



HAL
open science

Gradient d'urbanisation et communautés végétales d'espaces boisés Approche à plusieurs échelles dans trois agglomérations du Massif armoricain

Jeanne Vallet

► **To cite this version:**

Jeanne Vallet. Gradient d'urbanisation et communautés végétales d'espaces boisés Approche à plusieurs échelles dans trois agglomérations du Massif armoricain. *Ecologie, Environnement*. Agrocampus Ouest - Centre d'Angers, 2009. Français. NNT: . tel-00409694v1

HAL Id: tel-00409694

<https://theses.hal.science/tel-00409694v1>

Submitted on 2 Sep 2009 (v1), last revised 4 Feb 2010 (v2)

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

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

Gradient d'urbanisation et communautés végétales d'espaces boisés

Approche à plusieurs échelles dans trois agglomérations du Massif armoricain

Thèse de doctorat

Spécialité Biologie des Organismes

ECOLE DOCTORALE VENAM

Présentée et soutenue publiquement

le 9 juin 2009

à Agrocampus Ouest - Centre d'Angers

par **Jeanne VALLET**

Devant le jury ci-dessous :

M. Philippe CLERGEAU	Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris)	Président
M. Martin HERMY	Professeur, Katholieke Universiteit Leuven (Belgique)	Rapporteur
M. Thierry TATONI	Professeur, Université Paul Cézanne (Marseille)	Rapporteur
M. Marc DECONCHAT	Chargé de recherche, INRA de Toulouse (Castanet-Tolosan)	Examineur
Mme Françoise ROZE	Maître de conférence, Université de Rennes I	Directrice de thèse
Mme Véronique BEAUJOUAN	Maître de conférence, Agrocampus Ouest – Centre d'Angers	Co-encadrante
M. Hervé DANIEL	Maître de conférence, Agrocampus Ouest – Centre d'Angers	Co-encadrant

Nom et coordonnées du Laboratoire :

Unité Propre Paysage, Agrocampus Ouest – Centre d'Angers

Institut National d'Horticulture et de Paysage

2, rue Le Nôtre, 49 045 ANGERS cedex 01

ED 495

La terre est bleue comme une orange
Paul Eluard

Remerciements

Je remercie toutes les personnes qui ont contribuées, directement à ce travail ou indirectement à son déroulement. Cette phrase est tellement "classique" mais tellement vraie !

Je remercie chaleureusement ceux qui m'ont encadrée et qui m'ont fait confiance pendant toutes ces années. Votre encadrement a été très complémentaire et m'a permis de développer les différentes approches mises en œuvre dans ce travail. Merci à Françoise Rozé qui a su me faire bénéficier de son expérience d'encadrement de thèse. Les échanges que nous avons eus m'ont beaucoup apporté. Je remercie Véronique Beaujouan pour m'avoir initiée au SIG et au traitement d'images. Et bravo pour ta capacité à soulever les détails qui sont ennuyeux sur le coup mais qu'il vaut tellement mieux avoir anticipés ! Merci à Hervé Daniel pour tout ce que tu as pu m'apprendre (tu as même réussi à me donner le goût des analyses de données !). J'ai beaucoup apprécié tes qualités tant scientifiques qu'humaines.

Je remercie sincèrement Martin Hermy, Thierry Taton, Philippe Clergeau et Marc Deconchat d'avoir accepté de prendre de leur temps pour évaluer ce travail.

Merci aux membres de mon comité de pilotage, Anne Bonis, Valérie Brunet et Didier Le Cœur, pour m'avoir guidé pour orienter les choix de ce travail et pour les discussions que nous avons eu et qui m'ont aidé à prendre du recul.

Merci à Joséphine Pithon et Hervé Daniel de m'avoir offert la possibilité d'enseigner. Cette activité m'est apparue très complémentaire de la recherche. Et merci à toi aussi Joséphine pour ton aide pour la langue anglaise.

Merci à Sandrine Pavoine : ton aide a été très précieuse à tout point de vue. J'ai beaucoup apprécié ta gentillesse, ta réactivité et ton efficacité pour répondre à mes questions. J'espère avoir encore l'occasion de travailler avec toi par la suite.

Merci à Sandrine Huet et à Virginie Caubel de m'avoir apporté vos connaissances en pédologie et en écologie forestière.

Merci à David Montembault pour les discussions très intéressantes que nous avons eues et en particulier sur l'histoire de mes petits bois. Merci aussi pour m'avoir fourni les photographies anciennes dont tu disposais sur la ville d'Angers.

Merci à Isabelle Besse pour toute l'aide apportée tant sur le terrain que dans les serres avec la banque de graines, que pour la saisie de données, les mesures de pH et que sais-je encore : on a fait tellement de choses ensemble ! J'ai beaucoup apprécié ta gentillesse et ta disponibilité.

Merci aux stagiaires qui ont grandement participé à ce travail. Dans l'ordre chronologique, merci à Jennifer Bernard, Mathilde Girardeau, Jennifer Means et Valentina Infante et Dimitri Taïle Manikom. Je n'oublierai pas les moments partagés ensemble sur le terrain ou devant l'ordinateur ; je vous remercie pour tout ce que vous m'avez apporté.

Merci à Valéry Malécot de s'être penché sur mes individus récalcitrants à une détermination, à savoir le plus souvent des individus non fleuris, étiolés et pas toujours dans un excellent état de conservation !

Merci à Armin Bischoff pour les discussions d'écologie que nous avons pu avoir. Merci de m'avoir fait partagé tes connaissances et points de vue et pour m'avoir bien dépanné pour la correction de la langue anglaise !

Merci à Michèle Leusie et Françoise Le Tohic de m'avoir déniché des articles introuvables.

Merci à Claudie Auffray et Brigitte Dubier pour avoir géré les problèmes administratifs auxquels j'ai pu être confronté (et il y en a eu pas mal !):

Merci à toutes les personnes du département de Sciences biologiques pour tous les moments partagés ensemble et en particulier à Pauline et Gaëlle dont l'arrivée a rendu le bureau beaucoup plus convivial (p-value = *****...!). A l'occasion, je repasserai partager une tablette de chocolat et un thé avec vous !

Merci à ma famille pour son soutien et en particulier à mes parents pour m'avoir donné le goût de la botanique puis m'avoir laissé suivre ma voie malgré les inquiétudes que j'ai pu parfois leur causer. Merci tout particulièrement à Adèle pour ses relectures très efficaces.

Merci à tous les botanistes avec qui j'ai passé des moments agréables sur le terrain et qui m'ont fait partagé leur passion. Ils se reconnaîtront. Et merci aux entomos qui se reconnaîtront aussi et qui m'ont permis de varier les plaisirs du terrain le WE : le maniement du filet, ça change des relevés botaniques !

Et enfin, merci à Aurélien pour tout ce que nous partageons. Sans toi, cette thèse aurait été bien différente à tous points de vue.

Ce document est composé de trois parties. La première, rédigée en français, propose une synthèse des travaux réalisés lors de la thèse ; la deuxième est composée de sept articles, rédigés en anglais, qui présentent de manière détaillée et exhaustive les différentes approches mises en œuvre dans la thèse. La dernière est constituée d'annexes présentant des suppléments d'informations.

La première partie (synthèse) s'organise en cinq chapitres encadrés par une introduction et une discussion générale. Le chapitre I, qui relève d'une approche géographique, vise à replacer les travaux d'écologie des chapitres suivants dans un contexte plus général. Les principales méthodes utilisées sont présentées (chapitre II) de manière à permettre la compréhension des chapitres suivants sans recourir aux articles correspondant (chapitres III, IV, V). Cependant, il sera parfois nécessaire au lecteur, cherchant des précisions supplémentaires, de se reporter aux articles de la seconde partie de la thèse. Des encadrés sont également présents dans cette synthèse pour développer certains points et apporter un éclairage complémentaire, mais ils ne sont pas essentiels à la compréhension du reste du document.

La seconde partie est composée de sept articles dont deux publiés dans des revues internationales (l'un en 1^{er} auteur, l'autre en deuxième), quatre prêts pour une soumission et un en préparation.

La dernière partie est constituée d'annexes qui ont été utilisées pour présenter des détails d'informations non inclus dans la synthèse afin que celle-ci reste concise.

Cette étude a bénéficié d'une bourse de thèse du Conseil Général du Maine-et-Loire et d'un soutien financier dans le cadre d'un contrat de plan état région (région Pays-de-la-Loire).

SOMMAIRE

SOMMAIRE	1
SYNTHESE	5
Introduction : Biodiversité en ville - contexte, concepts et choix méthodologiques	6
1. Prise en compte de la biodiversité en milieu urbain	7
1.1. Contexte sociétal.....	7
1.2. Prise en compte de la biodiversité en contexte urbain	9
2. Principes d'organisations des communautés végétales - application à l'étude de la végétation d'espaces boisés le long d'un gradient d'urbanisation	13
2.1. Causes des changements floristiques en milieu urbain	13
2.2. Influence de l'urbanisation sur l'organisation des communautés végétales ..	14
2.3. Caractéristiques des communautés végétales en milieu urbain	18
2.4. Etude de l'impact de l'urbanisation sur la biodiversité : le concept de gradient d'urbanisation	22
3. Problématique de la thèse	23
3.1. Modèle d'étude.....	23
3.2. Objectifs.....	25
Chapitre I : Place et évolution des espaces arborés dans le paysage urbain	28
1. Introduction	29
2. Méthodes	30
2.1. Choix des fenêtres d'étude.....	30
2.2. Cartographie des espaces arborés par classification orientée objet	31
3. Etat des surfaces arborées en 2001 suivant la date d'urbanisation du quartier	31
4. Trajectoire des espaces arborés au cours de la seconde moitié du XX^{ème} siècle suivant la date d'urbanisation du quartier	34
5. Intérêts de la classification orientée objet pour la planification urbaine ..	36
6. Conclusion	37
Chapitre II : Sites d'étude, stratégies d'échantillonnage, données collectées et méthodes d'analyse	38
1. Sites d'étude	39
1.1. Les trois agglomérations étudiées	39
1.2. Choix des bois	40
1.3. Description des bois.....	43
2. Principales données floristiques collectées	45
2.1. Bois étudiés et méthodes d'échantillonnage de la végétation.....	45
2.2. Echantillonnage de la banque de graines de la litière et données de végétation complémentaires.....	50
3. Caractérisation environnementale des bois et des relevés	51
3.1. Position des bois le long du gradient d'urbanisation : évaluation par l'occupation du sol adjacente	51
3.2. Facteurs environnementaux collectés à différentes échelles	53
4. Caractérisation des espèces	54

4.1. Classification des espèces.....	56
4.2. Comparaison de listes d'espèces indicatrices	58
4.3. Traits biologiques.....	58
5. Analyses statistiques des données	60
5.1. Analyses uni- et bivariées	60
5.2. Analyses multivariées	60
5.3. Autres analyses.....	63
6. Bilan des données et analyses pour chaque chapitre.....	64
Chapitre III : Caractéristiques des communautés végétales le long d'un gradient d'urbanisation	66
1. Patrons de diversités.....	67
1.1 Introduction.....	67
1.1. Résumé de la démarche.....	68
1.2. Comparaison des richesses spécifiques.....	68
1.3. Analyse de la diversité beta	70
1.4. Conclusion	71
2. Composition des communautés végétales	71
2.1. Introduction	71
2.2. Résumé de la démarche.....	71
2.3. Composition et structuration des communautés	72
2.4. Analyse de la réponse des espèces.....	76
2.5. Conclusion.....	77
Chapitre IV : Effet lisière sur la végétation et la banque de graines de la litière	80
1. Introduction	81
2. Résumé de la démarche	82
3. Richesse de la végétation	82
4. Patrons de deux variables environnementales : pH du sol et degré d'ouverture de la canopée	86
5. Banque de graines de la litière	89
6. Conclusion	90
Chapitre V : L'environnement urbain vu comme une série de filtres	92
1. Réponses des espèces au gradient d'urbanisation : caractéristiques écologiques et biologiques des espèces impliquées	93
1.1. Introduction.....	93
1.2. Indicateurs écologiques	93
1.3. Traits biologiques	95
1.4. Conclusion	98
2. Importance et hiérarchie des facteurs influant la composition et la richesse spécifique des relevés	98
2.1. Introduction	98
2.2. Méthodes	99
2.3. Influence de chacune des variables.....	99
2.4. Partition de la variance entre les groupes de variables	101
2.5. Implications pour la conservation de la végétation de ces bois.....	103

Discussion générale : Bilan des apports, limites et perspectives :	104
1. Modifications de la flore des espaces boisés en milieu urbain.....	105
1.1. Une faible fréquence des espèces exotiques et des espèces non forestières .	105
1.2. Une dominance d'espèces forestières spécialistes et généralistes	107
1.3. Des filtres urbains, causes de modifications dans les filtres d'organisation des communautés végétales.....	108
2. Portée des résultats de ce travail	112
2.1. Importance du choix des sites d'étude.....	112
2.2. Une approche corrélative pour de futures approches semi-expérimentales	113
3. Le gradient d'urbanisation appréhendé comme une substitution à des dynamiques temporelles (" <i>space-for-time substitution</i> ").....	114
3.1. Un recul temporel encore modeste	115
3.2. Les bois ruraux : une référence ?	115
3.3. Un lien entre la densité de bâti et l'âge de l'urbanisation.....	116
4. Perspectives	116
4.1. Une meilleure caractérisation du gradient d'urbanisation	116
4.2. La nécessité d'un suivi diachronique.....	117
4.3. Coupler l'étude écologique avec une étude sociologique	118
5. Conclusion	119
Bibliographie	121



ARTICLES.....	136
Article 1 : Distribution and dynamics of areas with trees along an urban-rural gradient during the second half of the 20th century: implications for biodiversity conservation and greenway planning	137
Article 2 : Using plant species richness and compositional similarity to assess biodiversity in woodlands along a rural-urban gradient	150
Article 3 : Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France.....	170
Article 4 : On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity.....	184
Article 5 : Using biological traits to assess how urbanization filters species of small woodlands.....	197
Article 6 : Distribution of forest plant species in response to edges: comparison between urban and rural areas.....	219
Article 7 : Species composition of the litter seed bank in small woodlands: influence of urbanization and distance from the edge	238

ANNEXES.....	259
Annexe I : Récapitulatif des sites d'étude.....	260
Annexe II : Difficultés taxonomiques	262
Annexe III : Chimie du sol.....	263
Annexe IV : Classification des espèces.....	265
Annexe V : Analyse de la classification des espèces en fonction de leur affinité à l'habitat forestier	275
Annexe VI : Analyse des facteurs influençant la composition et la richesse de la végétation – Complément de méthodes et de résultats (chap. V, partie 5.2)	280
Annexe VII : Analyse factorielle des correspondances des communautés végétales – compléments d'information (chapitre III, partie 3.2)	287
TABLE DES FIGURES.....	290
TABLE DES TABLEAUX.....	293
TABLE DES ENCADRES	293

SYNTHESE

Introduction : Biodiversité en ville - contexte, concepts et choix méthodologiques

L'enjeu de la conservation de la nature s'est fortement développé au cours du siècle dernier. Après s'être intéressés aux milieux considérés comme vierges de tout impact humain et aux espèces emblématiques, les biologistes de la conservation ont été peu à peu amenés à prendre en compte les interactions entre les activités humaines et la biodiversité jusqu'à notamment considérer la biodiversité dans la construction et la gestion des villes. Ces nouveaux objets d'étude s'accompagnent également d'une volonté croissante de prendre en compte non seulement les espèces rares, patrimoniales ou menacées, mais également les composantes d'une biodiversité "ordinaire".

Le travail présenté dans ce document s'intéresse à évaluer les modifications de la biodiversité végétale de petits espaces boisés le long d'un gradient d'urbanisation. L'introduction qui suit présente le contexte dans lequel s'est développée l'écologie urbaine puis les questions soulevées par la prise en compte de la biodiversité dans la planification urbaine et la gestion des habitats en ville. Elle présente ensuite les connaissances et théories nécessaires à l'approche scientifique de la biodiversité en milieu urbain. Enfin, à partir des éléments exposés, elle présentera la problématique retenue, les choix méthodologiques, et les questions qui seront traitées.

1. Prise en compte de la biodiversité en milieu urbain

1.1. Contexte sociétal

1.1.1. Croissance de la population humaine et croissance des villes

Au cours des siècles passés et en particulier au cours de la seconde moitié du XX^{ème} siècle la croissance démographique a été sans précédent. Ainsi, en un demi siècle, la population humaine a doublé et a été estimée à 6,6 milliards d'habitants pour 2008 (United Nations Population Fund 2007).

Un des changements qui a accompagné la croissance démographique est l'urbanisation : en effet, pour la première fois en 2008, plus de la moitié de la population vit en milieu urbain (United Nations Population Fund 2007). En Europe et en Amérique du Nord, la transition urbaine a eu lieu à partir du XVIII^{ème} siècle et s'est étalée sur deux siècles ; les "pays en voie de développement" connaissent cette transition depuis une cinquantaine d'année à un taux très rapide (United Nations Population Fund 2007). Parallèlement à l'augmentation des populations urbaines, la densité moyenne des zones urbaines baisse ce qui entraîne une extension des zones urbaines plus rapide encore que la croissance de la population urbaine (Angel *et al.* 2005). Ce phénomène est particulièrement marqué dans les pays du Nord et y constitue le principal moteur de la croissance des zones urbaines dans ces pays. Ainsi, en France, entre 1982 et 2003, l'accroissement des surfaces urbanisées a été quatre fois plus rapide que celui de l'accroissement de la population ; ces surfaces occupent aujourd'hui 8% du territoire métropolitain (Institut Français de l'environnement 2006). Ce phénomène est appelé l'**étalement urbain** : il est dû à l'expansion de vastes surfaces urbaines à relativement faible densité de population, se développant de façon éparpillée et discontinue, principalement dans les zones agricoles autour des villes (European Environment Agency 2006). Le développement de ces zones urbaines s'accompagne de très nombreuses conséquences tant socio-économiques qu'environnementales : imperméabilisation des sols, nécessité du développement de transports (infrastructures, consommation d'hydrocarbures...), fragmentation des espaces naturels et semi-naturels...

L'impact de cet étalement urbain sur la biodiversité fait aujourd'hui l'objet de préoccupations de la part des acteurs politiques et des scientifiques, dans le contexte de crise écologique (European Environment Agency 2006; Reygrobellet 2007).

1.1.2. Crise de la biodiversité

A partir du XIX^{ème} siècle, une prise de conscience des effets négatifs des révolutions industrielle et agricole va émerger en Europe et en Amérique du Nord et donner naissance aux premiers mouvements internationaux de protection de la nature (Arnould & Simon 2007). Une des réponses à cette prise de conscience des impacts des activités humaines sur les milieux naturels a été de soustraire à l'influence de l'homme certains espaces reconnus comme remarquables pour leur patrimoine paysager et naturel (Egerton 1993). Après la création symbolique du Yellowstone, premier parc national au monde en 1872, différents parcs et réserves vont voir le jour de par le monde. Malgré un certain succès concernant la sauvegarde d'espèces menacées, des limites sont apparues, tant d'un point de vue socio-économique qu'environnemental (Levêque & Mounolou 2001). L'exclusion des populations humaines des zones protégées s'est soldée dans un certain nombre de cas par des conflits avec les populations locales ; les espaces adjacents aux zones protégées ont pu connaître une dégradation renforcée de leur environnement (Levêque & Mounolou 2008). De plus, dans de nombreux cas, les activités humaines traditionnelles (activités pastorales, écobuage...) participaient au maintien de la biodiversité. La mise sous cloche a parfois abouti à une homogénéisation des paysages, une fermeture des milieux préjudiciable au maintien de la biodiversité (Arnould & Simon 2007).

Parallèlement à la prise de conscience des menaces que les activités humaines font peser sur l'environnement, une prise de conscience de notre dépendance vis-à-vis de la biosphère s'est développée. Il est aujourd'hui reconnu que la biodiversité est un support essentiel des activités humaines (Millenium Ecosystem Assessment 2005) et des tentatives pour chiffrer sa valeur économique se sont développées (Costanza *et al.* 1997). Les enjeux autour de la biodiversité ont ainsi été portés à la connaissance du grand public notamment par la conférence Rio en 1992 (Levêque & Mounolou 2008) et font maintenant partie des enjeux politiques internationaux (Conférence de Johannesburg en 2002 (Barbault *et al.* 2002), Conférence 'biodiversité sciences et gouvernance' en 2005 (Collectif 2005) pour les plus médiatisées).

Il apparaît aussi que les enjeux de la biodiversité ne se limitent pas aux espèces patrimoniales et emblématiques. Parallèlement au développement d'un réseau d'aires protégées, les démarches de conservation de la biodiversité doivent donc intégrer également d'autres territoires, notamment les espaces agricoles et urbains et prendre en compte les activités humaines comme l'illustrent les thématiques des plans d'action de la stratégie

nationale de la biodiversité¹. Les démarches de conservation évoluent également vers une prise en compte non seulement des espèces patrimoniales (emblématiques, protégées, rares...) mais aussi, à l'opposé, de la **biodiversité ordinaire**. Cette biodiversité est en effet essentielle au maintien de services écosystémiques² dans nos paysages (Gaston 2008; Millenium Ecosystem Assessment 2005) mais constitue aussi une opportunité d'appropriation des problématiques liées à la biodiversité par le grand public (Miller 2005; Trumbull *et al.* 2000). Cependant, les écologues ont longtemps délaissé les habitats soumis à une forte influence des activités humaines (Egerton 1993; McDonnell & Pickett 1993) et notamment les zones urbaines. Il en résulte un déficit de connaissances sur les **interactions entre les activités humaines et la biodiversité** et même sur la façon d'étudier celles-ci (Alberti *et al.* 2003; McIntyre *et al.* 2000). De plus au-delà de l'enjeu scientifique, de tels besoins, nombreux et importants, sont formulés par des gestionnaires, des aménageurs du territoire etc. (Pullin & Knight 2005).

Ce sont ces enjeux appliqués autour de la prise en compte de la biodiversité en milieu urbain que nous allons maintenant rassembler afin d'identifier les questions écologiques qui en découlent.

1.2. Prise en compte de la biodiversité en contexte urbain

1.2.1. Enjeux en termes de planification du territoire

Dans les années 90, la montée en puissance du concept de développement durable a conduit à mieux intégrer sa composante environnementale dans les politiques d'aménagement du territoire (Loi d'orientation sur l'aménagement et le développement durable du territoire (LOADDT du 25 juin 1999, dite loi Voynet), loi solidarité et renouvellement urbain de 2000 (loi SRU du 13 décembre 2000)) Cette dernière introduit deux outils clés nécessaires à la mise en œuvre de cette politique : les Schémas de cohérence territoriale (SCOT) et les Plans locaux d'urbanisme (PLU) qui doivent concrétiser un projet d'aménagement et de développement durable (PADD).

¹ <http://www.ecologie.gouv.fr/Les-plans-d-action-de-la-strategie,9171.html>

² "Rôle joué par les organismes dans le fonctionnement des écosystèmes et qui crée des conditions profitables à l'homme : pollinisation, régulation des climats, purification de l'eau etc. (Barbault, 2006)

La prise en compte de la biodiversité dans ces documents de planification est à la fois pensée en termes de préservation d'un patrimoine mais aussi comme un argument d'aménagement pour limiter l'étalement urbain. Lors de la phase de **diagnostic** environnemental, il est nécessaire d'identifier les enjeux de la biodiversité. Pour la biodiversité présentant un caractère patrimonial, la tâche est maintenant relativement abordable grâce aux nombreux inventaires disponibles de zones protégées ou non, reconnues pour leur biodiversité (Réserves naturelles, parcs nationaux, ZNIEFF, zones RAMSAR, zones NATURA 2000...). La prise en compte de la biodiversité ordinaire est, elle, beaucoup plus complexe. Les enjeux sont souvent identifiés à travers une étude de dynamique des grands types d'occupation du sol (forêts de feuillus, bocage, cultures, peupleraies etc.). Mais la question de la hiérarchie des valeurs ou intérêts écologiques de ces zones se pose de manière délicate. Sur quels critères établir cette hiérarchie ? Comment considérer globalement leur biodiversité sachant que les réponses au changement des différents groupes taxonomiques sont parfois incohérentes ?

D'autres attentes concernent la volonté de favoriser une **continuité écologique** des habitats via la mise en place de trames vertes et bleues (Commissariat général au développement durable 2009). Mais là encore, ces démarches posent de très nombreuses questions. Sur quelles espèces ou groupes d'espèces et à quelles échelles baser la réflexion ? Les corridors ne peuvent-ils pas favoriser la diffusion d'espèces invasives ? Quelle forme peut prendre une trame verte dans des paysages fortement artificialisés ? Quels vont être les échanges biologiques avec les zones rurales ? (Clergeau 2007).

La discipline de l'écologie du paysage offre un cadre intéressant pour traiter de telles questions : des théories pouvant servir de modèles sont détaillées dans la 2^{ème} partie de cette introduction. Une meilleure compréhension de la dynamique de la biodiversité à différents niveaux d'organisation biologiques (communautés, populations, espèces) et à différentes échelles spatio-temporelles peut aider à la mise en place de tels aménagements (Clergeau 2007).

1.2.2. Enjeux en termes de gestion

La problématique de la biodiversité urbaine se pose également à une échelle plus fine, celle de la gestion de parcs, d'espaces verts. Pour des motifs à la fois économiques et environnementaux, de nombreuses villes ont adopté des méthodes de **gestion différenciée** de leurs espaces verts (Aggeri 2004). Avec la gestion différenciée, tous les espaces ne sont pas traités de la même manière, mais en fonction de leur localisation et de leur usage. Les espaces moins gérés voient se développer de la végétation spontanée souvent considérée par la population comme des "mauvaises herbes" (Menozzi 2007). Cette démarche pose la question de l'acceptation sociale de ces nouveaux modes de gestion. Néanmoins, une meilleure connaissance de la dynamique de la végétation soumise à une moindre pression de gestion est également nécessaire en contexte urbain, et pourrait aider à cette acceptation. De plus, dans le cadre de la mise en place de la gestion différenciée ou plus généralement de pratiques de gestion plus extensives, de nouveaux modes de gestion peuvent être mis en place et pourraient être optimisés quant à leur impact sur la biodiversité (fréquences, périodes de tonte ; sélection des zones qui seront plus ou moins gérées).

L'agglomération de Nantes a un projet d'aménagement qui interpelle cette problématique à ces deux échelles et qui aide à poser les questions émergentes des espaces boisés en ville.

1.2.3. Un exemple : le projet de forêt urbaine de l'agglomération de Nantes

L'agglomération de Nantes a pour projet de planter plus de 1400 ha sur trois sites autour de la ville³. Les sites choisis sont des territoires plutôt en déprise agricole au sein desquels existent des espaces boisés, des friches et des terres agricoles. Les objectifs affichés de ce vaste projet sont de permettre la préservation d'espaces naturels, de servir de puits de carbone, de constituer une ceinture verte autour de l'agglomération, d'offrir des habitats pour la faune et la flore, d'offrir un espace de loisirs et de détente aux habitants et de développer, à terme, la filière bois⁴.

Le volet biodiversité de ce projet aborde des questions de différents ordres. Les premières portent sur l'**évolution de la biodiversité** dans les bois déjà existants face à l'extension urbaine. Comment va évoluer la biodiversité de ces bois quand ils seront

³ http://www.nantesmetropole.fr/1151324864007/0/fiche_article/

⁴ http://www.ville-bouguenais.fr/index.php?option=com_content&view=article&id=196&Itemid=241&77ac4c08a2dad0c176f689771bb19636=bc38396c994df580f7c7b6fd67bd26c1

encapsulés dans la matrice urbaine et soumis aux usages citadins ? La végétation restera-t-elle forestière ? Quelle sera l'importance des espèces exotiques et rudérales dans la végétation ? Quels sont les risques d'invasions biologiques ? Quels impacts aura la fréquentation humaine de ces espaces sur la biodiversité ? Quelles zones seront consacrées aux aménagements les plus lourds et quelles zones doivent être préservées pour la biodiversité ?

Des questions se posent également sur la **conception** et l'aménagement de nouveaux espaces boisés. Quelles sont les possibilités de restauration de la biodiversité dans les zones qui ne sont actuellement pas boisées ? Vaut-il mieux, pour une même surface, privilégier l'établissement de plusieurs petits bois ou d'un seul grand ? (débat du SLOSS : *single large or several small* (Godefroid & Koedam 2003b)). Quelle configuration spatiale privilégier ? (Figure 1). Faut-il favoriser une protection contre les perturbations et contraintes liées aux usages des terres à proximité (zone tampon), augmenter le potentiel de certains sites (agrandissement) ou augmenter la viabilité à plus long terme (en augmentant la connectivité) (Honnay *et al.* 2002a; Kirby 2008) ? Quels aménagements pourraient concilier à la fois activités récréatives et préservation de la biodiversité ?

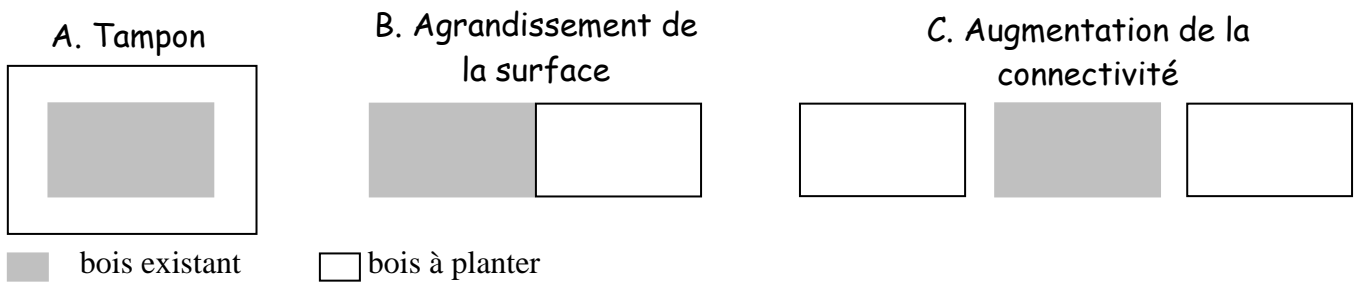


Figure 1 : Trois stratégies possibles pour établir de nouveaux bois (d'après Kirby (2008)).

Ces questions demandent d'identifier les facteurs qui contrôlent la diversité de ces espaces boisés à différentes échelles spatio-temporelles. Les concepts scientifiques, principalement issus de l'écologie du paysage et de l'écologie des communautés végétales, qui ont permis d'élaborer la problématique de ce travail, sont maintenant présentés.

2. Principes d'organisations des communautés végétales - application à l'étude de la végétation d'espaces boisés le long d'un gradient d'urbanisation

2.1. Causes des changements floristiques en milieu urbain

Les villes sont conçues pour satisfaire les besoins humains en termes de logements, d'industries, de commerce et de transport : les transformations de l'environnement induites par l'urbanisation présentent des caractéristiques similaires de par le monde. Williams et al. (2009) distinguent ainsi quatre éléments clés qui vont modifier la composition floristique en zone urbaine. L'urbanisation entraîne la **transformation** d'une part importante des **habitats** initialement présents par le développement de surfaces bâties et de voiries. De plus, elle entraîne une **fragmentation** de ces habitats. Les taches d'habitats en milieu urbain sont notamment de plus petite taille et plus nombreuses (Hahs & McDonnell 2006). Les **conditions environnementales urbaines** sont modifiées par les activités humaines (Grimm *et al.* 2008) se traduisant en particulier par des modifications climatiques et des niveaux de pollution élevés. Enfin, la composition floristique des zones urbaines est influencée par les **préférences humaines** concernant notamment la végétation ornementale (Clergeau 2007; Marco 2008). Ces deux derniers éléments sont spécifiques au milieu urbain tandis que les précédents interviennent aussi dans d'autres activités humaines (agriculture notamment) (Williams *et al.* 2009).

Quelles peuvent être les conséquences de ces modifications pour un habitat particulier : les espaces boisés ? La transformation des habitats liée à l'urbanisation peut entraîner la destruction d'un espace boisé existant. Parmi les espaces boisés présents en zone urbaine, Kowarik (2005) en distingue deux types selon leur origine. Un espace boisé existant en zone rurale peut être conservé dans la matrice urbaine : on parlera alors de **bois relictuel** (*remnant woodland*). Il peut éventuellement n'être conservé qu'en partie ; cette diminution est une des manifestations de la fragmentation. Un espace boisé peut aussi se mettre en place sur un espace qui n'était pas boisé avant l'urbanisation : on parlera alors de **bois émergent** (*emergent woodland*). En plus d'affecter directement les espaces boisés, l'expansion des villes modifie aussi la mosaïque d'habitats autour des bois, que l'on nomme **matrice** (Burel & Baudry 1999). Cela peut affecter les interactions entre l'espace boisé et les autres habitats notamment via l'**effet lisière** ; la matrice urbaine présente souvent un degré de contraste élevé avec les habitats semi-naturels tels que des boisements. Cela peut la rendre moins perméable pour les espèces du bois, entraînant un **isolement** plus fort du bois. De plus, cet isolement peut être accentué si la distance entre les bois augmente et si certaines structures paysagères présentant une plus forte perméabilité (**corridors**) pour les espèces du bois telles que les haies

(McCollin *et al.* 2000; Roy & de Blois 2008; Sitzia 2007; Wehling & Diekmann online first) font partie des habitats détruits.

En plus des conséquences de la **dynamique spatio-temporelle** des taches boisées liées à l'urbanisation, l'environnement local de ces bois subit des modifications. L'air urbain est plus riche en **dioxyde de carbone**, en **ozone** et en **diverses particules** (Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} , NO_3^- et Cl) qui peuvent se déposer dans le bois (Grimm *et al.* 2008; Lovett *et al.* 2000). Les sols urbains sont soumis à des dépôts de **composés azotés** et de **métaux lourds**, jusqu'à des concentrations parfois importantes (Aber 1993; Pouyat *et al.* 2007; Pouyat *et al.* 2008). Les zones urbaines sont également soumises à un **effet îlot de chaleur urbain** : ainsi, à Rennes, les températures minimales peuvent être jusqu'à deux degrés plus élevées dans le centre-ville que dans la campagne adjacente (Pellissier 2008). Tous ces changements interagissent et modifient profondément les cycles biogéochimiques (Baxter *et al.* 2002; McDonnell *et al.* 1997; Zhu & Carreiro 2004). Enfin, les bois en contexte urbain connaissent de nouveaux usages et en particulier des **usages récréatifs** ; cela peut modifier le régime de perturbation (piétinement) et la gestion de ces espaces va être adaptée à ces nouveaux usages (aménagement de chemins, plantations d'espèces ornementales...).

Les conséquences de ces modifications pour la végétation des espaces boisés sont maintenant présentées, analysées et synthétisées. Ce travail a été basé sur un modèle où la composition d'une communauté végétale est vue comme la résultante d'une série de filtres agissant à différentes échelles (Belyea 2004; Lortie *et al.* 2004).

2.2. Influence de l'urbanisation sur l'organisation des communautés végétales

2.2.1. Une série de filtres hiérarchiques

L'organisation des communautés dépend de processus se déroulant à plusieurs échelles spatio-temporelles. Bestelmeyer *et al.* (2003) reconnaissent trois grands niveaux d'échelles (Figure 2) : le niveau géographique qui s'intéresse aux aires de distribution des espèces ; le niveau du paysage qui vise à expliquer la distribution des espèces entre les taches d'habitat qui lui sont plus ou moins favorables et le niveau de la tache d'habitat qui se réfère à l'échelle à laquelle une espèce exploite les ressources. Les processus aux niveaux les plus fins sont contraints par les niveaux plus élevés. De plus, selon la théorie de la hiérarchie, les processus associés à ces échelles spatiales se déroulent à des échelles de temps différentes (Burel & Baudry 1999).

Au niveau d'une tâche d'habitat donnée, la composition d'une communauté végétale peut être vue comme un sous-échantillon du pool régional d'espèces sélectionné par une série de filtres (Lortie *et al.* 2004) : la dispersion, la capacité à tolérer l'environnement local abiotique et biotique (Figure 2).

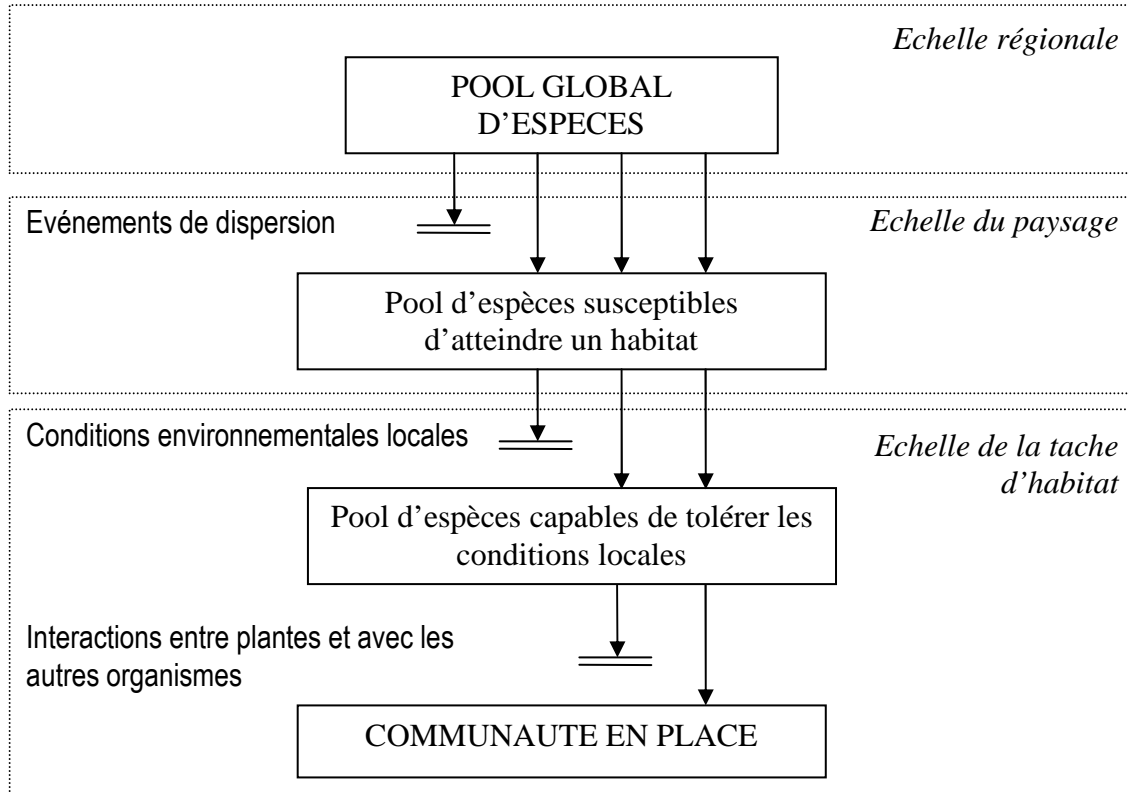


Figure 2 : Principaux processus et filtres qui conditionnent la composition d'une communauté végétale (inspiré des schémas de Lortie *et al.* (2004) et Bestelmeyer *et al.* (2003)). Les interactions entre les différents niveaux ne sont pas représentées pour ne pas surcharger le schéma.

Quels peuvent être les effets des quatre éléments clés modifiés par l'urbanisation (transformation des habitats, fragmentation, modifications de l'environnement local et influence des préférences humaines) sur le fonctionnement de ces filtres ?

2.2.2. Influence de l'urbanisation sur ces filtres

œ Les modifications du pool global d'espèces

Le pool d'espèces présentes en milieu urbain est composé d'espèces indigènes à la région dont certaines normalement absentes de la zone et qui vont coloniser les nouveaux habitats créés par l'urbanisation (ex : plantes saxicoles colonisant les murs) et des espèces exotiques introduites volontairement ou non par les humains (Williams *et al.* 2009). L'urbanisation et en particulier les activités de transport qui y sont liées font disparaître une partie des barrières biogéographiques structurant la répartition des espèces à l'échelle

planétaire. L'urbanisation a très fortement modifié le taux et la vitesse de modifications des aires des espèces (La Sorte *et al.* 2007; Vitousek *et al.* 1997).

☞ Les modifications du pool d'espèces capables d'atteindre l'habitat

La transformation et la fragmentation des habitats peuvent modifier le pool d'espèces capables de coloniser un espace boisé. La **théorie de la biogéographie des îles** (McArthur & Wilson 1967) prédit que des taches d'habitat de petite taille et distantes entre elles auront une richesse spécifique plus faible que des taches de grande taille et proches entre elles car le taux d'immigration d'espèces sera plus faible et le taux d'extinction plus élevé. Cependant, les habitats boisés situés dans une matrice urbaine ne peuvent pas être totalement assimilés à des îles océaniques, modèle qui a servi de base à la théorie de MacArthur et Wilson. Watson (2002) considère que pour étudier la composition en espèces de taches disséminées dans une matrice, il est important de prendre en compte l'origine de la tache, son âge et le contraste en termes d'habitats entre la tache et la matrice qui l'entoure. Il convient donc de distinguer les bois relictuels des bois émergents. Les bois relictuels sont intégrés dans la matrice urbaine avec leur pool d'espèces préexistantes alors que les communautés des bois émergents se mettent en place dans la matrice urbaine. Les plantes forestières possèdent souvent des cycles de vie très longs (en particulier les espèces clonales) et parfois des banques de graines. Les populations de ce type d'espèces peuvent se maintenir au cours du temps sans recrutement : Eriksson (1996) propose de les appeler **populations relictuelles** (*remnant populations*). Grâce à leur clonalité et/ou leur banque de graines, ces espèces peuvent se maintenir pendant de très longues périodes même si l'habitat n'est plus de bonne qualité pour elles. On pourrait donc avoir dans les bois relictuels une **dette d'extinction** qui peut persister plusieurs siècles (Vellend *et al.* 2006). De plus, comme beaucoup d'espèces forestières ont des capacités de dispersion limitées (Brunet & Von Oheimb 1998; Ehrlén & Eriksson 2000; Jacquemyn *et al.* 2001b; Verheyen & Hermy 2004), l'âge du bois est un paramètre important à considérer pour comprendre la composition des communautés végétales de ces espaces.

Les changements intervenant dans la matrice autour des bois sont aussi susceptibles de modifier le pool d'espèces atteignant les espaces boisés. La modification des habitats à proximité est susceptible de modifier les espèces qui s'y développent. La **pluie de graines** parvenant dans le bois peut s'en trouver affectée : la présence de jardins ou autres espaces aménagés pour l'ornement par exemple est susceptible de favoriser la dispersion d'espèces exotiques dans ces espaces de végétation semi-naturelle (Marco 2008).

☞ Modifications du pool espèces tolérant l'environnement local

La lumière, l'eau, la disponibilité en nutriments et le pH du sol ainsi que la température sont considérés comme des variables abiotiques clés pour les espèces forestières (Duchaufour 1989a; Duchaufour 1989b). La dynamique des taches boisées a un impact sur la qualité de l'habitat : les bois qui se sont établis sur d'anciennes parcelles agricoles ont tendance à être plus riches en phosphates et à présenter un pH plus élevé que les bois anciens (Graae & Sunde 2000; Graae *et al.* 2003; Hermy *et al.* 1999; Honnay *et al.* 1998; Honnay *et al.* 1999; Jacquemyn *et al.* 2001a; Jacquemyn *et al.* 2001b; Kolb & Diekmann 2004; Peterken 1993; Verheyen *et al.* 2003a). Au niveau de l'habitat, l'impact de l'urbanisation sur les cycles biogéochimiques est susceptible de modifier la disponibilité en nutriments et en particulier en azote pour les plantes (Baxter *et al.* 2002; Pellissier 2008). De plus, les changements de gestion du bois pourraient affecter la quantité de lumière atteignant le sol. Les perturbations peuvent aussi modifier la co-existence des espèces, un niveau de perturbation intermédiaire pouvant favoriser la co-existence d'un plus grand nombre d'espèces selon la **théorie de la perturbation intermédiaire** (Connell 1978; Roxburg *et al.* 2004) même si la réalité semble plus complexe et demande de prendre en compte notamment l'intensité et la fréquence des perturbations (Li & Loneragan 2004; Shea *et al.* 2004). Ces changements peuvent sélectionner les espèces directement (zone létale de la **niche fondamentale**) ou indirectement en modifiant les relations de compétition entre les espèces (**niche réalisée**). De plus, les changements paysagers et environnementaux liés à l'urbanisation n'affectent pas seulement les espèces végétales mais aussi les espèces animales ou fongiques qui peuvent être des pollinisateurs, des agents de dispersion, des phytophages, des pathogènes, des prédateurs etc. des espèces végétales. L'urbanisation est donc susceptible d'affecter profondément les interactions entre espèces (Andrieu *et al.* 2009; Baxter *et al.* 1999).

Tous ces changements vont modifier la distribution des espèces et la composition des communautés en milieu urbain. Un certain nombre de travaux ont mis en évidence certaines caractéristiques propres aux communautés biologiques en milieu urbain.

