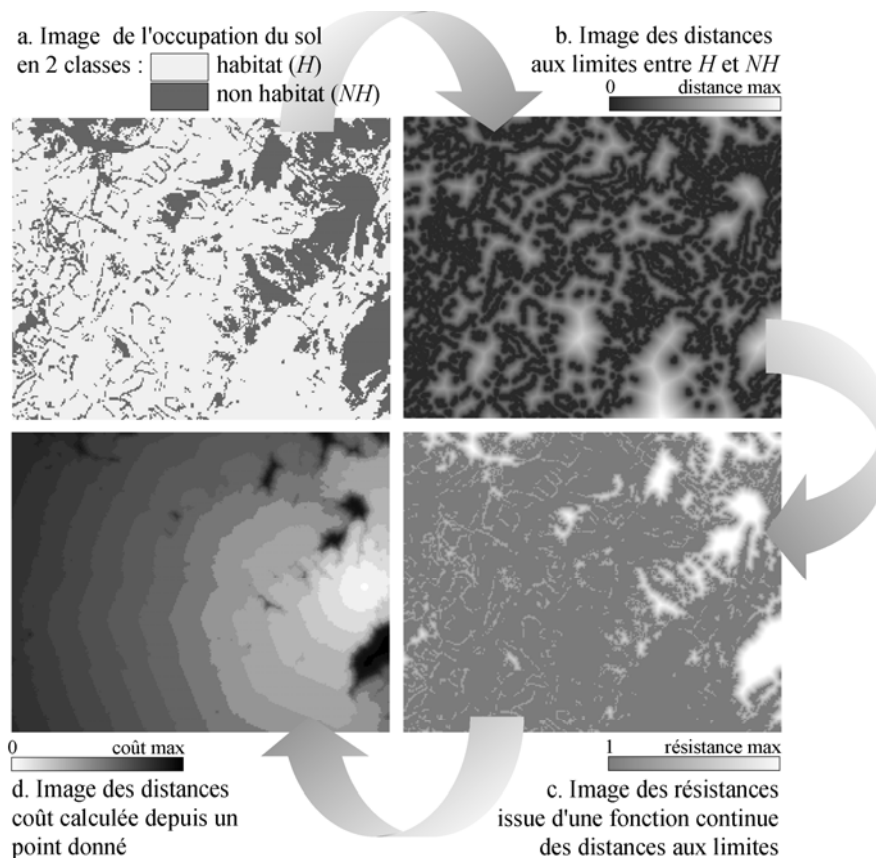


Figure 2. *Les différentes étapes pour le calcul des distances-coût*

La première étape consiste donc à calculer pour chaque cellule sa distance minimale à cette limite entre H et NH , en faisant croître progressivement une zone tampon depuis les cellules situées à la bordure entre les deux classes. Le résultat se traduit par la création d'une image des distances aux limites (figure 2b).

L'application d'une fonction topologique (détaillée ci-après) à la valeur de distance de chaque cellule de l'image précédente permet d'obtenir une image des résistances (figure 2c). En définissant au préalable une cible (un point ou un ensemble de points), cette image est le support d'un calcul de coût minimal suivant l'algorithme de croissance classique, implémenté dans Arcview (ESRI, 1996) ou dans Idrisi (Eastman, 1989) (figure 2d).

Au final, il est possible de calculer le coût minimal entre la cible et n'importe quelle cellule de l'image. Le calcul de l'image des distances aux limites ainsi que le calcul des coûts minimaux sont deux opérations invariantes, tandis que la définition de la fonction topologique est l'étape où des paramètres sont choisis.

2.3. Différents types de fonction topologique

Pour associer des résistances relatives à la distance à la limite entre les catégories H et NH , de nombreuses fonctions continues peuvent être envisagées, selon les hypothèses biologiques. Pour chacune, deux paramètres sont en jeu :

- d'une part la valeur de résistance maximale rencontrée, notée r_m , qui correspond au plus grand niveau de contrainte du milieu défavorable ;
- d'autre part la distance d_m jusqu'à laquelle la proximité de la limite joue un rôle, qui correspond à une portée spatiale.

Nous avons recours ici à une fonction de forme sigmoïde, qui permet d'atténuer les transitions entre les seuils de résistance. A partir de cette forme générique, plusieurs fonctions peuvent être définies précisément en modifiant le positionnement par rapport aux catégories H et NH ainsi que le réglage des paramètres r_m et d_m (figure 3).

2.3.1. Fonction 0 : Non habitat résistant

Nous appelons « fonction 0 » la définition usuelle des résistances pour le calcul des distances-coût. Cette fonction servira de référence pour évaluer l'intérêt des autres fonctions proposées. Pour une cellule dont la catégorie d'occupation du sol est p , la résistance s'exprime par $r = f_0(p)$ où f_0 est une fonction discrète positive : $f_0(1) = \alpha; f_0(2) = \beta; \dots; f_0(k) = \gamma$ et $f_0(i) \geq 1 \forall i$.

Avec seulement deux catégories H et NH dont la première prend une résistance de 1, il ne reste qu'à fixer la valeur de résistance de la catégorie NH , ce qui simplifie la définition de f_0 :

$$\begin{aligned} f_0(p = H) &= 1 \\ f_0(p = NH) &= r_m \end{aligned}$$

Les fonctions suivantes dépendent à la fois des catégories H et NH et de la distance d à la limite entre celles-ci.

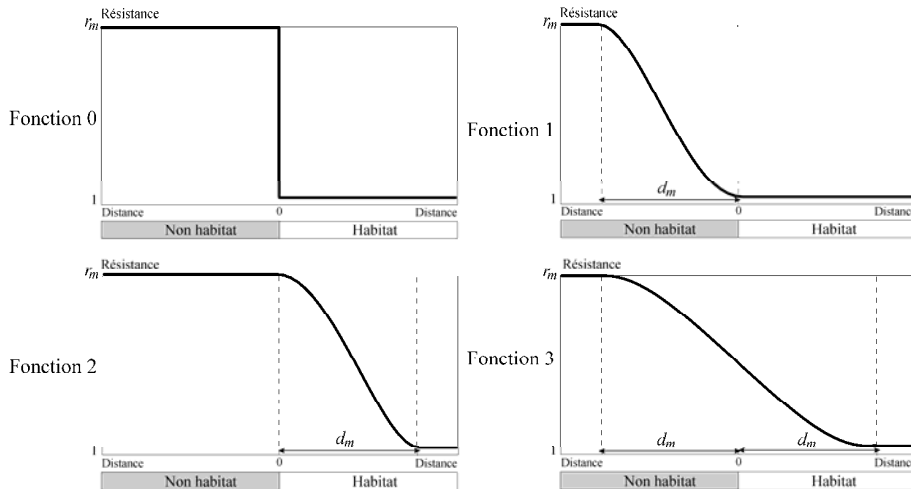


Figure 3. Différentes fonctions pour calculer les résistances

2.3.2. Fonction 1 : Non habitat perméable

La catégorie *H* prend une résistance uniforme de 1 alors que la catégorie *NH* a une résistance croissante à mesure qu'on s'éloigne de la limite avec *H*, jusqu'à une certaine distance d_m où la résistance devient maximale et uniforme :

$$f_1(d, p = H) = 1$$

$$f_1(d, p = NH) = r_m - (r_m - 1) \left(1 - \frac{d^2}{d_m^2}\right)^2 \text{ si } d \leq d_m$$

$$f_1(d, p = NH) = r_m \text{ si } d > d_m$$

Cette fonction suppose que le milieu hors habitat peu éloigné de l'habitat peut être le support de déplacements, par exemple en raison d'un accès possible et rapide aux ressources. À partir de la distance d_m , cet accès devient une contrainte plus forte ce qui implique un évitement de ce milieu. En revanche dans le milieu d'habitat, la résistance unitaire signifie qu'aucune contrainte de déplacement ne vient s'ajouter aux distances physiques à parcourir.

2.3.3. Fonction 2 : Habitat vulnérable

La catégorie *NH* est uniformément contraignante avec une résistance de r_m . La catégorie *H* a une résistance forte à la limite avec *NH* et de plus en plus faible à mesure qu'on s'en éloigne pour prendre une valeur de 1 au-delà d'une distance d_m .

$$f_2(d, p = H) = 1 + (r_m - 1) \left(1 - \frac{d^2}{d_m^2} \right)^2 \text{ si } d \leq d_m$$

$$f_2(d, p = H) = 1 \text{ si } d > d_m$$

$$f_2(d, p = NH) = r_m$$

Par rapport à la fonction précédente, il s'agit ici d'une relative vulnérabilité de l'habitat à proximité de la limite, qui peut par exemple représenter la pression exercée par des prédateurs vivant en dehors de l'habitat de l'espèce étudiée. Dans ce cas, la distance d_m prend la signification d'une portée de déplacement potentiel de la part de ces prédateurs. En conséquence, les zones d'habitat éloignées du milieu hostile seront donc des lieux de passages privilégiés.