2.3. Caractéristiques des communautés végétales en milieu urbain

2.3.1. Modifications de la distribution des espèces en réponse à l'urbanisation

L'urbanisation affecte la distribution et l'abondance de nombreux taxons (Angold *et al.* 2006; Blair 1999; Croci *et al.* 2008b; Daniel & Lecamp 2004; Fudali 1996; Germaine & Wakeling 2001; Godefroid & Koedam 2007; Guntenspergen & Levenson 1997). Blair (2001) a ainsi distingué trois grands types d'espèces en fonction de leur réponse à l'urbanisation même si la réalité est plus complexe (McDonnell & Hahs 2008). La catégorie des "**urban avoider**" comprend les espèces très sensibles à la présence et aux perturbations humaines. Un exemple donné par McKinney (2002b) est celui des espèces forestières d'intérieur. A l'inverse, il y a les espèces qualifiées de "**urban exploiter**" qui regroupent les espèces commensales qui sont très (voire totalement) dépendantes des ressources urbaines. Cela pourrait par exemple être le cas d'un certain nombre d'espèces ornementales gélives maintenues par les soins de l'homme. Enfin, il y a les espèces "**urban adapter**" qui supportent les modifications engendrées par l'homme et se maintiennent ainsi en milieu urbain comme les espèces de lisière (McKinney 2002b). Par ailleurs, Hill *et al.* (2002) ont montré que les espèces végétales dont la distribution est limitée aux espaces urbains étaient des espèces peu fréquentes et que les espèces les plus abondantes en milieu urbain sont des espèces largement répandues aussi bien en milieu urbain que rural.

Un des enjeux en écologie urbaine est d'identifier des caractéristiques des espèces ayant des réponses contrastées au gradient d'urbanisation (Croci *et al.* 2008a) pour pouvoir par la suite comprendre, hiérarchiser et éventuellement prédire les modifications de la biodiversité en relation avec l'urbanisation.

2.3.2. Rôle des traits biologiques dans leur réponse à l'urbanisation

La capacité des espèces à s'adapter aux modifications environnementales dépend de leurs caractéristiques écologiques et biologiques (McKinney 2006; Thompson & McCarthy 2008; Vallet 2005; Williams *et al.* 2009). Les espèces végétales favorisées par l'urbanisation sont des espèces souvent héliophiles et annuelles ayant des préférences pour des sols fertiles, basiques et secs (Godefroid *et al.* 2007; Hill *et al.* 2002; Thompson & McCarthy 2008). Les espèces associées à certains types d'habitat ont particulièrement souffert de l'urbanisation : ce sont les espèces des zones humides, des boisements et les espèces associées aux espaces cultivés (Godefroid 2001; Roy *et al.* 1999). La destruction de certains habitats et les

modifications environnementales engendrées par l'urbanisation sont donc une cause importante de la disparition de certaines espèces.

2.3.3. Homogénéisation biotique en milieu urbain

L'**homogénéisation biotique** est définie comme l'augmentation de la similarité entre les communautés ; elle peut aussi avoir au lieu au sein d'une communauté quand la modification de l'abondance relative des espèces se fait au profit des espèces dominantes (McKinney & Lockwood 1999; Olden & Rooney 2006). L'homogénéisation biotique peut être définie à l'échelle taxonomique (expansion d'espèces largement répandues et disparition d'espèces à distribution limitée), génétique (augmentation de la similarité des pools de gènes) ou fonctionnelle (sélection de certaines espèces possédant des traits biologiques similaires et jouant le même rôle dans l'écosystème) (Olden & Rooney 2006). L'homogénéisation biotique traduit donc les variations de la diversité β des communautés (Encadré 1) ; il n'y a pas de lien direct entre les variations de la richesse spécifique et celles de la diversité β (Olden & Rooney 2006).

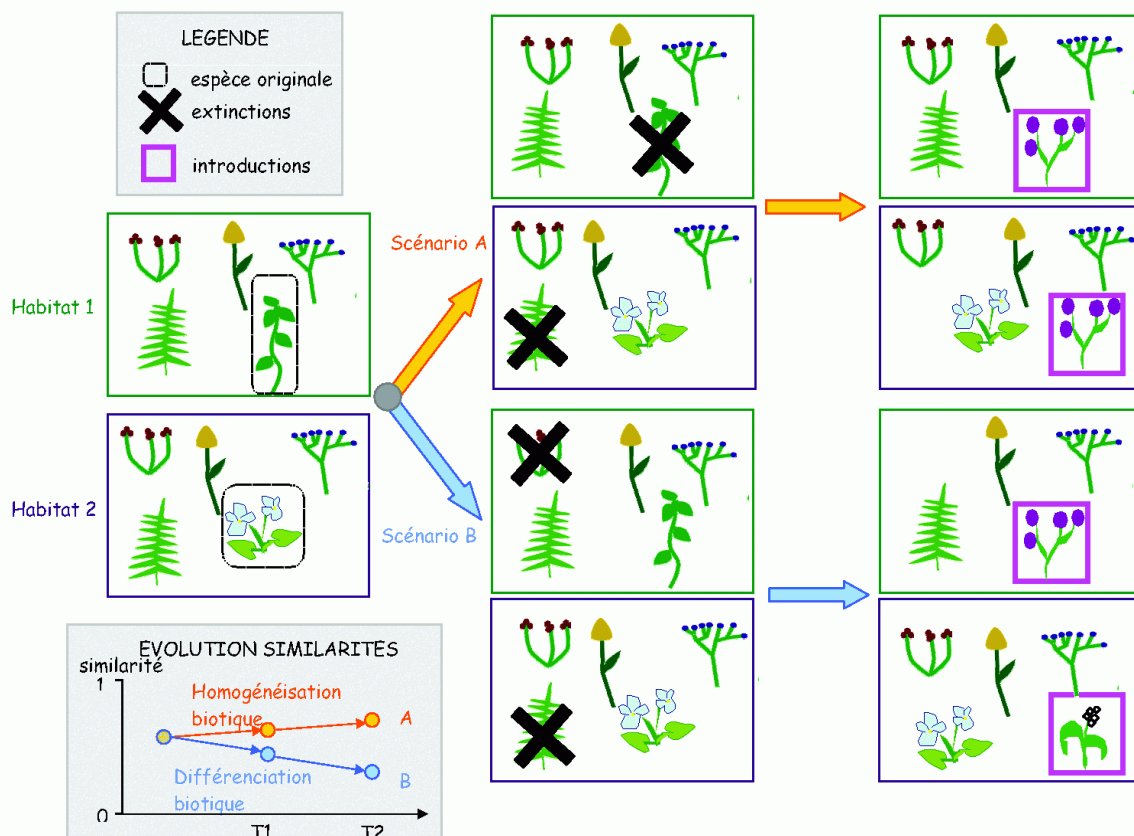


Figure 3 : Illustration des mécanismes par lesquels des extinctions et des introductions d'espèces peuvent produire une homogénéisation (A) ou une différenciation biotique (B) Dans le scénario A, une espèce originale de l'habitat 1 disparaît et la même espèce est introduite dans les deux habitats. Dans le scénario B, les extinctions concernent des espèces communes aux deux habitats et les espèces introduites sont différentes entre les deux habitats.

L'urbanisation serait un facteur important d'homogénéisation biotique (McKinney 2006) car l'habitat urbain est relativement similaire entre les villes et va donc potentiellement favoriser toujours le même pool d'espèces qui vont se développer au dépend d'espèces dont la distribution est plus limitée. Ce pool d'espèces 'gagnantes' (*winner species*) serait composé d'espèces exotiques ou d'espèces indigènes mais généralistes (Clavel 2007; McKinney 2006; Rooney *et al.* 2004). Le développement de ces espèces 'gagnantes' se ferait au détriment d'un grand nombre d'espèces 'perdantes' (*loser species*) qui seraient des espèces indigènes et des espèces spécialistes (McKinney & Lockwood 1999).

Cependant, la réalité est beaucoup plus complexe et dans un certain nombre de cas, la présence d'espèces exotiques semble plutôt mener à une diminution de la similarité des communautés nommée **différenciation biotique** (McKinney 2002a; Qian *et al.* 2008). Pour évaluer les conséquences d'introduction et d'extinction d'espèces, il est nécessaire de prendre en compte l'identité des espèces comme l'illustre la Figure 3. Les conséquences des introductions et des extinctions d'espèces dépendent aussi de l'échelle à laquelle est menée la comparaison (Marchetti *et al.* 2006).

L'approche la plus directe pour évaluer les effets de l'urbanisation sur les communautés végétales d'espaces boisés serait d'effectuer un suivi temporel de leur composition (approche diachronique). Une autre approche possible (qualifiée de synchronique) est de comparer les communautés de différents espaces boisés inclus dans des matrices paysagères représentatives de différents degrés d'urbanisation : la succession de ces matrices paysagères a été appelée gradient d'urbanisation (McDonnell & Pickett 1990). L'utilisation des analyses de gradient en écologie va être abordée avant de détailler les spécificités du gradient d'urbanisation.

Encadré 1 : Diversités α , β et γ

La diversité au niveau spécifique comprend plusieurs composantes : la diversité au sein des unités d'échantillonnage (*inventory diversity*), la diversité entre les unités d'échantillonnage (*differentiation diversity*) et l'arrangement des unités d'échantillonnage (*pattern diversity*) ((Gurevitch, et al., 2006) p364-365).

La première (*inventory diversity*) s'attache à décrire la diversité d'une unité d'échantillonnage à une échelle donnée (Figure 4) : elle peut s'exprimer en nombre d'espèces (**richesse spécifique**) ou prendre en compte, en plus du nombre d'espèces, leur abondance (indices les plus utilisés : indice de diversité de Shannon, de Simpson...). A l'échelle d'une communauté donnée, la diversité est qualifiée de **diversité α** (Whittaker 1960). A une échelle plus large, la diversité cumulée d'un ensemble de communautés ou d'habitats est appelée **diversité γ** : elle est la résultante à la fois de la diversité α et de la diversité β des unités d'échantillonnage (Whittaker 1960).

La deuxième composante de la diversité appelée **diversité β** (Whittaker 1960) décrit la différenciation entre les unités d'échantillonnage (Figure 1). Différentes mesures de cette composante de la diversité existent. On peut notamment utiliser la similarité moyenne des communautés ; une forte similarité indique que les différentes communautés dans le paysage tendent à contenir les mêmes espèces, une faible similarité qu'elles contiennent des espèces différentes.

La troisième composante de la diversité porte sur la façon dont s'organise la diversité entre les différentes unités d'échantillonnage. Cet aspect de la diversité vise à mettre en relation la diversité α des unités d'échantillonnages et la fréquence des espèces qu'elles contiennent. On utilise des mesures de '*mosaic diversity*' et de '*nestedness*' (Gurevitch et al. 2006).

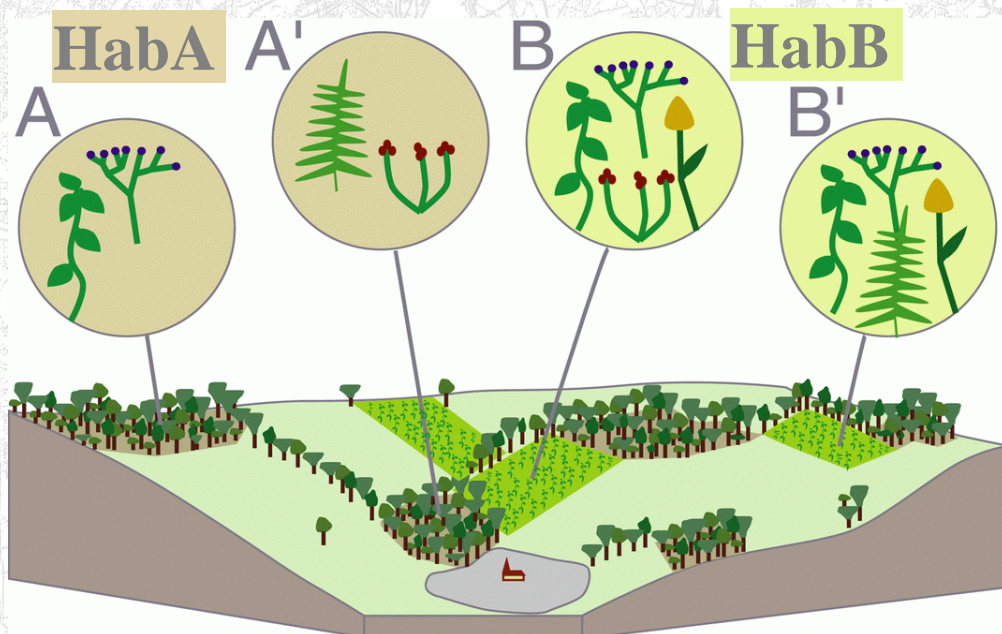


Figure 4 : Distribution théorique de cinq espèces végétales dans deux types d'habitat (HabA vs. HabB). Chaque habitat est distribué sous forme de deux taches, A, A' et B, B' respectivement. La diversité γ (en ce qui concerne la composante richesse spécifique) de HabA est de 4 espèces, celle de HabB de 5 espèces. La diversité α (en ce qui concerne la composante richesse spécifique) de la tache A est de 2 espèces ainsi que celle de A' ; celles de B et B' sont de 4 espèces. La diversité β est plus importante entre les taches de HabA (aucune espèce en commun) qu'entre les taches de HabB (une espèce propre à chacune des taches, trois espèces en commun).

2.4. Etude de l'impact de l'urbanisation sur la biodiversité : le concept de gradient d'urbanisation

2.4.1. Utilisation des analyses de gradients en écologie

Le paradigme du gradient a été développé à la fin des années 50 et au début des années 60 par Whittaker (1967) (McDonnell *et al.* 1993). Ce paradigme peut être résumé de la façon suivante : les variations environnementales sont ordonnées dans l'espace et leur organisation gouverne la structure et le fonctionnement des systèmes écologiques correspondants, que ce soient des populations, des communautés ou des écosystèmes (McDonnell & Pickett 1990). On distingue les **gradients simples** qui sont basés sur les variations d'une seule variable environnementale des **gradients complexes** qui sont basés sur plusieurs facteurs qui peuvent interagir (McDonnell *et al.* 1993; Whittaker 1967). Un exemple classique est un gradient altitudinal qui recouvre des changements de température, d'humidité et d'épaisseur du sol (McDonnell *et al.* 1993). Deux techniques d'analyse de gradient ont été développées : les **analyses directes** quand la composition des communautés végétales est mise en relation directement avec les variations de la variable étudiée et les analyses **indirectes** pour lesquelles on mesure dans un premier temps les variations des systèmes écologiques et leur ordination permet ensuite de mettre en évidence le gradient environnemental sous-jacent (McDonnell *et al.* 1993; Ter Braak & Prentice 1988).

Ce paradigme de l'analyse de gradient a souvent été utilisé pour substituer aux variations temporelles des variations spatiales ("*space-for-time substitution*"). Ainsi, la comparaison de la végétation de sites d'âge différent a été utilisée depuis les débuts de l'écologie pour inférer les dynamiques temporelles de la végétation (Drouin 1993).

2.4.2. Gradient d'urbanisation

Un gradient d'urbanisation est un gradient complexe et indirect dépendant de facteurs sociaux, économiques et environnementaux. Il se manifeste physiquement par la création de nouveaux modes d'occupations du sol, des altérations de l'environnement physique et chimique, la création de nouveaux assemblages d'espèces et des modifications des régimes de perturbations (McDonnell & Hahs 2008). Le gradient d'urbanisation peut être caractérisé par deux types de mesures : des **mesures générales** qui sont faciles à acquérir et sont censées être indicatrices de l'ensemble des variations des variables mises en jeu et des **mesures spécifiques** qui sont plus lourdes à acquérir mais peuvent être directement mises en relation avec les systèmes biologiques. Le premier type peut être basé sur des proportions de surfaces

bâties ou des densités de population ; le second type pourrait être des mesures de niveaux de pollution qui peuvent avoir des effets biologiques directs. La plupart du temps, les systèmes écologiques vont dépendre de l'arrangement spatial de différentes combinaisons de variables (Hahs & McDonnell 2006).

Le gradient d'urbanisation peut être utilisé pour comprendre les effets de l'urbanisation sur les systèmes écologiques mais c'est aussi, de façon plus générale, une opportunité pour tester des aspects plus théoriques comme la théorie de la hiérarchie ou la théorie des perturbations (McDonnell & Pickett 1990). C'est aussi une opportunité pour étudier les interactions entre les systèmes écologiques et les systèmes sociaux (Alberti *et al.* 2003; McDonnell & Pickett 1990).

3. Problématique de la thèse

Beaucoup des impacts de l'urbanisation sur la biodiversité sont liés à la transformation des habitats. Peu d'études ont jusqu'à présent cherché à comprendre les effets de l'urbanisation sur un même type d'habitat (Sadler *et al.* 2006). Nous allons revenir sur les raisons qui nous ont amenés à travailler sur des espaces boisés le long d'un gradient d'urbanisation.

3.1. Modèle d'étude

3.1.1. Choix des espaces boisés

Le choix de travailler sur les espaces boisés fait suite aux réflexions menées en 2003 par des chercheurs à l'initiative du programme de recherche interdisciplinaire "ECORURB"⁵ (Ecologie du rural vers l'urbain) (Clergeau *et al.* 2003), programme de recherche dans lequel s'insère cette thèse. Les raisons qui ont conduit à choisir les espaces boisés sont les suivantes :

⁵ <http://w3.rennes.inra.fr/ecorurb/index.php>

- un des premiers critères pour étudier l'effet de l'urbanisation sur la biodiversité d'un même habitat était de trouver un habitat qui soit disponible et comparable tout le long du gradient d'urbanisation,
- il fallait ensuite trouver un habitat qui soit le plus favorable possible à une végétation spontanée (faible niveau de gestion et d'intervention),
- cet habitat devait également présenter une diversité assez importante pour plusieurs taxons et notamment en termes d'avifaune, de micromammifères, de carabes et de plantes vasculaires qui sont les taxons modèles du programme "ECORURB".

Les espaces boisés sont apparus comme un habitat répondant bien à l'ensemble de ces critères. De plus, ils sont un type d'espace emblématique de nature pour les citoyens (Boutefeu 2007) et intéressent généralement les collectivités territoriales en raison des services écosystémiques qui leur sont associés (régulation du climat, diminution des niveaux de pollution, des nuisances sonores et amélioration de la qualité de l'air (Rydberg & Falck 2000)). Leur statut est cependant assez ambigu pour les gestionnaires puisqu'ils peuvent aussi être sources de conflits sociaux (Hedblom & Söderström 2008). Ce double statut les rendait donc intéressants pour les sociologues du programme.

Les espaces boisés ont de plus fait l'objet de nombreuses études sur les différents facteurs qui structurent leur diversité en contexte agricole et en particulier sur l'impact de différentes pratiques et influences anthropiques. Les effets des dépôts d'azote ont été étudiés en particulier (Brunet *et al.* 1998; Diekmann & Falkengren-Grerup 2002; Thimonier *et al.* 1992) ainsi que le pH des sols (Coudun & Gégout 2005; De Keersmaecker *et al.* 2004; Dieckmann 1999; Diekmann 1996; Falkengren-Grerup *et al.* 2006; Schuster & Diekmann 2005), l'histoire et l'isolement des bois (Graae & Sunde 2000; Graae *et al.* 2003; Hermy *et al.* 1999; Jacquemyn *et al.* 2001a; Jacquemyn *et al.* 2001b; Kolb & Diekmann 2004; Peterken 1993; Plue *et al.* 2008) et de la gestion sylvicole (Decocq *et al.* 2004; Peterken 1993; Van Calster *et al.* 2007; Van Calster *et al.* 2008). Cela permet de resituer les travaux dans un cadre plus général ce qui est fort utile pour l'interprétation des variations des patrons de végétation le long du gradient d'urbanisation.

3.1.2. Choix des communautés végétales

Comme cela a été indiqué dans les parties 1.2 et 2 de cette introduction, les effets de l'urbanisation posent des questions appliquées et des questions plus fondamentales au niveau des communautés végétales. Ce travail permettra d'orienter les questions et le choix des espèces modèles pour de futures études au niveau populationnel.

Les plantes vasculaires sont un taxon clé pour le fonctionnement d'un nombre important d'écosystèmes terrestres dont les bois car elles sont à la base de la chaîne alimentaire et participent fortement à la structure des habitats des autres espèces (Barbier 2007; Gilliam 2007). Des modifications de la diversité de la flore peuvent donc affecter le fonctionnement de l'écosystème et la diversité d'autres groupes taxonomiques. De plus, les exigences écologiques des plantes vasculaires sont assez largement étudiées ce qui va être une aide importante à l'interprétation des patrons de diversité de ce groupe.

Les taxons peu mobiles comme les plantes ont été beaucoup moins étudiés en écologie urbaine que les organismes plus mobiles et en particulier les oiseaux (McDonnell & Hahs 2008). Pourtant, du fait de leurs capacités de dispersion souvent limitées et de leur long cycle de vie, beaucoup de questions se posent sur la façon dont elles peuvent répondre aux modifications rapides et profondes engendrées par les activités humaines (de Blois *et al.* 2002) et l'urbanisation en particulier. Les théories d'écologie du paysage (théorie de la biogéographie des îles, différents modèles de métapopulations...) qui se sont révélées utiles pour comprendre la réponse des populations ou communautés animales à l'urbanisation (Marzluff 2005) sont-elles applicables aux communautés végétales ?

3.2. Objectifs

Dans le programme "ECORURB", deux thèses en écologie ont déjà été menées. La thèse de Vincent Pellissier (Pellissier 2006) s'intéresse surtout aux effets de l'environnement local sur la flore et en particulier aux relations entre gradient d'urbanisation, disponibilité en azote et dynamique de la végétation. La thèse de Solène Croci (Croci 2007) a cherché à identifier quelles étaient les principales modifications des communautés d'oiseaux, de carabes et de micromammifères le long d'un gradient d'urbanisation et à quelles échelles spatiales sont induites ces modifications.

L'objectif de ce travail sera d'étudier comment se structurent les communautés végétales le long d'un gradient d'urbanisation et comment elles intègrent les modifications engendrées par l'urbanisation à différentes échelles spatio-temporelles. La structuration des différents chapitres de la thèse est résumée sur la Figure 5.

Le chapitre I de ce travail aborde la question préliminaire de la place des espaces arborés le long d'un gradient d'urbanisation. Le premier objectif est de comparer la distribution de grands types d'espaces arborés (bois, haies, arbres isolés et d'alignement) le long d'un gradient d'urbanisation ; le second objectif est d'appréhender l'évolution de la place de ces espaces arborés dans la construction de la ville au cours des cinquante dernières années. Ce chapitre abordera donc la question de la transformation et de la fragmentation des espaces arborés par l'urbanisation et permet de replacer la question de la biodiversité des espaces boisés – qui va constituer la suite du travail – dans un contexte plus global.

Les chapitres suivants traitent de la diversité végétale des espaces boisés.

Le chapitre II détaille les stratégies d'échantillonnages retenues dans le travail, décrit les sites d'étude, présente les principales données recueillies et les méthodes d'analyse de données mises en œuvre.

Le chapitre III vise à caractériser les communautés végétales des espaces boisés le long du gradient d'urbanisation. Une première partie traite des effets du gradient d'urbanisation sur la richesse spécifique et la diversité β de ces espaces boisés. La seconde partie s'intéresse à l'effet du gradient d'urbanisation sur la composition spécifique des communautés végétales de ces espaces boisés et analyse si certaines espèces présentent une distribution contrastée le long du gradient.

Le chapitre IV se penche sur l'hétérogénéité interne des espaces boisés en lien avec l'urbanisation et l'effet lisière. L'objectif de la première partie est de comparer la réponse des patrons de richesse spécifique de différents groupes d'espèces à l'effet lisière entre des bois en contexte urbain et des bois en contexte rural ; les patrons de pH du sol et de degré d'ouverture de la canopée sont analysés en parallèle pour aider à interpréter les patrons de la végétation. La seconde partie s'intéresse aux patrons de distribution des graines de la banque de graines de la litière en fonction de la distance à la lisière et du contexte urbain ou rural. Les résultats de ces deux parties permettront de discuter de l'importance respective de la disponibilité en graines et de l'environnement local sur les patrons de végétation.

Le chapitre V cherche à identifier plus précisément comment l'urbanisation filtre les espèces. La première partie met en relation les caractéristiques écologiques et biologiques des espèces avec le gradient d'urbanisation ; cela permet d'appréhender de façon indirecte les processus par lesquels le gradient peut filtrer les espèces. La seconde partie vise à hiérarchiser l'influence de variables environnementales impliquant différentes échelles spatio-temporelles.

Enfin, seront discutés les apports et les limites de ce travail ; des perspectives de poursuite seront présentées.

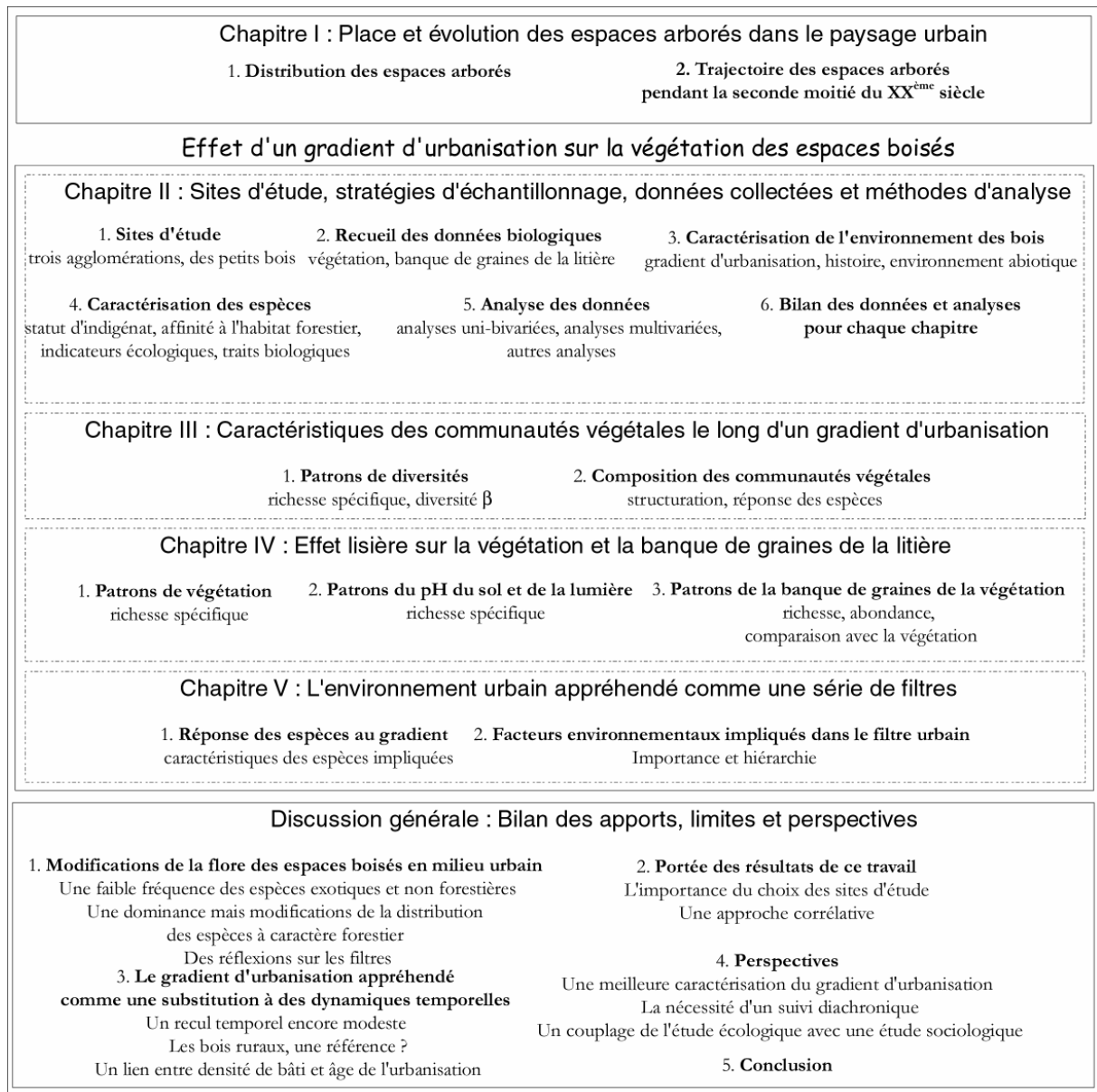


Figure 5 : Schéma d'organisation de la thèse

Chapitre I : Place et évolution des espaces arborés dans le paysage urbain

Quelle est la distribution de l'ensemble des espaces arborés (espaces boisés, haies, arbres isolés et d'alignement) le long d'un gradient d'urbanisation ?

Quelle a été la dynamique de ces espaces arborés pendant la seconde moitié du XX^{ème} siècle ?

Quelles sont les implications de ces dynamiques pour la biodiversité ?

↳ Article 1

1. Introduction

L'urbanisation est considérée de façon générale comme un facteur important de changement d'occupation du sol et de fragmentation des habitats semi-naturels et la question de la connectivité en milieu urbain est au cœur de nombreuses démarches de planification, notamment au travers des trames vertes et bleues et des corridors (SCOT...). Les espaces boisés, comme précisé en introduction, mais aussi l'ensemble des arbres en ville apparaissent souvent comme un emblème de nature ; de plus, les arbres seraient aussi source de nombreux services écosystémiques (Nowak 2002; Nowak 2006). Aussi, un certain nombre de politiques urbaines s'intéressent à la question de l'arbre en ville. Plusieurs facteurs posent la question de la comparaison de la fragmentation des espaces arborés (ce terme générique est ici employé pour désigner tout espace recouvert d'arbres) entre les zones rurales et urbaines :

- dans de nombreux paysages agricoles d'Europe de l'Ouest, dont ceux de notre zone d'étude, les espaces arborés sont déjà extrêmement fragmentés ;

- l'évolution des modes d'urbanisation (Wackermann 2005) mène à une plus grande considération de l'environnement. Cela peut par exemple se traduire par l'intégration de trames bocagères dans les nouveaux aménagements urbains (Frileux 2008).

Avant d'aborder plus précisément la question des effets de l'urbanisation sur la végétation des espaces boisés, il est important de resituer plus globalement la place de ces petits bois par rapport aux autres espaces arborés et d'appréhender leur place par rapport aux dynamiques temporelles de l'urbanisation. Ce travail constitue des résultats préliminaires d'un programme de recherche en cours "PIRVE⁶".

Les objectifs de ce chapitre sont de comparer la place des espaces arborés, d'un point de vue quantitatif et qualitatif, le long d'un gradient temporel d'urbanisation et d'étudier la trajectoire des espaces boisés au cours des cinquante dernières années en fonction de différentes périodes d'urbanisation. Les conséquences de ces résultats seront discutées en termes d'implication pour la biodiversité. La discussion portera également sur les apports potentiels d'un outil, la classification automatique orientée objet à partir de photographies aériennes, pour cartographier les trames vertes.

^{6 6} Programme Interdisciplinaire de Recherche Ville et environnement : <http://www.pirve.fr/>

2. Méthodes

2.1. Choix des fenêtres d'étude

Dans le but d'étudier la distribution et la dynamique des espaces arborés en réponse à un gradient d'urbanisation, une cartographie fine de ces espaces a été réalisée dans des quartiers urbanisés à différentes époques : avant les années 1960 (nommé UU), pendant les années 1960 (RU_60), pendant les années 1990 (RU_90) et des zones restées rurales (RR). Cette étude a été menée dans l'agglomération angevine, uniquement dans des quartiers d'habitat individuel. Pour chacune des périodes d'urbanisation, cinq quartiers ont été échantillonnés au sein de fenêtres de 500x500 mètres (Figure 6)

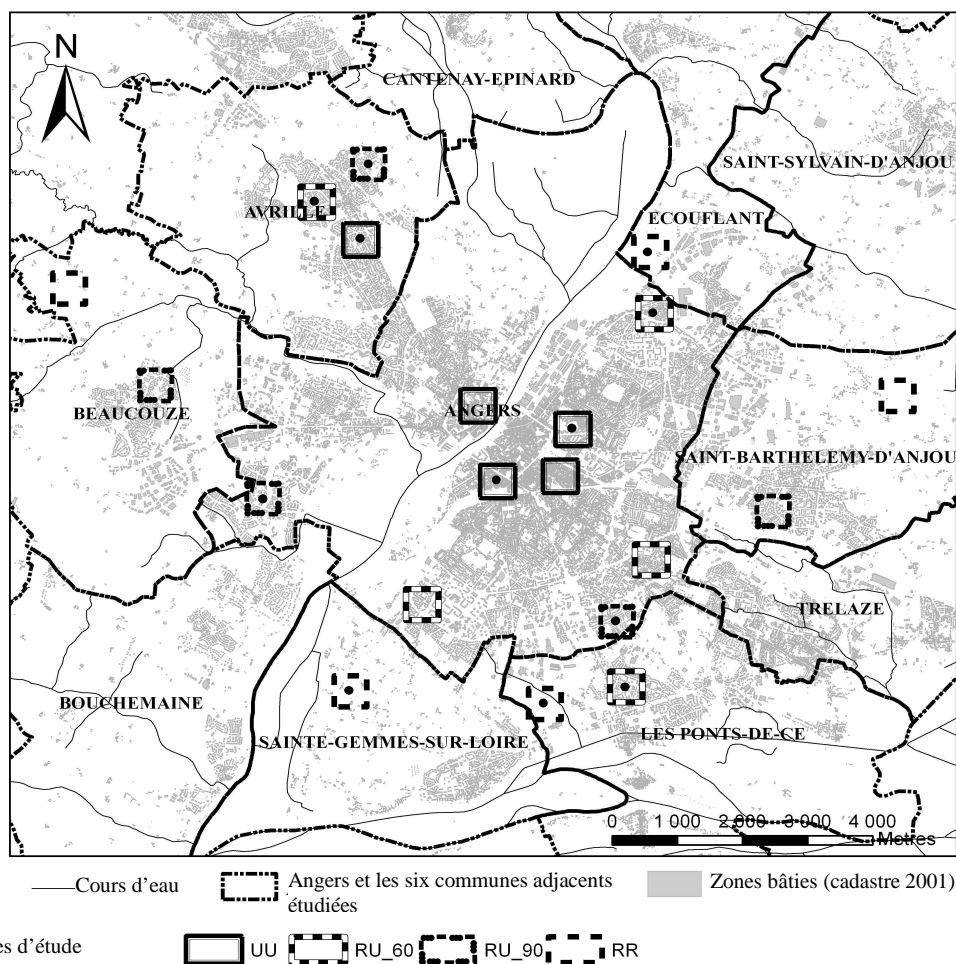


Figure 6 : Localisation des fenêtres étudiées dans l'agglomération angevine. Les noms des communes de la première couronne d'Angers sont indiqués. Les points noirs au centre des fenêtres indiquent celles qui ont servi à la comparaison de l'évolution des surfaces arborées entre 1958 et 2001

2.2. Cartographie des espaces arborés par classification orientée objet

Dans un premier temps, les surfaces arborées ont été extraites à partir d'orthophotoplans couleur de 2001 (résolution 0,31 m). Les espaces boisés (taille > 1300 m²), les haies et les autres habitats arborés qui regroupent des arbres isolés et les arbres d'alignement ont été distingués puisqu'ils représentent *a priori* des habitats bien différents pour la faune et la flore. Ces extractions vont permettre de comparer l'effet du gradient d'urbanisation sur la distribution des surfaces arborées. Dans un second temps, l'extraction a été réalisée sur des photographies aériennes de 1958 (noir & blanc, scannées avec une résolution de 0,65 m). Ces extractions sur les photographies aériennes n'ont été réalisées que sur trois fenêtres pour chacune des périodes d'urbanisation en raison de la disponibilité des photographies aériennes : ces fenêtres sont signalées par un point en leur centre sur la Figure 6. Cet état des surfaces arborées en 1958 sera comparé à l'état actuel (2001) pour mieux cerner quelle a été la dynamique des espaces arborés le long du gradient d'urbanisation au cours de la seconde moitié du XX^{ème} siècle. La cartographie des espaces arborés a été réalisée par classification orientée objet, méthode dont les principes sont détaillés dans l'Encadré 2.

3. Etat des surfaces arborées en 2001 suivant la date d'urbanisation du quartier

Un premier résultat montre que le recouvrement total des surfaces arborées ne diffère pas significativement entre les différents types de zones urbaines et les zones rurales : ce recouvrement est de l'ordre de 15%. Par contre le type d'espace arboré présent diffère : les zones urbanisées sont dominées par les arbres isolés et d'alignement alors qu'ils sont peu présents en zone rurale (Figure 7). Les haies sont au contraire bien présentes en zone rurale alors qu'elles sont absentes des zones urbanisées avant et pendant les années 60 (Figure 7). Dans les zones urbanisées dans les années 90, les haies sont aussi présentes.

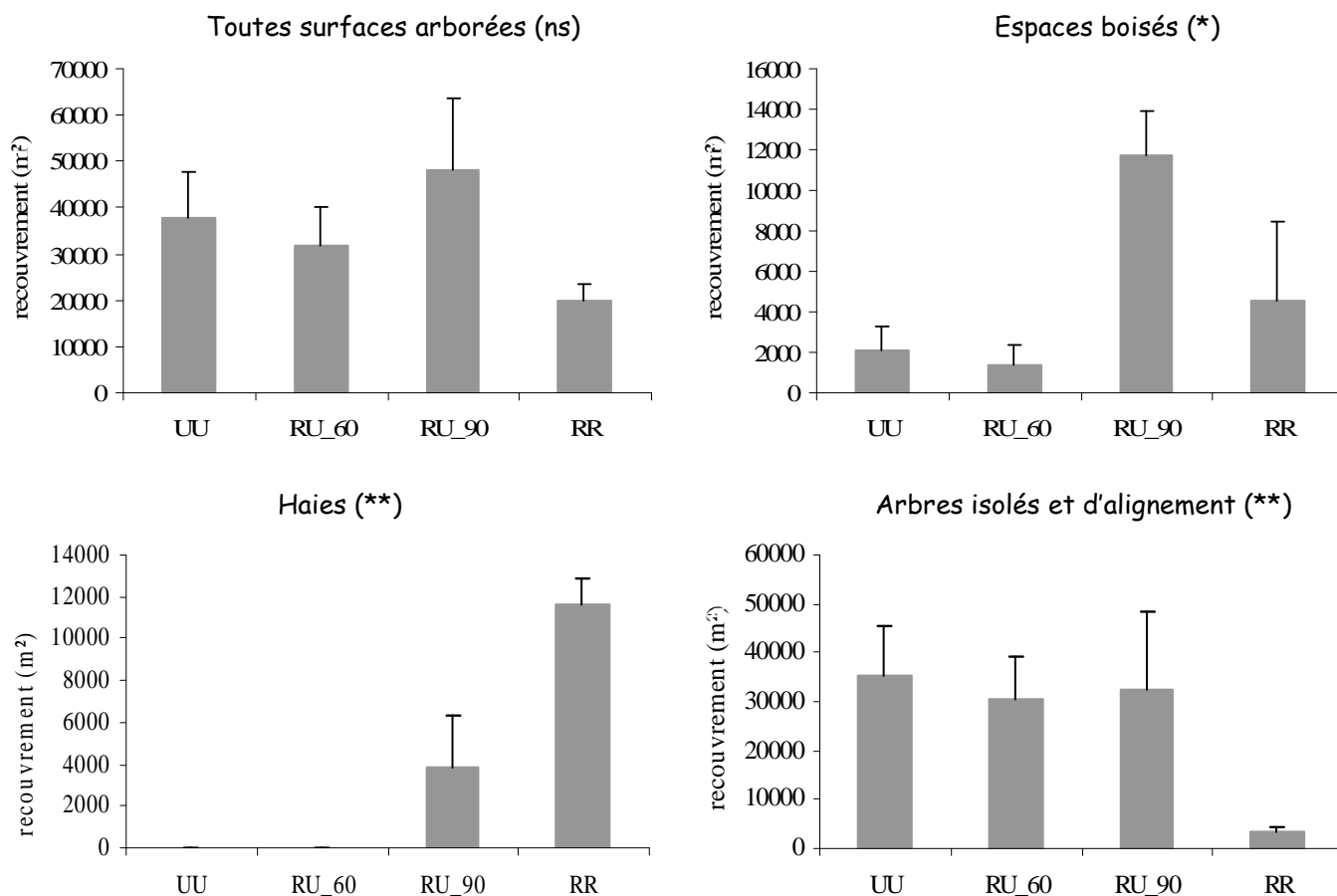


Figure 7 : Comparaison du recouvrement des surfaces arborées totales, des espaces boisés, des haies et des arbres isolés et d'alignement. Les recouvrements sont calculés sur des zones de 250 000 m². Les barres d'erreurs sont les erreurs standard calculées à partir de cinq réplicats de chacun des types de quartier. Les niveaux de significativité correspondent aux résultats de tests de Kruskal-Wallis.

Des espèces généralistes, capables de vivre dans n'importe quel type d'habitat arboré pourraient donc potentiellement avoir une disponibilité d'habitat aussi importante en zone urbaine que rurale. Cependant, pour de nombreuses autres espèces, la quantité d'habitat disponible le long du gradient diffère car le type d'espace arboré présent diffère fortement. Une différence associée à ces différents types d'habitats et susceptible d'avoir un impact fort sur les communautés animales et végétales est la structure de l'habitat et le mode de gestion des strates basses. Par exemple, les haies et les arbres d'alignement sont deux types de formations linéaires mais bien différentes en termes d'habitats. Les haies présentent généralement plusieurs strates de végétation : une strate arborée, une strate arbustive et une

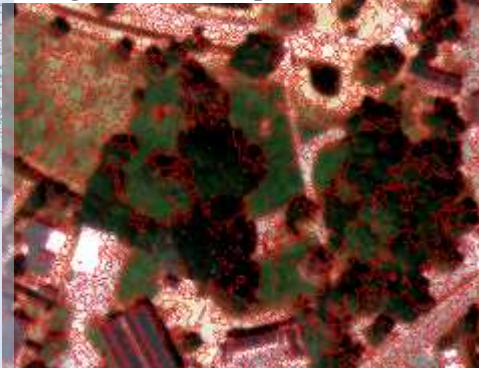
Encadré 2 : Principes de la classification automatique orientée objet

La classification automatique d'images a l'avantage, par rapport à la photointerprétation, d'être moins dépendante de l'observateur et d'être moins chronophage : cela permet de l'appliquer à de plus vastes surfaces.

Les méthodes de classification classiques dites pixel se basent sur les propriétés spectrales et texturales des pixels pour les classer. La classification orientée objet prend en plus en compte des attributs géométriques des groupes de pixels pour les classer. La classification pixel est peu efficace en zone urbaine et encore moins sur des images à haute résolution (Aguéjad et al. 2006). Aussi, nous avons utilisé une méthode de classification dite orientée objet disponible dans le module Feature extraction Object (McIntosh 2008) du logiciel de traitement d'images ENVI (ITT Visual Information Solutions 2008).

La classification orientée objet comporte deux étapes : la segmentation et la classification proprement dite. L'objectif de la segmentation est de regrouper les pixels en régions homogènes. Dans ENVI Feature extraction, la segmentation se fait à l'aide de deux algorithmes successifs, le second permettant de regrouper les objets créés par le premier (Figure 8). Les niveaux optimaux de regroupement des pixels (définis par des seuils) sont déterminés visuellement à l'aide de la fonction preview du logiciel : l'objectif est que les objets que l'on veut classer (ici les surfaces arborées) soient bien délimités (pas de mélange avec d'autres types d'occupation du sol). On réalise ensuite l'étape de classification proprement dite. Deux possibilités sont offertes dans ENVI Feature extraction : une classification par exemple ou par règle. Dans le premier cas, on sélectionne parmi les objets un certain nombre de surfaces arborées, puis de surfaces bâties, de cultures etc. : le logiciel calcule les caractéristiques des objets sélectionnés dans chacune des catégories et classe l'ensemble de l'image dans ces différentes catégories prédéfinies. Dans notre cas, cette méthode n'a pas donné de bons résultats vu l'hétérogénéité de la matrice urbaine, il est difficile de définir des classes homogènes des différents types d'occupation du sol, tous les objets de l'image devant être classés. La classification par règles consiste, pour chacun des attributs de classification (spectraux, texturaux et géométriques) à définir des seuils pour indiquer quels sont les objets qui appartiennent à la classe considérée. Cette méthode permet de ne classer qu'une partie des objets de l'image. Ainsi, les espaces arborés sur les orthophotoplans couleur ont un spectre moyen de la bande 2 (verte) inférieur à 100 et un bandratio inférieur à 0,01. Tous les polygones ayant ces caractéristiques ont été classés en surfaces arborées. Cette méthode permet donc de ne classer qu'une partie des objets de l'image.

A : Segmentation : étape 1



B : Segmentation : étape 2



C : Classification



Figure 8 : Etapes de segmentation (A et B) et classification (C) d'une image. Sur A et B, les contours rouges représentent les limites des objets, sur C les limites des objets classés en espaces arborés.

strate herbacée. Les arbres d'alignement présentent une strate arborée et parfois une strate arbustive ou herbacée, mais ces strates basses sont quasiment toujours plantées et gérées intensivement. Peu de place est laissée aux espèces indigènes dans ces strates basses : le sol est en effet souvent bâché ou dés herbé. Ce mode de gestion est évidemment défavorable à beaucoup d'espèces végétales ; mais la simplification des strates de végétation est aussi défavorable à des taxons animaux tels que les oiseaux (Bibby *et al.* 2000). Ainsi, autant les haies peuvent héberger certaines espèces forestières (Fuller *et al.* 2001; McCollin *et al.* 2000; Sitzia 2007; Wehling & Diekmann online first), autant, d'après nos observations (Infante, Means, 2007), les arbres d'alignement offrent extrêmement rarement un habitat pour des espèces forestières. De surcroît, les arbres isolés et d'alignement en zone urbaine sont des arbres le long des rues et des arbres isolés dans les parcs ou des arbres dans les jardins : ils sont souvent plantés d'espèces exotiques. Kennedy and Southwood (1984) ont montré que les essences d'arbres exotiques présentaient moins d'espèces d'insectes phytophages que les essences indigènes. De la même façon, White *et al.* (2005) ont montré en Australie que les communautés d'oiseaux, associées aux arbres de bord de rue exotiques, étaient simplifiées (absence de certaines guildes) par rapport aux arbres indigènes de bord de rue parce que les essences d'arbres exotiques offraient moins de ressources alimentaires (fleurs, fruits) et aussi parce qu'ils hébergeaient moins d'insectes, ce qui affectait négativement les oiseaux insectivores.