2.3.4. Fonction 3 : Habitat vulnérable et non habitat perméable

Cette fonction combine les critères des deux fonctions précédentes, en attribuant des résistances à la catégorie *H* plus fortes à mesure qu'on s'approche de limite avec *NH*, tout en affectant une résistance à *NH* plus faible en bordure qu'à l'intérieur des taches, où cette résistance culmine à r_m . A la limite, la résistance est de $r_m/2$.

$$f_3(d, p = H) = 1 + (r_m - 2) \left(1 - \frac{(d_m + d)^2}{(2d_m - 1)^2} \right)^2 \text{ si } d \leq d_m$$

$$f_3(d, p = H) = 1 \text{ si } d > d_m$$

$$f_3(d, p = NH) = r_m - (r_m - 2) \left(1 - \frac{(d_m + d)^2}{(2d_m - 1)^2} \right)^2 \text{ si } d_i \leq d_m - 2$$

$$f_3(d, p = NH) = r_m \text{ si } d > d_m - 2$$

2.4. Comparaison entre les distances-coût

Pour évaluer l'intérêt des calculs de résistances proposés, nous comparons les distances-coût avec le décalage de propagation de chaque point de relevé par rapport à l'épicentre. Ceci implique la localisation de l'épicentre, la mesure du décalage de cinétique et enfin une technique de comparaison avec les distances.

Pour localiser un épicentre (ou plusieurs) dans un phénomène de propagation cyclique, l'intérêt des ondelettes a été montré dans une étude récente (Johnson et al., 2004), mais cette technique nécessite une série temporelle importante. Dans notre cas, nous avons simplement choisi le point de relevé qui a obtenu la plus forte densité au démarrage des pullulations.

L'écart de cinétique (EC) par rapport à ce point correspond à la distance euclidienne appliquée aux valeurs de densité pour les p saisons de relevés :

$$EC = \sqrt{\sum_{i=1}^p (x_i - X_i)^2}$$

avec x_i la densité en un point à la date i et X_i la densité à l'épicentre à cette date.

Connaissant pour chaque point de relevé les valeurs de EC et la distance-coût obtenue avec un certain paramétrage, il est possible d'évaluer le degré de similitude par un simple calcul de corrélation linéaire : les valeurs du r de Pearson serviront donc à sélectionner les fonctions les plus adaptées.

3. Exemple d'application

D'après les densités relevées sur 6 saisons consécutives, les valeurs de EC sont calculées pour les 91 points. En considérant que H est la classe herbacé et que NH correspond aux classes boisé et autre, différentes distances-coût sont calculées à partir de plusieurs combinaisons de paramètres. Toutes ces séries de distances suivent une distribution statistique de forme globalement décroissante (y compris la distance euclidienne), ce qui se traduit ensuite par une relation non linéaire avec EC , c'est pourquoi les relations sont linéarisées en convertissant les distances en logarithmes.

Les corrélations obtenues ensuite amènent au premier constat d'un apport très faible des deux premières fonctions (f_0 et f_1) en comparaison avec la distance euclidienne (tableau 1).

Mode de calcul des distances	d_m (m)	r_m	Coefficient r
Distance euclidienne	-	-	0,7389
Fonction f_0	-	2	0,7537
	-	4	0,7548
	-	10	0,7552
	-	20	0,7555
Fonction f_1	150	4	0,7524
	300	4	0,7521
	450	4	0,7520
	150	10	0,7529
	300	10	0,7524
	450	10	0,7521

Tableau 1. *Corrélations obtenues avec les fonctions f_0 et f_1 ($p < 0,01$)*

Les distances-coût calculées à partir des fonctions f_2 et f_3 font progresser nettement les valeurs de corrélations (figure 4). Dans les deux cas, les meilleurs résultats sont obtenus pour une distance d_m de 150 m et les corrélations s'ordonnent par résistance r_m croissante.

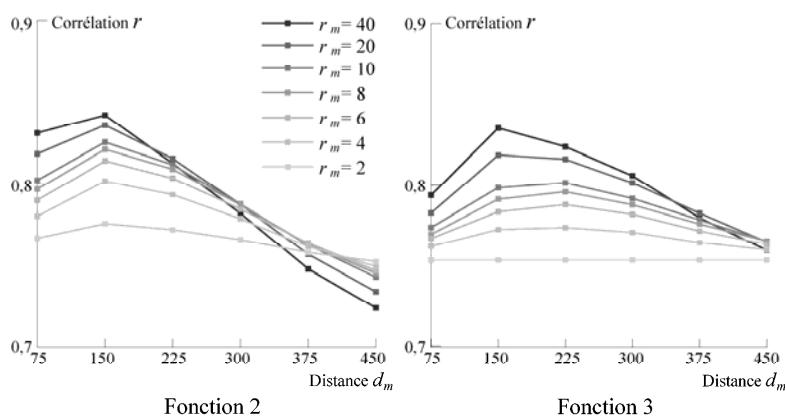


Figure 4. *Corrélations obtenues avec les fonctions f_2 et f_3 ($p < 0,01$)*

En fixant d_m à 150 m, des tests complémentaires ont été effectués pour trouver les meilleures combinaisons de paramètres. D'après la figure 5, la progression des corrélations suit une forme asymptotique et la courbe de la fonction f_3 (avec un r maximum de 0,85) s'infléchit

pour des résistances environ deux fois supérieures à celles de la fonction f_2 (r maximum de 0,84).

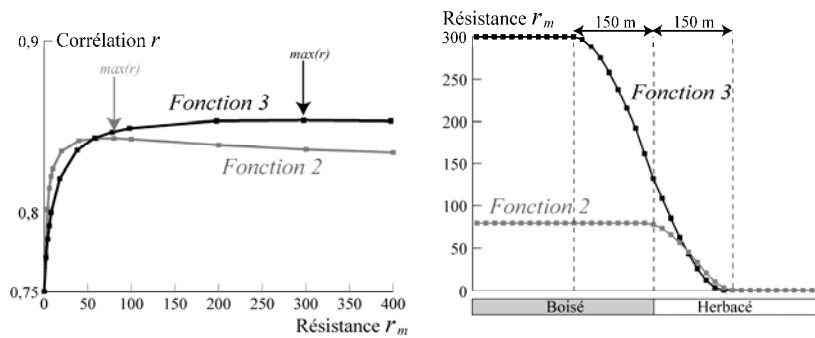


Figure 5. Comportement des fonctions f_2 et f_3 (à gauche) et illustration des fonctions optimales (à droite)

Le tracé des fonctions f_2 et f_3 définies par les paramètres qui occasionnent les corrélations maximales montre à la fois une forte similitude des résistances dans le milieu herbacé et une grande différence dans le milieu boisé. Dans l'exemple présenté, la faible étendue des forêts sur le nord du plateau de Nozeroy minimise l'influence des résistances dans ce milieu vis-à-vis des distances-coût, ce qui ne permet pas ici de différencier f_2 et f_3 . C'est pourquoi le choix se porte arbitrairement sur f_3 pour une résistance maximale de 200, étant donné la très faible progression pour des valeurs supérieures.