4. Trajectoire des espaces arborés au cours de la seconde moitié du XX^{ème} siècle suivant la date d'urbanisation du quartier

Entre 1958 et 2001, la surface totale de surfaces arborées est restée identique ; par contre, la surface de haies a été divisée par trois tandis que la surface des arbres isolés et d'alignement a été multipliée par 1,7. Une analyse triadique partielle, présentée sur la Figure 3, permet de comparer comment ont évolué les espaces arborés dans les différentes fenêtres entre 1958 et 2001.

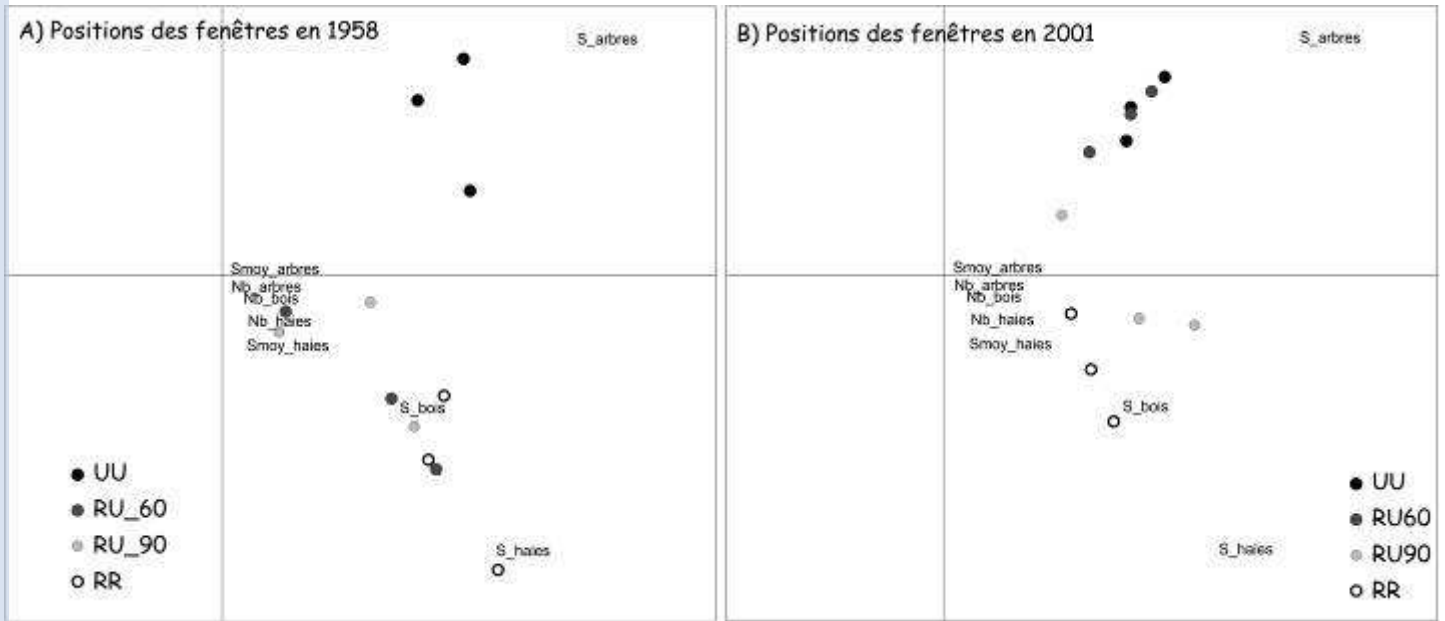


Figure 9 : Plans factoriels de l'analyse triadique partielle. (A) position des fenêtres en 1958 ; (B) : position en 2001. Sur les deux plans, sont reportées les positions des variables utilisées dans l'analyse. Les abréviations utilisées pour ces variables sont les suivantes : S : surface ; Smoy : surface moyenne ; Nb : nombre de polygones ; arbres : arbres isolés ou d'alignement.

Les fenêtres urbanisées dans les années 60 ont une composition en espaces arborés proche des fenêtres urbanisées avant les années 60 : elles se caractérisent par une forte surface des arbres isolés et d'alignement. La composition des fenêtres urbanisées avant les années 60 a peu évolué entre les deux dates. Les zones rurales comme les zones urbanisées dans les années 90 ont connu une baisse de leurs surfaces de haies ; de plus, les fenêtres urbanisées dans les années 90 ont vu un développement des arbres isolés et d'alignement.

L'évolution contrastée des surfaces arborées dans les zones urbanisées dans les années 60 et les années 90 illustre l'évolution des modes d'urbanisation (Wackermann 2005). La volonté, dans les modes d'urbanisation actuels, de conserver la végétation préexistante est ici clairement illustrée. La conservation de la végétation existante a plusieurs motivations : diminution de l'impact environnemental de l'urbanisation, amélioration du cadre de vie grâce à la présence d'une végétation mûre et diminution des coûts d'entretien et de gestion (Florgård 2000; Florgård 2004). En termes de conservation de la biodiversité, le maintien de la végétation arborée préexistante offre des perspectives intéressantes. Mais la gestion de ces zones va être primordiale pour la persistante des espèces incluses dans les zones urbaines. Dans un certain nombre de cas, il a été observé que seule la strate arborée était conservée et que le pied des arbres était goudronné, engazonné ou planté d'espèces ornementales (Infante et Means (2007) ; Figure 10). Dans ces cas, une grande partie de l'intérêt de ces espaces pour la conservation de la biodiversité est perdu.



Figure 10 : A : Illustration de l'aménagement d'un sous-bois : le sous-bois a été labouré et engazonné ; B : Arbres têtards conservés en milieu urbain mais sous lesquelles les strates basses ont été entièrement plantées.

De plus, même si une gestion adaptée à la conservation de la biodiversité dans ces espaces est mise en place, il se pose la question de l'évolution de ces espaces dans une matrice urbaine. En effet, se trouvant encapsulés dans une matrice urbaine, ces espaces arborés vont subir les effets de la pollution associée aux zones urbaines, de la fréquentation humaine, de la présence d'espèces exotiques à proximité... (Florgård 2000; Marco 2008). Il est donc pertinent d'étudier comment vont évoluer la faune et la flore de ces espaces et quels sont les facteurs impliqués dans la réponse des espèces à l'urbanisation afin de proposer des aménagements ou des mesures de gestion qui permettraient de limiter les effets de l'urbanisation.

5. Intérêts de la classification orientée objet pour la planification urbaine

La classification orientée objet a permis de travailler sur des documents largement disponibles et relativement peu coûteux : des photographies aériennes panchromatiques. Une limite forte de ces documents est qu'ils comportent peu d'information spectrale (trois bandes pour les photographies couleur (RVB) et une seule pour les photographies noir&blanc). Leur résolution permet de réaliser des cartographies à une échelle fine mais leur traitement par classification pixel est limité. En effet, celui-ci est peu efficace sur des documents à forte résolution et en environnement très hétérogène comme le milieu urbain (Iovan *et al.* 2007; Mathieu *et al.* 2007). En revanche, la classification orientée objet est particulièrement bien

adaptée aux images à haute résolution mais a été peu testée sur des photographies aériennes (Aguéjdad *et al.* 2006; Walker & Briggs 2005). Ce travail montre que cette méthode offre des opportunités intéressantes pour des cartographies de végétation à une échelle très fine. De plus, des tests préliminaires montrent que des cartographies plus grossières mais à des échelles plus vastes (agglomération) sont envisageables en dégradant la résolution de l'image de base. Cet outil pourrait être particulièrement utile en planification urbaine pour aider en particulier à la planification de trames vertes, les documents cartographiques étant souvent à la base de ces réflexions d'aménagement. Un autre intérêt fort de la méthode est qu'elle a permis de travailler sur des photographies noir et blanc qui sont les seules données disponibles si l'on veut retracer des dynamiques d'occupation du sol sur les cinquante dernières années.

6. Conclusion

Cette étude montre que la place de la végétation arborée en milieu urbain évolue et que cela peut offrir de nouvelles opportunités pour la conservation de la biodiversité en milieu urbain d'autant qu'elle fait partie des préoccupations de nombreux acteurs (voir plan d'action urbanisme de la stratégie nationale biodiversité par exemple⁷). Les nouvelles zones urbanisées se retrouvent donc composées d'une mosaïque d'espaces de végétation nouvellement plantés ou établis et d'espaces de végétation établis antérieurement à l'urbanisation et cela pose la question plus précise de leur rôle pour la conservation de la biodiversité.

La suite du travail se concentre sur la végétation de certains des espaces boisés tels que définis dans ce chapitre. Les objectifs sont d'étudier les patrons de diversité végétale en réponse à l'urbanisation et les facteurs qui les sous-tendent (facteurs environnementaux locaux, l'histoire des espaces boisés et le contexte paysager). Cela doit permettre de mieux cerner l'évolution de la biodiversité dans des espaces peu gérés intégrés au milieu urbain ; les conséquences pour la prise en compte de la biodiversité dans la planification et la gestion de ces espaces seront discutées.

⁷ <http://www.ecologie.gouv.fr/Les-plans-d-action-de-la-strategie,9171.html>

Chapitre II : Sites d'étude, stratégies d'échantillonnage, données collectées et méthodes d'analyse

Quels ont été les critères d'échantillonnage pour étudier l'effet d'un gradient d'urbanisation sur la végétation d'espaces boisés ?

Quelles ont été les données biologiques et environnementales recueillies pour évaluer l'effet du gradient d'urbanisation sur les communautés végétales d'espaces boisés?

Quels outils statistiques ont été mis en œuvre pour traiter ces données et permettre de répondre aux questions posées ?

1. Sites d'étude

1.1. Les trois agglomérations étudiées

L'objectif de l'étude porte sur la comparaison de la végétation d'espaces boisés le long d'un gradient d'urbanisation ; il faut donc qu'ils se trouvent dans un même contexte biogéographique (McDonnell *et al.* 1993). Nous avons retenu les trois plus grandes villes du Massif armoricain : Angers, Nantes et Rennes (Figure 11) situées respectivement en Maine-et-Loire, Loire-Atlantique (région Pays-de-la-Loire) et Ile-et-Vilaine (région Bretagne).

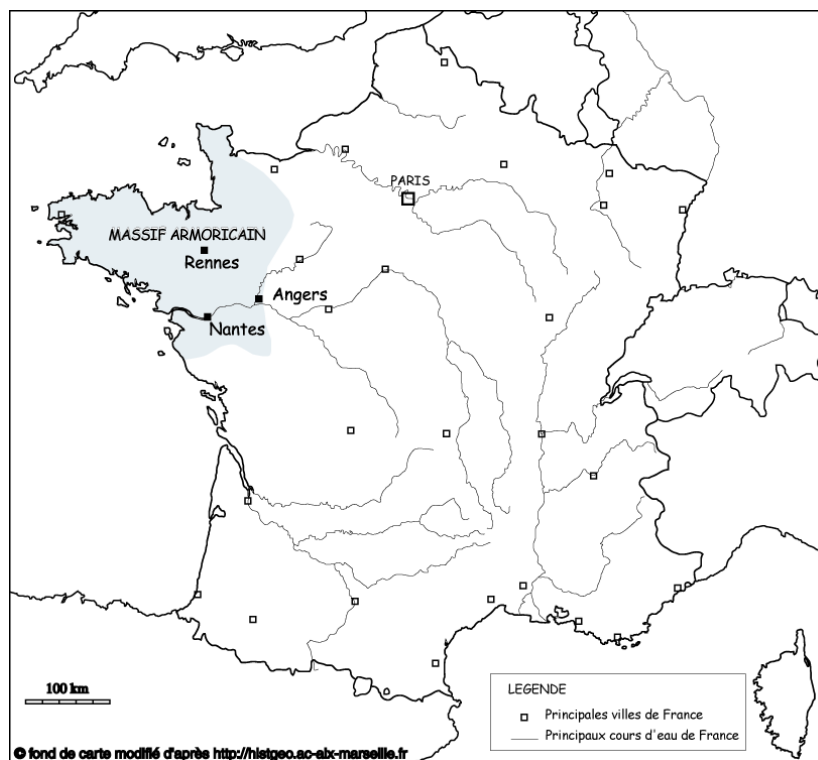


Figure 11 : Position des villes d'Angers, Rennes et Nantes en France

Les trois agglomérations ont pour point commun d'appartenir à des départements très peu boisés : autour de 8 % pour l'Ille-et-Vilaine et autour de 10 % pour le Maine-et-Loire et la Loire-Atlantique - ce qui représente environ trois fois moins que la moyenne nationale (28 %) (Inventaire Forestier National 1999; Inventaire Forestier National 2001; Inventaire Forestier National 2005). Cette donnée est caractéristique des régions de bocage où la pénurie de forêts a souvent pu être compensée par les arbres contenus dans les haies (Baudry & Jouin 2003).

Les agglomérations de Rennes et Angers offrent actuellement des types d'urbanisation bien différents, résultats de densification et de constitution d'une ceinture verte dans le premier cas, et d'extension urbaine entre des zones inondables dans le second cas. En raison de sa taille plus importante, la ville de Nantes permet de prendre en compte une plus grande diversité d'espaces boisés. Comme précisé dans l'introduction, cette agglomération s'engage par ailleurs dans un vaste programme de création d'une forêt urbaine qui constitue un intérêt tout particulier pour ce projet de recherche.

1.2. Choix des bois

Le choix des sites d'étude s'est fait selon un échantillonnage stratifié. Les principaux paramètres pouvant avoir un effet sur la végétation ont été listés et ont permis de définir des critères d'échantillonnage en fonction des objectifs de l'étude (Figure 12).

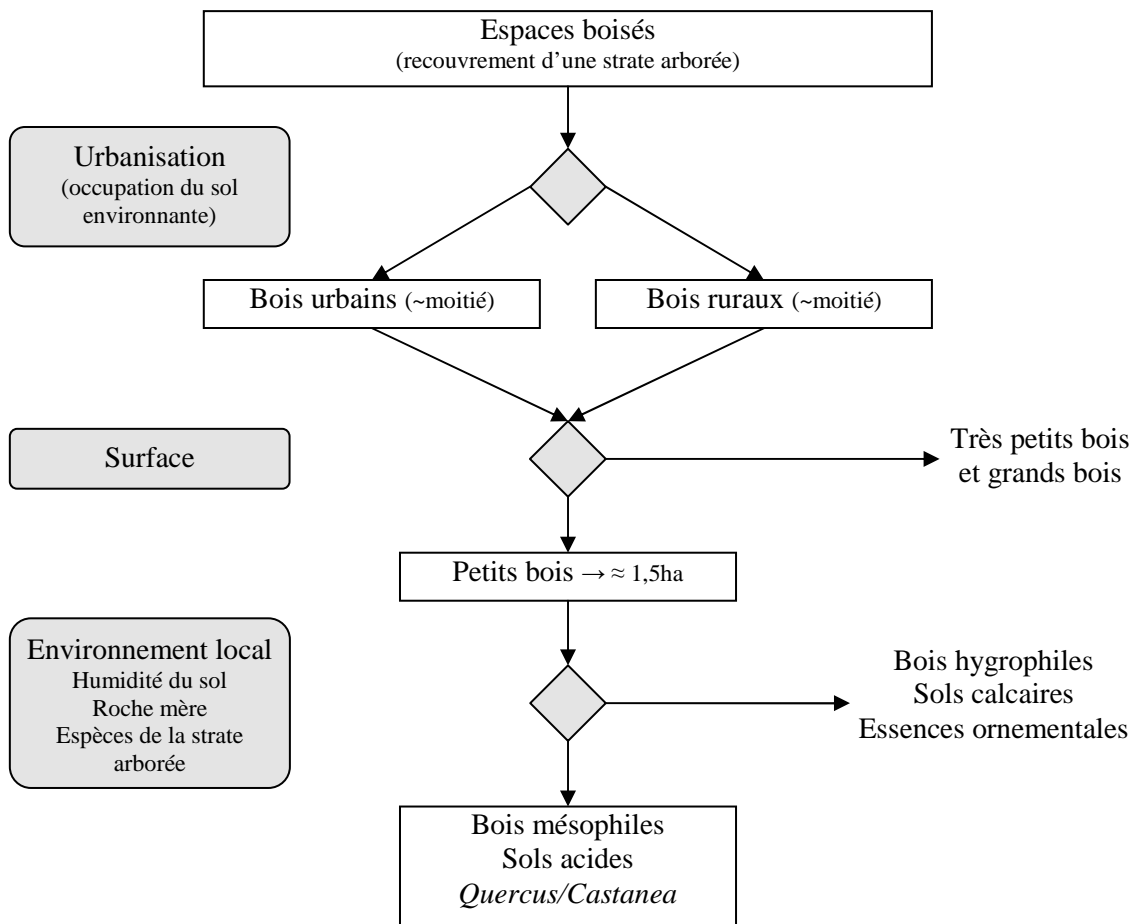


Figure 12 : Critères pris en compte dans l'échantillonnage stratifié des bois. les situations encadrées sont celles qui ont été retenues dans l'échantillonnage

De nombreuses expressions sont utilisées pour nommer les bois urbains (Florgård 2007). Leur caractéristique est que la structure de la végétation est équivalente à celle d'une parcelle de forêt et que la strate herbacée n'est pas gérée comme dans un parc (Lehvävirta & Rita 2002). Les bois étudiés comportent tous une strate arborée ayant un recouvrement souvent proche de 100%, une strate arbustive plus ou moins dense et une strate basse (dans la majorité des cas, à la fois une strate chaméphytique et une strate herbacée), (Figure 14). La végétation de sous-bois est **indigène** c'est-à-dire en majorité ni plantée, ni semée, ni profondément remaniée (Florgård 2000; Millard 2004). Ainsi, aucun des bois retenus n'est engazonné.

Nous avons ensuite cherché à limiter l'effet de facteurs pouvant interférer avec le gradient d'urbanisation (McDonnell *et al.* 1993). Ainsi, les variations de la nature du sol ont été limitées : tous les bois étudiés se situent sur le Massif armoricain, sur des **roches mères acides**. Elles correspondent essentiellement à des formations métamorphiques (schistes, orthogneiss, micaschistes), ou parfois des formations sédimentaires (grès, ou superficielles comme alluvions et dépôts de pente). Les sols sont des sols bruns sablo-limono-argileux. Les variations de **composition de la strate arborée**, qui influencent aussi de façon directe ou indirecte les strates du sous-bois (Barbier 2007), ont aussi été prises en compte. Nous avons choisi un type de bois largement répandu les régions étudiées, c'est-à-dire ceux dominés par des chênes (principalement *Quercus robur*) et des châtaigniers (*Castanea sativa*). Cela a eu pour principale conséquence d'éliminer les bois humides (dominés par le frêne *Fraxinus excelsior* ou l'aulne *Alnus glutinosa*) et, en zone urbaine, les bois plantés d'espèces ornementales (platanes, érables...), même si quelques individus de ces essences peuvent être présents au sein des bois dominés de chênes et châtaigniers. De plus, le choix a été fait de limiter au mieux l'effet **surface du bois** en sélectionnant et en concentrant les efforts de terrain essentiellement sur des bois de faible taille. Ce travail se concentre sur des petits bois d'environ 1.5 ha ± 0.16 es⁸ (calculs sur les 36 principaux petits bois). La seule exception concerne l'échantillonnage de douze parcelles dans un grand parc boisé tout en longueur (le long de l'étang Saint-Nicolas) et utilisé dans un seul article (article 2). Ce facteur de taille a été assez difficile à contrôler, les bois en zone urbaine ayant tendance à être plus petits que ceux en zone rurale ; néanmoins, les tailles moyennes sont proches entre zones urbaines et rurales (Figure 13).

⁸ erreur standard

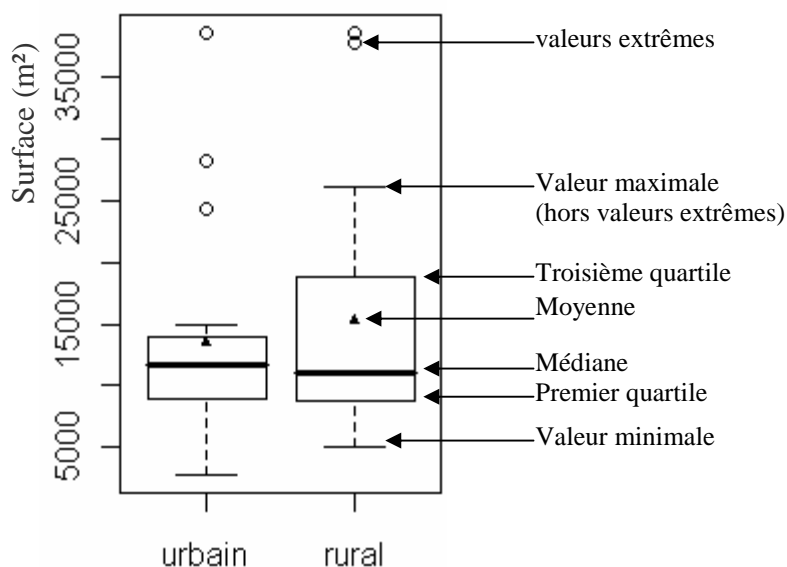


Figure 13 : Comparaison de la surface moyenne des bois en contexte urbain ou rural

Enfin, les bois ont été choisis selon un **gradient d'urbanisation** afin de mettre en évidence les effets de l'urbanisation sur la végétation des espaces boisés. A partir de cartes topographiques au 1/25000^{ème} et d'orthophotoplans, les différents espaces d'environ 1 ha et demi présentant un fort recouvrement de la strate arborée ont été repérés en zone urbaine (forte densité de zones bâties) et rurale (dominance des zones agricoles). Un repérage terrain a permis de vérifier s'ils répondaient ou non aux critères précédemment décrits, l'objectif étant de sélectionner une douzaine de bois dans chacune des trois villes étudiées. En zone urbaine, quasiment tous les bois disponibles ont été retenus à l'exception de l'agglomération nantaise plus étendue. Pour cette dernière, nous avons cherché à répartir au mieux les bois sélectionnés sur l'ensemble de l'agglomération et à privilégier les bois dont l'accès était public. En zone rurale, nous avons commencé par sélectionner les bois les plus proches de l'agglomération (mais entourés de zones agricoles) puis à s'éloigner de façon centrifuge jusqu'à avoir suffisamment de bois. Ainsi, les bois ruraux les plus éloignés du centre ville à Angers et Rennes sont à une dizaine de kilomètres de celui-ci et à une quinzaine de kilomètres à Nantes.

1.3. Description des bois

Les espèces dominantes des strates de sous-bois étaient le lierre (*Hedera helix*), la ronce (*Rubus fruticosus*), le houx (*Ilex aquifolium*) et le chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum*).

En termes de gestion, les bois ruraux sont souvent des taillis sous-futaie où la densité de fûts est faible ; cependant, ces bois ne présentent pas une structure typique et ne semblent pas soumis aux règles de gestion classique (com. pers. S. Huet). Ces forêts dites « paysannes » présentent souvent une hétérogénéité intra-bois forte du fait de la non simultanéité dans l'espace et dans le temps des coupes (Deconchat 2008; Linglart 1999).

En zone urbaine, différents types de bois sont présents : anciens taillis ruraux intégrés aux zones urbaines, boisements développés sur des terrains 'abandonnés' et des bois qui appartenaient vraisemblablement à des propriétés bourgeoises et ont été acquis par les municipalités pour offrir des espaces récréatifs. Les aménagements réalisés pour les usages récréatifs sont souvent minimaux voire inexistantes et la gestion restreinte (observations depuis 2003, date de début du programme "ECORURB" ; discussions avec le service des espaces verts de la ville d'Angers). Dans environ la moitié des bois urbains étudiés, des chemins ont été aménagés : dans la majorité des cas, ils ne sont pas remblayés (**Figure 14F**). Parfois, ces chemins semblent s'être établis spontanément par piétinement. Dans quelques bois, des massifs d'arbustes ornementaux ont été plantés localement mais semblent aujourd'hui ne bénéficier d'aucune gestion (taille, amendement...). D'après nos observations, l'entretien de ces bois consiste le plus souvent en l'évacuation des arbres tombés ou plus rarement en un fauchage des ronces (une observation).



Figure 14 : Illustration des caractéristiques et de la diversité des bois échantillonnés. A : Vue de la diversité des strates de végétation (arbres, arbustes, chaméphytes) ; B : idem, autre exemple ; C : diversité d'une strate herbacée en lisière ; D : illustration de la distribution en tache de la végétation (*Glechoma hederacea*) ; E : présence d'un individu de *Prunus laurocerasus* bien développé ; F : chemin non remblayé

2. Principales données floristiques collectées

2.1. Bois étudiés et méthodes d'échantillonnage de la végétation

Trois types de relevés de la végétation ont été réalisés au cours de ce travail de thèse :

- des relevés exhaustifs de chaque bois pour étudier les patrons de diversité,
- des relevés dans des quadrats pour étudier la composition des communautés,
- des relevés dans des quadrats pour étudier l'influence de l'effet lisière.

Les déterminations ont été réalisées au niveau spécifique dans la mesure du possible (cf. annexe II).

Dans chacun des types de relevés, la limite du bois est définie par les troncs des arbres les plus externes. La carte de la Figure 15 montre la position des bois dans les trois villes étudiées et récapitule quels sont les relevés qui y ont été menés. L'annexe I précise les coordonnées géographiques des centroïdes des bois. De plus, en fonction de l'avancée du recueil des données au moment de l'écriture des articles, l'ensemble des bois n'a pas été inclus dans tous les articles : les détails sont reportés dans l'annexe I et résumés dans la dernière partie de ce chapitre.

2.1.1. Inventaires stations – patrons de diversités alpha et beta

L'objectif de ces inventaires stations est d'obtenir un relevé exhaustif des espèces du bois. Pour cela, trois types de parcours ont été menés au sein de chaque bois : un parcours de la lisière, particulièrement riche en espèces, un parcours de l'intérieur en marchant le long de lignes espacées d'environ 10 mètres ; les espèces supplémentaires vues lors du parcours nécessaire à la réalisation des quadrats (cf. 2.2.2) ont complété le relevé (Figure 16A). Les milieux très distincts d'un bois (ex : quelques rares mares) ont été exclus du relevé.

Ces inventaires stations ont été réalisés dans trente-huit petits bois isolés mais aussi douze parties d'un grand massif boisé, l'étang Saint-Nicolas à Angers. L'augmentation de la taille du jeu de données permet d'augmenter la puissance des analyses menées ; nous avons préalablement vérifié que les douze sites ajoutés étaient comparables aux autres.

L'inconvénient de ce type de relevé est la difficulté d'évaluer les abondances des espèces à l'échelle du bois ; il est aussi délicat de parvenir à l'exhaustivité d'autant que la progression dans ce type de milieu est difficile (ronces, prunellier...). Pour étudier la structuration de la végétation, nous avons préféré réaliser des relevés sur de plus petites surfaces (quadrats) pour une plus grande fiabilité des relevés et pour pouvoir estimer les abondances des espèces de façon plus précise (Archaux & Bergès 2008; Archaux *et al.* 2007; Archaux *et al.*).

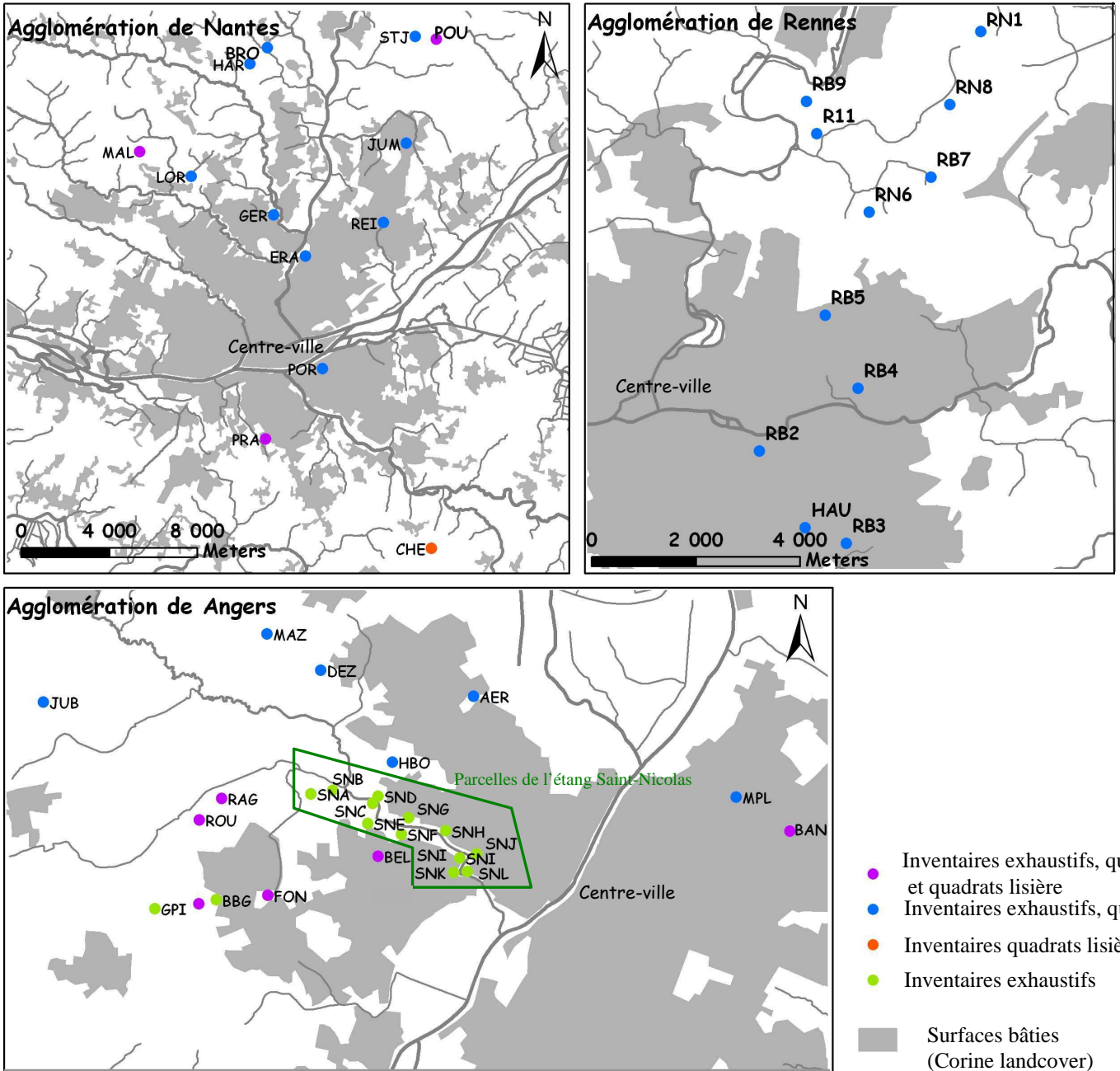


Figure 15 : Localisation des bois étudiés dans les trois agglomérations. Le code couleur indique quel type de relevés a été effectué. Les codes des bois sont indiqués à droite de chaque bois et repris dans l'annexe I

2.1.2. Inventaires quadrats – composition des communautés

Pour avoir une bonne représentativité de la végétation du bois, une surface d'échantillonnage entre 200 et 400 m² est généralement recommandée pour la végétation des forêts européennes (Chytrý & Otýpková 2003). La végétation forestière étant souvent distribuée en taches, il semblait préférable de réaliser plusieurs petits quadrats plutôt qu'un seul relevé (Gurevitch *et al.* 2006). De plus, l'effet lisière apparaissait comme un facteur important à intégrer à l'échantillonnage. La zone de lisière a été définie comme une bande de six mètres de large à partir de la bordure externe des troncs ; il n'est pas exclu que la zone dite 'intérieure' à plus de six mètres du bord soit influencée par l'effet lisière mais on suppose que son intensité est nettement moindre car l'effet lisière décroît souvent très rapidement dans les premiers mètres (Honnay *et al.* 2002b; Lehvävirta 1999). Ainsi, cinq quadrats de 3x10 mètres ont été placés en lisière, environ équidistants les uns des autres (adaptation à la forme du bois). Cinq quadrats de 5x6 mètres ont été placés à l'intérieur (à plus de six mètres du bord du bois) de façon à être le plus éloigné possible les uns des autres (Figure 16B). Dans tous les cas, le schéma de placement des quadrats était défini avant d'aller sur le terrain pour éviter au maximum l'influence de l'observateur. En cas de situation très particulière (fossé, chemin large...) le quadrat était décalé pour éviter des variations importantes de la flore dues à des conditions locales de l'environnement non représentatives de la flore du bois. Pour chaque quadrat, une liste des espèces végétales présentes a été établie et leur abondance-dominance estimée à l'aide de l'échelle de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet 1965).

Les inventaires quadrats ont été menés sur treize bois de l'agglomération angevine, douze de l'agglomération nantaise et onze de l'agglomération rennaise ainsi que sur les douze parcelles de l'étang Saint-Nicolas.

Ces relevés donnaient l'assurance de pouvoir s'affranchir totalement des variations de taille des bois puisque pour chaque bois une même surface est échantillonnée. Afin de s'affranchir de la non-indépendance des quadrats d'un même bois, les analyses statistiques ont été réalisées soit en définissant des 'blocs' correspondant aux bois (modèles linéaires mixtes, Analyse Canonique de Correspondance) soit, lorsque que la possibilité n'était pas offerte par le type d'analyse, en regroupant les quadrats d'un même bois.

2.1.3. Inventaires quadrats-lisière – effet lisière sur la végétation

Une étude plus fine de l'influence de l'effet lisière a été conduite sur quelques bois. Deux lisières ont été sélectionnées par bois en fonction de l'occupation du sol adjacente (surfaces artificialisées en zone urbaine, cultures en zone rurale). Sur chacune des lisières, trois transects parallèles, espacés de huit mètres, ont été mis en place depuis la limite des troncs les plus extérieurs jusqu'au centre du bois à environ 45 mètres (Figure 16C). Des quadrats de 3x3 mètres, centrés sur chacun des transects, ont été placés à sept distances de la lisière (0, 5, 10, 15, 25, 35 mètres et centre du bois soit environ 45 mètres, la distance indiquée correspondant à la distance du bord du quadrat le plus proche de la lisière étudiée).

La non-indépendance des quadrats a été prise en compte de la même façon que précédemment, soit en définissant un effet 'bloc', soit en regroupant les données des quadrats.

Six bois angevins et quatre bois nantais ont été sélectionnés en fonction des critères supplémentaires d'occupation du sol adjacente. Un bois rural nantais a dû être ajouté par rapport à l'échantillonnage de base '36 bois' car seuls trois bois dans l'échantillonnage nantais existant répondaient aux critères de sélection (en particulier présence de cultures adjacentes au bois en zone rurale).

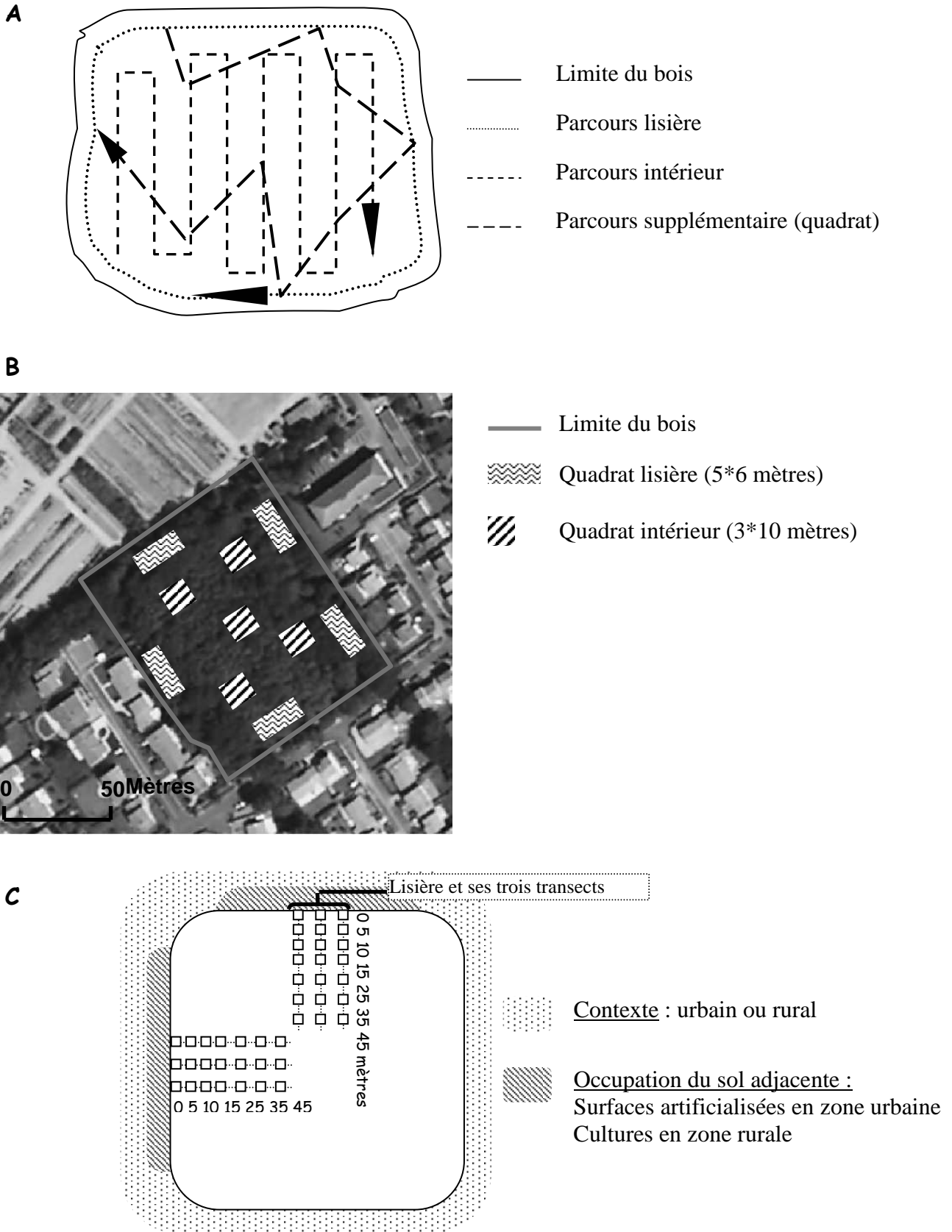


Figure 16 : Description des trois stratégies d'échantillonnage de la végétation. A : inventaires stations, B : Inventaires quadrats, C : Inventaires quadrats-lisière

2.2. Echantillonnage de la banque de graines de la litière et données de végétation complémentaires

L'étude de la banque de graines de la litière a été menée sur les six bois angevins de l'échantillonnage 'relevés quadrats-lisière' (Figure 15). La banque de graines de la litière a été échantillonnée en fonction de la distance à la lisière et de l'environnement de cette lisière. L'influence de l'effet lisière a été comparée entre des bois urbains et ruraux ; comme pour l'étude de l'effet lisière sur la végétation, les lisières étudiées dans les bois urbains sont bordées de surfaces imperméabilisées et celles des bois ruraux de cultures. Deux lisières ont été étudiées par bois : sur chacune, trois quadrats ont été étudiés à 0, 5, et environ 45 mètres du bord du bois. Au centre de chaque quadrat, cinq fois au cours de l'année (Février, Mai, Juillet, Septembre et Novembre 2007) la litière présente au sol a été récoltée sur une surface de 20x20 cm en glissant une pelle ménagère sous les feuilles (Figure 17). Les échantillons ont été mis à vernaliser pendant deux mois à 4°C. On a ensuite utilisé la méthode de 'seedling emergence' (Ter Heerd *et al.* 1996) qui consiste à laver dans des tamis le sol pour éliminer les petites et les grosses particules ; cela permet de diminuer le volume à semer qui est ensuite étalé en une fine couche ce qui favorise la germination. Pour la litière, cela a aussi permis d'émietter les feuilles qui auraient pu gêner la germination.

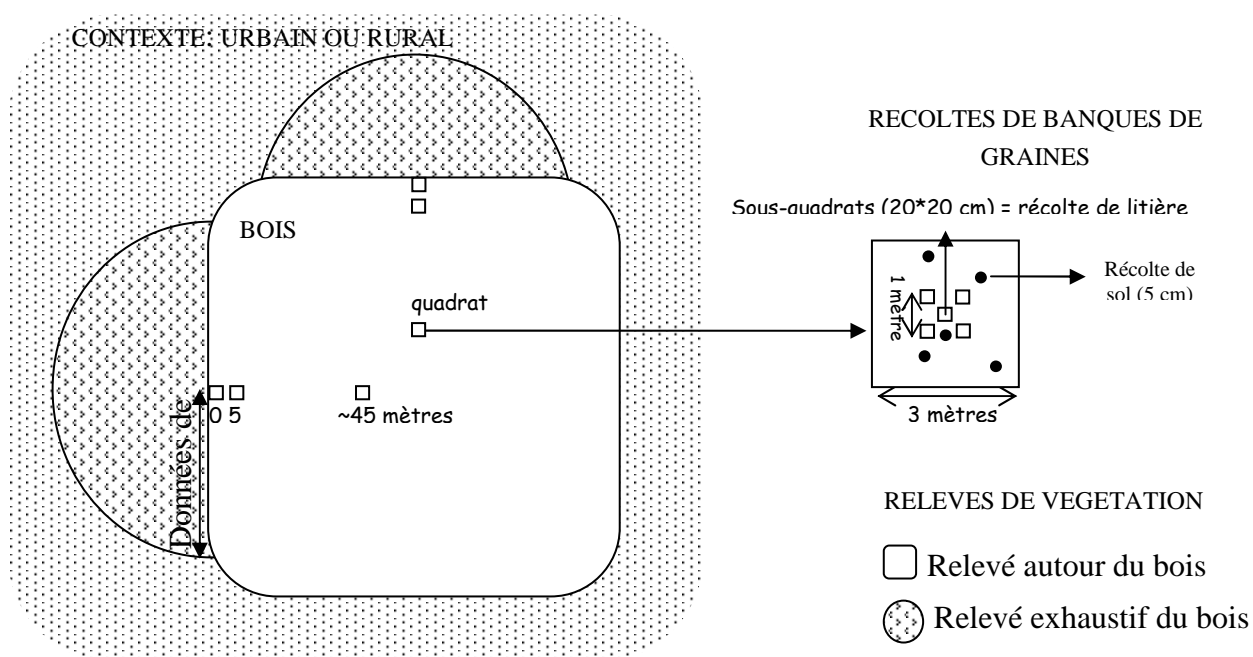


Figure 17 : Schéma du protocole d'échantillonnage de la banque de graines de la litière, du sol et des relevés de végétation associés

En parallèle de cette étude de la banque de graines de la litière, nous avons échantillonné la banque de graines du sol sur les cinq premiers centimètres ; cinq échantillons ont été prélevés avec un plantoir à bulbes de diamètre de 6,5 cm. Cela permettra de comparer la longévité des graines de la litière et du sol.

Nous avons aussi souhaité comparer la composition de la banque de graines de la litière avec la végétation du bois et la végétation autour du bois pour émettre des hypothèses concernant l'origine des graines de la litière. Nous avons utilisé les relevés stations de chaque bois présentés précédemment. La végétation présente autour des bois a été échantillonnée dans des demi-cercles de 50 mètres de rayon centrés sur chacune des lisières étudiées. Pour éviter les problèmes de pseudo-réplication, les données des deux lisières d'un même bois ont été regroupées par distance pour la banque de graines.

3. Caractérisation environnementale des bois et des relevés

3.1. Position des bois le long du gradient d'urbanisation : évaluation par l'occupation du sol adjacente

Autrefois souvent délimitées par des remparts, les villes étaient très distinctes de la campagne environnante. Aujourd'hui, la définition de ce qu'est une zone urbaine est devenue complexe avec le phénomène d'étalement urbain (Cattan & Berroir 2005). La limite entre la ville et la campagne est floue et a donné lieu à une littérature abondante sur ces zones dites périurbaines, suburbaines etc.

L'urbanisation peut être mesurée par des variables démographiques (densité de population, revenus des ménages...), physiques (surfaces imperméabilisées, végétalisées etc.) et des métriques paysagères (nature et configuration des taches d'habitat) (Hahs & McDonnell 2006; McIntyre *et al.* 2000). Nous avons fait le choix de nous baser sur une description de la structure physique de l'occupation du sol car c'est une variable que nous avons les moyens d'acquérir sur les trois villes. Cette variable nous a semblé préférable à la distance au centre-ville car les agglomérations étudiées n'ont pas une structure concentrique parfaite du fait du développement de communes périphériques.

Dans un premier temps, sous Système d'Information Géographique (ESRI 2005) l'occupation du sol dans un rayon de 500 mètres autour des bois a été digitalisée à partir d'orthophotoplans dans l'agglomération d'Angers. Six classes d'occupation du sol ont été distinguées: le bâti (non digitalisé, extrait du cadastre), la voirie, les surfaces arborées, les surfaces herbacées, les cultures et les surfaces en eau (Figure 18).



Figure 18 : Exemple d'occupation du sol autour d'un bois urbain (MPL) et d'un bois rural (MAZ) à Angers

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) a permis de montrer que l'opposition 'surfaces bâties'/'voirie' avec les 'surfaces cultivées' étaient les principales variables structurant le jeu de données. L'opposition bâti/cultures distingue des bois en contexte urbain (pourcentage de bâti supérieur à 7%) et des bois en contexte rural (pourcentage de bâti inférieur à 5%) (Figure 19). Nous avons également recherché quelle était la distance (rayon de la zone tampon autour des bois) qui discriminait le mieux la position des bois le long du gradient d'urbanisation. Nous avons donc réalisé l'ACP avec les surfaces de chacune des classes d'occupation du sol dans un rayon de 100, 300 et 500 mètres autour de chaque bois. Les résultats des trois ordinations étant très proches (coefficient de corrélation des scores des bois sur chacun des axes toujours supérieur à 0,9) ; nous avons conservé la distance de 500 mètres, plusieurs études suggérant que des événements de dispersion de cette distance pouvant avoir lieu entre les espaces boisés (Petit *et al.* 2004; Van Rudemonde & Kalkhoven 1991).

Par la suite, grâce au logiciel de télédétection ENVI (ITT Visual Information Solutions 2008), nous avons eu la possibilité d'affiner la description des surfaces arborées en distinguant trois groupes : les espaces boisés (de superficie supérieure à 1300 m²), les haies et les arbres isolés ou d'alignement qui peuvent être indicateurs de l'isolement des bois étudiés dans le paysage. Les surfaces de haies se sont révélées très corrélées aux surfaces de cultures et les surfaces d'arbres isolés ou d'alignement très corrélées aux surfaces de bâti. Les surfaces de bois sont indépendantes du gradient d'urbanisation.

Tableau I : Synthèse des différentes variables environnementales utilisées dans le travail

Groupe	sous-groupe	échelle de relevé de la variable	qualitative/q quantitative	Abbréviations	Description
Variables géographiques/ paysagères		bois	qualitative	Angers, Rennes, Nantes	Ville où le bois est localisé
		bois	quantitative	ACP500_axe1 ACP500_axe2	Axes 1 et 2 de l'Analyse en Composantes Principales sur les recouvrements des surfaces bâties, des cultures, des haies, des bois et des autres surfaces arborées dans un rayon de 500 mètres autour du bois
		bois	quantitative	area	Surface du bois
		bois	quantitative	circularity ratio	Indice de rotondité du bois ($4\pi(\text{aire}) / (\text{périmètre})^2$)
		bois	quantitative	area/per	Rapport aire/périmètre du bois
Histoire		quadrat	qualitative	wooded, heath, other land cover	Occupation du sol au XIXème siècle à l'emplacement du bois déterminée à partir du cadastre napoléonien (déjà boisé, lande, autre occupation du sol)
Environnement local	Perturbations	quadrat	qualitative	path 0 m; path 1 à 3 m ; path_3m	Distance au chemin le plus proche (<1 mètre ; 1-3 mètres; >3 mètres)
		quadrat	qualitative	waste	Présence de déchets (bouteilles, papiers, sacs plastiques etc)
		quadrat	quantitative	damaged vegetation	Proportion de végétation abîmée (coefficients de Braun-Blanquet)
	Sol	bois	quantitative	P2O5	Phosphore assimilable
		bois	quantitative	N	Azote total
		bois	quantitative	pH	pH
		bois	quantitative	NO3/Nm	Proportion de nitrates dans l'azote minéral (NO3/Nm)
	Peuplement arboré	quadrat	qualitative	litter1, litter2, litter3	Epaisseur de la litière (discontinue, continue et <1 cm ; continue et >1 cm)
		quadrat	quantitative	tree_cover	Recouvrement de la strate arborée (coefficients de Braun-Blanquet)
		quadrat	quantitative	shrub_cover	Recouvrement de la strate arbustive (coefficients de Braun-Blanquet)
quadrat		qualitative	dom_Quer	Dominance (recouvrement supérieur à 50 %) de <i>Quercus (robur et petrae)</i>	
quadrat		qualitative	dom_Cast	Dominance (recouvrement supérieur à 50 %) de <i>Castanea sativa</i>	
quadrat		qualitative	dom_other species	Dominance (recouvrement supérieur à 50 %) d'autres essences	
Intérieur-lisière	quadrat	qualitative	interior/edge	Richesse de la strate arborée position intérieure ou lisière du quadrat	

Pour l'étude de l'effet lisière (chapitre IV), des analyses de pH du sol ont été réalisées ainsi que du niveau de luminosité par une estimation, sur photographies hémisphériques, du degré d'ouverture de la canopée.

4. Caractérisation des espèces

A l'exception de la partie 1 du chapitre III (article 2), nous avons choisi de ne travailler que sur les strates de sous-bois car la composition de la strate arborée est souvent issue de la gestion forestière (McCollin *et al.* 2000). De plus, le temps de génération et l'âge à la première reproduction de ces espèces sont souvent élevés ce qui fait que ces espèces ne semblent pas être de bons modèles pour l'étude des effets de l'urbanisation telle que menée dans ce travail. Aussi, nous avons éliminé des analyses les arbres que nous avons définis comme des espèces ligneuses possédant un tronc et dont la taille moyenne selon Rameau *et al.* (1994) est supérieure à dix mètres.

La prise en compte de l'identité des espèces dans leur réponse à l'urbanisation semble importante pour comprendre la réponse de la végétation à l'urbanisation. Ainsi, deux types de

Encadré 3 : Retracer l'histoire des espaces boisés

Un des premiers critères qui a guidé notre choix d'une source documentaire pour acquérir des données sur l'histoire des bois est la disponibilité sur l'ensemble de notre territoire d'étude. Ce critère nous a amené à écarter les plans terriers qui étaient des documents établis par des propriétaires terriens pour mieux gérer leur patrimoine. Un des premiers documents établis en France à l'échelle nationale est la carte de Cassini qui date du XVIII^{ème} siècle. Cependant, ce document a été établi au 1/86400^{ème} avec une précision insuffisante pour qu'y figurent des petits bois d'un hectare. Nous nous sommes alors tournés vers le cadastre napoléonien qui date de la première moitié du XIX^{ème} siècle (établi entre 1808 et 1850 environ).

Le cadastre napoléonien, disponible aux archives départementales en général, a été retenu. Il est composé de trois types de documents : des plans, des états de section et des matrices (Archives départementales de Loire-Atlantique 2005a). Il a été établi pour chaque commune. La première étape du travail est de localiser la propriété foncière recherchée (dans notre cas, les bois). Il faut commencer par consulter le tableau d'assemblage qui représente l'ensemble de la commune. Ce **tableau d'assemblage** (1/10000 à 1/20000^{ème}) permet de trouver la section (désignée par une lettre ou par une lettre et un chiffre) dans laquelle se trouve la parcelle recherchée. Ensuite, il convient de consulter la **feuille de sections** (1/500 à 1/5000^{ème}) où figurent les limites des parcelles de la section considérée. Pour faciliter la localisation de la parcelle recherchée, nous avons géoréférencé la feuille de section de chaque parcelle étudiée sous système d'information géographique (ESRI 2005). Les lieux-dits et les carrefours sont les éléments qui nous ont le plus souvent servi pour géoréférencer chaque feuille de section à l'aide de la carte topographique 1/25000^{ème} actuelle. Le géoréférencement final était très précis (vérification de la superposition de limites de parcelles anciennes avec celles présentes aujourd'hui) ce qui nous a permis de localiser la parcelle correspondant à chaque quadrat. La localisation de chaque quadrat effectuée, il faut noter la lettre de section et le numéro de parcelle qui va permettre de consulter les informations correspondantes dans les états de section. L'**état de section** donne, pour chaque section, dans l'ordre des numéros de parcelles, les noms des contribuables, la dénomination de la parcelle, sa surface approximative, le type de propriété ou la nature des cultures, la classe et le revenu (Archives départementales de Loire-Atlantique 2005b). Pour les propriétés non bâties, les natures de cultures les plus souvent utilisées sont : terres labourables, vignes, vergers, jardins, prés, pâtures, landes, taillis et bois.

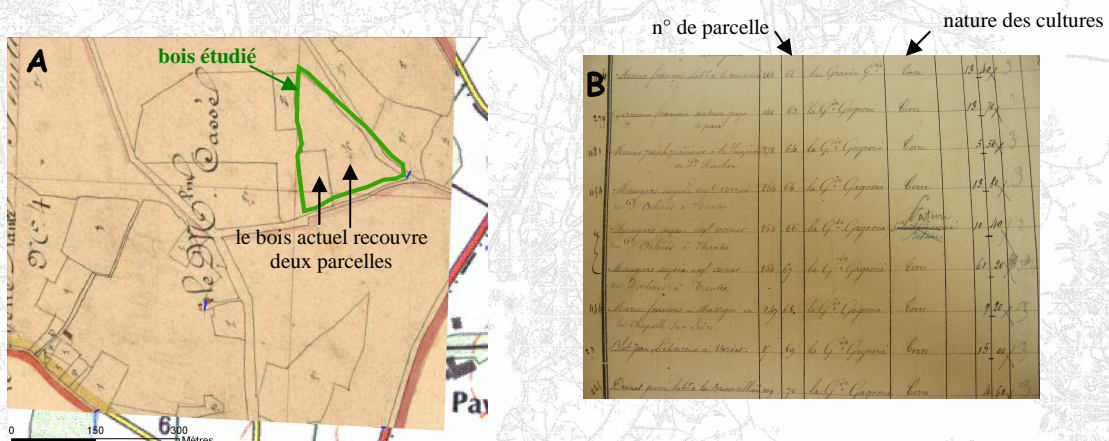


Figure 20 : Illustration d'un plan cadastral superposé sur la carte topographique par SIG (A) et d'un état de section

Ce document est très intéressant pour le travail que nous avons réalisé en raison de sa grande échelle, la qualité de sa réalisation ayant permis une bonne superposition avec les documents cartographiques actuels (Poirier, 2006). De plus, sa fiabilité doit être satisfaisante vu que c'est à la base un document foncier visant au paiement de l'impôt (Archives départementales de Loire-Atlantique 2005a).

classification des espèces ont été mise en œuvre : la première selon le statut d'indigénat des espèces et la seconde selon leur degré d'affinité au milieu forestier.

4.1. Classification des espèces

4.1.1. Statut d'indigénat

La problématique des espèces exotiques est particulièrement importante en milieu urbain (Clergeau 2007; Marco 2008). Deux groupes d'espèces sont souvent distingués au sein des espèces exotiques au sens large : les espèces introduites avant la découverte des Amériques (archéophytes) et les espèces introduites après cette date (néophytes). Il s'est avéré que très peu d'archéophytes étaient présentes dans notre jeu de données et que celles-ci étaient très peu fréquentes. Ceci est probablement lié au fait que beaucoup sont des espèces associées aux cultures. Aussi, nous n'avons pas travaillé sur ce groupe d'espèces ; néanmoins, ces espèces archéophytes feront pour la plupart partie du groupe des espèces non forestières. Nous avons choisi d'appeler **exotiques** le groupe des espèces néophytes : la plupart des espèces horticoles appartiennent à ce groupe. Nous avons utilisé les statuts d'indigénat qui sont donnés sur le site du conservatoire botanique du Bassin Parisien (<http://cbnb.mnhn.fr/cbnb/>) : ces statuts sont basés sur la mise au point de Toussaint *et al.* (2007). Nous nous sommes assurés que ces statuts étaient aussi valables pour notre zone d'étude en comparant avec des flores et atlas régionaux (Corillion 1981; des Abbayes *et al.* 1971; Diard 2005; Dupont 2001). Les données étaient concordantes à l'exception de l'if qui est indigène dans certaines parties de l'Ille-et-Vilaine. La liste de ces espèces est présentée sur l'annexe IV.

4.1.2. Degré d'affinité à l'habitat forestier

La réalisation d'une classification en fonction du degré d'affinité à l'habitat forestier est toujours complexe à réaliser, la réponse des espèces à un tel paramètre étant souvent graduelle et impliquant divers facteurs. Nous nous sommes basés sur des données françaises puisque l'écologie des espèces varie souvent dans leur aire de répartition (Hill *et al.* 2000). La flore de France de Fournier (1947) qui a l'avantage de présenter une description très fine des habitats de chaque espèce (158 habitats différents pour notre liste de 276 espèces) a été choisie. Seules les espèces indigènes ont été classées car les informations pour de nombreuses espèces exotiques manquaient ; il était préférable de ne pas rechercher des informations sur l'habitat des espèces dans leur aire biogéographique d'origine car l'écologie des espèces peut différer entre leur région d'origine et leur région d'introduction (Moles *et al.* 2008). Parmi les habitats indiqués par Fournier deux groupes ont été définis : le groupe des habitats forestiers (au sens strict) et le groupe des habitats ouverts (liste des habitats en annexe IV). Tous les habitats intermédiaires (broussailles, landes, haies...) n'ont pas été considérés dans cette typologie. A partir de cette typologie, trois groupes d'espèces ont pu être définis : les espèces ne se développant que dans les habitats forestiers, les espèces se développant à la fois dans des habitats forestiers et les habitats ouverts et les espèces ne se développant que dans des habitats ouverts. Ces groupes ont été ici appelés respectivement '**espèces forestières spécialistes**', '**espèces forestières généralistes**' et '**espèces non forestières**' en s'inspirant de la terminologie proposée par Sadler *et al.* (2006). La composition de ces groupes est présentée en annexe IV. Cependant la notion de spécialisation d'une espèce est complexe à évaluer (Clavel 2007) et nous sommes conscients que l'utilisation de ces termes pour nos groupes ne recouvre qu'une partie de cette notion.

La réalisation d'une telle classification étant complexe à mettre en œuvre, une comparaison a été réalisée *a posteriori* avec d'autres listes ou indicateurs liés donnant des indications sur le caractère forestier des espèces pour mieux appréhender les caractéristiques de notre classification. La classification établie a été ainsi mise en relation avec la liste des espèces forestières anciennes (Hermy *et al.* 1999), une liste établie à partir des habitats préférentiels indiqués dans Baseflor (Julve 1998) et la classification des espèces indiquée par Grime *et al.* (1988). De plus, nous avons comparé les préférences pour la lumière de ces trois groupes d'espèces à partir des valeurs d'Ellenberg (Hill *et al.* 1999). Ces comparaisons sont présentées en annexe V.

4.2. Comparaison de listes d'espèces indicatrices

En plus du degré d'affinité pour l'habitat forestier, d'autres indicateurs écologiques de la littérature ont été utilisés. Il existe dans la littérature un certain nombre de listes d'espèces indicatrices de la présence de différentes formes d'activités humaines. Une comparaison de la liste des espèces que nous avons trouvées indicatrices de bois urbains ou ruraux nous a semblé intéressante pour essayer de comprendre la réponse des espèces à l'urbanisation. Ainsi, la **liste des espèces forestières anciennes** d'Hermy *et al.* (1999) fait une synthèse de nombreuses études européennes ayant comparé la préférence des espèces pour les bois anciens ou récents. Il est possible d'extraire de l'étude de McCollin (2000) des listes d'espèces ayant une **préférence pour l'habitat 'bois'** ou **l'habitat 'haie'**. Enfin, un indicateur de nature un peu différente a été utilisé : il s'agit des **valeurs indicatrices d'Ellenberg** (modifiées par Hill (1999) pour la Grande-Bretagne) qui indiquent notamment, sur une échelle ordinale, la préférence des espèces pour la luminosité (abréviation : **L**), l'humidité du sol (**F**), le pH du sol (**R**) et la fertilité du sol (**N**).

4.3. Traits biologiques

Les traits biologiques sont un outil intéressant pour essayer d'évaluer comment l'urbanisation sélectionne les espèces. Les traits que nous avons retenus peuvent potentiellement être impliqués dans la réponse des espèces à l'urbanisation. Ils peuvent constituer des adaptations à des perturbations, à des changements environnementaux ; ils interviennent dans les interactions avec les autres organismes ou dans la dispersion des espèces. Ces traits peuvent être associés à la persistance des espèces, à leur régénération, leur dispersion ou leurs préférences écologiques (Tableau II). Au total, vingt-trois traits ont été retenus. Ils sont issus de quatre bases de données : Comparative plant ecology (Grime *et al.* 1988), LEDA (Kleyer *et al.* 2008), Bioflor (Klotz *et al.* 2002) et 'Ellenberg's indicator values for British plants' (Hill *et al.* 1999).

Dans ce travail, le rôle de ces traits biologiques dans la réponse des espèces au gradient d'urbanisation n'a été étudié que pour les espèces herbacées.

Tableau II : Traits biologiques dont la réponse au gradient d'urbanisation a été testée

	Biological traits	Abb.	Nature statistique	Description	Pourcentage de données manquantes
Persistence	Hauteur de la canopée ²	CH	quantitative	Hauteur moyenne de la canopée (mètres)	9
	Position des feuilles sur la tige ¹	LP	nominale	rosette, semi-rosette (rosette avant la floraison), feuillé	6
	Surface foliaire spécifique (SLA) ²	SLA	quantitative	Poids des feuilles par unité de surface (mm ² .mg ⁻¹)	34
	Persistance des feuilles ¹	LPH	nominale	Phénologie des feuilles (saisonnier : estivale, hivernale ou vernale ; persistente : entièrement ou en partie)	1
	Port des tiges ²	S	flou	Fréquence respective de la présence de tiges dressées, ascendantes à prostrées et prostrées	3
	Multiplication végétative aérienne ¹	VMA	ordinal	Importance de la reproduction aérienne clonale. Depuis 0: absente; 1: multiplication végétative présente mais ayant lieu occasionnellement ou sur de courtes distances; 2: multiplication végétative fréquente et à une distance significative de la plante mère	0
	Multiplication végétative souterraine ¹	VMS	ordinal	Importance de la reproduction souterraine clonale. Même échelle que la multiplication végétative aérienne	0
Préférences écologiques	Valeur d'Ellenberg pour la lumière ⁴	L	ordinal	Préférence des espèces pour des 1: faibles à 9: forts niveaux de luminosité	0
	Valeur d'Ellenberg pour l'humidité ⁴	F	ordinal	Préférence des espèces pour des 1: faibles à 9: forts niveaux d'humidité du sol	0
	Valeur d'Ellenberg pour le pH ⁴	R	ordinal	Préférence des espèces pour des 1: faibles à 9: forts pH du sol	0
	Valeur d'Ellenberg pour la fertilité ⁴	N	ordinal	Préférence des espèces pour des 1: faibles à 9: forts niveaux de fertilité du sol	0
Régénération	Cycle de vie ¹	PL	choix multiple	Cycle de vie annuel/monocarpique ou polycarpique	0
	Age de première floraison ²	AOF	choix multiple	Âge auquel a lieu la 1ère floraison après la germination (pendant la 1 ^{ère} année; entre la 1 ^{ère} et la 5 ^{ème} année; après la 5 ^{ème} année)	18
	Début de la période de floraison ¹	FM	circulaire	Mois où commence la floraison	0
	Durée de la floraison ¹	FP	quantitative	Nombre de mois de floraison	0
	Début de la période de dispersion des graines ²	SM	circulaire	Mois où les graines commencent à se disperser	24
	Durée de la période de dispersion des graines ²	SP	quantitative	Nombre de mois où la dispersion des graines a lieu	22
	Nombre de graines (logarithme) ²	SNP	quantitative	Logarithme du nombre de graines par tige	25
	Poids moyen de la germinule ³	GM	quantitative	Poids moyen d'une germinule (unité de germination)(mg)	15
	Indice de longévité de la banque de graines ²	SSB	quantitative	Indice proposé par Bekker et al. (1998) allant de 0 (transitoire) à 1 (persistante)	4
Mode de pollinisation ³	PO	flou	Fréquence respective d'auto-pollinisation, de pollinisation par les insectes et par le vent	9	
Dispersion	Mode de dispersion des fruits ¹	AD	nominale	Vecteur de dispersion (endozoochore, épizoochore, anémochore, myrmécochore, absence de structures de dispersion particulières)	0
	Vitesse terminale ²	TV	quantitative	Vitesse de chute des graines dans l'air (m.s ⁻²)	46

¹ (Grime et al. 1988); ² LEDA (Kleyer et al. 2008); ³ Biolflor (Klotz et al. 2002); ⁴ (Hill et al. 1999)

5. Analyses statistiques des données

L'objet de cette partie est de présenter les principales analyses statistiques qui seront utilisées dans la suite du travail.

5.1. Analyses uni- et bivariées

Les analyses uni et bivariées (Scherrer 1984) visent à décrire les caractéristiques de distribution d'une variable grâce à ses paramètres de position (moyenne et médiane en particulier) et ses paramètres de dispersion (quantiles, étendue, écart-type, valeurs maximales et minimales etc.). C'est par exemple ce que nous avons réalisé à l'aide des boîtes à moustaches présentées sur la Figure 13 ; une autre forme de représentation classique est l'histogramme qui présente la moyenne et l'écart-type de cette moyenne que l'on appelle erreur standard. Dans le cas de la mise en relation de deux variables quantitatives, c'est un nuage de points qui permet d'examiner la relation entre les deux variables. Des tests peuvent ensuite être réalisés pour examiner si la relation entre deux variables (qui peuvent être quantitatives ou qualitatives) est significative ou non. Pour les analyses impliquant des variables quantitatives, suivant que la distribution suivait une loi normale ou non, on a choisi d'appliquer des tests paramétriques ou non paramétriques respectivement. Ces différents tests nous ont permis de tester si des moyennes différaient entre des groupes (ANOVA, test de Kruskal-Wallis), si les distributions de variables qualitatives différaient entre des groupes (χ^2 sur tableau de contingence) et si deux variables quantitatives présentaient une relation linéaire entre elles (corrélation linéaire, régression linéaire simple...).

5.2. Analyses multivariées

Les analyses multivariées sont particulièrement adaptées pour analyser de grands jeux de données se présentant sous la forme de matrices telles que des tableaux de relevés floristiques. Deux grands types d'analyses peuvent être distingués au sein des analyses multivariées : les analyses de gradient indirectes et les analyses de gradient directes.

Les analyses indirectes de gradient permettent de décrire la structure d'un jeu de données et de le synthétiser. Les analyses directes de gradient visent à examiner le lien généralement entre un premier tableau de données floristiques et un second tableau de données environnementales (ou simplement une variable). Sur la base d'un calcul de la similarité de composition floristique entre les individus (relevés), les analyses indirectes permettent de dégager des axes dits factoriels qui maximisent la distance entre les individus. Elles permettent aussi, le plus souvent, d'analyser les variables (espèces dans le cas d'un

tableau floristique) en cause dans la discrimination des sites le long des axes factoriels (Figure 21). Chaque axe se caractérise par une valeur propre indiquant la proportion de l'inertie du jeu de données initial portée par l'axe. Les coordonnées des sites sur les axes factoriels sont appelés scores.

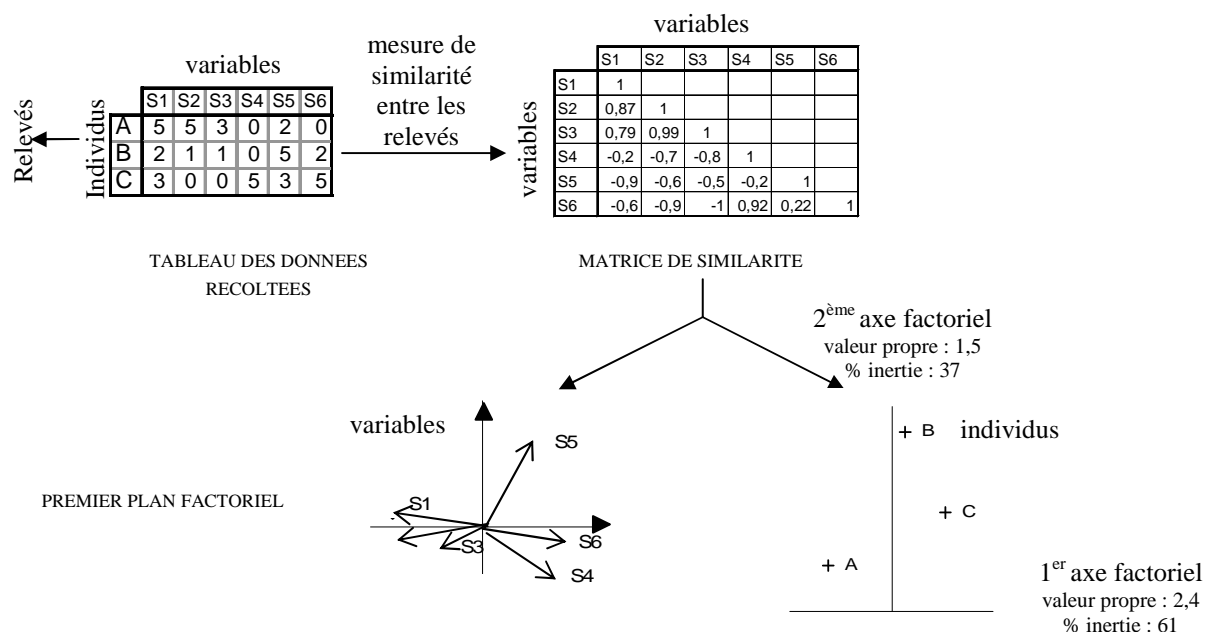
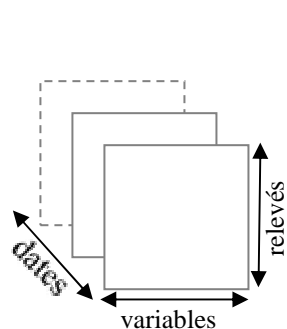


Figure 21 : Schéma s'une analyse factorielle simple (cas d'une ACP)

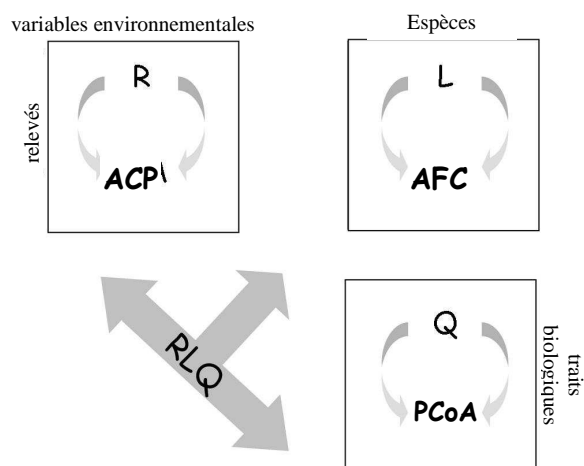
Selon la nature du jeu de données (variables quantitatives, qualitatives ou binaires) et selon la nature de la relation attendue entre les variables (linéaire ou non), différentes mesures de distance sont utilisées et ont donné lieu à diverses analyses dont les grandes lignes restent identiques à celles exposées sur la Figure 21. Dans le cas où les variables sont de natures très variées comme dans le cas de traits biologiques, le problème est plus complexe : une adaptation et extension de l'indice de Gower (Gower 1971) a été mise au point pour faire face à cette situation (article 4 : Pavoine *et al.* (2009)). Cet indice a aussi l'intérêt d'accepter des valeurs manquantes. On utilisera notamment l'**analyse en composantes principales** (ACP), l'**analyse factorielle des correspondances** (AFC) et l'**analyse en coordonnées principales** (PCoA).

Il existe une autre famille d'analyses dites K-tableaux (Chessel *et al.* 2003). L'objectif de ces méthodes est d'évaluer la co-structure entre des tableaux en trouvant un compromis entre les analyses menées sur chacun des tableaux. Nous utiliserons dans ce travail l'**analyse triadique partielle** (PTA) qui permet d'étudier des structures de K-tableaux ayant les mêmes structures de lignes et de colonnes (Figure 22A). Elle permet en particulier de mettre en évidence des évolutions spatio-temporelles de sites (Ernoult *et al.* 2006). Nous utiliserons aussi l'**analyse RLQ** (Dolédec *et al.* 1996) qui vise à mettre en relation un tableau de traits biologiques dit Q (traits biologiques x espèces) avec un tableau de variables environnementales dit R (sites x variables environnementales) via le lien que constitue le tableau L (sites x espèces) (Figure 22B).

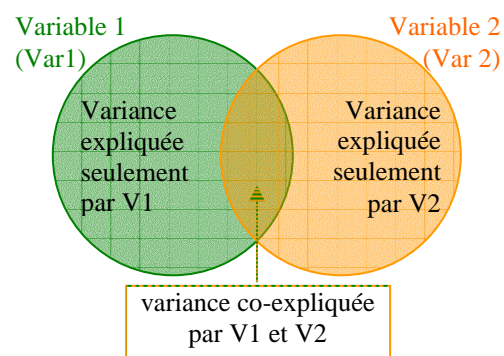
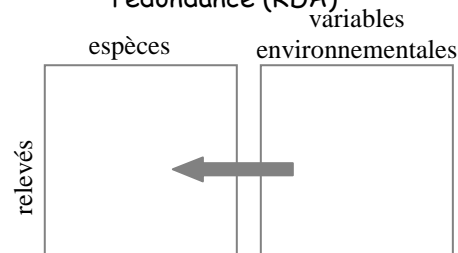
A : schéma d'une analyse triadique partielle (ATP)



B : schéma d'une analyse RLQ



C : schéma d'une analyse de redondance (RDA)



D : schéma d'une partition de variance

Figure 22 : Schémas d'une analyse triadique partielle (A) ; d'une analyse RLQ (B). ACP : Analyse en composantes principales ; AFC : analyse factorielle de Correspondance ; PCoA : Analyse en composantes principales ; (C) d'une analyse de redondance ; (D) d'une partition de variance.

L'**Analyse de redondance** (RDA) (Palmer 1993; ter Braak 1986) a permis d'étudier les relations entre la composition de la végétation et les variables environnementales (Figure 22C). Ces variables sont considérées comme des facteurs explicatifs des variations de composition de la végétation. La RDA est dissymétrique et contraint l'analyse du jeu de données floristiques par les variables environnementales. Elle permet de déterminer le pourcentage de variation du jeu de données floristique pouvant être expliqué par chaque variable. De plus, il est possible de prendre en compte la non indépendance des relevés dans les tests de permutation multiples en définissant une structure du jeu de données en split-plot (dans notre cas, les '*splits*' sont les quadrats et les '*plots*' sont les bois, un bois comprenant dix quadrats). La justification d'avoir utilisé une RDA plutôt qu'une ACC (Analyse canonique de Correspondance) est présentée en annexe VI.

Il est possible de partitionner la variance expliquée par plusieurs variables environnementales (Brocard *et al.* 1992); cela consiste à rechercher la part de variance expliquée par chacune des variables indépendamment l'une de l'autre et la part de variance co-expliquée par les deux variables (Figure 22D). Si la variable à expliquer est un tableau de données floristique (composition floristique), l'analyse mise en œuvre est une **Analyse de redondance partielle** (pRDA) ; si la variable à expliquer est une simple variable se présentant sous forme d'un vecteur colonne (richesse spécifique par exemple), l'analyse utilisée est une **régression linéaire partielle**.

5.3. Autres analyses

Les **modèles linéaires mixtes** sont des modèles où la variable à expliquer est quantitative et les variables explicatives sont quantitatives et qualitatives ('*fixed effects*') ; on distingue aussi dans ce modèle des variables qualitatives dites '*random effects*' qui permettent en particulier de prendre en compte des structures spatiales dans les jeux de données (Crawley 2007). Ainsi, dans notre cas, cela permet de prendre en compte la structure emboîtée ('*nested*') de l'échantillonnage à savoir, les dix quadrats échantillonnés dans un même bois. Des structures d'emboîtement plus complexes dites hiérarchiques peuvent aussi être prises en compte comme dans le cas de l'échantillonnage de l'effet lisière (Figure 16C) ; dans ce cas, deux niveaux d'emboîtements peuvent être définis : celui des lisières (deux lisières échantillonnées), elles-mêmes contenues dans un même bois. Une fois la structure hiérarchique définie, le modèle permet de déterminer quelles sont les variables '*fixed effects*' qui ont un effet significatif sur la variable à expliquer. La distribution des résidus de l'analyse

permet de s'assurer que les conditions d'applicabilité du modèle sont respectées (normalité, homoscedasticité notamment).

Enfin, nous avons procédé à des **analyses des Valeurs indicatrices** (Dufrêne & Legendre 1997) pour identifier des espèces significativement plus abondantes et plus fréquentes dans certains groupes (ici, les bois urbains vs. les bois ruraux). Cette analyse prend en compte deux paramètres :

- la spécificité d'une espèce pour un groupe ($A_{ij} = N_{\text{individus}_{ij}}/N_{\text{individus}_i}$) basée sur l'abondance
- la fidélité d'une espèce à l'intérieur de ce groupe ($B_{ij} = N_{\text{sites}_{ij}}/N_{\text{sites}_j}$) basée sur la fréquence.

La valeur indicatrice de l'espèce i dans le groupe de relevés j est le produit des deux indices précédents : $\text{IndVal}_{ij} = A_{ij} * B_{ij} * 100$. La valeur indicatrice de l'espèce pour un niveau de la classification des relevés en différents groupes est la plus large valeur d'IndVal observée pour un des groupes. La spécificité est maximale (100%) quand l'espèce n'occupe qu'un groupe et la fidélité est maximale (100%) lorsque l'espèce est présente dans tous les relevés d'un groupe. La valeur indicatrice de l'espèce est maximale (100%) lorsque la spécificité et la fidélité sont maximales. Ces valeurs indicatrices peuvent être testées par un test de permutations de Monte Carlo.

6. Bilan des données et analyses pour chaque chapitre

Le Tableau III indique quels sont les jeux de données et les analyses qui vont être mis en œuvre dans chacun des chapitres suivants.

Les symboles utilisés pour indiquer les niveaux de significativité des tests statistiques sont les suivants :

- ns : non significatif
- (*) : $0,05 < p\text{-value} < 0,1$
- * : $0,01 < p\text{-value} < 0,05$
- ** : $0,001 < p\text{-value} < 0,01$
- *** : $0,001 < p\text{-value}$

Tableau III : Synthèse des données utilisées dans chacun des chapitres et des analyses mises en œuvre. Est indiqué aussi sur quels articles (ou annexes) se basent chacun des chapitres

	Données	Analyses Principales	Compléments
Ch. III : Caractéristiques des communautés végétales le long d'un gradient d'urbanisation			
3.1 Patrons de diversités	<u>Végétation</u> : Relevés stations (50 bois) <u>Urbanisation</u> : % de bâti dans la zone tampon de 500 m	Indice de similarité de Bray-Curtis Régression linéaire simple	Article 2
3.2 Composition des communautés végétales	<u>Végétation</u> : Relevés quadrats (36 bois) – regroupement des dix quadrats d'un même bois. Utilisation des données de présence-absence, fréquence et recouvrement moyen <u>Urbanisation</u> : classe urbaine vs. rurale	Analyse factorielle des Correspondance Analyse des Valeurs indicatrices Régression linéaire simple	Article 3
Ch. IV : Effet lisière sur la végétation et la banque de graines de la litière			
4.1 Richesse de la végétation	<u>Végétation</u> : Relevés quadrats-lisière (10 bois) <u>Urbanisation</u> : classe urbaine vs. rurale	Modèle linéaire mixte	Article 6
4.2 pH du sol et luminosité	<u>Environnement</u> : pH du sol et degré d'ouverture de la canopée <u>Urbanisation</u> : classe urbaine vs. rurale	Modèle linéaire mixte	Article 6
4.3 Banque de graines de la litière	<u>Banque de graines de la litière et banque de graines du sol</u> (6 bois) + relevés végétation station et relevés végétation autour du bois <u>Urbanisation</u> : classe urbaine vs. rurale	ANOVA	Article 7
Ch. V : L'environnement urbain vu comme une série de filtres			
5.1 Caractéristiques écologiques et biologiques impliquées dans la réponse des espèces au gradient	<u>Végétation</u> : Relevés quadrats (36 bois) – regroupement des dix quadrats d'un même bois. Utilisation des données de fréquence + utilisation des caractéristiques écologiques et biologique précédemment décrites (chap. II, §4.2 et §4.3) <u>Urbanisation</u> : classe urbaine vs. rurale pour la partie sur les indicateurs (chap V, §1.2) 1 ^{er} axe de l'ACP réalisée sur les variables d'occupation du sol (bâti, cultures, bois, haies, arbres isolés ou d'alignement) pour la partie sur les traits biologiques (chap V, §1.3)	Test du χ^2 Analyse RLQ	Article 3 (indicateurs écologiques) Articles 4 et 5 (traits biologiques)
5.2 Importance et hiérarchie des facteurs influant la composition et la richesse spécifique des relevés	<u>Végétation</u> : Relevés quadrats (36 bois) <u>Environnement</u> : variables régionales/paysagères, historiques, environnement local (chap II, §3.2)	Analyse Canonique de Correspondance (ACC) Modèle linéaire mixte (simple et généralisé)	Annexes VI

Chapitre III : Caractéristiques des communautés végétales le long d'un gradient d'urbanisation

Quelle est l'influence d'un gradient d'urbanisation sur la richesse spécifique et la similarité de composition de la végétation d'espaces boisés ?

↳ Article 2

Y a-t-il un lien entre la structuration des communautés végétales et la position des bois le long du gradient d'urbanisation ? Certaines espèces présentent-elles une distribution contrastée le long du gradient d'urbanisation ?

↳ Article 3

Une première étape consiste à caractériser les communautés végétales des espaces boisés le long du gradient d'urbanisation en termes de richesse spécifique, de similarité des communautés (partie 1) puis de composition spécifique (partie 2).

1. Patrons de diversités

1.1. Introduction

Des questions importantes se posent à propos des effets de l'urbanisation sur la richesse spécifique de la flore en ville et sur la similarité des communautés. Concernant la richesse spécifique, il est reconnu que l'hétérogénéité des habitats des zones urbaines ainsi que la présence d'un nombre important d'espèces exotiques sont des facteurs entraînant une forte richesse spécifique des zones urbaines (Deutschewitz *et al.* 2003; Kühn *et al.* 2004; Wania *et al.* 2006). Cependant, la contribution à la richesse de chacun de ces facteurs a fait l'objet de peu de recherches. Les espèces exotiques, et aussi les espèces généralistes, à large répartition, pourraient se développer au détriment des espèces natives, et plus particulièrement spécialistes, ce qui entraînerait une homogénéisation biotique de la flore (Devictor *et al.* 2007; McKinney 2006; Olden *et al.* 2006). Bien qu'observée plusieurs fois (Clergeau *et al.* 2006; Kühn & Klotz 2006; Qian *et al.* 2008; Schwartz *et al.* 2006), différentes études mettent en cause l'existence de ce phénomène et ont au contraire plutôt observé une diminution de la similarité floristique, phénomène appelé différenciation biotique (McKinney, 2004; Olden, LeRoy Poff, 2004; Qian, *et al.*, 2008). L'échelle d'étude (continentale vs. régionale), qui semble déterminer la similarité des pools locaux d'espèces (Lambdon *et al.* 2008; Marchetti *et al.* 2006; Rooney *et al.* 2007) et la fréquence des espèces exotiques pourraient être deux facteurs expliquant ces résultats contradictoires

Le but de cette partie est de tester l'influence d'un gradient d'urbanisation sur la richesse spécifique de communautés végétales d'un même habitat (bois) ainsi que leur similarité en se plaçant à une échelle régionale. Plus précisément, nous avons voulu savoir si on observait une augmentation de la richesse en espèces exotiques et en espèces non spécialistes du milieu forestier ainsi qu'une diminution de la richesse en espèces spécialistes du milieu forestier. De la même façon, nous avons évalué si les espèces exotiques et non forestières entraînaient une augmentation de la similarité des communautés et si ces groupes d'espèces pouvaient être en lien avec les patrons de similarité des communautés le long du gradient d'urbanisation.

1.2. Résumé de la démarche

La richesse spécifique des cinquante bois a été calculée à partir des relevés exhaustifs stations. Ensuite, la similarité moyenne d'un bois avec l'ensemble des autres bois a été calculée à l'aide de l'indice de Bray-Curtis : pour ce calcul, la fréquence des espèces calculée à partir des relevés quadrats (10 quadrats de 30 m² par bois) a été utilisée. Des régressions linéaires ont été effectuées entre ces deux variables et la quantité de bâti autour de chacun des bois. Pour la régression avec la richesse spécifique, les précisions concernant le modèle de régression utilisé sont détaillées dans l'article 2.

1.3. Comparaison des richesses spécifiques

Le pool total d'espèces rencontrées dans les bois étudiés est de 338 espèces dont 73% sont indigènes. Parmi le pool des espèces indigènes, 28% sont des espèces forestières spécialistes, 38% des espèces forestières généralistes et 33% des espèces non forestières. La richesse moyenne des bois est de 55 espèces dont 87 % sont indigènes. Les espèces forestières strictes représentent 46% du nombre moyen d'espèces, les espèces forestières généralistes 40% et les espèces non forestières 15%.

La richesse spécifique des relevés exhaustifs a été mise en relation avec la quantité de bâti autour de chacun des bois. Il s'avère que la richesse spécifique, qui est en moyenne de 55 espèces par bois, est plus importante dans les bois localisés en zone urbaine que rurale (Figure 23A) : les bois urbains (jusqu'à environ 12 % de bâti dans leur surface tampon) présentent en moyenne dix espèces de plus que les bois ruraux. Cette augmentation de la richesse spécifique est principalement liée à une augmentation de la présence des espèces exotiques (Figure 23B) qui représentent 13% du nombre moyen d'espèces. La richesse en espèces indigènes est constante le long du gradient d'urbanisation (cf. article 2). Les espèces forestières strictes représentent 46% du nombre moyen d'espèces, les espèces forestières généralistes 40% et les espèces non forestières 15%. Ces proportions ne sont pas significativement différentes le long du gradient d'urbanisation (cf. article 2).

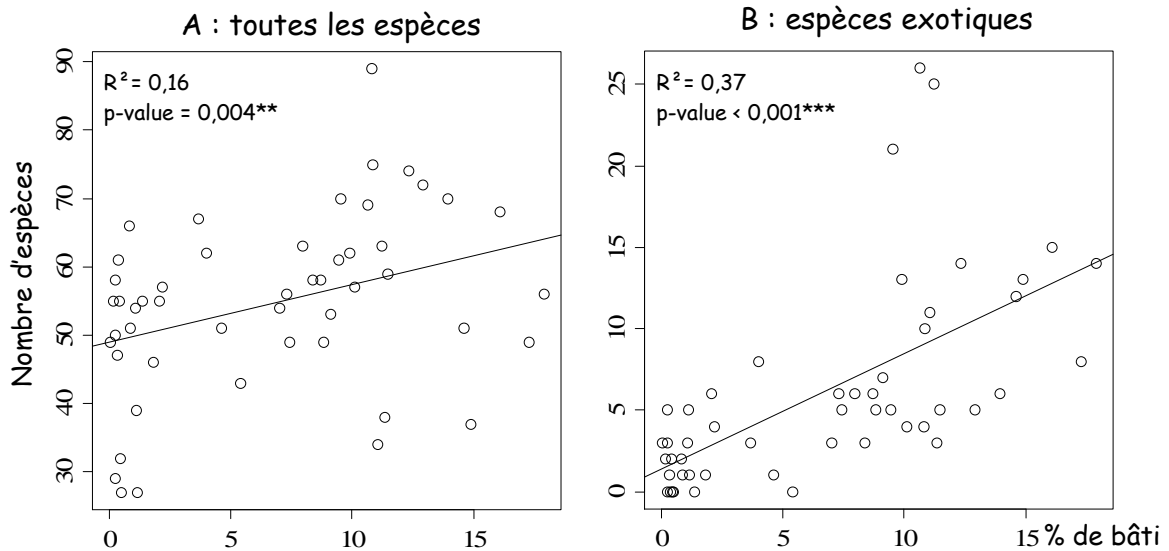


Figure 23 : Variations de la richesse spécifique totale et de la richesse spécifique des espèces exotiques des bois le long du gradient d'urbanisation. Les droites sont des droites de régression linéaire. Les R^2 et les p-values sont issus de modèles de régressions linéaires basés sur les résidus de la régression linéaire entre la richesse et la surface des bois.

La forte richesse spécifique des zones urbaines a été assez souvent démontrée (Deutschewitz *et al.* 2003; Kühn *et al.* 2004; Wania *et al.* 2006) mais ces études comparent généralement la richesse floristique de mosaïques d'habitats urbains et ruraux. Les résultats montrent que, même en considérant un seul habitat, ici l'espace boisé, cette tendance se confirme et est principalement lié à une présence plus importante des espèces exotiques. La présence d'espèces exotiques dans les zones urbaines est bien connue. Celles-ci sont introduites volontairement en particulier par l'horticulture (Marco 2008), ou involontairement en profitant de la concentration des transports en zone urbaine (von der Lippe & Kowarik 2008). De plus, se trouvent en ville beaucoup d'habitats remaniés (friches etc.), favorables au développement d'un certain nombre de ces espèces exotiques (Deutschewitz *et al.* 2003; Muratet *et al.* 2007; Wania *et al.* 2006). Les résultats montrent que même dans des espaces non remaniés tels que les bois étudiés, l'urbanisation favorise la présence d'espèces exotiques bien qu'elles restent largement minoritaires en nombre dans la végétation (Figure 25).