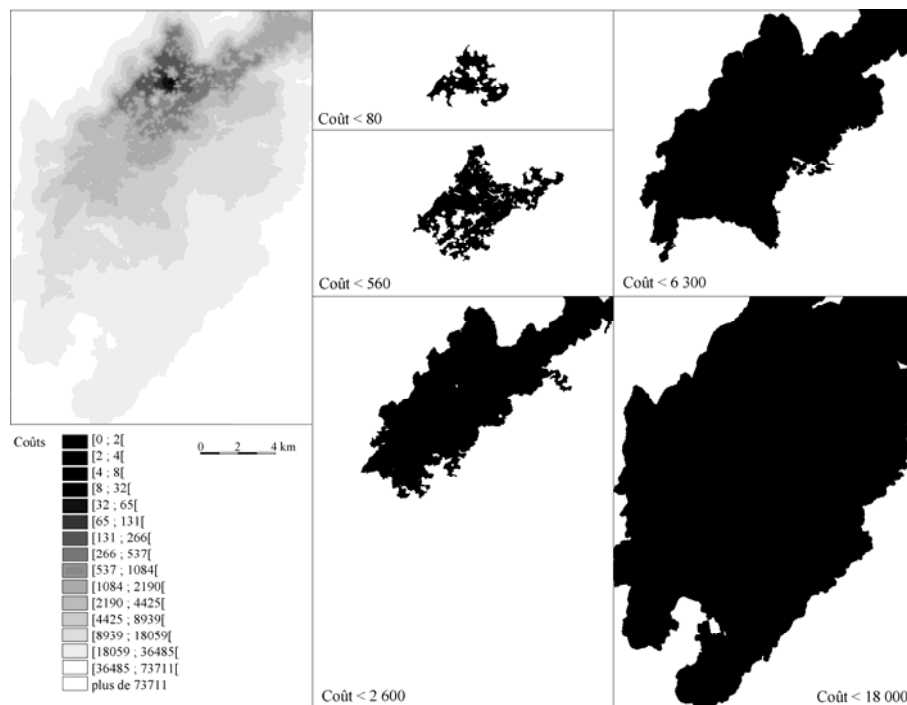


Figure 6. Cartographie des distances- coût à partir de l'épicentre de propagation (modèle f_3 , $d_{max}=150$; $r_{max} = 200$)

La surface des coûts minimaux calculée à partir de l'épicentre est représentée sur la figure 6. En choisissant plusieurs seuils croissants, la succession des distributions spatiales s'apparente à la forme de la propagation des pullulations de campagnols terrestre telle qu'on peut l'observer sur la figure 1.

Pour comparer plus précisément la distribution spatiale des valeurs de EC à celle des distances, on cartographie les valeurs prises pour les points de relevés (figure 7). On constate d'abord que la différence entre les distances euclidiennes et les distances-coût usuelles (f_0) est minime. Ensuite, les distances-coût fondées sur la fonction topologique du paysage choisie précédemment permettent de s'approcher plus nettement de la distribution des valeurs de EC . Toutefois, si la forme générale de la distribution s'avère plus ressemblante, des différences sont visibles localement. La présence des foyers isolés sur la carte des EC suggère que la capacité des

distances-coût à représenter une propagation reste assez limitée dans des cas complexes.

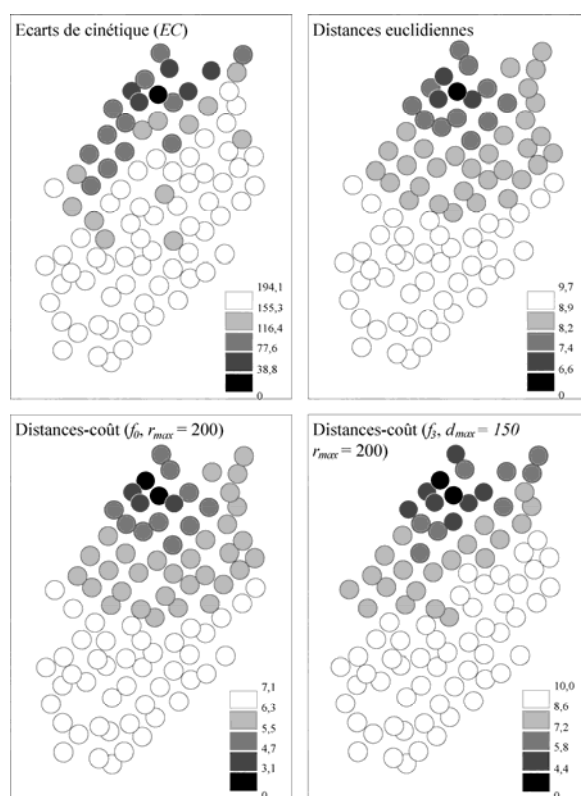


Figure 7. Comparaison entre EC et plusieurs distances (transformées en logarithmes)

L'ensemble des résultats obtenus donne un certain nombre d'indications sur le mode de propagation des pullulations de campagnols. En premier lieu, l'application usuelle des résistances (fonction f_0) aboutit à une corrélation à peine supérieure à celle obtenue avec la distance euclidienne : ceci montre que dans le cas étudié, l'attribution de résistances uniformes aux milieux H et NH ne convient pas pour représenter la distribution de la perméabilité du paysage. Ensuite, l'égalité entre f_1 et f_0 conduit à rejeter l'hypothèse d'un milieu NH perméable et d'un milieu H totalement favorable au déplacement. Enfin, l'augmentation des corrélations pour les fonctions f_2 et f_3 montre que l'hypothèse d'un habitat moins favorable

à proximité des lisières est vérifiée. Les résultats très comparables s'expliquent ici par le fait que l'éventuelle perméabilité du milieu *NH* à proximité des lisières ne joue pas beaucoup ici, dans la mesure où les boisements internes du plateau de Nozeroy sont très fragmentés et restent très souvent « contournables », c'est-à-dire qu'ils ne constituent pas des barrières absolues dans la propagation des distances-coût depuis l'épicentre.