1.4. Analyse de la diversité beta

La similarité moyenne de la flore des bois décroît le long du gradient d'urbanisation : il apparaît donc une différenciation biotique (Figure 24). Cette différenciation biotique le long du gradient d'urbanisation est principalement due à la diminution de similarité des pools d'espèces forestières généralistes et spécialistes (Figure 24B et C), la relation entre le gradient d'urbanisation et la similarité moyenne des bois n'étant pas significative pour les pools d'espèces exotiques et non forestières (cf. article 2).

tel-00409694, version 2 - 2 Sep 2009

A : toutes les espèces

B : espèces forestières généralistes

C : espèces forestières spécialistes

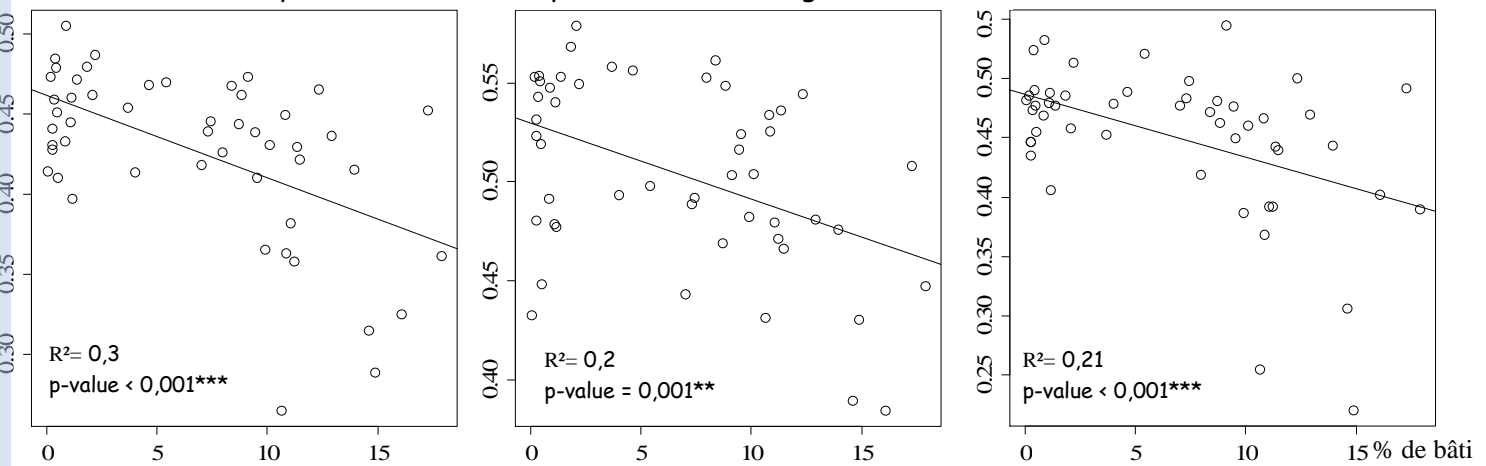


Figure 24 : Relation entre la similarité moyenne de la flore des bois et leur position le long du gradient d'urbanisation ; A : ensemble du pool d'espèces, B : pool des espèces forestières généralistes, C : pool des espèces forestières spécialistes. Les droites, R^2 et p-values sont issus de modèles de régression linéaire.

Indépendamment de la relation au gradient d'urbanisation, la similarité moyenne des différents pools d'espèces (Tableau IV) peut être examinée. Les pools d'espèces exotiques et non forestières présentent des similarités très faibles entre les bois ; ils tendent donc à diminuer la similarité globale des bois. Cette faible similarité est liée au fait que les espèces exotiques et non forestières présentent des fréquences très faibles comparativement aux autres pools d'espèces (Tableau IV). La présence particulière d'une espèce du pool des espèces exotiques ou non forestières est largement stochastique, situation qui entraîne une faible similarité des sites étudiés (McKinney 2004). Ce patron de faible occurrence des espèces exotiques ainsi que non forestières est vraisemblablement lié au fait que ce travail a été mené dans des milieux boisés qui sont très contraignants pour de nombreuses espèces : faible luminosité, épaisseur de la litière etc.

Tableau IV : Similarité moyenne des bois pour chacun des pools d'espèces étudiés et fréquence moyenne des espèces au sein de ces pools

Pools d'espèces	similarité moyenne (indice de Bray-Curtis)	fréquence moyenne (%)
total (n=338)	0,43	16,2
indigènes (n=248)	0,43	18,8
exotiques (n=87)	0,17	5,4
forestières spécialistes (n=70)	0,45	28,2
forestières généralistes (n=95)	0,5	18,18
non forestières (n=83)	0,15	8,2

1.5. Conclusion

Cette étude montre qu'à une échelle régionale, la réponse des patrons de richesse spécifique et de diversité β à des activités anthropiques telles que l'urbanisation sont complexes et qu'il est nécessaire d'identifier quelles sont les espèces impliquées dans la réponse de ces patrons aux activités anthropiques. Ainsi, les patrons de richesse spécifique et de similarité des bois varient de façon opposée au gradient d'urbanisation. Un suivi de la réponse de la flore à l'urbanisation ne devrait pas se contenter d'utiliser des indicateurs globaux de diversités mais devrait prendre en compte l'identité des espèces (Godefroid & Koedam 2003b) au moins à travers des groupes d'espèces à écologie contrastée tels que les groupes qui ont été définis ici.

L'approfondissement de la compréhension de ces indices synthétiques de biodiversité (richesse, similarité), va à présent aborder les variations de la composition spécifique des espaces boisés le long du gradient d'urbanisation.

2. Composition des communautés végétales

2.1. Introduction

Les variations de composition spécifique des communautés végétales des différents espaces boisés vont être analysées pour évaluer dans quelle mesure elles peuvent être liées à la position des espaces boisés le long du gradient d'urbanisation. De plus, l'influence de la nature des données sur l'ordination des relevés va être testée pour évaluer si le gradient d'urbanisation affecte seulement l'abondance des espèces ou aussi leur présence-absence.

2.2. Résumé de la démarche

La composition floristique des relevés effectués dans les quadrats de 30 m² (36 bois dans les 3 villes) a été analysée à l'aide d'une Analyse Factorielle de Correspondance. Les dix quadrats d'un même bois sont compilés afin d'éviter les problèmes de pseudo-réplication soit un total 36 relevés de 300 m². Sont utilisées des données en présence-absence ; des données

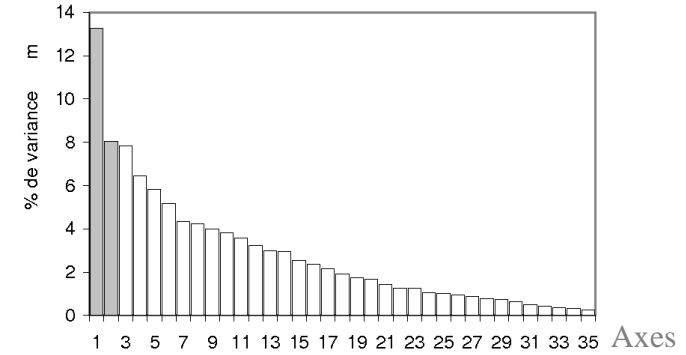
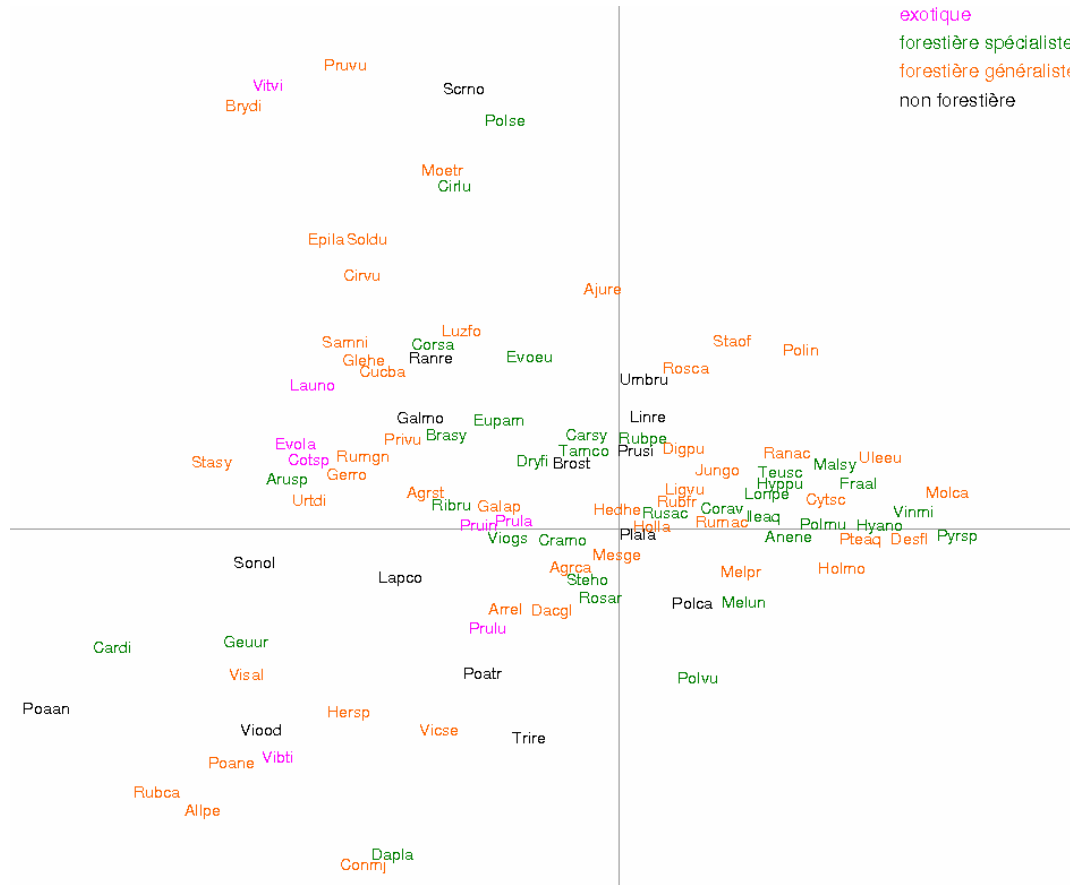
de fréquences (somme des présences dans les dix quadrats du bois) et des données de recouvrement (moyenne des coefficients de Braun-Blanquet (transformés en % en prenant les milieux de classes)). Les espèces présentes dans un seul bois (n=78) ont été exclues du jeu de données pour éviter des distorsions dans les analyses ce qui conduit à un jeu de données de 107 espèces. Ensuite, une recherche des espèces indicatrices des bois urbains et ruraux a été effectuée en utilisant l'analyse des valeurs indicatrices (Dufrêne & Legendre 1997)

2.3. Composition et structuration des communautés

Le premier axe de l'Analyse Factorielle des Correspondances (entre 10 et 13 % d'inertie selon que l'on considère les données en présence-absence, fréquence ou recouvrement) discrimine clairement les espaces boisés selon leur position le long du gradient d'urbanisation (Figure 25, annexe VII). Néanmoins, un espace boisé urbain et un espace boisé rural ont une position qui ne correspond pas à cette typologie : l'espace boisé urbain mal classé est un de ceux qui présente le moins de surfaces bâties dans la zone tampon (8%) et a la particularité d'être bordé sur la moitié de ses lisières d'une grande surface herbacée (aérodrome). Quant au bois rural, il présente une chimie du sol très différente des autres bois ruraux (notamment un pH à 5,2 alors que le pH moyen des autres bois ruraux est de 4,1). Il présentait aussi de grandes zones de sol nu et de grandes zones relativement monospécifiques (*Glechoma hederacea*, *Circaea lutetiana*). Les scores des espaces boisés le long du 1^{er} axe de l'AFC calculés à partir des données en présence-absence, fréquence et abondances moyennes sont très corrélés entre eux (Encadré 4). L'axe 2 de l'AFC exprime une hétérogénéité entre les bois, non liée au gradient d'urbanisation. L'étalement du nuage de points sur le premier plan factoriel permet de noter aussi que les bois ruraux semblent beaucoup plus similaires entre eux que les bois urbains. L'hétérogénéité entre les bois urbains et l'homogénéité des bois ruraux sont accentuées lorsque l'on considère les données en fréquences et en abondance plutôt qu'en présence-absence (annexe VII). Les scores des bois sur l'axe 2 sont d'ailleurs assez mal corrélés entre eux selon qu'ils soient calculés à partir des données de présence/absence, abondance ou fréquence (non montré). Il n'a pas été possible d'identifier les causes pouvant expliquer l'hétérogénéité des bois, sur le second axe comme sur les suivants. Le plan factoriel des espèces permet de noter que les espèces exotiques et les espèces non forestières sont globalement associées aux communautés des bois urbains.

Les réponses des espèces à la position des espaces boisés le long du gradient d'urbanisation vont à présent être étudiées plus en détail.

A. Plan factoriel des espèces



B. Plan factoriel des relevés

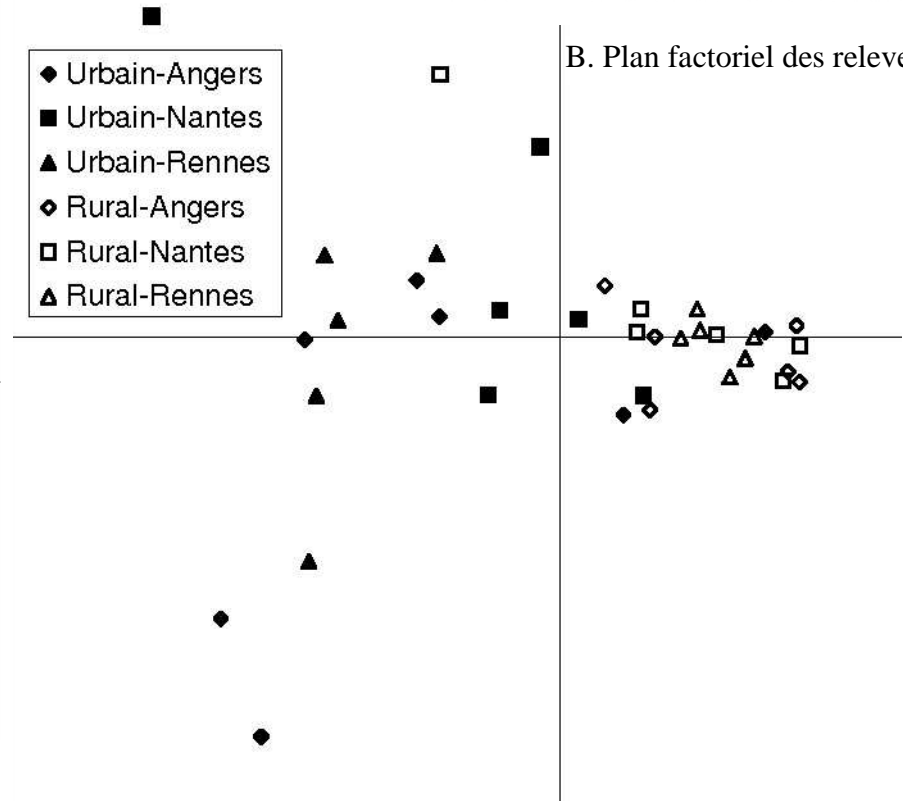


Figure 25 : Position des espèces (A) et des relevés (B) sur le premier plan factoriel de l'analyse factorielle des correspondances menées sur les fréquences des espèces. C : histogramme des valeurs propres de chacun des axes. Cf. annexe IV pour les abréviations des noms d'espèces.

Encadré 4 : réflexions sur les méthodes d'échantillonnage de la végétation utilisées
 - Comparaison des scores des sites sur le premier axe de l'AFC

Quelque soit le type de relevé utilisé pour l'ordination, les scores des bois sur le premier axe de l'AFC sont tous très significativement corrélés (Figure 26). Cependant, les scores calculés sur les relevés stations en présence-absence sont les moins bien corrélés aux autres scores. Les rangs des bois restent globalement les mêmes mais, avec les relevés en présence-absence, les bois les plus urbains apparaissent moins similaires aux autres d'où la forme sigmoïde de la courbe. Cela est dû à la présence d'assemblage d'espèces peu fréquentes.

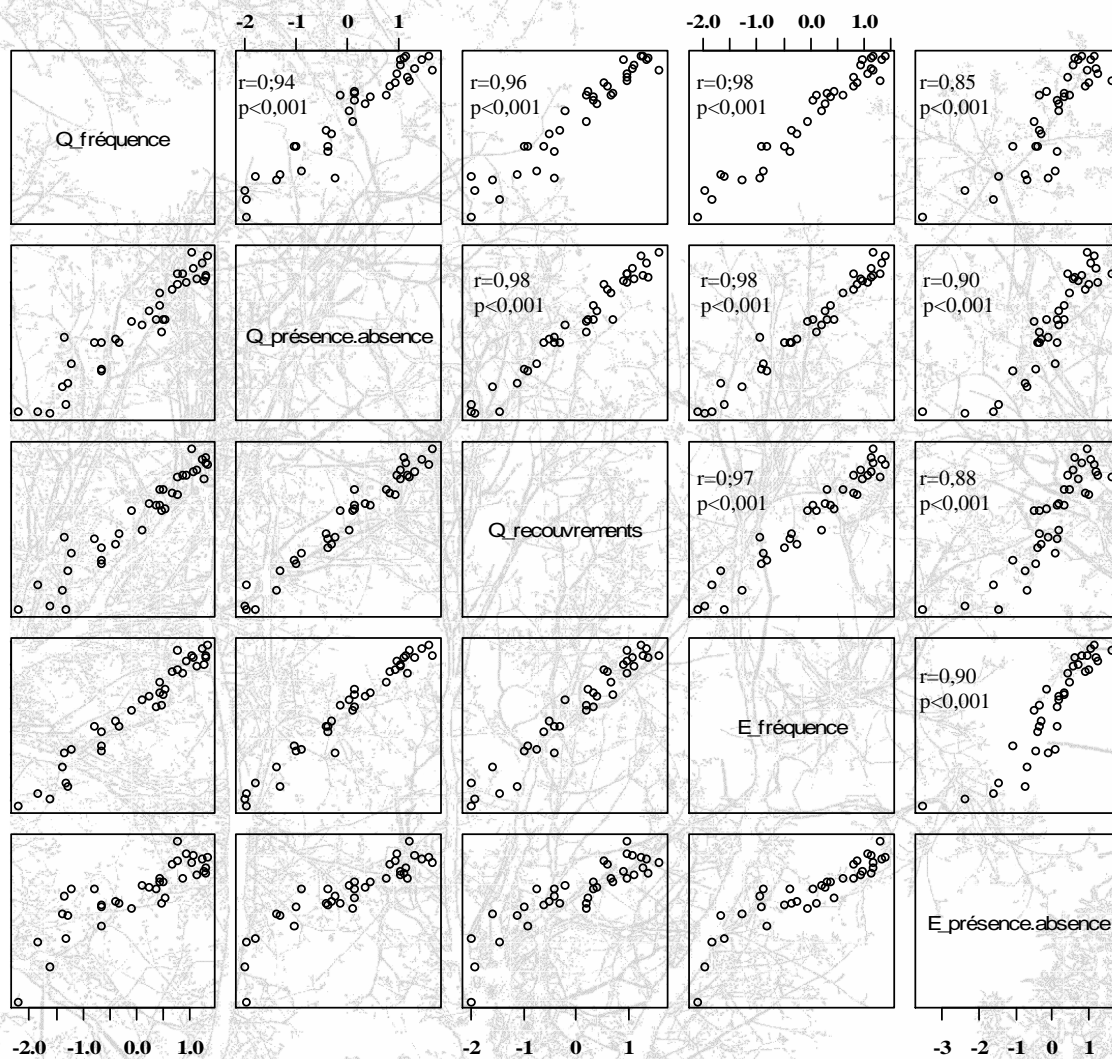


Figure 26 : corrélations des scores des bois sur le premier axe de l'Analyse Factorielle de Correspondance calculés sur les relevés établis à partir des relevés quadrats (Q) ou des relevés exhaustifs (E). De plus, les résultats sont comparés selon que soit considérés la présence-absence des espèces, leur fréquence ou leur recouvrement moyen. Les résultats du test de corrélation sont indiqués.

- Comparaison de la richesse des bois entre l'échantillonnage quadrat et l'échantillonnage exhaustifs

Le nombre total d'espèces inventoriées dans les relevés stations est de 235 espèces ; il est de 185 dans les relevés quadrats. La richesse spécifique des bois estimées à partir des dix quadrats de 30 m² (moyenne=45) est significativement plus faible que celle estimée à partir des relevés station (moyenne=27), (résultats du test t : $t=6,87$, $ddl=79$, $p\text{-value} < 0,001$). Cependant, la richesse estimée à partir des quadrats et celle estimée à partir des relevés station sont très significativement corrélées (Figure 27).

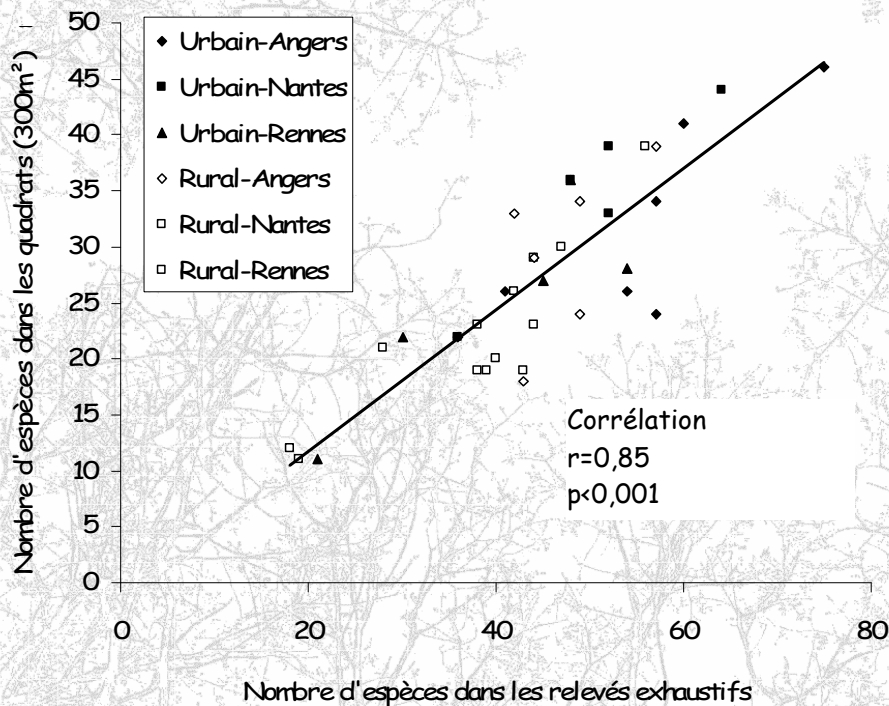


Figure 27 : Corrélation entre la richesse spécifique estimée à l'aide des quadrats (surface totale échantillonnée de 300m²) et des relevés exhaustifs

- Elements pour le choix d'une méthode

Bien entendu, le choix d'une méthode d'échantillonnage dépend des objectifs de l'étude. Dans le cadre d'une étude comparative de la richesse ou de la composition floristique des différents bois, les échantillonnages quadrat et les échantillonnages station apportent des résultats très proches à l'exception de l'ordination des relevés stations en présence-absence qui semblent plus sensibles à la présence d'espèces peu fréquentes. Des relevés exhaustifs apparaissent préférables si l'on a besoin de connaître la valeur exacte de la richesse spécifique par exemple pour étudier les relations aire-surface. Les relevés quadrats sont intéressants si l'on souhaite prendre en compte la variabilité interne du bois (perturbations, composition de la strate arborée...) comme dans le chapitre IV de ce travail.

D'un point de vue pratique, le temps d'échantillonnage des dix quadrats d'un bois est largement supérieur à la réalisation d'un relevé station pour un botaniste expérimenté (environ 3h30 vs. 1h30). Néanmoins, pour un botaniste débutant, l'intérêt des relevés quadrats est que le nombre d'espèces rencontrées sera moins important ce qui est un gain de temps pour la détermination.

2.4. Analyse de la réponse des espèces

Sur 185 espèces, 56 ont été trouvées dans au moins cinq bois, seuil à partir duquel apparaissent des espèces significativement indicatrices de la position urbaine ou rurale. Sur ces 56 espèces, 41% sont significativement indicatrices : douze sont indicatrices de la position urbaine et onze de la position rurale (Figure 28, Figure 29 ; Tableau V). Toutes ces espèces sont communes dans les régions étudiées (des Abbayes *et al.* 1971). Les résultats sont globalement les mêmes avec les données en présence-absence, en fréquence ou en recouvrement moyen à l'exception du lierre (*Hedera helix*) présent dans les trente six bois, dont seul le recouvrement est significativement supérieur en milieu urbain ; le houx (*Ilex aquifolium*) dont seule la présence-absence et la fréquence sont significativement plus fortes dans les bois ruraux ; la ronce (*Rubus fruticosus*) et l'ajonc (*Ulex europaeus*) dont la fréquence et le recouvrement moyen seulement sont supérieurs dans les bois ruraux.

Tableau V : Valeurs indicatrices et niveau de significativité de la valeur indicatrice calculés sur les données en présence-absence, les données en fréquence et les données en recouvrement moyen. Les espèces retenues sont les espèces indicatrices au seuil de 5%. Le nombre de bois (colonne de droite) indique dans combien de bois sur les 36 étudiés l'espèce était présente.

		Présence-absence	Fréquence	Recouvrement moyen	Nombre de bois
Urbain	<i>Alliaria petiolata</i>	44,4**	44,4**	44,4**	8
Urbain	<i>Arum maculatum</i>	57,1**	62,9***	61,8***	14
Urbain	<i>Carex divulsa</i>	27,8(*)	27,8*	27,8*	5
Urbain	<i>Conopodium majus</i>	28,6(*)	31,7*	29,9(*)	7
Urbain	<i>Geranium robertianum</i>	60,5**	70,4***	68,7***	18
Urbain	<i>Geum urbanum</i>	46,3*	51,2**	50,6**	12
Urbain	<i>Hedera helix</i>	50 ^{ns}	50,8 ^{ns}	62,1**	36
Urbain	<i>Heracleum sphondylium</i>	27,8*	27,8*	27,8*	5
Urbain	<i>Laurus nobilis</i>	55,6***	55,6***	55,6***	9
Urbain	<i>Prunus laurocerasus</i>	51,9*	64,6**	67,5**	10
Urbain	<i>Urtica dioica</i>	39,5*	38,4*	42,6**	18
Urbain	<i>Viburnum tinus</i>	38,9**	38,9**	38,9**	9
Rural	<i>Frangula alnus</i>	45*	47,1*	46,5**	31
Rural	<i>Holcus mollis</i>	52,2*	53,1*	49,3*	30
Rural	<i>Hypericum pulchrum</i>	39,5*	38,9**	40,7**	23
Rural	<i>Ilex aquifolium</i>	58,1*	63,4*	46 ^{ns}	20
Rural	<i>Lonicera periclymenum</i>	60*	65,3**	56,6(*)	12
Rural	<i>Prunus spinosa</i>	54,3*	47,2(*)	56,6*	12
Rural	<i>Pteridium aquilinum</i>	54,4*	61,3***	58,9**	25
Rural	<i>Pyrus sp.</i>	56**	51,6**	56**	6
Rural	<i>Rubus fruticosus</i>	50 ^{ns}	56,6**	60,2*	8
Rural	<i>Teucrium scorodonia</i>	64,2**	63,3**	76,5***	14
Rural	<i>Ulex europaeus</i>	23,1 ^{ns}	25,6(*)	26,6*	5

2.5. Conclusion

Le gradient d'urbanisation est le facteur principal structurant les communautés végétales des espaces boisés étudiés ; un nombre significatif d'espèces communes dans les régions étudiées voient leur distribution modifiée le long du gradient d'urbanisation. Le chapitre V reviendra sur les caractéristiques biologiques et écologiques de ces espèces et les facteurs liés au gradient d'urbanisation pouvant être impliqués dans une telle distribution.

Auparavant, la variabilité de la végétation et de la banque de graines de la litière à l'intérieur du bois va être étudiée. Plus précisément, cette analyse portera sur l'influence de l'effet lisière en lien avec le contexte urbain ou rural des bois.



Geum urbanum



Viburnum tinus



Geranium robertianum



Laurus nobilis



Hedera helix



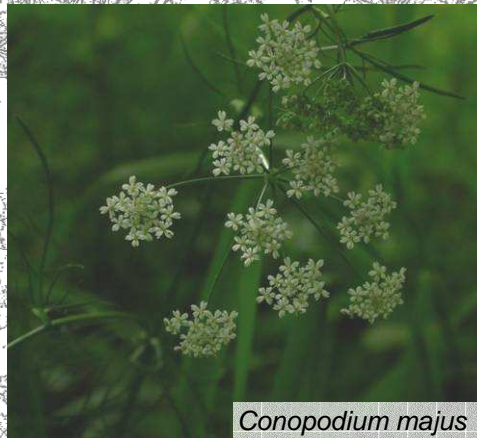
Heracleum sphondylium



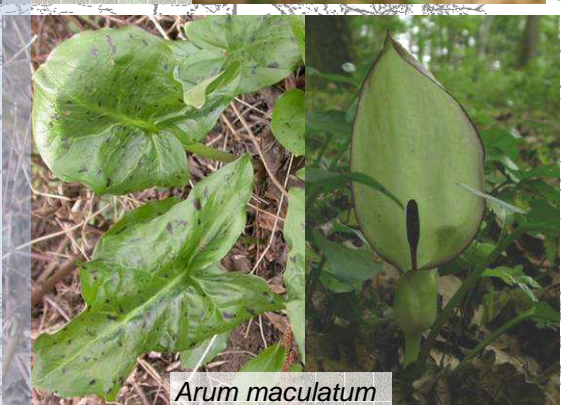
Alliaria petiolata



Carex divulsa



Conopodium majus



Arum maculatum



Prunus laurocerasus



Urtica dioica

Figure 28 : Photographies des espèces indicatrices des bois en contexte urbain

tel:00409694, version 2 - 2 Sep 2009



Pyrus sp.



Frangula alnus



Ilex aquifolium



Ulex europaeus



Teucrium scorodonia



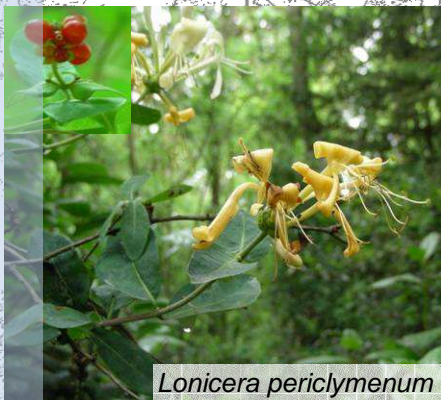
Holcus mollis



Pteridium aquilinum



Prunus spinosa



Lonicera periclymenum



Rubus fruticosus



Figure 29 : Photographies des espèces indicatrices des bois en contexte rural

Chapitre IV : Effet lisière sur la végétation et la banque de graines de la litière

L'influence de l'effet lisière sur la végétation est-elle différente selon que le bois est entouré d'une matrice urbaine ou rurale ?

↳ Article 6

Le pH du sol et le degré d'ouverture de la canopée, variables importantes pour les plantes, sont-ils influencées par l'effet lisière et le contexte urbain ou rural du bois ?

↳ Article 6

La distance à la lisière et la nature de la matrice adjacente ont-elles un effet sur la composition de la banque de graines de la litière ?

↳ Article 7

1. Introduction

L'influence de la matrice sur la biodiversité est une question particulièrement importante pour des taches d'habitats semi-naturels fragmentées comme des espaces boisés. Une des conséquences de la fragmentation est la diminution de la surface des taches d'habitats : un plus grand linéaire de l'habitat va être en contact avec les habitats adjacents (Figure 30). Or le contact avec les habitats adjacents entraîne des différences entre la zone périphérique de la tache d'habitat et sa zone centrale (conditions environnementales, distribution des espèces) : c'est ce que l'on nomme l'**effet lisière** (Gosselin & Laroussinie 2004; Gurevitch *et al.* 2006; Laurance 1991). Dans les paysages agricoles de l'Europe de l'Ouest, beaucoup d'espaces boisés sont fragmentés depuis longtemps. Cependant, un certain nombre de petits bois voient la composition en habitats de la matrice adjacente modifiée par l'urbanisation.

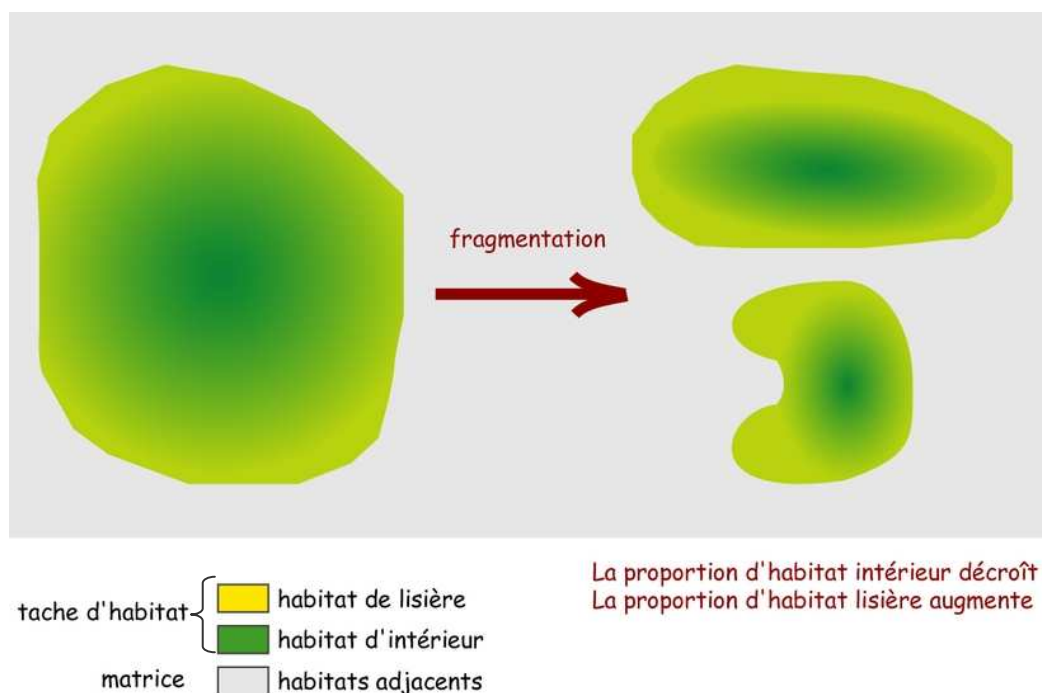


Figure 30 : Conséquences de la fragmentation sur l'effet lisière

L'objectif de cette partie est de comparer l'influence de l'effet lisière liée à une matrice rurale ou urbaine, sur la végétation et la banque de graines de la litière de petits bois. Plus précisément, les patrons de richesse seront étudiés en fonction de la distance à la lisière et du contexte urbain ou rural, en considérant tous les groupes d'espèces puis en s'intéressant à des groupes d'espèces définis selon leur statut d'indigénat et leur affinité à l'habitat forestier.

Dans l'article 6 se trouve l'étude, non présentée dans ce chapitre, de l'effet de la distance à la lisière et du contexte urbain ou rural sur la composition floristique.

Les résultats obtenus seront comparés pour la végétation et pour la banque de graines de la litière pour discuter de l'influence de l'arrivée de graines des habitats adjacents sur les patrons de végétation.

2. Résumé de la démarche

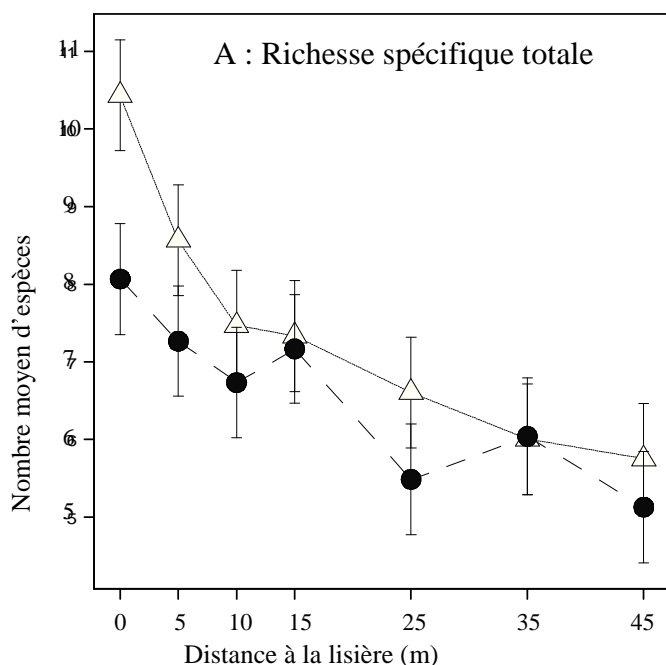
Les relevés floristiques sont les quadrats-lisière (9 m²) réalisés dans dix bois d'Angers et de Nantes, cinq urbains et cinq ruraux. Sept distances à la lisière ont été échantillonnées. L'influence de la distance à la lisière et du contexte (urbain ou rural) sur la richesse spécifique de ces quadrats sera testée à l'aide de modèles linaires mixtes. Des mesures de l'ouverture de la canopée et du pH du sol ont été réalisées sur ces quadrats.

Les relevés de la banque de graines de la litière ont été réalisés dans six bois angevins (trois urbains, trois ruraux). Trois distances à la lisière ont été prises en compte. Un total de 36 relevés a été effectué ; ils ont été regroupés en 18 relevés pour éviter les problèmes de pseudo-réplication. L'influence de la distance à la lisière et du contexte (urbain ou rural) sur la richesse spécifique de ces relevés sera testée à l'aide d'ANOVA. De plus, la composition de la banque de graines de la litière sera comparée avec les relevés de la végétation du bois (relevés stations) et le relevé réalisé autour de chaque bois.

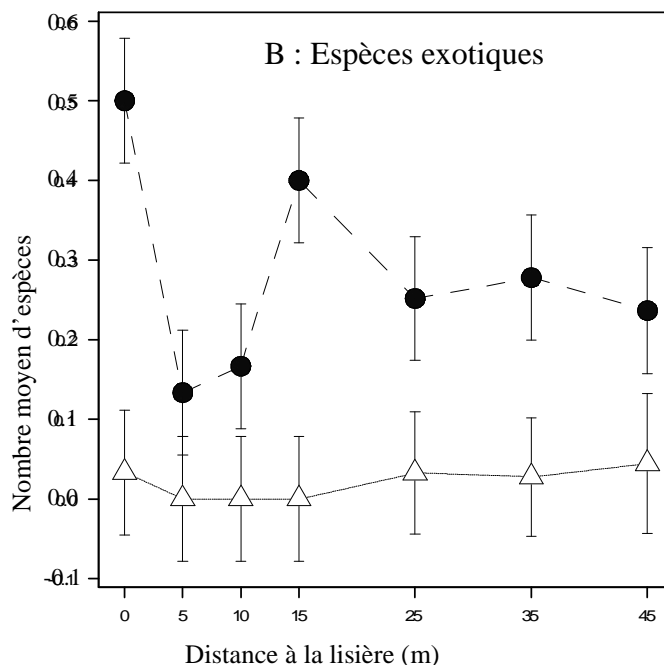
3. Richesse de la végétation

La richesse spécifique est plus importante en lisière qu'en intérieur quel que soit le groupe d'espèces considéré (Figure 31). La richesse en espèces exotiques est plus élevée dans les bois urbains que ruraux ; au contraire, la richesse en espèces spécialistes est plus forte dans les bois ruraux que les urbains, en particulier en lisière (Figure 31). La richesse de l'habitat lisière est largement reconnue et généralement expliquée par une présence plus importante d'espèces provenant des habitats adjacents (Devlaeminck *et al.* 2005; Gehlhausen *et al.* 2000; Godefroid & Koedam 2003a; Guirado *et al.* 2006; Honnay *et al.* 2002b; Lin & Cao 2009; Willi *et al.* 2005). Les bois étudiés présentent effectivement plus d'espèces non forestières en lisière ; mais les espèces forestières généralistes et spécialistes sont aussi beaucoup plus nombreuses en lisière qu'en intérieur. Il est possible que dans de si petits bois il n'existe plus d'espèces à préférence pour l'intérieur : il faudrait faire des investigations supplémentaires en modélisant la réponse de chaque espèce individuellement pour tester cette hypothèse.

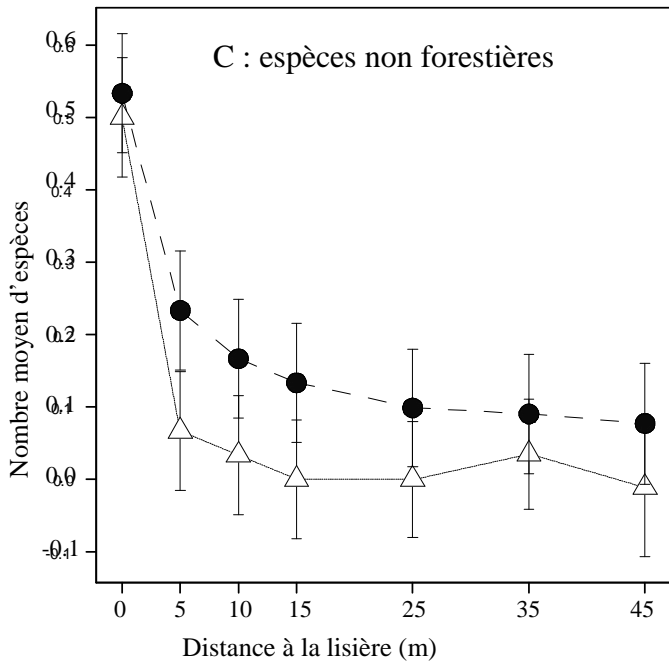
Quelque soit la cause d'une telle distribution, la lisière joue un rôle important pour le maintien de la diversité de ces espaces boisés et une attention toute particulière doit lui être accordée. En effet, en milieu urbain, les lisières sont souvent soumises à des perturbations importantes que ce soit par la fréquentation (Guirado *et al.* 2006; Matlack 1993) ou par la gestion. Dans un nombre non négligeables de cas, les lisières de ces bois servent de zones de dépôt de déchets verts (tontes de gazon, feuilles mortes, déchets de taille...) par les riverains voire les services municipaux ce qui détruit la végétation par ensevelissement et enrichit le milieu (développement d'orties...). De plus, lorsque les habitats adjacents à l'espace boisé sont urbanisés, la limite du bois est souvent reculée, les arbres et arbustes du bord sont coupés détruisant de ce fait une partie de la végétation de la lisière (observations personnelles, Figure 32). Or beaucoup des bois ruraux étudiés sont bordés par une haie sur talus qui pourrait d'une part créer une hétérogénéité dans le milieu favorable à une plus grande richesse et d'autre part limiter l'influence des habitats adjacents dans le bois en raison de la densité de sa végétation et notamment de l'abondance de la strate arbustive. En plus de détruire la végétation de la lisière, ce traitement des lisières des bois urbains les rend beaucoup plus ouvertes sur le milieu extérieur ce qui peut accentuer l'influence des habitats adjacents (pénétration de polluants par exemple) (Cadenasso & Pickett 2001; Weathers *et al.* 2001).



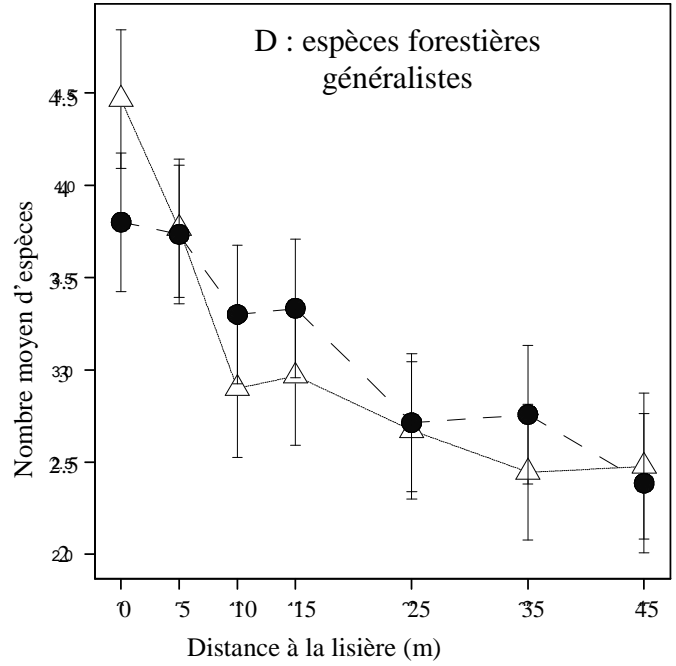
Modèle linéaire mixte :
 Urbain-rural ns
 Distance à la lisière***
 Distance à la lisière x Urbain-rural*



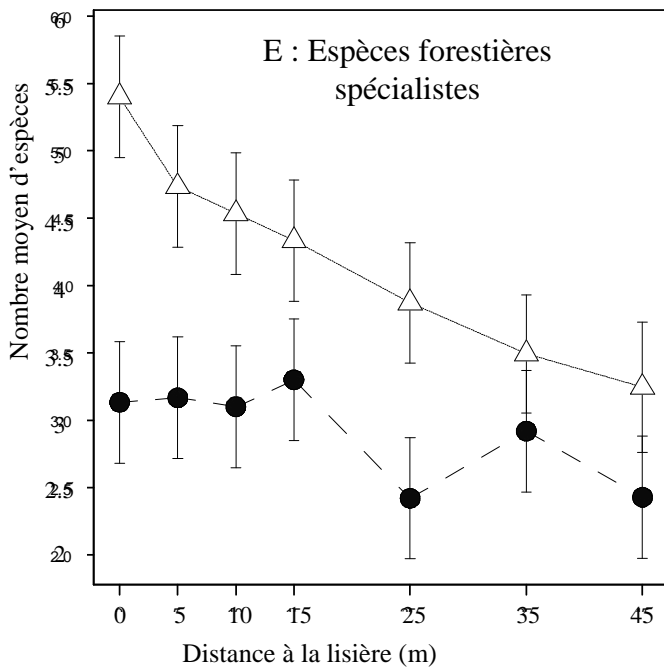
Modèle linéaire mixte :
 Urbain-rural *
 Distance à la lisière*
 Distance à la lisière x Urbain-rural (*)



Modèle linéaire mixte :
 Urbain-rural ns
 Distance à la lisière***
 Distance à la lisière x Urbain-rural ns



Modèle linéaire mixte :
 Urbain-rural ns
 Distance à la lisière***
 Distance à la lisière x Urbain-rural (*)



Modèle linéaire mixte :
 Urbain-rural (*)
 Distance à la lisière***
 Distance à la lisière x Urbain-rural *

△ Rural
 ● Urbain

Figure 31 : Variations de la richesse spécifique moyenne des quadrats en fonction de la distance à la lisière pour les bois urbains (cercles noirs) et ruraux (triangles blancs). Les barres d'erreurs sont les erreurs standard de la moyenne. Les résultats du modèle linéaire mixte testant les effets de la position urbain-rural, de la distance à la lisière et de l'interaction entre les deux sont reportés sous chacun des histogrammes.

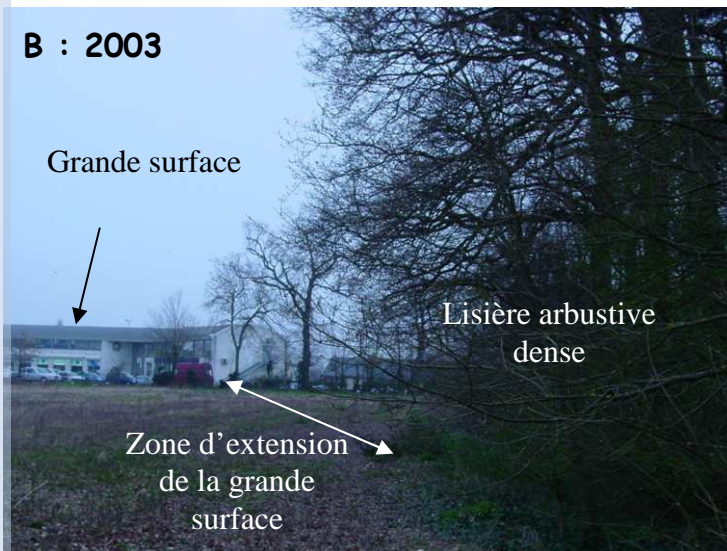


Figure 32 : Illustrations des caractéristiques des lisières. A : haie sur talus bordant souvent les bois ruraux. B et C : dégradation d'une lisière suite à l'extension d'une grande surface (parking) (Saint-Barthélémy-d'Anjou, BAN)

4. Patrons de deux variables environnementales : pH du sol et degré d'ouverture de la canopée

Les modifications de la végétation en réponse à l'effet lisière peuvent être expliquées par des modifications de l'environnement local et/ou par une modification de la pluie de graines. Concernant les facteurs environnementaux, c'est la luminosité (mesurée par le degré d'ouverture de la canopée) et le pH du sol (Figure 33) qui ont été testés. Le degré d'ouverture de la canopée est plus important en lisière ce qui est un résultat attendu. Le pH du sol est plus élevé (environ un demi degré pH) dans les bois urbains que ruraux et décroît avec l'augmentation de la distance à la lisière. La lisière pourrait jouer un rôle de filtre vis-à-vis des polluants produits par les activités humaines (agriculture, transports, constructions...) dans les habitats adjacents (Weathers *et al.* 2001). Dans les zones urbaines, les dépôts de ciments pendant les phases de construction ou plus tard, lorsque les bâtiments se dégradent pourraient être l'une des cause du pH plus élevé (Lovett *et al.* 2000). Ces modifications ont un impact sur la végétation, la végétation de lisière tendant à être plus héliophile et plus basiphile que celle d'intérieur ; la végétation des bois urbains est aussi significativement plus basiphile que celle des bois ruraux (résultats détaillés dans l'article 6).

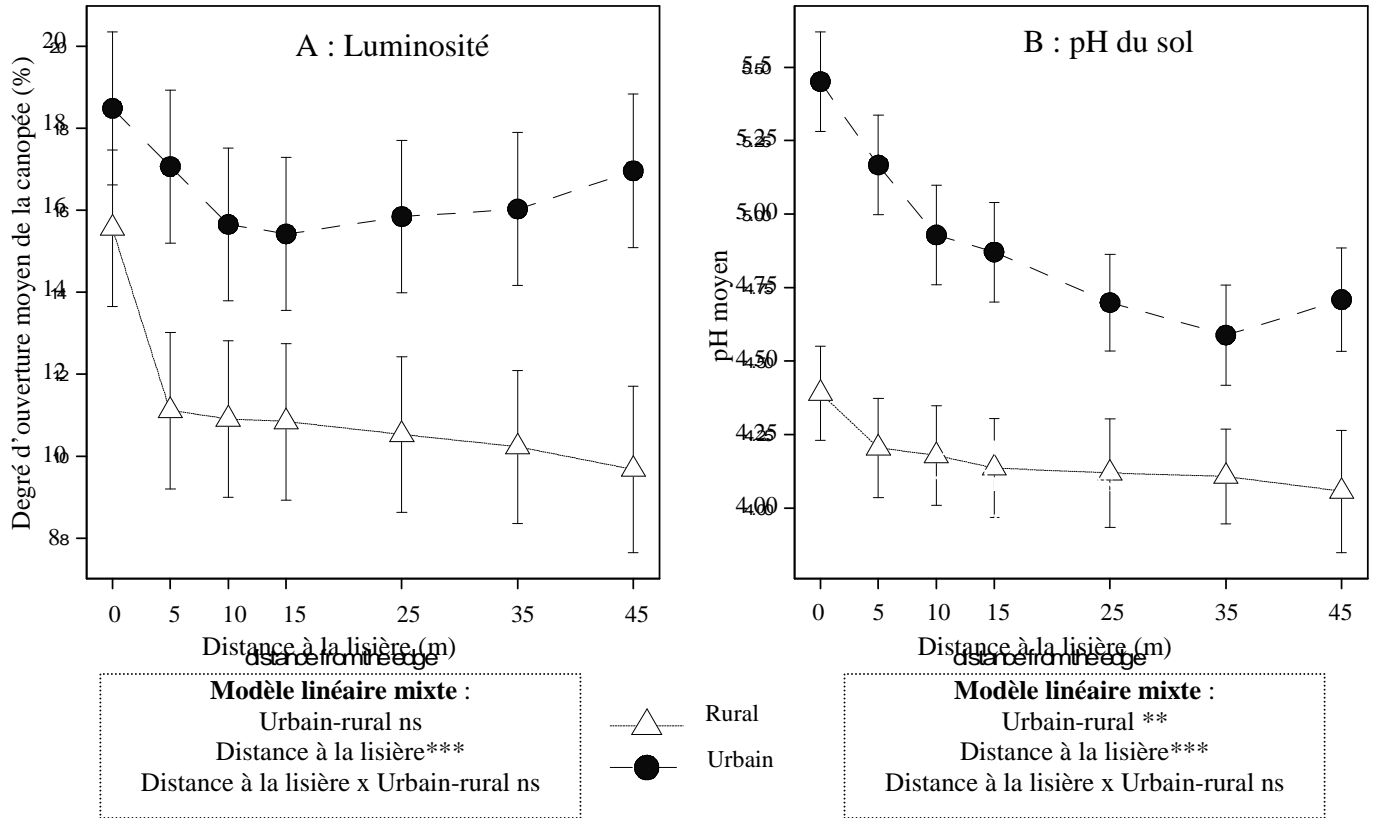
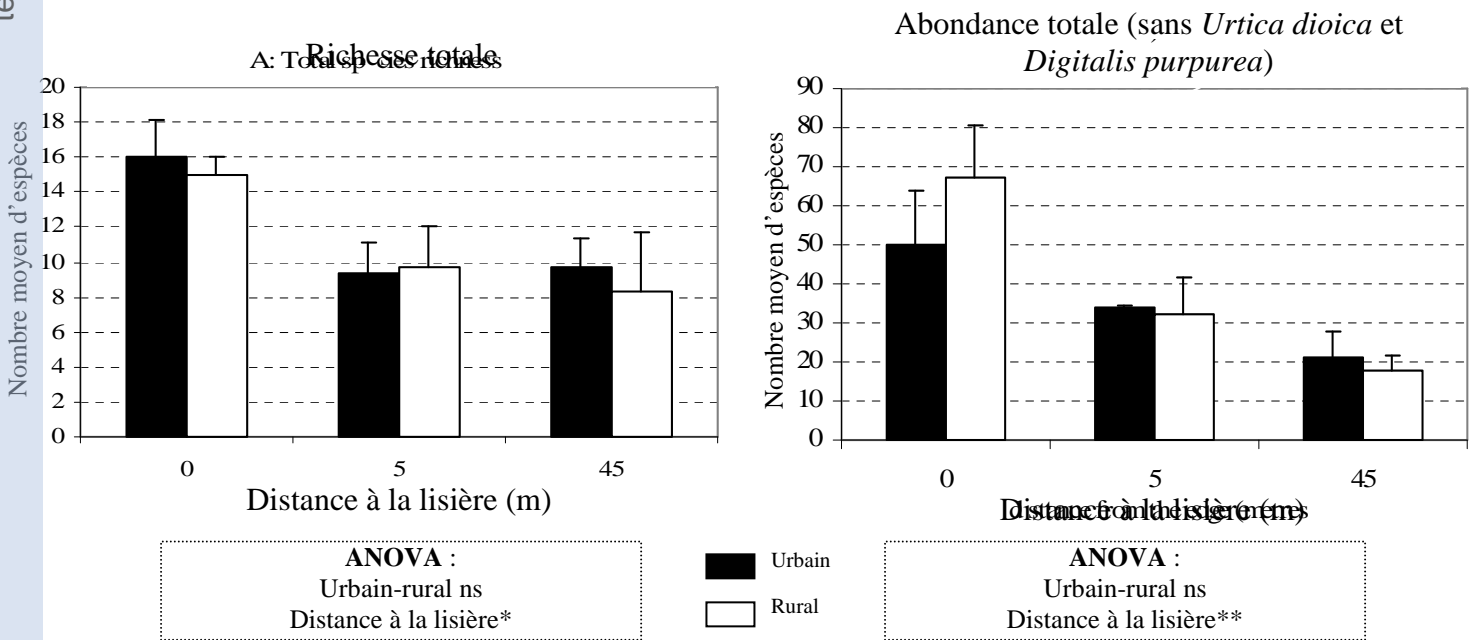


Figure 33 : Variations du pH du sol et de la luminosité dans les bois urbains et ruraux en fonction de la distance à la lisière. Les barres d'erreurs sont les erreurs standard de la moyenne. Les résultats du modèle linéaire mixte testant les effets de la position urbain-rural, de la distance à la lisière et de l'interaction entre les deux sont reportés sous chacun des histogrammes.



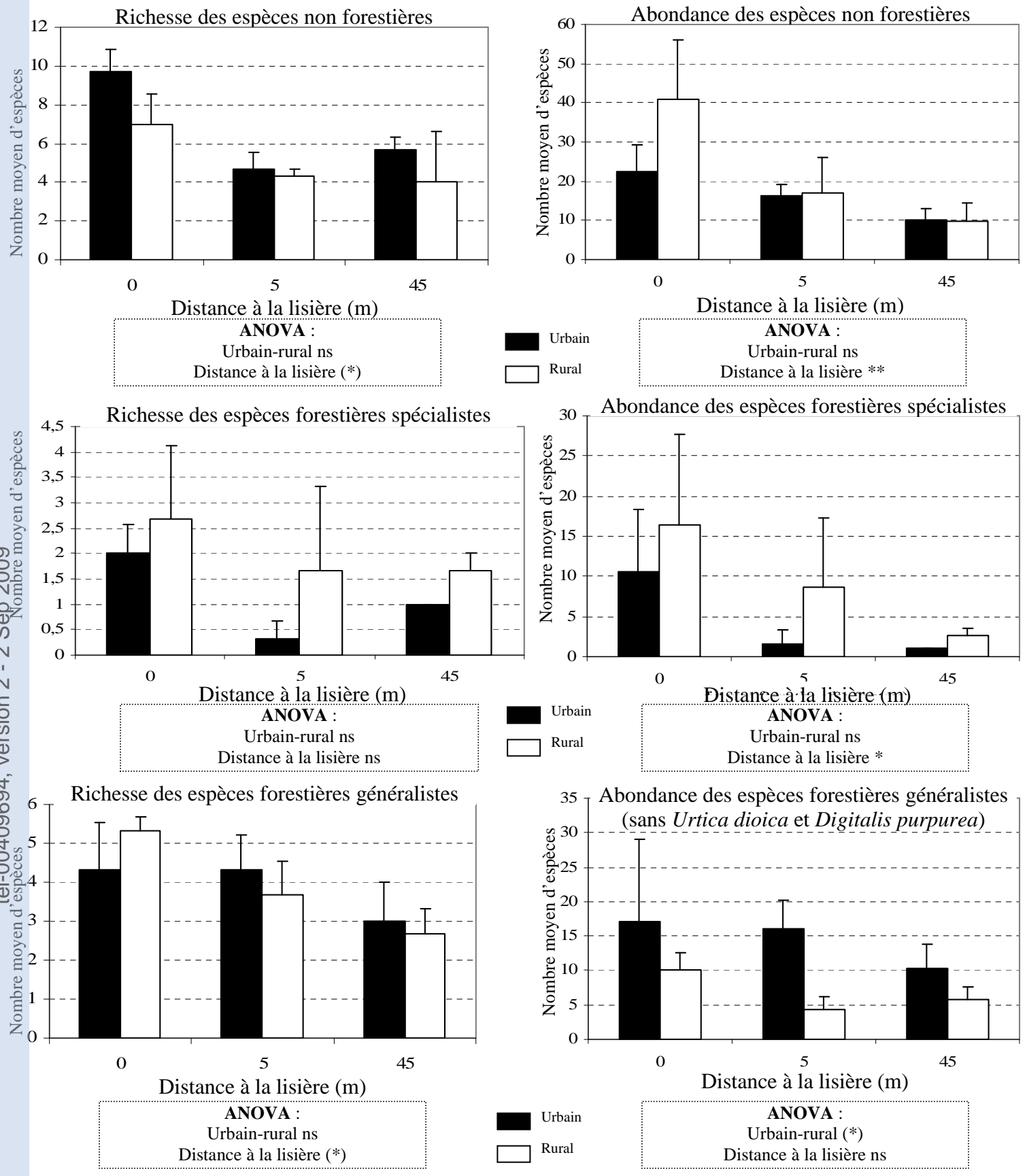


Figure 34 : Variations de la richesse spécifique (à gauche) et de l'abondance des espèces (à droite) de la banque de graines ; résultats reportés pour l'ensemble du pool d'espèces (en excluant *Digitalis purpurea* et *Urtica dioica* pour les abondances), pour les espèces non forestières, les espèces forestières généralistes (en excluant *Digitalis purpurea* et *Urtica dioica* pour les abondances) et les espèces forestières spécialistes. Les barres d'erreurs sont les erreurs standard de la moyenne. Les résultats de l'analyse de variance (ANOVA) testant l'effet de la position urbain-rural et la distance à la lisière sont reportés sous chacun des histogrammes.

5. Banque de graines de la litière

Il a été décidé par la suite de s'intéresser à l'influence de la matrice adjacente (urbaine ou rurale) sur les graines présentes dans le bois. L'intérêt s'est porté plus précisément sur la banque de graines de la litière qui est susceptible de contenir en majorité des graines arrivées relativement récemment sur le site contrairement à de la banque de graine du sol plus profonde (Bekker *et al.* 1998). La longévité de la banque de graines de la litière et de la banque de graines du sol ont été comparées afin d'étayer cette hypothèse (Encadré 5).

Digitalis purpurea et *Urtica urtica* ont été retirées des comparaisons d'abondance en raison de leur très forte abondance (respectivement 43 % et 5% du nombre de graines trouvées) dans seulement quelques relevés. Dans la grande majorité des cas, la richesse spécifique et l'abondance des graines de la banque de graines de la litière décroît de la lisière vers l'intérieur (Figure 34). Les espèces non forestières sont dominantes dans la banque de graine de la litière, que ce soit en richesse ou en abondance, aussi bien dans les bois urbains que ruraux alors qu'elles étaient très minoritaires dans la végétation du bois (Figure 31C). Les conditions environnementales forestières (faible luminosité, présence de litière (Deconchat 2001; Eriksson 1995)) pourraient limiter fortement le développement des espèces non forestières.

La plus forte richesse de la banque de graines de la litière en espèces forestières spécialistes en lisière qu'en intérieur est probablement en lien avec la forte richesse de la végétation en espèces forestières spécialistes en lisière puisque 92% des graines d'espèces forestières spécialistes de la litière appartiennent à des espèces observées dans la végétation du bois. Les autres pourraient correspondre à des espèces de la banque de graines persistante du sol et ainsi traduire une végétation autrefois présente (*Erica cinerea*, *Juncus* spp.) ou provenir d'autres sites. Seuls 28% des individus de la litière appartenant à des espèces non forestières ont été observés dans la végétation du bois. Ces espèces proviennent probablement des habitats adjacents ; la lisière pourrait jouer un rôle de barrière physique pour les graines des habitats extérieurs d'où une abondance et une richesse plus importante de ce groupe d'espèces en lisière (Cadenasso & Pickett 2001). Quant au groupe des espèces généralistes, 70% des individus appartiennent à des espèces qui ont été observées à la fois dans la végétation du bois et la végétation autour du bois. Ce groupe des espèces forestières généralistes est le moins sensible à l'effet lisière.

6. Conclusion

D'un point de vue quantitatif (richesse, abondance), la banque de graines de la litière ne diffère pas entre les bois urbains et ruraux. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que la pluie de graines des habitats adjacents ne joue pas un rôle majeur dans les différences de végétation observées entre les bois urbains et ruraux. Cependant, il n'a pas été possible de mettre en évidence dans cette étude la dispersion éventuelle de graines, en particulier d'espèces forestières spécialistes, entre les espaces boisés. En raison de la rareté des événements de dispersion de ces espèces, une étude génétique des populations sur certaines espèces pourrait permettre d'évaluer l'isolement éventuel des populations d'espèces forestières dans les bois urbains.

L'objectif du dernier chapitre est de hiérarchiser les effets de facteurs paysagers et de facteurs environnementaux locaux sur la végétation. Seront considérés à la fois les patrons de richesse spécifique de la végétation et sa composition floristique.

Encadré 5 : Évaluation de la pluie de graines via une étude de la banque de graines de la litière : une piste à creuser

Dans l'objectif d'évaluer si la banque de graines de la litière est une banque de graines plus transitoire que la banque de graines du sol (5 premiers centimètres), la longévité de la banque de graines de ces deux compartiments a été comparée. L'index de longévité de la banque de graines d'une espèce (Bekker *et al.* 1998) varie entre 0 (banque de graines persistant moins de 1 an dans le sol : l'espèce est dite à banque de graines transitoire) et 1 (banque de graines persistant plus de 5 ans dans le sol : l'espèce est dite à banque de graines persistante). Cet index de longévité a été divisé en cinq classes et le nombre de graines des espèces appartenant à chacune des classes a été compté pour la litière et pour le sol (Figure 35).

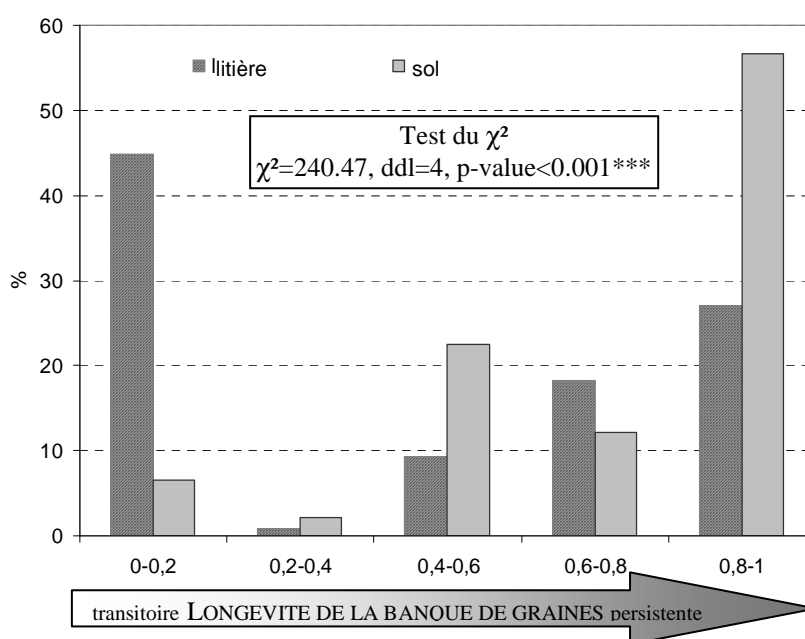


Figure 35 : Comparaison des longévités de banque de graines entre le sol et la litière. Les barres représentent la proportion du nombre total de graines (n=639 pour la litière et n=471 pour le sol) appartenant à chacune des cinq classes de longévité de la banque de graines. *Digitalis purpurea* et *Urtica dioica* ont été exclus de l'analyse.

La banque de graines de la litière comprend une proportion de graines à faible durée de vie plus importante que la banque de graines du sol. Ceci peut indiquer que la litière contient une proportion plus importante de dépôts récents que la banque de graines du sol. La banque de graines pourrait donc être utilisée comme un indicateur de la pluie de graines ; des tests complémentaires, et notamment une comparaison avec des mesures réelles de la pluie de graines devraient être menées. L'étude des graines de la litière permet notamment de résoudre le problème de la dégradation des pièges qui peut être un problème important notamment en milieu urbain. De plus, il est probable que cette méthode est assez peu sélective concernant le type de graines capturées ce qui n'est pas le cas des différents pièges à graines (Chabrierie & Alard 2005)

Chapitre V : L'environnement urbain vu comme une série de filtres

Les espèces ayant une distribution contrastée le long du gradient d'urbanisation sont-elles connues comme étant indicatrices de certaines particularités de l'habitat forestier ?

↳ Article 3

La distribution des espèces le long du gradient d'urbanisation peut-elle s'expliquer par leurs traits biologiques ?

↳ Article 5

(+ article 4 pour la méthode)

Quels sont les facteurs liés à l'histoire des bois, à leur contexte paysager et leurs attributs spatiaux et à leur environnement local qui ont une influence sur la richesse et la composition spécifique ?

Quelle est la part de variance expliquée par ces facteurs correspondant à différentes échelles ?

Pour l'environnement local, quelle est la part de variance entre les variables liées aux caractéristiques du sol, du peuplement arboré et des perturbations ?

La hiérarchie des facteurs est-elle la même pour les bois urbains et les bois ruraux ?

↳ Annexe VI

L'objectif de ce dernier chapitre est d'approfondir la compréhension des effets de l'urbanisation. Dans un premier temps, l'utilisation des caractéristiques écologiques et biologiques des espèces permet de faire un parallèle avec d'autres études sur la végétation forestière ou urbaine et de replacer dans un cadre plus général les réponses observées des espèces au gradient d'urbanisation. Dans un second temps, à la fois la composition floristique et la richesse spécifique des relevés sont mis en relation avec des facteurs environnementaux correspondant à différentes échelles spatio-temporelles. Le but est de hiérarchiser l'importance de ces facteurs sur la végétation des espaces boisés. Dans les deux cas ces approches permettront de préciser l'importance des filtres liés à l'urbanisation.

1. Réponses des espèces au gradient d'urbanisation : caractéristiques écologiques et biologiques des espèces impliquées

1.1. Introduction

Tout d'abord, les listes des espèces indicatrices urbaines et rurales qui ont été établies dans la partie 2.4 de ce chapitre (Tableau V ; Figure 28 ; Figure 29) ont été comparées avec plusieurs listes d'indicateurs écologiques. Cela peut permettre d'utiliser les connaissances acquises sur la réponse des espèces à d'autres phénomènes (en particulier anthropiques) et aider à révéler des facteurs qui pourraient être impliqués dans la distribution contrastée des espèces le long du gradient d'urbanisation. Ensuite, il a été recherché si certaines caractéristiques biologiques des espèces pouvaient expliquer la structuration de la végétation en réponse aux gradients d'urbanisation. Cette approche peut permettre d'émettre des hypothèses concernant les mécanismes qui pourraient sélectionner les espèces le long du gradient.

1.2. Indicateurs écologiques

1.2.1. Résumé de la démarche

Les caractéristiques des espèces indicatrices des bois urbains et ruraux (Tableau V) ont été comparées avec d'autres indicateurs écologiques de la littérature : la liste des espèces forestières anciennes d'Hermy *et al.* (1999), les listes d'espèces de McCollin (2000) définies en fonction de la préférence des espèces pour l'habitat 'bois' ou l'habitat 'haie' ; les valeurs indicatrices d'Ellenberg (modifiées par Hill (1999) pour la Grande-Bretagne). Cette liste d'espèces présentant des préférences pour les bois urbains ou ruraux a aussi été comparée à notre classification des espèces en trois classes : espèce forestière spécialiste, espèce forestière généraliste et espèce non forestière. Seules les espèces indigènes ont été considérées étant

donné l'absence de données pour les trois espèces indicatrices de bois urbains exotiques : *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus* et *Laurus nobilis*.

1.2.2. Résultats

Près de la moitié des espèces indicatrices des bois ruraux sont des espèces forestières anciennes ; une majorité préfère les haies aux bois et deux tiers sont des espèces forestières spécialistes (Tableau VI). Parmi les espèces indicatrices des bois urbains, une seule est une espèce forestière ancienne (*Conopodium majus*) ; la moitié a une préférence pour les haies plutôt que les bois ; plus de la moitié sont des espèces forestières généralistes, un tiers des espèces forestières spécialistes et une est une espèce non forestière (*Urtica dioica*).

Tableau VI : Proportion des espèces indicatrices des bois urbains ou ruraux (cf. Tableau V) considérées comme forestières anciennes (Hermy *et al.* 1999), ayant une préférence pour les haies ou les bois (McCollin *et al.* 2000) et ayant été considérée comme forestières spécialistes, généralistes ou non forestières selon notre typologie (cf. partie méthodes)

	listes espèces forestières anciennes	préférence pour l'habitat :		espèce forestière spécialiste	espèce forestière généraliste	espèce non forestière
		haie	bois			
Urbain	11% (1 espèce)	50%	50%	33%	56%	11% (1 espèce)
Rural	45%	17%	83%	64%	36%	0%

La comparaison des valeurs d'Ellenberg pour les listes des espèces indicatrices de bois urbains et des espèces indicatrices de bois ruraux ne montre pas de différences écologiques en ce qui concerne l'affinité pour la lumière et l'humidité du sol. Par contre, les distributions des préférences écologiques pour le pH et la fertilité du sol diffèrent significativement (p-value du test de Fisher : 0.03* et 0.006** respectivement). Les espèces indicatrices des bois urbains ont des préférences pour des sols à pH légèrement acides à légèrement basiques (R=7) tandis que les espèces indicatrices des bois ruraux sont plus acidiphiles (Figure 36).

La moitié des espèces indicatrices des bois urbains ont une préférence pour des sols riches et fertiles (N=7) tandis que 40% des espèces indicatrices des bois ruraux ont une préférence pour des sols peu fertiles (N=3) et 30% pour des sols de fertilité intermédiaire (N=6) (Figure 36).

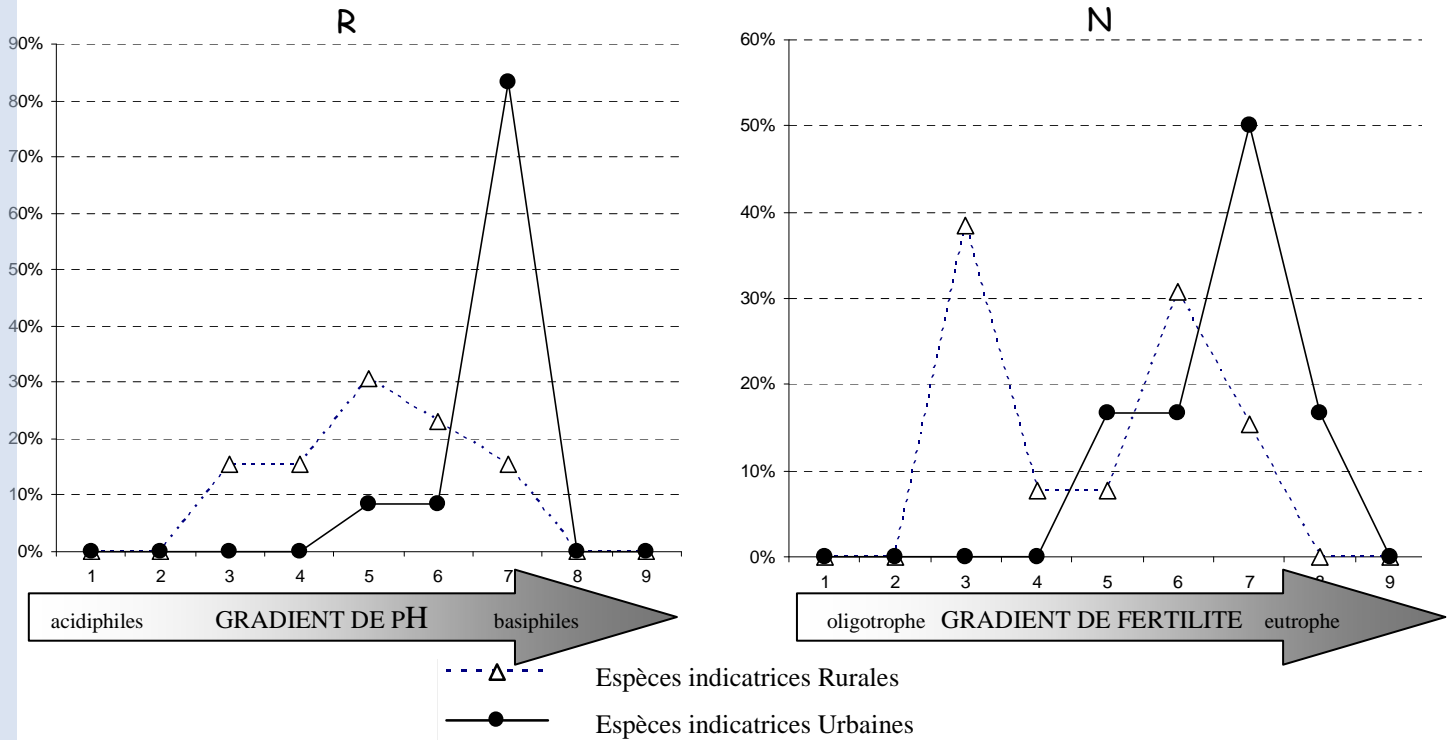


Figure 36 : Comparaison de la distribution des espèces indicatrices des bois urbains (cercles noirs, n=9) et des espèces indicatrices des bois ruraux (triangles blancs, n=11) en fonction de leur affinité pour le pH du sol (R) et la fertilité du sol (N).

La préférence des espèces urbaines pour les sols basiques et fertiles est aujourd'hui reconnue (Godefroid & Koedam 2007; Godefroid *et al.* 2007; Thompson & McCarthy 2008; Vallet *et al.* 2008) et peut probablement être mise en relation avec la pollution. Un dépôt de cations basiques pourrait provenir des poussières de ciment et augmenter le pH des sols (Lovett *et al.* 2000); l'augmentation de la fertilité des sols pourrait être liée à la combustion des hydrocarbures qui produit des particules NOx qui peuvent se redéposer ensuite (Fenger 1999). De plus, l'augmentation des températures liée à l'effet îlot de chaleur urbain pourrait augmenter les taux de minéralisation de l'azote (Pellissier 2008).

1.3. Traits biologiques

1.3.1. Résumé de la démarche

L'influence de traits biologiques dans la distribution des espèces le long du gradient d'urbanisation a été testée. Le jeu de données est constitué de trois tableaux de données :

- le tableau de relevé floristique (L) : les relevés quadrats réalisés dans les 36 bois sont utilisés. Ces relevés quadrats ont été regroupés en un relevé par bois (utilisation de la

fréquence des espèces). Les espèces prises en compte sont seulement les espèces herbacées présentes dans au moins deux bois soit 68 espèces.

- le tableau environnemental (R) : les données d'occupation du sol dans les zones tampons de 500 mètres autour des bois sont utilisées dans l'objectif d'ordonner les bois étudiés le long d'un gradient d'urbanisation (bâti, cultures, haies, arbres isolés ou d'alignement, surfaces boisées).

- le tableau de traits biologiques (Q) : vingt-six traits biologiques caractérisant les capacités de persistance, de régénération, de dispersion des espèces ainsi que leurs préférences écologiques (Tableau II du chapitre II) ont été utilisés.

Une analyse de chacun des tableaux a été effectuée. L'analyse du tableau Q était particulièrement complexe parce que les traits biologiques sont de nature statistique différente (Tableau II du chapitre II). Le traitement de ce tableau a nécessité une collaboration avec des biostatisticiens qui a permis de mettre au point une mesure de distance prenant en compte les différents types de variables en jeu (article 4). De plus, des outils complémentaires ont été développés pour identifier en particulier les traits biologiques ayant le plus de poids dans la distance entre les espèces. Une analyse RLQ (Dolédec *et al.* 1996) a permis de mettre en relation ces trois tableaux pour identifier les traits biologiques intervenant dans la distribution contrastée des espèces le long du gradient d'urbanisation.

1.3.2. Résultats

La relation entre les traits biologiques et la position des bois le long du gradient d'urbanisation est hautement significative et s'exprime principalement sur l'axe 1 de la RLQ. Parmi les traits testés, six des sept traits liés à la persistance des espèces, deux des quatre traits caractérisant la préférence écologique des espèces, huit des dix traits liés à la régénération sont significativement liés à l'axe 1 de la RLQ. La variation de ces traits le long de l'axe 1 de la RLQ est présentée Figure 37. Les traits de dispersion ne sont pas significativement liés à l'axe 1 de la RLQ.

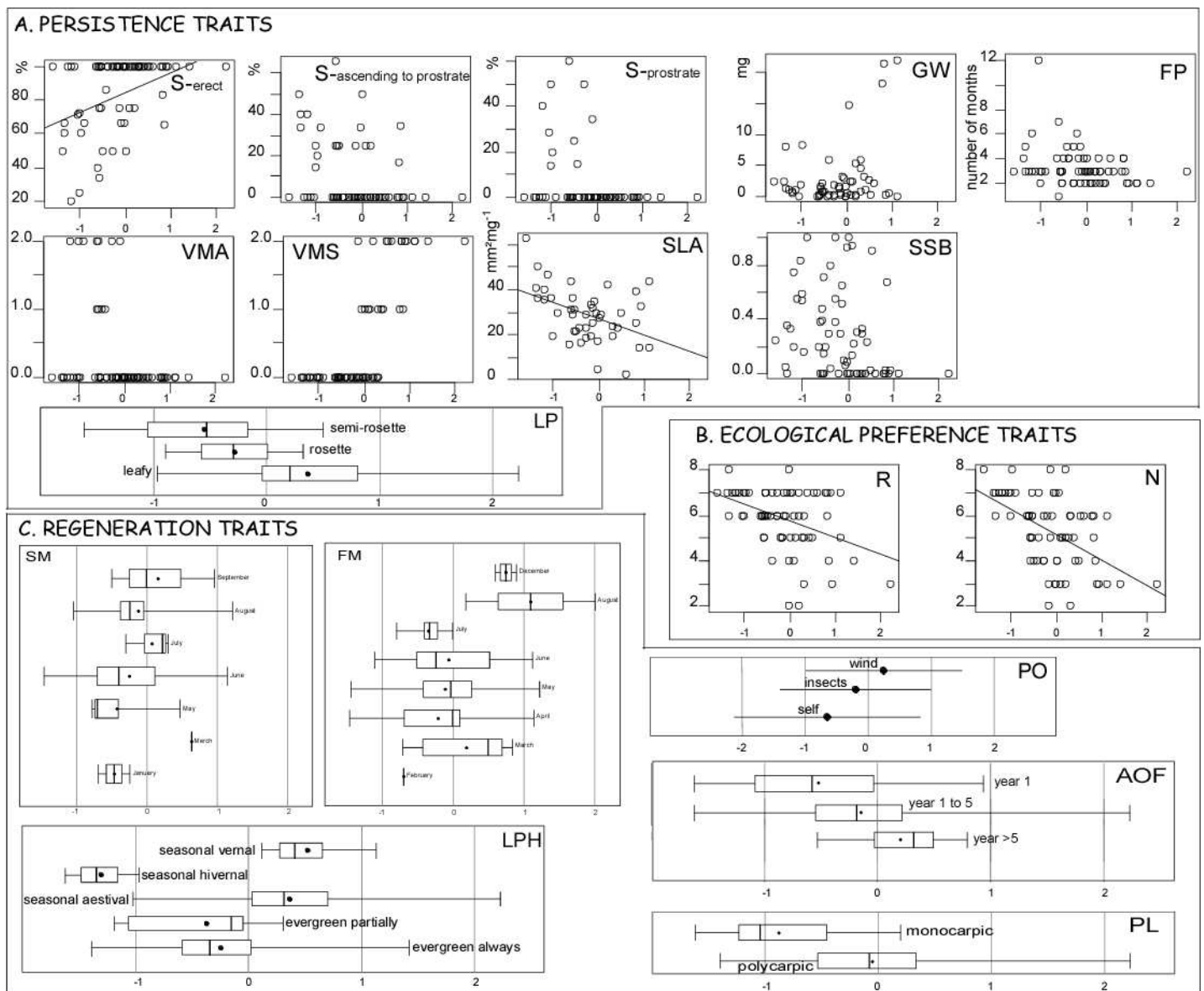


Figure 37 : Lien entre la position des espèces sur le premier axe de l'analyse RLQ et leurs traits biologiques. Seuls les traits significativement associé au premier axe de la RLQ sont présentés. Les coordonnées négatives de l'axe des abscisses (gauche) correspondent aux situations urbaines, les coordonnées positives (droite) aux situations rurales. Les abréviations des traits biologiques sont présentées dans le tableau II du chapitre II.

La préférence des espèces associées aux bois urbains pour les sols plus fertiles et à pH moins acide apparaît ici de nouveau (Figure 37B). Cette plus forte fertilité pourrait peut-être expliquer la surface foliaire spécifique (SLA) plus élevée pour les espèces urbaines ; Ordoñez *et al.* (2008) ont en effet mis en évidence sur une large gamme d'écosystèmes l'existence d'une relation positive entre la SLA d'une espèce et le niveau de fertilité du sol où elle croît. Les espèces à port ascendant à prostré et prostré, qui n'ont pas de multiplication végétative souterraine, à phénologie du feuillage hivernale, à rosette et semi-rosette, à floraison prolongée, à banque de graines persistante, à floraison plus précoce et se produisant dès la première année, à cycle de vie monocarpique et autopollinisée sont plutôt des espèces à

préférence urbaine. Il est intéressant de noter que ces caractéristiques ont souvent été observées chez les espèces qui préfèrent les bois récents aux bois anciens (Graae & Sunde 2000; Verheyen *et al.* 2003b), les bois isolés au bois connectés (Dupré & Ehrlen 2002; Endels *et al.* 2007; Kolb & Diekmann 2005) et les haies aux forêts (Deckers *et al.* 2004b; Roy & de Blois 2006). Une différence majeure avec ces études est l'absence du rôle des traits de dispersion dans la distribution des espèces entre les bois urbains et ruraux. En fait, les bois ruraux étudiés sont déjà des espaces fragmentés et isolés dans une matrice agricole : peu d'espèces à faibles capacités de dispersion sont présentes dans la flore globalement.

1.4. Conclusion

Les traits biologiques semblent donc pouvoir expliquer en partie la réponse des espèces au gradient d'urbanisation. Le gradient d'urbanisation filtre plutôt les espèces par des modifications des conditions environnementales locales (qualité du sol, perturbations, voire températures plus élevées) qui lui sont associées que par un éventuel isolement plus fort des espaces boisés dans le paysage urbain.

A présent l'étude va aborder plus en détail les variables environnementales qui pourraient être associées au gradient d'urbanisation et avoir un impact sur la richesse et la composition des communautés des petits bois.

2. Importance et hiérarchie des facteurs influant la composition et la richesse spécifique des relevés

2.1. Introduction

La biodiversité est dépendante de facteurs intervenant à différentes échelles spatio-temporelles. Connaître l'importance respective de ces échelles et les variables intervenant à ces différentes échelles peut aider à hiérarchiser les enjeux pour assurer le maintien des communautés en place.

Les objectifs sont d'identifier l'importance relative de facteurs correspondant à trois échelles : régionale/paysagère, temporelle et locale sur la composition floristique et sur la richesse spécifique des bois. Nous évaluerons si la hiérarchie des facteurs et des échelles est la même pour les bois urbains et les bois ruraux (détails des résultats dans l'annexe VI).

2.2. Méthodes

Le travail porte sur la composition floristique (données en fréquence) et la richesse spécifique des 360 relevés quadrats (30 m²) réalisés dans 36 bois. A ces relevés sont associées des variables environnementales correspondant à trois échelles : régionale/paysagère, contexte historique et local (Tab. I, chapitre II). Pour étudier l'influence de chacune des variables de ces trois groupes indépendamment sur la composition floristique, une analyse de redondance (RDA) séparée avec chacune des variables a été effectuée pour obtenir la fraction de variance expliquée par chacune des variables. Cette fraction a été testée par un test de permutations de Monte Carlo. En ce qui concerne la richesse spécifique, une régression linéaire pour les variables quantitatives et une ANOVA pour les variables qualitatives ont permis de déterminer la fraction de variance expliquée par chaque variable. Ensuite, la variance sera partitionnée (analyses de redondance partielles pour la composition spécifique et des régressions partielles pour la richesse spécifique) entre les variables de chacune des trois échelles. Enfin, pour l'échelle locale, la variance sera partitionnée entre trois types de variables : celles liées aux caractéristiques du sol, celles décrivant le peuplement arboré, celles décrivant le niveau de perturbation des relevés et la position intérieure ou lisière du relevé.

2.3. Influence de chacune des variables

Plusieurs différences peuvent être notées entre la réponse de la composition floristique et la richesse spécifique aux différentes variables (Tableau VII) : pour le groupe des variables régionales, la richesse spécifique ne répond pas au gradient d'urbanisation (ACP500_axe 1) mais répond plutôt à des indices de forme du bois et aussi à la localisation géographique (richesse plus faible dans les bois de Rennes). La richesse ne répond pas à l'histoire des bois alors que c'est un facteur important pour la composition spécifique. Au niveau local, la position intérieure/lisière du relevé a un effet très fort (facteur principal : 12,6% de la variance) alors que c'est un facteur beaucoup moins important pour la composition floristique. Dans les deux cas, un certain nombre de variables décrivant le peuplement arboré ont un effet significatif sur la variance. Au niveau du sol, seule l'épaisseur de litière a un effet sur les deux variables.

Tableau VII : Variables expliquant une fraction significative (test de Monte-Carlo) de la variance de la composition floristique et de la richesse spécifique. La proportion de variance expliquée est indiquée entre parenthèses. Pour la richesse, le sens des variations est précisé par du texte ; pour les variables quantitatives, les symboles ↑ et ↓ indiquent respectivement une augmentation et une diminution de la richesse.

	Composition floristique ‡	Richesse spécifique♣
Régionale/ paysagère	Indice de rotondité (0.02) ACP500_axe1 sur l'occupation du sol (0.034) ACP500_axe2 sur l'occupation du sol (0.031)	Ville (0.058) : Rennes<autres villes Aire/périmètre (0.03) : ↑ Aire (0.014) : ↑ Indice de rotondité (0.02) : ↑ ACP500_axe2 sur l'occupation du sol (0.031) : ↑ quand ↑ taux boisements autour des sites
Histoire	(0.03)	
Local	Distance chemin (0.015) Végétation endommagée (0.022) Recouvrement arbustif (0.05) Dominance Quercus (0.011) Dominance Castanea (0.013) Dominance autres essences (0.01) Richesse strate arborée (0.009) Litière (0.043) P2O5 (0.022) pH (0.023) Intérieur/lisière (0.017)	Déchets (0.008) : ↑ ----- Recouvrement arboré (0.02) : ↓ Dominance Quercus (0.026) : ↑ Dominance Castanea (0.027) : ↓ Dominance autres essences (0.039) : ↓ ----- Litière (0.032) : litter3<autres niveaux ----- Intérieur/lisière (0.126) : intérieur<lisière

‡Déterminé par RDA, dans chaque case en utilisant la variable concernée (ou les variables correspondantes codé en zéro/un *dummy variables*) comme unique variable contraignante

♣ : Déterminé par régression linéaire simple pour les variables quantitatives, par ANOVA pour les variables qualitatives ; l'appartenance à un bois a été considéré comme effet bloc

Les relations entre les variables ayant un effet significatif sur la composition floristique sont représentées sur la Figure 38. L'axe 1 oppose les relevés réalisés dans des bois urbains (à droite) qui ont tendance à être plus proches des chemins, à présenter une moindre épaisseur de litière, à avoir un plus fort recouvrement de la strate arbustive et plus souvent une dominance d'essences autres que du chêne ou du châtaignier, un pH et un taux de phosphore assimilable dans le sol plus fort et les relevés réalisés dans les bois ruraux (à gauche) qui tendent à présenter une litière plus épaisse, à être plus éloignés des chemins et plus souvent dominés par du chêne ; les relevés qui étaient historiquement des landes sont globalement associés à ce second groupe. Les relevés urbains ont une similarité plus forte avec les relevés de lisière et inversement pour les relevés ruraux avec l'intérieur. L'axe 2 correspond à une opposition entre les bois récents (*other land cover*) qui sont entourés par des surfaces boisées importantes

(ACP500_axe2) et les bois anciens (wooded) qui sont plutôt dominés par du châtaignier, ont une strate arborée plus riche et une proportion de végétation dégradée plus forte.