4. Conclusion

Les valeurs de résistance communément associées aux catégories de paysage pour les calculs de coûts minimaux ont été définies ici par l'application de fonctions topologiques du paysage. L'hypothèse générale qui justifie cette proposition est le rôle des lisières en tant qu'interface dans le fonctionnement écosystémique. Plusieurs types de fonctions sont possibles, correspondant à des hypothèses sur les modalités de déplacement de l'espèce étudiée.

Une démonstration de l'intérêt de la méthode est apportée à travers le cas de la propagation de pullulations de campagnols terrestres. Par rapport aux coûts définis par des résistances uniformes, on constate une nette augmentation des corrélations vis-à-vis de la distance à l'épicentre de diffusion. Les contraintes de prédation et d'accès aux ressources sont ainsi modélisées comme une fonction de résistance croissante à mesure qu'on s'approche d'une lisière avec un élément boisé. Cependant, la vague de propagation n'est pas représentée dans toute sa complexité par les seules distances-coût, et il serait intéressant d'analyser les zones pour lesquelles le modèle de distance ne coïncide pas avec la propagation réelle.

Plus globalement, ce résultat permet de préciser des hypothèses et d'apporter des éléments de connaissance, il permet aussi de disposer d'informations utiles pour d'autres approches : par exemple, les distances-coût peuvent être préférées aux distances euclidiennes dans la mise en place de modèles de diffusion ; l'image des résistances peut aussi servir dans des modèles de déplacements individuels ; d'autres utilisations sont encore possibles...

Il reste à discuter d'une limite importante de la méthode. Alors que les calculs de distances-coût sont souvent présentés comme une possibilité de nuancer les différentes perméabilités de la matrice paysagère (dans les cas où l'espèce étudiée vit dans des taches d'habitat), la simplification en deux catégories de paysage exigée par la méthode peut être considérée comme très limitante. Il est certes possible d'imaginer une extension des fonctions topologiques à

Cybergeo : Revue européenne de géographie, N° 394, 18 juillet 2007

plusieurs catégories, mais la complexité qui en résulterait serait difficile à maîtriser. En l'état, la méthode s'applique donc de préférence à des contextes paysagers relativement simples, ou qui peuvent être simplifiés sans grande perte d'information.

5. Bibliographie

- Arnaud J. F., « Metapopulation genetic structure and migration pathways in the land snail *Helix aspersa*: influence of the landscape heterogeneity », *Landscape Ecology*, vol. 18, 2003, p. 333-346.
- Arter H. E., « Spatial relationship and gene flows paths between populations of the alpine snail *Arianta arbustorum* », *Evolution*, n° 10, 1990, p. 966-980.
- Adriaensen F., Chardon J.-P., De Blust G., Swinnen E., Villalba S., Gulinck H., Matthysen E., « The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model », *Landscape and Urban Planning*, vol. 64, 2003, p. 233-247.
- Berthier K., Galan M., Foltête J.-C., Charbonnel N., Cosson J.-F., « Genetic structure of the cyclic fossorial water vole (*Arvicola terrestris*): Landscape and demographic influences », *Molecular Ecology*, 2005, accepté pour publication.
- Bunn A. G., Urban D. L., Keitt T. H., « Landscape connectivity: a conservation application of graph theory », *Journal of Environmental Management*, vol. 59, 2000, p. 265-278.
- Chardon J. P., Adriaensen F., Matthysen E., « Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study of Speckled wood butterfly », *Landscape Ecology*, vol. 18, 2003, p. 561-573.
- Coulon A., Cosson J. F., Angibault J. M., Cargnelutti B., Galan M., Morellet N., Petit P., Aulagnier S., Hewison A. J. M., « Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individualbased approach », *Molecular Ecology*, vol. 13, n° 9, p. 2841-2850
- Dumolard P., « Accessibilité et diffusion spatiale », *Revue Internationale de Géomatique*, n° 5, vol. 3-4, 1995, p. 281-282.
- Eastman J. R., *Idrisi for Windows*, Clark University, Graduate School of Geography, Worcester, 1998.
- Eastman J. R., « Pushbrooms algorithms for calculating distances in a raster grid », In *Autocarto 9*, Baltimore, 1989, p. 288-297.
- ESRI, *Arc View Spatial Analyst*, Redlands, 1996.
- ESRI, *Using ArcGIS™ Spatial Analyst*, Redlands, 2001.
- Ferreras P., « Landscape structure and asymmetrical inter-patch connectivity in a metapopulation of the endangered Iberian lynx », *Biological Conservation*, vol. 100, 2001, p. 125-136.