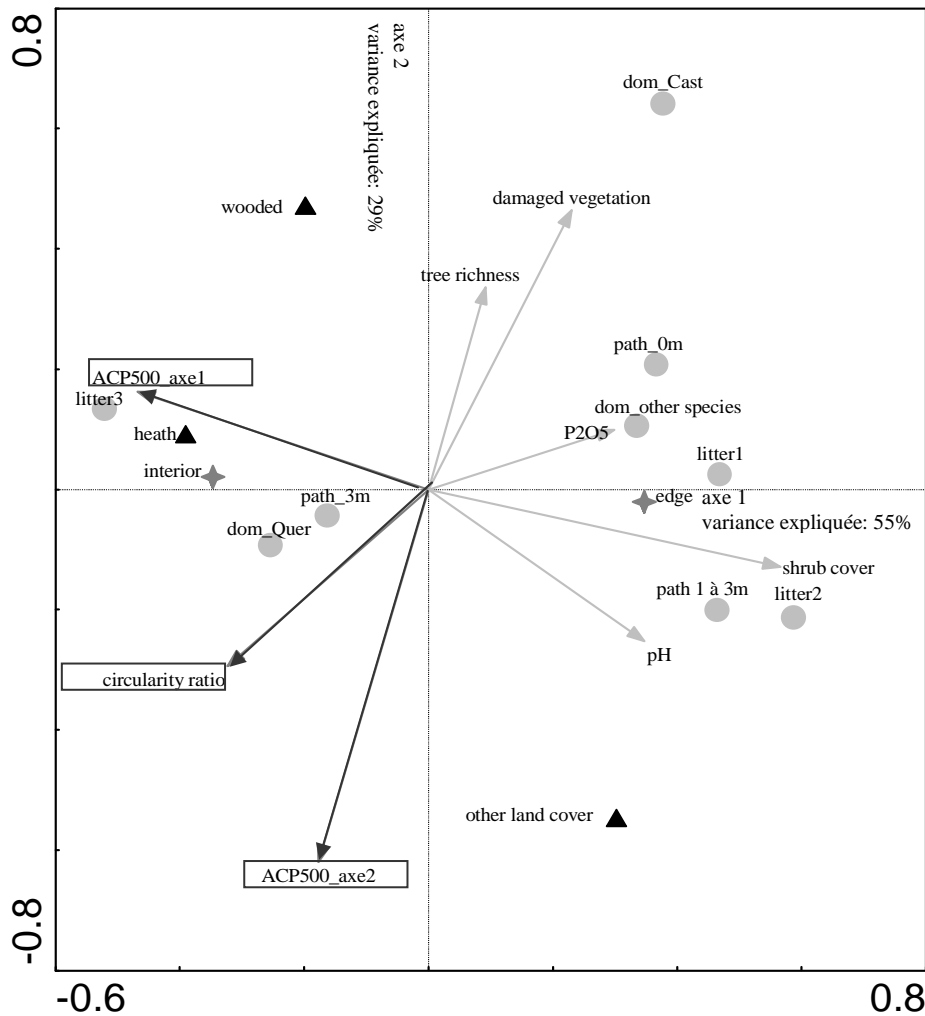


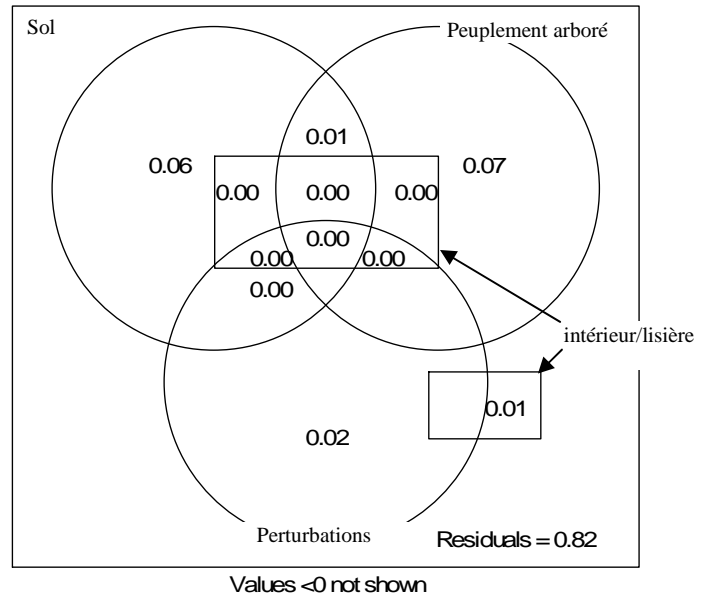
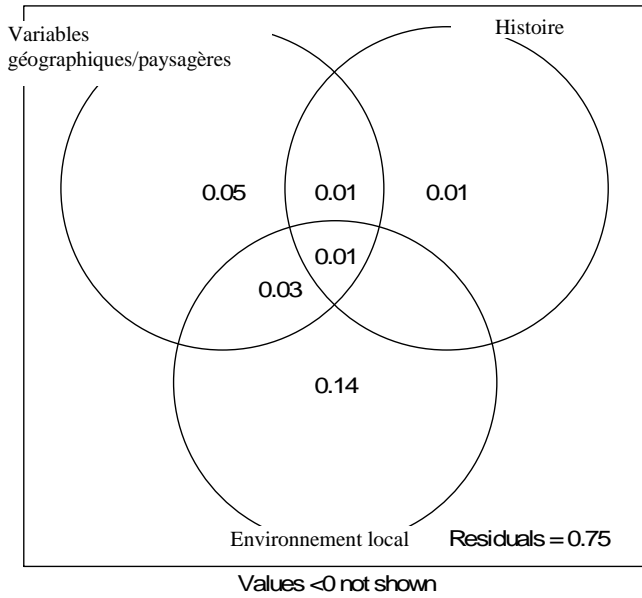
Figure 38 : Premier plan factoriel de l'analyse de redondance (RDA). Seules les variables prises une à une ayant un effet sur la composition floristique ont été incluses dans le modèle. Triangles noirs : variables liées à l'histoire ; en gris foncé, nom des variables encadrés : variables paysagères ; en gris clair, nom des variables non encadré : environnement local.

2.4. Partition de la variance entre les groupes de variables

La variance expliquée par les trois groupes de variables est d'environ 25 % pour la composition et 32% pour la richesse (Figure 39). Une faible part de la variance est partagée entre les différents groupes. L'environnement local est le facteur prépondérant aussi bien sur la composition floristique que la richesse spécifique. Au niveau local, pour la richesse spécifique, la forte influence de la position intérieure/lisière apparaît à nouveau. Les variables liées au sol et celles liées au peuplement arboré semblent avoir la même importance tandis que les perturbations jouent un rôle moins important. L'importance respective des différents

groupes de variables est globalement la même entre les bois urbains et ruraux (résultats non montrés).

A : Composition floristique



B : Richesse spécifique

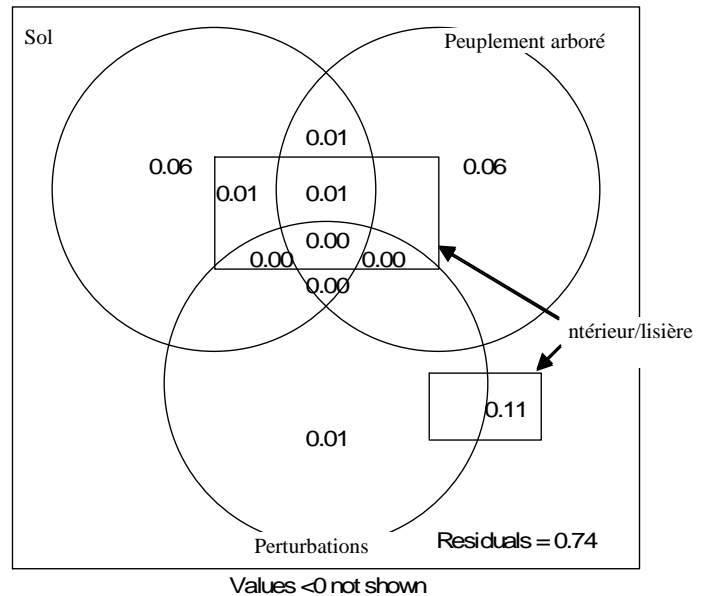
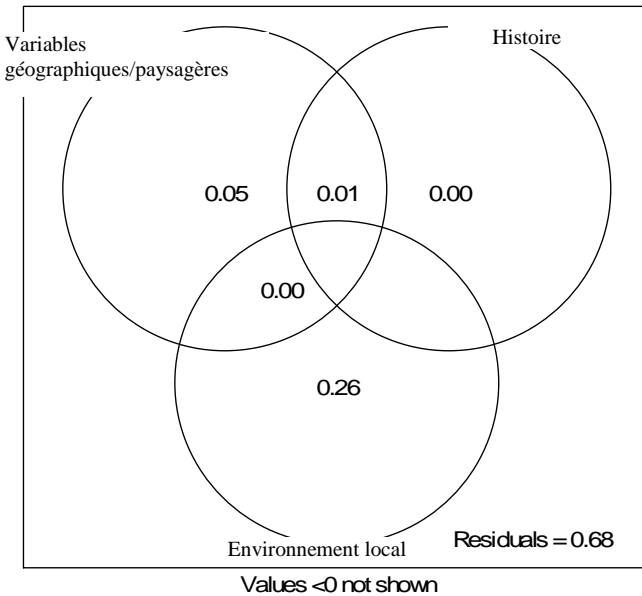


Figure 39 : Partition de la variance de la composition floristique (A) et de la richesse spécifique (B) entre différents groupes de variables. A gauche, partition entre trois échelles ; à droite, partition entre quatre groupes de variables décrivant l'environnement local.

2.5. Implications pour la conservation de la végétation de ces bois

Comme dans beaucoup d'études de ce type, la variance inexpliquée est assez forte (Aude & Lawesson 1998; Campagne *et al.* 2006; Deckers *et al.* 2004a; Le Coeur *et al.* 2002). Il est envisagé que les variables mesurées ne le sont pas assez finement, que d'autres variables aient un effet et surtout que la contingence ait une importance assez forte dans la composition et la structuration des communautés. L'environnement local a une importance forte à la fois sur la richesse et la composition des communautés. Cela confirme le rôle primordial de la qualité de l'habitat. Un groupe de bois apparaît distinct des autres : les relevés plus proches de chemins et ayant une dominance d'autres espèces que le chêne ou le châtaignier sont situés dans des zones urbaines et correspondent à des bois plus fréquentés et qui sont plutôt gérés par les services d'espaces verts. Il est assez surprenant de voir la faible influence de l'âge des bois par rapport à d'autres études (Jacquemyn *et al.* 2001b; Svenning *et al.*; Verheyen *et al.* 2003a). Il serait nécessaire aussi d'identifier l'histoire des bois à une ou des dates intermédiaires entre le XIX^{ème} siècle et maintenant afin de s'assurer qu'un espace boisé au XIX^{ème} siècle et aujourd'hui n'a pas pu être déboisé entre temps. Cependant, deux études portant sur la végétation de petits bois comme ceux de cette étude ont montré aussi une faible influence de l'histoire des bois sur la flore (Gonzalez 2006; Linglart 1999). Cela est peut-être lié au fait que ces bois des usages variés et pouvait notamment être pâturés à certains moments (Gonzalez 2006).

Discussion générale : Bilan des apports, limites et perspectives :

Dans un premier temps, nous allons revenir sur les principaux résultats obtenus dans ce travail en les discutant par rapport aux aspects appliqués et théoriques qui avaient été posés en introduction. Ensuite, nous verrons quelles sont les possibilités de généralisation de ces résultats et leurs limites. Puis nous discuterons dans quelle mesure l'étude de distributions le long d'un gradient d'urbanisation peuvent être substituées à des dynamiques temporelles de la végétation. Enfin, nous dégagerons plusieurs pistes possibles de poursuite des travaux sur les interactions entre végétation des espaces boisés et urbanisation.

1. Modifications de la flore des espaces boisés en milieu urbain

La flore des espaces boisés étudiés aussi bien en contexte urbain que rural est constituée d'espèces communes dans les régions étudiées (aucune espèce patrimoniale n'a été observée) mais dont la distribution est clairement en relation avec l'urbanisation. Nous allons dans un premier temps discuter de la place respective des espèces exotiques et non forestières dans la végétation par rapport à celle des espèces forestières (spécialistes et généralistes) et des facteurs intervenant dans la co-existence de ces groupes d'espèces. Nous discuterons ensuite, dans le cadre de l'analyse des communautés végétales d'espaces boisés, du modèle de filtres hiérarchiques (Lortie *et al.* 2004) présenté en introduction pour expliquer la composition d'une communauté et les effets de l'urbanisation sur ces filtres.

1.1. Une faible fréquence des espèces exotiques et des espèces non forestières

Un des risques de modifications de la végétation des espaces boisés lié à l'urbanisation est le développement d'espèces exotiques et d'espèces non forestières, en particulier rudérales, étant donné que ces groupes d'espèces sont abondants de façon générale en ville (Hill *et al.* 2002; Kowarik 1990; Kowarik 2005; Vidra & Shear 2008; Wania *et al.* 2006).

D'après nos résultats, le nombre d'espèces exotiques augmente en effet très significativement le long du gradient d'urbanisation. En nombre d'espèces, le pool d'espèces exotiques est du même ordre de grandeur que ceux des espèces forestières généralistes, spécialistes et non forestières. Cependant, à l'échelle d'un bois, la richesse en espèces exotiques reste faible car la plupart des espèces de ce pool n'ont été rencontrées qu'un très faible nombre de fois (dans les inventaires stations, 50% des espèces exotiques n'ont été rencontrées que dans un seul bois). Seules six espèces sont présentes dans plus de dix bois (en considérant les cinquante relevés stations) : ce sont toutes des espèces ligneuses (*Prunus laurocerasus*, *Acer pseudoplatanus*, *Laurus nobilis*, *Aesculum hippocastanum*, *Tilia platyphyllos* et *Viburnum tinus*). Notons que parmi ces espèces, trois sont des espèces laurophyllées dont la plus commune est *Prunus laurocerasus*. Le développement de ce type d'espèces peut être lié à sa fréquence dans les haies des jardins (Frileux 2008) et à sa dispersion par les oiseaux mais pourrait également être mis en relation avec le changement climatique (Walther 2000). Walther (2000) a en effet montré que la présence d'espèces laurophyllées dans les forêts du sud de la Suisse avait fortement augmenté au cours des trente dernières années, en particulier sur les versants sud. Plusieurs arguments suggèrent que l'importance prise par ces végétaux pourrait être en lien avec le changement climatique global.

Pour les bois en ville, il est possible que l'îlot de chaleur urbain profite à ces espèces. Dans les bois étudiés, la majorité des individus observés était de petite taille. Un suivi de ces espèces et en particulier de *Prunus laurocerasus*, espèce la plus commune, devrait être mené parce que du fait de leur feuillage persistant, elles pourraient modifier de façon assez profonde les processus écologiques de ces petits bois (Zanelli *et al.* 2006) et aussi parce que leur développement pourrait prendre de l'ampleur avec l'évolution du climat.

Les espèces indigènes restent donc largement dominantes dans les petits espaces boisés étudiés. Parmi celles-ci, les espèces non forestières ne sont pas significativement plus nombreuses dans les bois urbains que dans les bois ruraux. La plupart de ces espèces non forestières sont aussi très peu fréquentes (47% ne sont présentes que dans un seul bois). Plusieurs études ont montré que la présence d'espèces non forestières était liée à des perturbations du milieu forestier (Deconchat & Balent 2001). L'analyse de la composition de la banque de graines de la litière montre que les espèces non forestières sont majoritaires (en richesse spécifique et en nombre d'individus) tant dans les bois urbains que ruraux. Il existe donc un écart important entre les graines déposées récemment dans les bois et la végétation, ce qui est souvent observé en milieu forestier (Hopfensperger 2007). Cela semble indiquer que les conditions environnementales du milieu forestier sont limitantes pour la plupart des espèces, empêchant le développement des espèces non forestières. Ce filtre semble moins fort en lisière qu'en intérieur où quasiment aucune espèce non forestière ne parvient à se développer. En outre, les espèces exotiques observées le plus fréquemment sont toutes des espèces ayant un caractère forestier. L'analyse de la banque de graines de la litière indique aussi que les bois urbains ne sont pas soumis à une pression de graines d'espèces non forestières plus importante que les bois ruraux (elle semble même légèrement plus faible). Le développement d'espèces non forestières ne semble donc pas être une menace forte pour la biodiversité de ces bois.

1.2. Une dominance d'espèces forestières spécialistes et généralistes

Les espèces forestières généralistes et spécialistes sont les deux groupes d'espèces les plus représentées dans les bois aussi bien urbains que ruraux. Un résultat surprenant concerne la répartition de ce groupe d'espèces à l'échelle du bois. Une richesse plus forte à l'intérieur des bois était attendue, au moins pour les espèces forestières spécialistes (Hamberg *et al.* 2009; Lin & Cao 2009; Matlack 1994). Malgré le fait que la lisière présente des conditions écologiques moins caractéristiques d'un habitat forestier, la richesse de ces deux groupes est plus d'une fois et demie plus élevée en lisière qu'en intérieur. Il paraît donc important de porter une attention toute particulière aux lisières pour conserver la diversité végétale de ces bois. Des études complémentaires devraient être menées pour identifier les facteurs responsables de cette diversité. Il est possible que le fait que les bois étudiés soient assez souvent limités par des haies sur talus soit un facteur en cause. Cela entraîne une certaine hétérogénéité du milieu à cause du relief ainsi créé, avec un gradient de micro-habitats secs à légèrement humides depuis le haut jusqu'au bas du talus ainsi que d'une gestion particulière. Il est probable que ces haies sur talus soient importantes pour d'autres groupes taxonomiques et notamment pour les oiseaux en raison de la forte densité et diversité des strates de ces espaces. La mise en évidence de cette distribution est utile car les lisières sont souvent modifiées lors d'aménagements liés à l'urbanisation. D'ailleurs, dans les bois urbains, la richesse en espèces forestières spécialistes est plus faible que dans les bois ruraux et le gradient de richesse entre la lisière et l'intérieur pour les espèces forestières spécialistes est quasiment inexistant, ce qui pourrait être lié à la dégradation de ces milieux. Cette dégradation des lisières pourrait aussi favoriser la pénétration de l'effet lisière plus en profondeur dans le bois par la destruction des strates de végétations denses bordant la lisière (Cadenasso & Pickett 2001; Hamberg *et al.* 2009).

Même si la richesse en espèces forestières généralistes et spécialistes se maintient le long du gradient d'urbanisation, un changement dans la composition spécifique de ces groupes d'espèces est observé le long du gradient d'urbanisation. Les espèces forestières spécialistes et généralistes des zones urbaines montrent des préférences pour des sols plus basiques et plus fertiles que les espèces trouvées dans les bois ruraux. Ces différences de composition entre la végétation des bois urbains et ruraux peuvent être rapprochées de travaux réalisés dans des contextes différents : comparaison de la végétation des bois avec celle des haies (de Blois *et al.* 2002; Deckers *et al.* 2004b; McCollin *et al.* 2000), de la végétation des bois anciens avec les bois récents (Graae & Sunde 2000; Hermy *et al.* 1999;

Verheyen *et al.* 2003b) et de la végétation des bois connectés avec la végétation des bois isolés (Dupré & Ehrlen 2002; Endels *et al.* 2007; Kolb & Diekmann 2005). Les espèces des bois urbains, récents ou isolés, et des haies présentent des traits similaires de persistance (pas de multiplication végétative souterraine), de régénération (banque de graines persistante ; floraison plus précoce, prolongée, et se produisant dès la première année ; autopolinisation) et de préférences écologiques (sols fertiles et basiques). Une différence notable avec ces travaux est que les traits de dispersion ne permettent pas d'expliquer la distribution des espèces le long du gradient d'urbanisation. Des investigations supplémentaires devraient être entreprises pour mieux comprendre ce résultat. Il est vrai que les bois étudiés présentent des caractéristiques d'isolement assez similaires et il pourrait être intéressant de les comparer avec des situations de moindre isolement (grands espaces boisés) pour tester l'influence sur les caractéristiques de dispersion des espèces. Les caractéristiques des bois et les possibilités d'échantillonnage pourraient aussi être impliquées dans la similitude bois urbains/bois récents et bois ruraux/bois anciens : en effet, seul un tiers des bois urbains sont des bois anciens alors que la moitié des bois ruraux sont anciens et un quart étaient des landes.

1.3. Des filtres urbains, causes de modifications dans les filtres d'organisation des communautés végétales

Williams *et al.* (2009) considèrent dans une synthèse récente que la flore urbaine est un sous-échantillon d'un pool d'espèces après passage dans quatre filtres qui sont : les transformations des habitats, la fragmentation des habitats, les conditions environnementales propres au milieu urbain et les préférences humaines. Comme ces auteurs le soulignent, l'effet de ces filtres sera différent selon le type de paysage dans lequel se développent les villes. Dans le cas de paysages agricoles, les activités humaines liées à l'agriculture filtrent aussi les pools d'espèces. En fait, les quatre filtres de Williams *et al.* (2009) pourraient également s'appliquer à l'identification des causes de modification de la flore liées à l'agriculture. L'agriculture comme l'urbanisation entraîne des modifications d'habitats engendrant une dynamique et une fragmentation des taches d'habitats semi-naturels (Burel & Baudry 1999). L'environnement dans les paysages agricoles peut aussi être modifié notamment par la pollution due aux intrants agricoles (Willi *et al.* 2005). Enfin, l'homme favorise voire introduit certaines espèces qui lui sont utiles (alimentaires notamment) et lutte contre d'autres (mauvaises herbes, ravageurs). L'importance relative de ces filtres et la nature des influences humaines mises en jeu sont différentes mais ces quatre filtres semblent pouvoir décrire aussi les causes de modifications de la flore liées à l'agriculture. Les facteurs impliqués dans les

filtres dans ces deux types de paysage sont même en interaction ; les filtres urbains interviennent sur une flore déjà modifiée par les filtres liés à l'agriculture et les filtres urbains peuvent aussi modifier les filtres ruraux. Par exemple, la dynamique d'urbanisation modifie la dynamique agricole en entraînant de la déprise agricole (Bacchialoni 2001; Fleury 1997).

Ensuite, il nous est apparu que les filtres proposés par Williams s'intéressent plutôt aux causes de modifications de la flore par l'urbanisation et ne sont pas hiérarchiques. En écologie végétale, le modèle de filtres hiérarchiques (Lortie *et al.* 2004) s'intéresse plutôt aux processus biologiques que sont la dispersion, la tolérance des espèces aux facteurs abiotiques et les interactions biotiques qui déterminent la composition d'une communautés végétales. Il semble donc intéressant de mettre en relation ces deux modèles pour tenter de comprendre comment l'urbanisation peut modifier la composition d'une communauté végétale. Cette mise en relation des causes et des processus modifiant la flore des espaces boisés peut, de plus, être intéressante pour identifier des leviers qui pourraient aider à la conservation de la biodiversité végétale de ces espaces boisés.

Nous allons ci-après expliciter ces relations à partir des quatre filtres proposés par Williams *et al.* (2009) et les illustrer avec nos résultats (Figure 40).

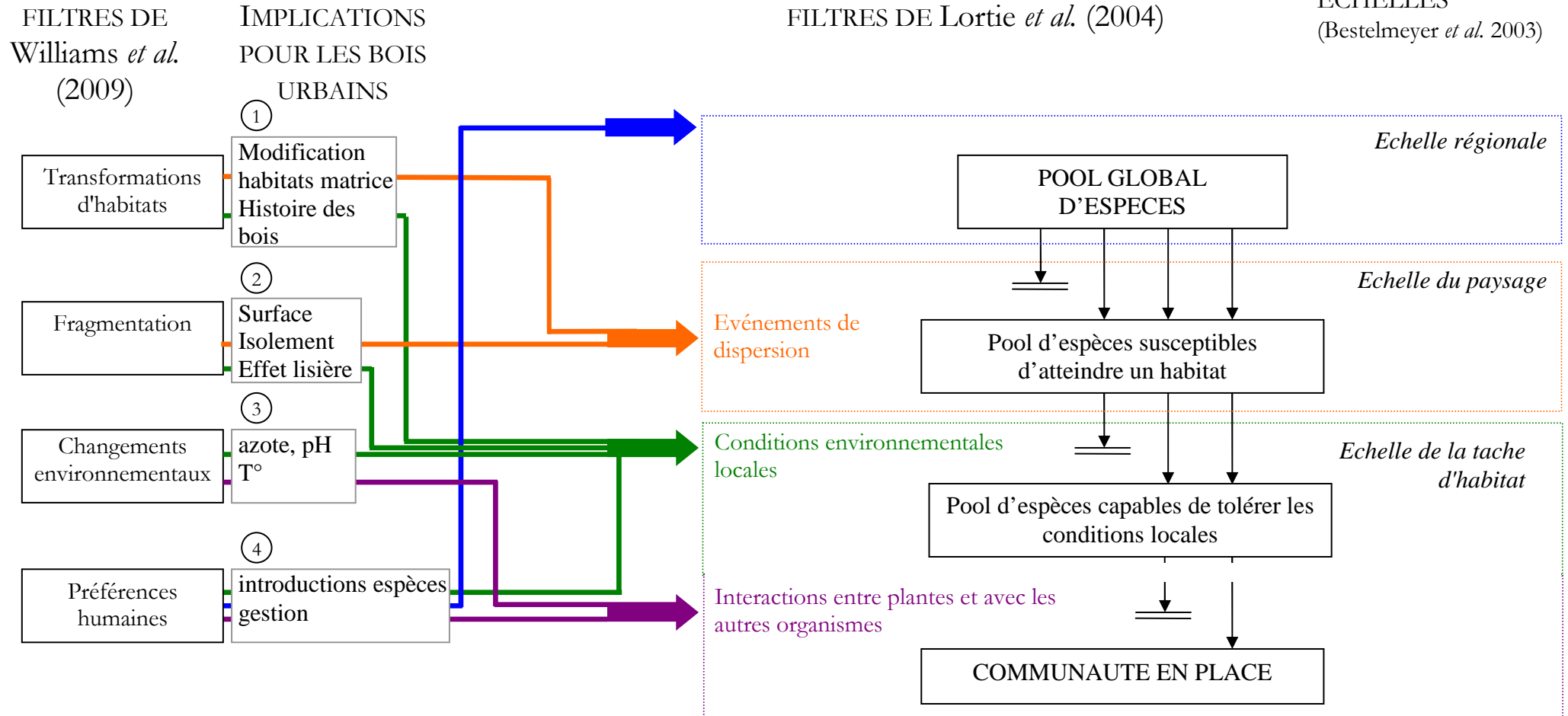


Figure 40 : Lien entre les filtres du modèle de Williams *et al.* (2009) qui présente les causes de modifications de la flore par le milieu urbain et un modèle hiérarchique de composition des communautés végétales (Lortie *et al.* 2004) où les filtres sont les processus filtrant un pool régional d'espèces. Les implications pour les bois urbains (1, 2, 3 et 4) sont détaillées sur la page suivante. Ce schéma ne vise pas à présenter l'exhaustivité des interactions possibles entre les filtres mais présente les plus évidentes. Toute modification dans un filtre supérieur peut avoir un effet sur les filtres des niveaux inférieurs du fait de la hiérarchie des processus.

① La transformation des habitats, en détruisant certaines taches boisées et en laissant d'autres se recréer, influence l'histoire des bois. Cette transformation des habitats influence la dynamique des taches boisées, ce qui modifie les échanges de propagules entre les bois (modification de la distribution donc de la distance entre les taches boisées, destruction de certaines taches anciennes sources de propagules etc.). De plus, l'établissement d'espaces boisés sur des parcelles non boisées crée des conditions environnementales propres à ces bois (niveaux de phosphore, pH du sol élevés). En outre, la modification des habitats de la matrice adjacente peut, d'une part, affecter la perméabilité de cette matrice aux échanges biologiques entre les bois, et, d'autre part, modifier la pluie de graines qui parvient dans les bois. De plus, les habitats de la matrice sont également un indicateur du type d'activité humaine qui peut influencer la végétation des bois. L'histoire des bois ne ressort pas comme un facteur très important pour expliquer la richesse ou la composition floristique des petits bois étudiés. La nature de la matrice adjacente ne semble pas modifier les graines parvenant dans le bois (évaluation indirecte par la banque de graines de la litière). Par contre, les types d'occupation du sol liés au gradient d'urbanisation (surfaces imperméabilisées et arbres d'alignement ou isolés opposés aux cultures et aux haies) semblent être un facteur important influençant la composition des communautés végétales mais cette relation reste vraisemblablement largement indirecte.

② La dynamique de l'urbanisation peut tendre à réduire la surface des espaces boisés et leur nombre ce qui conduit à un isolement des taches restantes. Des investigations complémentaires devraient être menées pour tester ce point mais les résultats préliminaires du chapitre II ne semblent pas confirmer cette hypothèse. L'effet lisière affecte fortement la richesse de la flore mais peu de différences de richesse totale apparaissent entre les bois urbains et ruraux. Par contre, concernant la composition floristique, il y a moins de différences entre la lisière et l'intérieur dans les bois urbains que dans les bois ruraux ce qui pourrait indiquer une influence de l'effet lisière à des distances plus importantes dans les bois urbains.

③ Les changements environnementaux pourraient affecter le pH du sol voire sa fertilité. Cette cause de modifications semble avoir un effet très important sur la flore des espaces boisés. Ces changements peuvent modifier les relations de compétition entre les espèces.

④ Les préférences humaines modifient la composition du pool régional d'espèces (aspect qui n'est pas envisagé dans le modèle de Lortie) notamment par l'introduction d'espèces ornementales. La gestion peut affecter les conditions environnementales du bois par la gestion

du peuplement arboré (composition de la strate arborée, luminosité) et les relations entre les espèces (fauchage de ronces par exemple).

2. Portée des résultats de ce travail

2.1. Importance du choix des sites d'étude

L'étude a été menée dans les trois principales villes du Massif armoricain. Ce choix avait été fait pour étudier des bois aussi comparables que possible en limitant les variations liées au contexte pédo-climatique. Cela peut avoir plusieurs conséquences sur les résultats obtenus.

La première est d'avoir travaillé dans un contexte de sols acides. Un de nos résultats les plus marqués est que les variations de composition de la flore des bois le long du gradient d'urbanisation sont liées à des variations du pH du sol. Il est donc probable que si l'étude avait été menée dans un contexte de sols calcaires, les résultats auraient été autres. Il est possible que l'effet du gradient aurait été moins marqué (Plue *et al.* 2008; Watkinson *et al.* 2001). La seconde est que la zone d'étude se situe dans des régions de bocage où les surfaces boisées sont faibles par rapport au taux de boisement national (Inventaire Forestier National 1999; Inventaire Forestier National 2001; Inventaire Forestier National 2005). Cela a un impact sur la présence des bois dans les paysages aussi bien urbains que ruraux mais aussi sur l'origine des bois étudiés. La plupart des bois dans ces paysages sont de petite taille et ne sont pas gérés pas les méthodes de foresterie classique. Les modes de gestion qui en découlent semblent avoir un rôle important sur la diversité de la flore de ces espaces (Decocq *et al.* 2004; Deconchat 2008; Linglart 1999). Là encore, il est possible que les effets de l'urbanisation sur la végétation de futaie par exemple auraient été différents. Ceci est d'autant plus vrai que nous avons réduit notre étude aux plus petits espaces boisés.

Néanmoins, le fait d'avoir travaillé sur trois villes du Massif armoricain plutôt qu'une seule a permis d'intégrer une plus grande diversité de situations dans l'échantillonnage donc de donner une plus grande portée aux résultats. Des différences en termes d'occupation du sol autour des bois sont présentes en particulier en zone rurale : à Nantes, il y a une forte proportion de prairies et moins de cultures qu'à Angers, Rennes présentant une situation intermédiaire. Dans les agglomérations de Nantes et de Rennes, seul un tiers des bois ruraux sont anciens alors qu'à Angers les bois ruraux sont tous anciens. Enfin, la forme des villes est différente : la ville de Rennes présente une ceinture verte ; les villes d'Angers et de Nantes sont beaucoup plus étalées et la ville de Nantes est de beaucoup plus grande taille. Il serait intéressant de mener une étude comparative de la trajectoire des espaces arborés (ou boisés seulement) face à l'étalement urbain (chapitre II) entre ces trois villes.

Concernant la végétation, certaines espèces sont plus fréquentes voire n'ont été trouvées que dans une seule des trois villes. Les différences entre les villes d'Angers et de Rennes sont présentées dans le tableau II de l'article 3. Certaines différences de distribution peuvent être liées à la chorologie des espèces (*Asphodelus albus* à Nantes notamment) mais pour beaucoup, les causes de telles distributions sont délicates à interpréter.

2.2. Une approche corrélative pour de futures approches semi-expérimentales

L'approche utilisée dans cette thèse a été principalement descriptive : nous avons tenté d'inférer des processus à partir de patrons de végétation observés. L'avantage de ce type d'approche est de ne pas réduire la complexité des phénomènes et d'être ainsi proche de la réalité ; de plus, elle peut être mise en œuvre dans un contexte où les variables étudiées ne peuvent être manipulées. Néanmoins, il faut être attentif à l'interprétation des résultats : une corrélation ne doit pas être considérée d'office comme un lien de causalité (Anonymous 2002; Jongman *et al.* 1995). Un des risques principaux est lié à la co-variation entre différentes variables qui, si elle n'est pas détectée, peut mener à de mauvaises interprétations. La comparaison des patrons entre plusieurs situations géographiques peut permettre de s'affranchir dans une certaine mesure d'un certain nombre de co-variations entre les facteurs (Fukami & Wardle 2005) d'où l'intérêt d'avoir travaillé sur trois villes. Les approches corrélatives permettent de faire émerger un certain nombre d'hypothèses qui peuvent ensuite être approfondies voire testées de façon expérimentale ou semi-expérimentale. Deux aspects nous apparaissent particulièrement intéressants à approfondir de façon semi-expérimentale.

Dans un premier temps, il serait judicieux de développer des connaissances sur les conditions du milieu forestier qui empêchent le développement d'espèces non forestières. Trois éléments nous semblent pouvoir agir : la faible luminosité, la présence de litière au sol et l'acidité du sol (Deconchat & Balent 2001; Eriksson 1995). Ces trois facteurs peuvent être contrôlés assez simplement en jouant sur la strate arbustive (voire arborée si des occasions se présentaient) dont le recouvrement est négativement corrélé à la présence d'espèces non forestières, en décapant la litière au sol et en amendant le sol. Ce travail est intéressant aussi d'un point de vue appliqué car il peut concerner directement la gestion de ces espaces (possibilité d'implantation d'une strate arbustive ou d'entretien du sous-bois).

Le second point qui nous apparaît intéressant de développer est d'explorer le rôle respectif des filtres de dispersion et de qualité locale de l'habitat. Plusieurs pistes pourraient être abordées, avec tout d'abord un suivi de performances (Ehrlen *et al.* 2006; Endels *et al.* 2004; Staaf 1992; Wehling & Diekmann online first) de quelques espèces dans des bois où

elles ont des abondances contrastées. Cela pourrait être mené à la fois sur des espèces à préférence urbaine et sur des espèces à préférence rurale. Une des difficultés au niveau du suivi de performance de reproduction est que beaucoup de ces espèces forestières se reproduisent naturellement de façon assez irrégulière et peu abondante. Un premier suivi de performances d'espèces présentant une distribution contrastée d'espèces le long du gradient d'urbanisation a déjà été mené dans le cadre des travaux de notre équipe de recherche. Il s'agissait de déterminer si trois espèces de polypodes (*Polypodium vulgare*, *P. interjectum* et *P. cambricum*) présentant une distribution contrastée le long d'un gradient d'urbanisation (Daniel & Lecamp 2004) présentaient des performances différentes le long du gradient d'urbanisation et en lien avec leur distribution le long de ce gradient. Le gradient d'urbanisation affecte la phénologie et la reproduction de certaines de ces espèces (non publié). Une autre possibilité est de procéder à des semis de graines (*seed sowing experiment*) et à des transplantations (Baeten *et al.* 2009; Eriksson 1995; Graae *et al.* 2004; Turnbull *et al.* 2000) pour tester si la distribution contrastée des espèces le long du gradient est due à une limitation par la dispersion et/ou des difficultés d'adaptations à l'environnement local.

3. Le gradient d'urbanisation appréhendé comme une substitution à des dynamiques temporelles ("*space-for-time substitution*")

Tout comme pour l'étude des successions végétales, les analyses de gradient en écologie urbaine sont souvent une manière plus ou moins explicite d'aborder les effets des dynamiques temporelles de l'urbanisation (Blair 1996; Collins *et al.* 2000; Croci 2007; Kühn & Klotz 2006; Pouyat *et al.* 2008). Carreiro et Tripler (2005) ont même proposé d'aller plus loin en suggérant que l'étude de forêts le long d'un gradient d'urbanisation pourrait permettre d'évaluer les effets des changements globaux (changement climatique, dépôts d'azote, taux élevé d'ozone et de CO₂) sur l'écosystème urbain du fait de l'effet îlot de chaleur urbain et des niveaux élevés de pollution du milieu urbain. A l'échelle de ce travail de thèse, en l'absence de relevés anciens, seule une étude synchronique était envisageable pour évaluer les effets de l'urbanisation sur la végétation des espaces boisés. Cette étude a permis de mettre en évidence des différences importantes entre la végétation des bois le long du gradient d'urbanisation et d'identifier certains facteurs qui pourraient sous-tendre ces différences. Nous souhaitons revenir sur les limites de cette étude synchronique.

3.1. Un recul temporel encore modeste

Une première limite est le recul limité de l'étude : la volonté de ne considérer que des espaces boisés dominés par de la végétation spontanée et peu gérée conduit à exclure la plupart des espaces arborés de centre ville (jardins des plantes, parcs) qui sont souvent entretenus assez intensivement. Ainsi, la plupart des bois étudiés ne se trouvent dans des zones urbanisées que depuis quarante à cinquante ans pour les plus anciens et une dizaine d'année pour certains. Le recul temporel est donc limité. Néanmoins, des différences entre la composition floristique des bois urbains et des bois ruraux sont déjà observables. et il est probable que les bois étudiés vont encore évoluer en réponse à l'urbanisation, d'autant que la végétation forestière est reconnue être composée d'un certain nombre espèces longévives et à reproduction clonale pouvant former des populations relictuelles (Eriksson 1996; Honnay *et al.* 2005; Vellend *et al.* 2006).

3.2. Les bois ruraux : une référence ?

L'interprétation des résultats de notre étude est basée sur une comparaison entre la végétation des espaces en contexte urbain avec ceux en contexte rural. Or ces bois ruraux ne sont bien sûr pas des espaces de forêt primitive : ils sont depuis longtemps gérés et utilisés par l'homme. Ainsi, un certain nombre d'espèces a pu être favorisé ou au contraire éliminé de ces espaces (Linglart 1999). De plus, la gestion de ces petits bois a pu progressivement modifier le milieu et donc la flore (Decocq *et al.* 2004; Van Calster *et al.* 2007; Van Calster *et al.* 2008). Ces espaces boisés ont aussi été fragmentés depuis longtemps et se trouvent dans un contexte agricole. Leur fragmentation pourrait peut-être expliquer que les espèces forestières qui s'y trouvent aient une préférence pour les lisières : très peu d'espèces ont en effet une préférence pour l'intérieur dans notre étude (Daniel *et al.* 2008). Ces considérations illustrent le risque et les limites de chercher à considérer ces bois ruraux comme "système de référence". Les changements liés à l'urbanisation ont-ils vraiment un effet négatif sur la biodiversité ? En effet, les espèces acidiphiles ne disparaissent le plus souvent pas des bois urbains (au moins ceux qui sont des bois anciens) mais c'est leur abondance ou leur fréquence qui diminue. De même, les espèces forestières plus basiphiles et nitrophiles, qui se développent dans les bois urbains, étaient présentes également dans les bois ruraux mais avec une distribution restreinte et une fréquence moindre (limitée aux lisières notamment). Dans un contexte un peu différent, Valtinat *et al.* (2008) suggèrent ainsi que les forêts récentes établies sur d'anciennes parcelles agricoles peuvent finalement offrir un habitat pour les espèces

forestières les moins tolérantes à l'acidité du sol qui voient leur habitat se réduire avec l'acidification générale des milieux liée aux activités anthropiques. Il faut donc suivre l'évolution de ces communautés pour voir si la coexistence de ces espèces perdure ou si les espèces les plus acidiphiles vont disparaître au cours du temps. Nous reviendrons dans la partie 4.3 sur la nécessité de penser la gestion de ces petits bois dans le contexte des usages humains.

En raison de la longue évolution des petits bois en interaction avec les activités humaines, il est difficile de définir ce qu'est un bois relictuel urbain (*urban remnant woodland*) (Kowarik 2005). Doit-on considérer qu'un bois relictuel se caractérise par une continuité forestière (concept de bois ancien (Peterken 1993)) ? Dans ce cas, se pose de la référence historique pour évaluer cette continuité forestière. Un bois relictuel urbain est-il un bois qui préexistait à l'urbanisation, indépendamment de son âge ? Dans ce cas, comment considérer les bois dont seul le peuplement arboré a été conservé et dont le sous-bois a été replanté ? Ces difficultés à définir ce qu'est un bois relictuel, qui sont généralement partagées par beaucoup d'espaces semi-naturels dans les paysages depuis longtemps influencés par les activités humaines, soulignent les limites d'une véritable approche de substitution des dynamiques temporelles par les dynamiques spatiales.

3.3. Un lien entre la densité de bâti et l'âge de l'urbanisation

L'évolution de la densité des surfaces bâties qui a été utilisée comme mesure du gradient d'urbanisation correspond en fait à deux aspects. Les zones de bâti les plus denses sont souvent les zones les plus proches du centre ville, donc dans des zones urbanisées plus antérieurement. L'utilisation de cette mesure ne permet donc pas de savoir si l'on mesure les effets de l'intensité de l'urbanisation ou les effets du temps d'exposition à l'urbanisation. Un certain nombre de projets d'aménagements aujourd'hui visent à densifier la ville ce qui pourrait offrir des perspectives pour tester l'importance respective de l'âge de l'urbanisation et de sa densité.

4. Perspectives

4.1. Une meilleure caractérisation du gradient d'urbanisation

Les indicateurs d'urbanisation basés sur l'occupation du sol adjacente aux bois utilisés dans ce travail restent très simples par rapport à la complexité des processus d'urbanisation. Il serait intéressant de prendre en compte le type de quartiers (résidentiel, collectif, industriel...) (Godefroid & Koedam 2007) ainsi que la dynamique de l'urbanisation. La prise en compte de

ces aspects dans l'échantillonnage est assez difficile à mettre en place : en effet, les petits bois de végétation indigène tels que ceux que nous avons étudiés sont en majorité situés dans des zones d'habitat pavillonnaire. Une approche actuellement en cours dans le cadre du programme de recherche PIRVE⁹ est d'établir une typologie de l'ensemble des types d'espaces boisés qui peuvent être rencontrés le long d'un gradient d'urbanisation (parc, petit bois rural intégré à la ville, bois développé sur une friche...), de caractériser la biodiversité de ces différents types d'espaces et ensuite, d'étudier la distribution de ces types d'espaces arborés dans la ville. D'un point de vue écologique, cette étude ne permettrait pas d'étudier précisément l'effet d'un type particulier d'urbanisation ou de l'âge de l'urbanisation sur la végétation puisque ces facteurs co-varient avec le niveau de gestion des espaces ou leur fréquentation par exemple. Néanmoins, cela permettrait de fournir une étude plus appliquée pour des personnes travaillant en aménagement du territoire par l'utilisation de références communes (Pickett & Cadenasso 2008). De plus, cela permettrait d'avoir un recul temporel plus important en intégrant des espaces arborés plus proches du centre ville.

4.2. La nécessité d'un suivi diachronique

La comparaison de la réponse des espèces au gradient d'urbanisation dans les trois villes a été une première façon d'essayer de dégager des tendances générales et de s'extraire de l'influence de facteurs locaux (Fukami & Wardle 2005). Cependant, un réel suivi de la dynamique de la végétation face à l'évolution de l'urbanisation permettrait de mieux s'extraire de facteurs co-variant le long du gradient d'urbanisation. Les bois de cette étude font partie pour la plupart du programme de recherche "ECORURB" qui vise à suivre l'évolution de la flore de ces espaces boisés pendant dix ans. Certains bois ont ainsi été spécialement échantillonnés parce que des projets d'urbanisation existaient dans la zone où ils se trouvaient. Le programme a commencé en 2003 et dès à présent un certain nombre des bois initialement ruraux se retrouvent déjà dans des zones en cours d'urbanisation et vont permettre le suivi diachronique de leur végétation. En plus d'un suivi de la végétation, un suivi de l'évolution du pH du sol en intégrant la distance à la lisière pourrait permettre de confirmer ou non l'influence de dépôt de particules de ciments pendant les phases de construction. Cependant, pour certains bois, l'urbanisation environnante s'est accompagnée de modifications du bois lui-même (diminution de sa taille, engazonnement etc.). Dans le cas de l'engazonnement, le suivi devient problématique car la présence de végétation non plantée et non semée était un critère fort d'échantillonnage.