Cybergeo : Revue européenne de géographie, N° 394, 18 juillet 2007

- Foltête J.-C., Berthier K., Cosson J.-F., « Paysage et pullulation animale : les facteurs paysagers de la vitesse de propagation des vagues de pullulations du campagnol terrestre », *Cybergeo*, n° 306, 2005, <http://193.55.107.45/articles/306.pdf>
- Forman R. T. T., *Land Mosaics*, Cambridge University Press, Cambridge, 1995.
- Forman R. T. T., Godron M., *Landscape Ecology*, John Wiley, New York, 1986.
- Giraudoux P., Pradier B., Delattre P., Deblay S., Salvi D., Defaut R., « Estimation of water vole abundance by using surface indices », *Acta Theriologica*, vol. 40, n° 1, 1995, p. 77-96.
- Gustafson, E. J., Parker G. R., « Using an index of habitat patch proximity for landscape design », *Landscape and Urban Planning*, vol. 29, 1994, p. 117-30.
- Halpin P. N., Bunn A. G., « Using GIS to compute a least-cost distance matrix: a comparison of terrestrial and marine ecological applications », *Proceedings of the Twentieth Annual ESRI User Conference*, San Diego, California, 26-30 juin 2000, <http://gis.esri.com/library/userconf/proc00/professional/papers/PAP890/p890.htm>
- Johnson D. M., Bjørnstad O. N., Liebhold A. M., « Landscape geometry and travelling waves in the larch budmoth », *Ecology Letters*, vol. 7, 2004, p. 967-974.
- Knaapen J. P., Scheffer M., Harms B., « Estimating habitat isolation in landscape planning », *Landscape and Urban Planning*, vol. 23, 1992, p. 1-16.
- Matthiopoulos J., « The use of space by animals as a function of accessibility and preference », *Ecological Modelling*, vol. 159, 2003, p. 239-268.
- Michels E., Cottenie K., Neys L., De Gelas K., Coppir P., De Meester L., « Geographical and genetic distances among zooplankton populations in a set of interconnected ponds: a plea for using GIS modelling of the effective geographical distance », *Molecular Ecology*, n° 10, vol. 8, 2001, p. 1929-1938.
- Okubo A., Levin S. A., *Diffusion and ecological problems*, Springer, New York, 2001.
- Pain G., Baudry J., Burel F., « LandPop: un outil d'étude de la structure spatiale des populations animales fragmentées », *Revue Internationale de Géomatique*, vol. 10, 2000, p. 89-106.
- Ray N., Lehmann A., Joly P., « Modeling spatial distribution of amphibian populations: a GIS approach based on habitat matrix permeability », *Biodiversity and Conservation*, vol. 11, 2002, p. 2143-2165.
- Rousset F., « Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation-by-distance », *Genetics*, vol. 145, 1997, p. 1219-1228.
- Rousset F., « Genetic differentiation between individuals », *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 13, 2000, p. 58-62.
- Turchin P., *Quantitative analysis of movement*, Sinauer, Sunderland, 1998.
- Urban D. L., Keitt T. H., « Landscape connectivity: a graph theoretic approach », *Ecology*, vol. 82, 2000, p. 1205-1218.

Cybergeog : Revue européenne de géographie, N° 394, 18 juillet 2007

Verbeylen G., De Bruyn L., Adriaensen F., Matthysen F., « Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in a urban landscape? », *Landscape Ecology*, vol. 18, 2003, p. 791-805.

Wright K. A., « Isolation by distance », *Genetics*, vol. 28, 1943, p. 114-138.

Yu K., « Security patterns and surface model in landscape ecological planning », *Landscape and Urban Planning*, vol. 36, 1996, p. 1-17.