⁹ Programme Interdisciplinaire de Recherche Ville et environnement : <http://www.pirve.fr/>

4.3. Coupler l'étude écologique avec une étude sociologique

L'état actuel de la biodiversité dans les petits bois ruraux est probablement lié en partie à l'exploitation traditionnelle dont ils ont fait l'objet (Deconchat 2008; Linglart 1999). Chercher à conserver ces espaces boisés à l'identique en milieu urbain alors que leur gestion antérieure ne peut être maintenue qu'artificiellement est assez illusoire. De plus, même en milieu rural, ces modes de gestion traditionnels sont remis en cause (Deconchat 2008; Linglart 1999). Il paraît nécessaire d'envisager la gestion de ces bois par rapport aux nouveaux usages qu'ils pourraient offrir en milieu urbain. Leur articulation avec les usages humains actuels assurerait probablement leur pérennité et constitue un enjeu important autour de la question des relations ville/biodiversité (Schmitt & Suffling 2006).

Actuellement beaucoup de ces espaces sont peu fréquentés. Ces bois peuvent même être dans certains cas répulsifs (dégradations, déchets, délinquance, bruits, incivilités...). Pourtant, la forêt est un lieu de loisir apprécié et recherché par les citadins (Boutefeu 2007; Payet 2004; Roovers *et al.* 2002). Certains de ces espaces boisés peu gérés, au moins les plus grands présentent d'ailleurs un intérêt récréatif même s'ils sont peu mis en valeur. Payet (2004) a en effet mis en évidence que des espaces verts peu gérés tels que le parc Saint-Nicolas à Angers étaient des espaces très fréquentés et que les visiteurs consentaient à d'important déplacements pour y venir en comparaison avec des parcs gérés de façon plus horticole qui sont souvent de petite taille.

Ces bois ne constituent pas jusqu'à présent une préoccupation prioritaire pour les gestionnaires (service des espaces verts en particulier) car le niveau d'intervention y est très faible voient aujourd'hui leur statut changer. La planification urbaine intègre de plus en plus d'objectifs environnementaux : l'une des manifestations de cette prise en compte est l'intégration plus forte des caractéristiques paysagères préexistantes à l'urbanisation (Wackermann 2005). Les arbres, dont les espaces boisés, font souvent partie des éléments qui sont conservés. De plus, ces espaces récréatifs pourrait aussi permettre de répondre à la demande des citadins en espaces verts tout en limitant les coûts d'entretien (Florgård 2004). Ce travail constitue une première approche pour discuter avec les aménageurs et les gestionnaires des questions de biodiversité dans ces espaces peu gérés. Une démarche est

actuellement engagée avec Plante et Cité¹⁰ pour renforcer le dialogue avec les aménageurs et les gestionnaires et faire émerger des questions plus précises concernant ces espaces qui commencent à être un nouveau type d'espaces verts dans les villes d'aujourd'hui.

5. Conclusion

Cette étude a permis de mettre en évidence des changements importants dans la composition et la structuration des communautés végétales des espaces boisés le long d'un gradient d'urbanisation et d'identifier certains facteurs qui les sous-tendent. En contexte agricole comme en contexte urbain, la flore de ces petits espaces boisés est composée d'espèces communes et dominée par des espèces à caractère forestier. En contexte urbain, un plus grand nombre d'espèces exotiques se développe ; cela est vraisemblablement à mettre en relation avec la fréquence de ces espèces dans les habitats urbains adjacents en lien avec les pratiques horticoles. La flore des bois urbains reste néanmoins largement dominée par les espèces indigènes. La distribution de certaines de ces espèces semble affectée par l'urbanisation. Les espèces ayant des préférences pour des sols plus fertiles et moins acides sont plus fréquentes dans les bois urbains que ruraux. D'autres traits biologiques (phénologie, morphologie, cycle de vie, longévité de la banque de graines et pollinisation) apparaissent aussi en lien avec la distribution des espèces le long du gradient d'urbanisation. Les caractéristiques locales de l'environnement évoluent le long du gradient d'urbanisation et ont une forte influence sur les communautés végétales. Les caractéristiques du sol et du peuplement arboré semblent être modifiées par l'urbanisation et pourraient être en lien avec respectivement la pollution (dépôts d'azote, de cations basiques...) et la gestion du peuplement. Un certain nombre de modifications observées le long du gradient d'urbanisation se retrouve aussi dans d'autres contextes (continuité forestière, isolement, bocage). A l'échelle de l'espace boisé, les lisières sont les habitats les plus riches à la fois en espèces non forestières et forestières et cela aussi bien en contexte urbain que rural. Néanmoins, les lisières urbaines tendent à présenter moins d'espèces forestières spécialistes que les bois urbains.

¹⁰ Plateforme nationale d'expérimentations et de conseils techniques à destination des services espaces verts des collectivités territoriales et des entreprises du paysage, labellisé 'projet' du pôle de compétitivité Végépolys <http://www.plante-et-cite.fr/presentation-684.html>

Ces résultats permettent de faire émerger de futures pistes de travail à la fois pour une meilleure compréhension de leur écologie mais peuvent aussi de contribuer à une meilleure prise en compte des espaces de végétation indigènes dans l'aménagement et la gestion des espaces à caractère naturel en milieu urbain. D'un point de vue écologique, il serait intéressant de développer des approches complémentaires afin de mieux évaluer le rôle de certains facteurs entraînant des modifications le long du gradient d'urbanisation. Des approches seraient en particulier à développer pour mieux évaluer le rôle du filtre de dispersion ; ce travail propose une liste d'espèces qui pourrait faire l'objet d'une approche plus fine au niveau populationnel (*seed sowing experiment* ou génétique des populations) pour mieux évaluer cet aspect. Pour une meilleure prise en compte des enjeux de biodiversité lors des projets d'aménagement dans les agglomérations urbaines, il serait nécessaire de préciser la caractérisation du gradient d'urbanisation en intégrant d'autres paramètres (démographiques, juridiques, socio-économiques...). Les connaissances apportées par ce travail sur le fonctionnement écologique de ces espaces contribueront à approfondir les questionnements à l'interface entre écologie et gestion.

Bibliographie

- Aber J.D., 1993. Modification of nitrogen cycling at the regional scale: the subtle effects of atmospheric deposition, ed. H.a.c.o. ecosystems, pp. 163-174. Springer-verlag, New York.
- Aggeri G., 2004. La nature sauvage et champêtre dans les villes : origine et construction de la gestion différenciée des espaces verts publics et urbains. Le cas de la ville de Montpellier. Thèse de doctorat, Ecole Nationale du génie rural, des eaux et des forêts, Centre de Paris, Paris, 323 pp.
- Aguejdad R., Hubert-Moy L. & Clergeau P., 2006. Object-oriented image analysis for mapping urban expansion in western France. *International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS)* 2317-2320.
- Alberti M., Marzluff J.M., Shulenberg E., Bradley G., Clare R. & Zumbrunnen C., 2003. Integrating Humans into Ecology: Opportunities and Challenges for Studying Urban Ecosystems. *Bioscience* 53, 1169-1179.
- Andrieu E., Dornier A., Rouifed A., Schatz B. & Cheptou P.-O., 2009. The town Crepis and the country Crepis: how does fragmentation affect a plant-pollinator interaction. *Acta Oecologica* 35, 1-7.
- Angel S., Sheppard S.C., Civco D.L., with Buckley R., Chabaeva A., Gitlin L., Kraley A., Parent J. & Perlin M., 2005. The dynamics of global urban expansion, The World Bank, transport and urban development department, Washington, D.C.200p.
- Angold P.G., Sadler J.P., Hill M.O., Pullin A., Rushton S., Austin K., Small E., Wood B., Wadsworth R., Sanderson R. & Thompson K., 2006. Biodiversity in urban habitat patches. *Science of The Total Environment* 360, 196-204.
- Anonymous, 2002. Du bon usage des mathématiques, entretien avec Giorgio Israel. Consulté le 27 Mars 2008. <http://ec.europa.eu/research/news-centre/fr/pur/02-03-pur01.html>.
- Archaux F. & Bergès L., 2008. Optimising vegetation monitoring. A case study in a French lowland forest. *Environmental Monitoring and Assessment* 141, 19-25.
- Archaux F., Bergès L. & Chevalier R., 2007. Are Plant Censuses Carried Out on Small Quadrats More Reliable than on Larger Ones? *Plant Ecology* 188, 179-190.
- Archaux F., Camaret S., Dupouey J.-L., Ulrich E., Corcket E., Bourjot L., Brêthes A., Chevalier R., Dobremez J.-F., Dumas Y., Dumé G., Forêt M., Forgeard F., Gallet M.L., Picard J.-F., Richard F., Savoie J.-M., Seytre L., Timbal J. & Touffet J., Can we reliably estimate species richness with large plots? an assessment through calibration training. *Plant Ecology* online first.
- Archives départementales de Loire-Atlantique, 2005a. Comment faire l'histoire d'un bien foncier - L'utilisation de la documentation cadastrale (1) : les plans. *Liens d'archives, le journal des Archives départementales de Loire-Atlantique* 1, 6-7.
- Archives départementales de Loire-Atlantique, 2005b. Comment faire l'histoire d'un bien foncier - L'utilisation de la documentation cadastrale jusqu'à la rénovation (2) : les matrices. *Liens d'archives, le journal des Archives départementales de Loire-Atlantique* 2, 6-7.
- Arnould P. & Simon L., 2007. *Géographie de l'environnement*. Belin, Péronnas, France, pp. 303.
- Aude E. & Lawesson J.E., 1998. Vegetation in Danish beech forests: the importance of soil, microclimate and management factors, evaluated by variation partitioning. *Plant Ecology* 134.

- Bacchialoni M., 2001. Quelle agriculture pour les espaces périurbains ? *Labyrinthe* 9, Consulté le 13 avril 2009, <http://labyrinthe.revues.org/index2933.html>.
- Baeten L., Hermy M. & Verheyen K., 2009. Environmental limitation contributes to the differential colonization capacity of two forest herbs. *Journal of Vegetation Science* 20, 209-223.
- Barbault R., Cornet A., Jouzel J., Mégie G., Sachs I. & Weber J. (Eds.), 2002. Johannesburg, Sommet mondial du développement durable, 2002. Quels enjeux ? Quelle contribution des scientifiques ? Ministère des Affaires étrangères - adpf, Paris, 206 pp.
- Barbier S., 2007. Influence de la diversité, de la composition et de l'abondance des essences forestières sur la diversité floristique des forêts tempérées. Thèse de doctorat, Université d'Orléans, 275 pp.
- Baudry J. & Jouin A. (Eds.), 2003. De la haie aux bocages - organisation, dynamique et gestion. Espaces ruraux, 435 pp.
- Baxter J.W., Pickett S.T.A., Carreiro M.M. & Dighton J., 1999. Ectomycorrhizal diversity and community structure in oak forest stands exposed to contrasting anthropogenic impacts. *Canadian Journal of Botany* 77, 771-782.
- Baxter J.W., Pickett S.T.A., Dighton J. & Carreiro M.M., 2002. Nitrogen and phosphorus availability in oak forest stands exposed to contrasting anthropogenic impacts. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 623-633.
- Bekker R.M., Bakker J.P., Grandin U., Kalamees R., Milberg P., Poschlod P., Thompson K. & Willems J.H., 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology* 12, 834-842.
- Belyea L.R., 2004. Beyond ecological filters: feedback networks in the assembly and restoration of community structure. In *Assembly rules and restoration ecology*, ed. S. Halle, pp. 115-131. Island Press.
- Bestelmeyer B.T., Miller J.R. & Wiens J.A., 2003. Applying species diversity theory to land management. *Ecological Applications* 13, 1750-1761.
- Bibby C., Burgess R.L., Hill D. & Mustoe S., 2000. *Bird Census Techniques*, 2nde édition edn. Academic Press, London, pp. 302.
- Blair R., 2001. Birds and butterflies along urban gradients in two ecoregions of the U.S. In *Biotic Homogenization*, eds. L. J.L. & M. M.L., pp. 33-56. Kluwer, Norwell.
- Blair R.B., 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications* 6, 506-519.
- Blair R.B., 1999. Birds and Butterflies along an Urban Gradient: Surrogate Taxa for Assessing Biodiversity? *Ecological Applications* 9, 164-170.
- Boutefeu B., 2007. La forêt comme un théâtre ou les conditions d'une mise en scène réussie, Ecole Normale supérieure Lettres et Sciences Humaines, Lyon, 519 pp.
- Braun-Blanquet J., 1965. *Plant sociology, the study of plant communities*. Hafner Publishing Company, New York.
- Brocard D., Legendre P. & Drapeau P., 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73, 1045-1055.
- Brunet J., Diekmann M. & Falkengren-Grerup U., 1998. Effects of nitrogen deposition on field layer vegetation in south Swedish oak forests. *Environmental Pollution* 102, 35-40.
- Brunet J. & Von Oheimb G., 1998. Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology* 86, 429-438.
- Burel & Baudry, 1999. *Ecologie du paysage, Concepts, méthodes et applications*. Ed. Tec and Doc, Paris (France).

- Cadenasso M.L. & Pickett S.T.A., 2001. Effect of Edge Structure on the Flux of Species into Forest Interiors. *Conservation Biology* 15, 91-97.
- Campagne P., Roche P. & Taton T., 2006. Factors explaining shrub species distribution in hedgerows of a mountain landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116, 244-250.
- Carreiro M.M. & Tripler C.E., 2005. Forest remnants along urban-rural gradients: examining their potential for global change research. *Ecosystems* 8, 568-582.
- Cattan N. & Berroir S., 2005. Les représentations de l'étalement urbain en Europe : essai d'interprétation. In *La ville insoutenable*, eds. A. Berque, P. Bonin & Ghora-Gobin, pp. 87-96. Belin, Mappemonde.
- Chabrierie O. & Alard D., 2005. Comparison of three seed trap types in a chalk grassland: toward a standardised protocol. *Plant Ecology* 176, 101-112.
- Chessel D., Dufour A.-B. & Thioulouse J., 2003. Méthodes K-tableaux. Consulté le 18 November 2008. <http://pbil.univ-lyon1.fr/R/stage/stage6.pdf>.
- Chytrý M. & Otýpková Z., 2003. Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. *Journal of Vegetation Science* 14, 563-570.
- Clavel J., 2007. Spécialistes et généralistes face aux changements globaux : Approches comportementales et évolutives. PhD thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 249 pp.
- Clergeau P., 2007. *Une écologie du paysage urbain*. Editions Apogée, Bonchamp-lès-Laval, pp. 136.
- Clergeau P., Croci S., Jokimaki J., Kaisanlahti-Jokimaki M.-L. & Dinetti M., 2006. Avifauna homogenisation by urbanisation: Analysis at different European latitudes. *Biological Conservation* 127, 336-344.
- Clergeau P., Hubert-Moy L., Daniel H. & Butet A., 2003. Le programme ECORURB : comprendre les effets de l'urbanisation sur la biodiversité locale et l'émergence de risques biologiques. In *Evaluation des risques environnementaux pour une gestion durable des espaces*, pp. 141-147. Vanpeene-Bruhier, Journées IALE France, CEMAGREF, Gap.
- Collectif, 2005. Biodiversité, science et gouvernance - actes de la conférence internationale, ed. R. Barbault, pp. 319. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 24-28 janvier 2005.
- Collins J.P., Kinzig A., Grimm N.B., Fagan W.F., Hope D., Wu J. & T. Borer E., 2000. A New Urban Ecology. Modeling human communities as integral parts of ecosystems poses special problems for the development and testing of ecological theory. *American Scientist* 416-425.
- Commissariat général au développement durable, 2009. Les engagements du Grenelle de l'environnement, Ministère de l'écologie, de l'énergie, du développement durable et de l'aménagement du territoire. 5p.
- Connell J.H., 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199.
- Corillon R., 1981. *Flore et végétation de la Vallée de la Loire (cours occidental : de l'Orléanais à l'estuaire). Tome 1 (texte)*. Jouve, Paris, France, pp. 737.
- Costanza R.d.A., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P. & van den Belt M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253-260.
- Coudun C. & Gégout J.-C., 2005. Ecological behaviour of herbaceous forest species along a pH gradient: a comparison between oceanic and semicontinental regions in northern France. *Global Ecology & Biogeography* 14, 263-270.
- Crawley M.J., 2007. *The R book*. John Wiley & Sons, Ltd, Chippenham (Great Britain), pp. 942.

- Croci S., 2007. Urbanisation et biodiversité : traits biologiques et facteurs environnementaux associés à l'organisation des communautés animales le long d'un gradient rural-urbain. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1, Rennes, 214 pp.
- Croci S., Butet A. & Clergeau P., 2008a. Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? *The Condor* 110, 223-240.
- Croci S., Butet A., Georges A., Aguejdad R. & Clergeau P., 2008b. Small urban woodlands as biodiversity conservation hot-spot: a multi-taxon approach. *Landscape Ecology* 23, 1171-1186.
- Daniel H. & Lecamp E., 2004. Distribution of three indigenous fern species along a rural-urban gradient in the city of Angers, France. *Urban Forestry & Urban Greening* 3, 19-27.
- Daniel H., Vallet J., Beaujouan V. & Rozé F., 2008. Effect of urban-rural gradient on the distribution of woodland flora. In International Conference: Urban Biodiversity & Design, implementing the Convention on Biological Diversity in towns and cities, Erfurt, 21-24 May 2008.
- de Blois S., Domon G. & Bouchard A., 2002. Landscape issues in plant ecology. *Ecography* 25, 244-256.
- De Keersmaeker L., Martens L., Verheyen K., Hermy M., De Schrijver A. & Lust N., 2004. Impact of soil fertility and insolation on diversity of herbaceous woodland species colonizing afforestations in Muizen forest (Belgium). *Forest Ecology and Management* 188, 291-304.
- Deckers B., Hermy M. & Muys B., 2004a. Factors affecting plant species composition of hedgerows: relative importance and hierarchy. *Acta Oecologica* 26, 23-37.
- Deckers B., Verheyen K., Hermy M. & Muys B., 2004b. Differential environmental response of plant functional types in hedgerow habitats. *Basic and Applied Ecology* 5, 551-566.
- Decocq G., Aubert M., Dupont F., Alard D., Saguez R., Wattez-Franger A., Foucault B.D., Delelis-Dusollier A. & Bardat J., 2004. Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understory response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology* 41, 1065-1079.
- Deconchat M., 2001. Gestion forestière et diversité végétale. *Dossier de l'environnement de l'INRA* 21, 145-150.
- Deconchat M., 2008. La biodiversité dans les petites forêts privées fragmentées. Habilitation à diriger des recherches, Institut national polytechnique de Toulouse, Toulouse, 135 pp.
- Deconchat M. & Balent G., 2001. Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine. *Annals of Forest Science* 58, 315-328.
- des Abbayes H., Claustres G., Corillion R. & Dupont P., 1971. *Flore et végétation du Massif Armoricaïn. tome 1 : Flore vasculaire*. P.U.B. St-Brieuc, pp. 1227.
- Deutschewitz K., Lausch A., Kuhn I. & Klotz S., 2003. Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. *Global Ecology and Biogeography* 12, 299-311.
- Devictor V., Julliard R., Couvet D., Lee A. & Jiguet F., 2007. Functional Homogenization Effect of Urbanization on Bird Communities. *Conservation Biology* 21, 741-751.
- Devlaeminck R., Bossuyt B. & Hermy M., 2005. Inflow of seeds through the forest edge: evidence from seed bank and vegetation patterns. *Plant Ecology* 176, 1-17.
- Diard L., 2005. *Atlas de la flore vasculaire d'Ille-et-Vilaine*. Siloë, pp. 670.
- Dieckmann M., 1999. Shifts in ecological behaviour of herbaceous forest species along a transect from Northern central to North Europe. *Folia geobotanica* 34, 127-141.

- Diekmann M., 1996. Ecological behaviour of deciduous hardwood trees in Boreo-nemoral Sweden in relation to light and soil conditions. *Forest Ecology and Management* 86, 1-14.
- Diekmann M. & Falkengren-Grerup U., 2002. Prediction of species response to atmospheric nitrogen deposition by means of ecological measures and life history traits. *Journal of Ecology* 90, 108-120.
- Dolédec S., Chessel D., Braak C.J.F.T. & Champely S., 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3, 143-166.
- Drouin J.-M., 1993. *L'écologie et son histoire. Réinventer la nature*, Champs. Flammarion, Paris, pp. 213.
- Duchaufour P., 1989a. Pédologie et groupes écologiques I. Rôle du type d'humus et du pH. *Bulletin d'Ecologie* 20, 1-6.
- Duchaufour P., 1989b. Pédologie et groupes écologiques II. Rôle des facteurs physiques : aération et nutrition en eau. *Bulletin d'Ecologie* 20, 99-107.
- Dufrêne M. & Legendre P., 1997. Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67, 345-366.
- Dupont P., 2001. *Atlas floristique de la Loire-atlantique et de la Vendée. 2 tomes*. Siloë, Laval (France), pp. 175 p.+559.
- Dupré C. & Ehrlen J., 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* 90, 796-805.
- Egerton F.N., 1993. The history and present entanglements of some general ecological perspectives, ed. H.a.c.o. ecosystems, pp. 9-23. Springer-verlag, New york.
- Ehrlen J. & Eriksson O., 2000. Dispersal Limitation and Patch Occupancy in Forest Herbs. *Ecology* 81, 1667-1674.
- Ehrlen J., Münzbergova Z., Diekmann M. & Eriksson O., 2006. Long-term assessment of seed limitation in plants: results from an 11-year experiment. *Journal of Ecology* 94, 1224-1232.
- Endels P., Adriaens D., Bekker R.M., Knevel I.C., Decocq G. & Hermy M., 2007. Groupings of life-history traits are associated with distribution of forest plant species in a fragmented landscape. *Journal of Vegetation Science* 18, 499-508.
- Endels P., Adriaens D., Verheyen K. & Hermy M., 2004. Population structure and adult plant performance of forest herbs in three contrasting habitats. *Ecography* 27, 225-241.
- Eriksson O., 1995. Seedlings recruitment in deciduous forest herbs: the effects of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora* 190, 65-70.
- Eriksson O., 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77, 248-258.
- Ernault A., Freiré-Diaz S., Langlois E. & Alard D., 2006. Are similar landscapes the result of similar histories? *Landscape Ecology* 21, 631-639.
- ESRI, 2005. ArcView GIS 9.1. Environmental Systems Research Institute Inc., New York.
- European Environment Agency, 2006. Urban sprawl in Europe: the ignored challenge, EEA Report, Copenhagen, pp. 56 p.
- Falkengren-Grerup U., Brink D.-J.t. & Brunet J., 2006. Land use effects on soil N, P, C and pH persist over 40-80 years of forest growth on agricultural soils. *Forest Ecology and Management* 225, 74-81.
- Fenger C., 1999. Urban air quality. *Atmospheric Environment* 33, 4877-4900.
- Fleury A., 1997. Espaces verts et agriculture périurbaine : des natures pour la ville. In La plante dans la ville, Angers (France), 5-7 novembre 1996, ed. L.-M. Rivière, pp. 45-57. Ed. INRA, Les colloques n°84, Paris, France.

- Florgård C., 2000. Long-term changes in indigenous vegetation preserved in urban areas. *Landscape and Urban Planning* 52, 101-116.
- Florgård C., 2004. Remaining original natural vegetation in towns and cities - introduction. *Urban Forestry & Urban Greening* 3, 1-2.
- Florgård C., 2007. Preserved and remnant natural vegetation in cities: A geographically divided field of research. *Landscape Research* 32, 79 - 94.
- Fournier P., 1947. *Les quatre Flores de France (Corse comprise) : Générale, Alpine, Méditerranéenne, Littorale*. Le Chevallier, Mouscron (Belgium), pp. 1093.
- Frileux P., 2008. La haie et le bocage pavillonnaires. Diversités d'un territoire périurbain, entre nature et artifice. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 536 pp.
- Fudali E., 1996. Distribution of bryophytes in various urban-use complexes of Szczecin (NW Poland). *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 41, 717-745.
- Fukami T. & Wardle D.A., 2005. Long-term ecological dynamics : reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272, 2105-2115.
- Fuller R.J., Chamberlain D.E., Burton N.H.K. & Gough S.J., 2001. Distributions of birds in lowland agricultural landscapes of England and Wales: How distinctive are bird communities of hedgerows and woodland? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 84, 79-92.
- Gaston K.J., 2008. Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 14-19.
- Gehlhausen S.M., Schwartz M.W. & Augspurger C.K., 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* 147, 21-35.
- Germaine S.S. & Wakeling B.F., 2001. Lizard species distributions and habitat occupation along an urban gradient in Tucson, Arizona, USA. *Biological Conservation* 97, 229-237.
- Gilliam F., 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *Bioscience* 57, 845-858.
- Godefroid S., 2001. Temporal analysis of the Brussels flora as indicator for changing environmental quality. *Landscape and Urban Planning* 52, 203-224.
- Godefroid S. & Koedam N., 2003a. Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city-forest ecotone. *Landscape and Urban Planning* 65, 169-185.
- Godefroid S. & Koedam N., 2003b. How important are large vs. small forest remnants for the conservation of the woodland flora in an urban context? *Global Ecology and Biogeography* 12, 287-298.
- Godefroid S. & Koedam N., 2007. Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecology* 22, 1227-1239.
- Godefroid S., Monbaliu D. & Koedam N., 2007. The role of soil and microclimatic variables in the distribution patterns of urban wasteland flora in Brussels, Belgium. *Landscape and Urban Planning* 80, 45-55.
- Gonzalez M., 2006. Diversité des plantes ligneuses de fragments forestiers dans les côteaux de Gascogne : importance des facteurs locaux et du contexte paysager, Toulouse III - Paul Sabatier, Toulouse, 281 pp.
- Gosselin M. & Laroussinie O., 2004. *Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*. In: E.d. Cemagref (Ed.), Gestion des territoires n°20. Co-édition GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony, pp. 320.
- Gower J.C., 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27, 857-874.

- Graae B.J., Hansen T. & Sunde P.B., 2004. The importance of recruitment limitation in forest plant species colonization: a seed sowing experiment. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 199, 263-270.
- Graae B.J. & Sunde P.B., 2000. The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography* 23, 720-731.
- Graae B.J., Sunde P.B. & Fritzbooger B., 2003. Vegetation and soil differences in ancient opposed to new forests. *Forest Ecology and Management* 177, 179-190.
- Grime J.P., Hodgson J.G. & Hunt R., 1988. *Comparative plant ecology : a functional approach to common British species*. Kluwer Academic Publishers.
- Grimm N.B., Faeth S.H., Golubiewski N.E., Redman C.L., Wu J., Bai X. & Briggs J.M., 2008. Global Change and the Ecology of Cities. *Science* 319, 756 - 760.
- Guirado M., Pino J. & Rodà F., 2006. Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge. *Global Ecology & Biogeography* 15, 50-62.
- Guntenspergen G. & Levenson J., 1997. Understorey plant species composition in remnant stands along an urban-to-rural land-use gradient. *Urban Ecosystems* 1, 155-169.
- Gurevitch J., Scheiner S.M. & Fox G.A., 2006. *The Ecology of Plants*, 2nde edn. Sinauer Associates, pp. 574 pages.
- Hahs A.K. & McDonnell M.J., 2006. Selecting independent measures to quantify Melbourne's urban-rural gradient. *Landscape and Urban Planning* 78, 435-448.
- Hamberg L., Lehvävirta S. & Kotze D.J., 2009. Forest edge structure as a shaping factor of understorey vegetation in urban forests in Finland. *Forest Ecology and Management* 257, 712-722.
- Hedblom M. & Söderström B., 2008. Woodlands across Swedish urban gradients: Status, structure and management implications. *Landscape and Urban Planning* 84, 62-73.
- Hermey M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C. & Lawesson J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91, 9-22.
- Hill M.O., Mountford J.O., Roy D.B. & Bunce R.G.H., 1999. Ellenberg's Indicator Values for British Plants. Technical Annex., Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon, UK
- Hill M.O., Roy D.B., Mountford J.O. & Bunce R.G.H., 2000. Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach. *Journal of Applied Ecology* 37, 3-15.
- Hill M.O., Roy D.B. & Thompson K., 2002. Hemeroby, urbanity and ruderality : bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology* 39, 708-720.
- Honnay O., Bossuyt B., Verheyen K., Butaye J., Jacquemyn H. & Hermey M., 2002a. Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 11, 213-242.
- Honnay O., Degroote B. & Hermey M., 1998. Ancient-forest plant species in Western Belgium. A species list and possible ecological mechanisms. *Belgian Journal of Botany* 130, 139 - 154.
- Honnay O., Hermey M. & Coppin P., 1999. Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation* 87, 73-84.
- Honnay O., Jacquemyn H., Bossuyt B. & Hermey M., 2005. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist* 166, 723-736.
- Honnay O., Verheyen K. & Hermey M., 2002b. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161, 109-122.

- Hopfensperger K.N., 2007. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos* 116, 1438-1448.
- Infante V. & Means J., 2007. Caractérisation des espaces boisés le long d'un gradient d'urbanisation - application à l'évaluation d'habitats forestiers potentiels., Rapport de stage de Master 1, Ecole Supérieure d'Agriculture, Angers, France. 48 pages + annexesp.
- Institut Français de l'environnement, 2006. *L'environnement en France*, Les synthèses. IFEN, Saint-Jean-de-Braye, pp. 498.
- Inventaire Forestier National, 1999. *Département de Maine-et-Loire - Résultats du 2ème inventaire forestier du département (1995)*. Ministère de l'agriculture et de la pêche, Pannes, France, pp. 122.
- Inventaire Forestier National, 2001. *Département de Maine-et-Loire - Résultats du troisième inventaire forestier (1997)*. Ministère de l'agriculture et de la pêche, Pannes, France, pp. 134.
- Inventaire Forestier National, 2005. *Département de Loire-Atlantique - Résultats du troisième inventaire forestier (2000)*. Ministère de l'agriculture et de la pêche, Pannes, France, pp. 136.
- Iovan C., Boldo D., Cord M. & Erikson M., 2007. Automatic Extraction and Classification of Vegetation Areas from High Resolution Images in Urban Areas. *In Lecture Notes in Computer Science*, ed. S. Berlin, pp. 858-867.
- ITT Visual Information Solutions, 2008. ENVI Feature extraction 4.4.
- Jacquemyn H., Butaye J., Dumortier M., Hermy M. & Lust N., 2001a. Effects of age and distance on the composition of mixed deciduous forest fragments in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science* 12, 635-642.
- Jacquemyn H., Butaye J. & Hermy M., 2001b. Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. *Journal of Biogeography* 28, 801-812.
- Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F. & Van Tongeren O.F.R., 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Julve P., 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France, version Mars 2009. Consulté le <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>.
- Kirby K.J., 2008. Where best to put new woodland for conservation. In Annual meeting of the British Ecological Society, ed. B.E. Society, pp. 32, Imperial College, London.
- Kleyer M., Bekker R.M., Knevel I.C., Bakker J.P., Thompson K., Sonnenschein M., Poschlod P., van Groenendael J.M., Klimeš L., Klimešová J., Klotz S., Rusch G.M., Hermy M., Adriaens D., Boedeltje G., Bossuyt B., Dannemann A., Endels P., Götzenberger L., Hodgson J.G., Jackel A.-K., Kühn I., Kunzmann D., Ozinga W.A., Römermann C., Stadler M., Schlegelmilch J., Steendam H.J., Tackenberg O., Wilmann B., Cornelissen J.H.C., Eriksson O., Garnier E. & Peco B., 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96, 1266-1274.
- Klotz S., Kuehn I. & Durka W., 2002. BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. LANDWIRTSCHAFTSVERLAG, www.biolflor.de, Bonn.
- Kolb A. & Diekmann M., 2004. Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *Journal of Vegetation Science* 15, 199-208.
- Kolb A. & Diekmann M., 2005. Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology* 19, 929-938.
- Kowarik I., 1990. Some responses of flora and vegetation to urbanization in Central Europe. *In Urban Ecology : Plants and plant communities in urban environments*, eds. H.

- Sukkop, S. Hejny & I. Kowarik, pp. 45-74. SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- Kowarik I., 2005. Wild urban woodlands: towards a conceptual framework. *In* Wild Urban Woodlands, eds. I. Kowarik & S. Körner. Springer-Verlag Berlin, Berlin.
- Kühn I., Brandl R. & Klotz S., 2004. The flora of German cities is naturally species rich. *Evolutionary Ecology Research* 6, 749-764.
- Kühn I. & Klotz S., 2006. Urbanization and homogenization - Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation* 127, 292-300.
- La Sorte F.A., McKinney M.L. & Pýsek P., 2007. Compositional similarity among urban floras within and across continents: biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange. *Global Change Biology* 13, 913-921.
- Lambdon P.W., Lloret F. & Hulme P.E., 2008. Do non-native species invasions lead to biotic homogenization at small scales? The similarity and functional diversity of habitats compared for alien and native components of Mediterranean floras. *Diversity & Distributions* 14, 774-785.
- Laurance W.F., 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55, 77-92.
- Le Coeur D., Baudry J. & Burel F., 1997. Field margins plant assemblages: variation partitioning between local and landscape factors. *Landscape and Urban Planning* 37, 57-71.
- Le Coeur D., Baudry J., Burel F. & Thenail C., 2002. Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89, 23-40.
- Lehvāvirta S., 1999. Structural elements as barriers against wear in urban woodlands. *Urban Ecosystems* 3, 45-56.
- Lehvāvirta S. & Rita H., 2002. Natural regeneration of trees in urban woodlands. *Journal of Vegetation Science* 13, 57-66.
- Leps J. & Smilauer P., 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 267.
- Levêque C. & Mounolou J.-C., 2001. *Biodiversité : dynamique biologique et conservation*. Dunod, Paris, pp. 248.
- Levêque C. & Mounolou J.-C., 2008. *Biodiversité : dynamique biologique et conservation*, 2 edn. Dunod, Paris, pp. 259.
- Li J. & Loneragan W.A., 2004. Issues affecting the measurement of disturbance response patterns in herbaceous vegetation - a test of the intermediate disturbance hypothesis. *Plant Ecology* 172, 11-26.
- Lin L. & Cao M., 2009. Edge effects on soil seed banks and understory vegetation in subtropical and tropical forests in Yunnan, SW China. *Forest Ecology and Management* 257, 1344-1352.
- Linglart, 1999. La biodiversité végétale des îlots boisés en terre de grande culture. Approche ethnoécologique. Exemple du Gâtinais occidental (Vol 1), Muséum National d'Histoire Naturel, Paris, 387 pp.
- Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F.I. & Callaway R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107, 433-438.
- Lovett G.M., Traynor M.M., Pouyat R.V., Carreiro M.M., Zhu W.-X. & Baxter J.W., 2000. Atmospheric Deposition to Oak Forests along an Urban-Rural Gradient. *Environmental Science and Technology* 34, 4294-4300.
- Marchetti M.P., Lockwood J.L. & Light T., 2006. Effects of urbanization on California's fish diversity: Differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation* 127, 310-318.

- Marco A., 2008. Patrons d'espèces végétales introduites et déterminisme de leur variabilité dans les territoires urbanisés : étude de la flore cultivée des jardins et échappée dans les friches post-culturelles de l'arrière-pays méditerranéen français. Thèse de doctorat, Université de Provence Aix-Marseille I, 302 pp.
- Marzluff J.M., 2005. Island biogeography for an urbanizing world: how extinction and colonization may determine biological diversity in human dominated landscapes. *Urban Ecosystems* 8.
- Mathieu R., Aryal J. & Chong A.K., 2007. Object-based classification of ikonos imagery for mapping large-scale vegetation communities in urban areas. *Sensors* 7, 2860-2880.
- Matlack G.R., 1993. Sociological edge effects: spatial distribution of human impact in suburban forest fragments. *Environmental Management* 17, 829-835.
- Matlack G.R., 1994. Vegetation dynamics of the forest edge - trends in space and successional time. *Journal of Ecology* 82, 113-123.
- McArthur R.H. & Wilson E.O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton landmarks in biology, USA, pp. 203.
- McCollin D., Jackson J.I., Bunce R.G.H., Barr C.J. & Stuart R., 2000. Hedgerows as habitat for woodland plants. *Journal of Environmental Management* 60, 77-90.
- McDonnell M.J. & Hahs A.K., 2008. The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: current status and future directions. *Landscape Ecology* 23, 1143-1155.
- McDonnell M.J. & Pickett S.T.A., 1990. The study of ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology* 71.
- McDonnell M.J. & Pickett S.T.A., 1993. Introduction: scope and need for an ecology of subtle human effects and populated areas, ed. H.a.c.o. ecosystems, pp. 1-5. Springer-Verlag, New York.
- McDonnell M.J., Pickett S.T.A., Groffman P., Bohlen P., Pouyat R.V., Zipperer W.C., Parmelee R.W., Carreiro M.M. & Medley K., 1997. Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. *Urban Ecosystems* 1, 21-36.
- McDonnell M.J., Pickett S.T.A. & Pouyat R.V., 1993. The application of the ecological gradient paradigm to the study of urban effects, ed. H.a.c.o. ecosystems, pp. 174-189. Springer-Verlag, New York.
- McIntosh P., 2008. Software technology feature extraction. *GEO: connexion* 7, 20-22.
- McIntyre N.E., Knowles-Yanez K. & Hope D., 2000. Urban ecology as an interdisciplinary field: differences in the use of "urban" between the social and natural sciences. *Urban Ecosystems* 4, 5-24.
- McKinney M.L., 2002a. Do human activities raise species richness? Contrasting patterns in United States plants and fishes. *Global Ecology and Biogeography* 11, 343-348.
- McKinney M.L., 2002b. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *Bioscience* 52, 883-890.
- McKinney M.L., 2004. Do exotics homogenize or differentiate communities? Roles of sampling and exotic species richness. *Biological Invasions* 6, 495-504.
- McKinney M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127, 247-260.
- McKinney M.L. & Lockwood J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 450-453.
- Menzio M.-J., 2007. "Mauvaises herbes", qualité de l'eau et entretien des espaces. *Natures Sciences Sociétés* 15, 144-153.
- Millard A., 2004. Indigenous and spontaneous vegetation: their relationship to urban development in the city of Leeds, UK. *Urban Forestry & Urban Greening* 3, 39-47.

- Millenium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis, World resources Institute, Washington DC.86p.
- Miller J.R., 2005. Biodiversity conservation and the extinction of experience. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 430-434.
- Moles A.T., Gruber M.A.M. & Bonser S.P., 2008. A new framework for predicting invasive plant species. *Journal of Ecology* 96, 13-17.
- Muratet A., Machon N., Jiguet F., Moret J. & Porcher E., 2007. The role of urban structures in the distribution of wasteland flora in the greater paris area, France. *Ecosystems* 10, 661-671.
- Nowak D.J., 2002. Carbon storage and sequestration by urban trees in the United States. *Environmental Pollution* 116, 381-389.
- Nowak D.J., 2006. Air pollution removal by urban trees and shrubs in the United States. *Urban Forestry & Urban Greening* 4, 115-123.
- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., L. G., Simpson M., Stevens H.H. & Wagner H., 2008. vegan: Community Ecology Package. R package.
- Olden J.D., Poff N.L. & McKinney M.L., 2006. Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. *Biological Conservation* 127, 261-271.
- Olden J.D. & Rooney T.P., 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15, 113-120.
- Ordoñez J.C., van Bodegom P.M., Witte J.-P.M., Wright I.J., Reich P.B. & Aerts R., 2008. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology & Biogeography* 18, 137-149.
- Palmer M.W., 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondance analysis. *Ecology* 74, 2215-2230.
- Pavoine S., Vallet J., Dufour A.-B., Gachet S. & Daniel H., 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118, 391-402.
- Payet A., 2004. Caractérisation de la biodiversité dans les parcs urbains : quelle importance dans l'usage et les perceptions de la nature en ville ? Etude de cinq parcs de la ville d'Angers (Maine et Loire). Mémoire d'étude et de recherche DEA Environnement : Milieux, Techniques, Sociétés, MNHN, Angers.
- Pellissier V., 2006. Conséquences de l'urbanisation sur la dynamique de la végétation, Rennes, Rennes, 174 pp.
- Pellissier V., 2008. Relationships between soil seed bank, vegetation and soil fertility along an urbanisation gradient. *Applied Vegetation Science* 11, 325-334.
- Peterken G., 1993. *Woodland conservation and management (2nd edition)*. Chapman & Hall, London, UK, pp. 392.
- Petit S., Griffiths L., Smart S.S., Smith G.M., Stuart R.C. & Wright S.M., 2004. Effects of area and isolation of woodland patches on herbaceous plant species richness across Great Britain. *Landscape Ecology* 19, 463-471.
- Pickett S.T.A. & Cadenasso M.L., 2008. Linking ecological and built components of urban mosaics: an open cycle of ecological design. *Journal of Ecology* 96, 8-12.
- Plue J., Hermy M., Verheyen K., Thuillier P., Saguez R. & Decocq G., 2008. Persistent changes in forest vegetation and seed bank 1,600 years after human occupation. *Landscape Ecology* 23, 673-688.
- Pouyat R.V., Yesilonis I.D., Russell-Anelli J. & Neerchal N.K., 2007. Soil Chemical and Physical Properties That Differentiate Urban Land-Use and Cover Types. *Soil Science Society of America Journal* 71, 1010-1019.

- Pouyat R.V., Yesilonis I.D., Szlavecz K., Csuzdi C., Hornung E., Korsós Z., Russell-Anelli J. & Giorgio V., 2008. Response of forest soil properties to urbanization gradients in three metropolitan areas. *Landscape Ecology* 23, 1187-1203.
- Pullin A.S. & Knight T.M., 2005. Assessing conservation management's evidence base: a survey of management-plan compilers in the United Kingdom and Australia. *Conservation Biology* 1989-1996.
- Qian H., McKinney M.L. & Kuhn I., 2008. Effects of introduced species on floristic similarity: Comparing two US states. *Basic and Applied Ecology* 9, 617-625.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rameau J.C., Mansion D. & Dumé G., 1994. *Flore forestière française : guide écologique illustré. Tome 1 : plaines et collines*. Institut pour le développement forestier, Dijon-Quetigny, pp. 1785.
- Reygrobellet B. (Ed.), 2007. La nature dans la ville : biodiversité et urbanisme. Les éditions des Journaux officiels, 24 Conseil économique et social, 172 pp.
- Rooney T.P., Olden J.D., Leach M.K. & Rogers D.A., 2007. Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation* 134, 447-450.
- Rooney T.P., Wiegmann S.M., Rogers D.A. & Waller D.M., 2004. Biotic Impoverishment and Homogenization in Unfragmented Forest Understory Communities. *Conservation Biology* 18, 787-798.
- Roovers P., Hermy M. & Gulinck H., 2002. Visitor profile, perceptions and expectations in forests from a gradient of increasing urbanisation in central Belgium. *Landscape and Urban Planning* 59, 129-145.
- Roxburg S.H., Shea K. & Wilson J.B., 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85, 359-371.
- Roy D.B., Hill M.O. & Rothery P., 1999. Effects of urban land cover on the local species pool in Britain. *Ecography* 22, 507-517.
- Roy V. & de Blois S., 2006. Using functional traits to assess the role of hedgerow corridors as environmental filters for forest herbs. *Biological Conservation* 130, 592-603.
- Roy V. & de Blois S., 2008. Evaluating hedgerow corridors for the conservation of native forest herb diversity. *Biological Conservation* 141, 298-307.
- Rydberg D. & Falck J., 2000. Urban forestry in Sweden from a silvicultural perspective: a review. *Landscape and Urban Planning* 47, 1-18.
- Sadler J.P., Small E.C., Fiszpan H., Telfer M.G. & Niemela J., 2006. Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban-rural gradient using woodland carabid assemblages. *Journal of Biogeography* 33, 1126-1138.
- Scherrer B., 1984. *Biostatistiques*. gaëtan morin éditeur, Boucherville, Canada, pp. 850.
- Schmitt D. & Suffling R., 2006. Managing eastern North American woodlands in a cultural context. *Landscape and Urban Planning* 78, 457-464.
- Schuster B. & Diekmann M., 2005. Species richness and environmental correlates in deciduous forests of Northwest Germany. *Forest Ecology and Management* 206, 197-205.
- Schwartz M.W., Thorne J.H. & Viers J.H., 2006. Biotic homogenization of the California flora in urban and urbanizing regions. *Biological Conservation* 127, 282-291.
- Shea K., Roxburg H. & Rauschert E.S.J., 2004. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters* 7, 491-508.
- Sitzia T., 2007. Hedgerows as corridors for woodland plants: a test on the Po Plain, northern Italy. *Plant Ecology* V188, 235-252.
- Staaf H., 1992. Performance of some field-layer vegetation species introduced into an acid beech forest with mor soil. *Acta Oecologica* 13, 753-765.

- Stace C., 1997. *New Flora of the British Isles*. Cambridge University Press, pp. 1130.
- Svenning J.-C., Baktoft K.H. & Balslev H., Land-use history affects understorey plant species distributions in a large temperate-forest complex, Denmark. *Plant Ecology* online first.
- ter Braak C.J.F., 1986. Canonical Correspondance Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67, 1167-1179.
- Ter Braak C.J.F. & Prentice C.I., 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in ecological research* 18, 271-317.
- Ter Braak C.J.F. & Smilauer P., 2002. *CANOCO Reference Manual and CANODRAW for Windows User's Guide version 4.5*. Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- Ter Braak C.J.F. & Smilauer P., 2004. *Canoco for Windows 4.53*. Biometris, Wageningen, The Netherlands.
- Ter Heerd G.N.J., Verweij G.L., Bekker R.M. & Bekker J.P., 1996. An improved method for seed-bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology* 10, 144-151.
- Thimonier A., Dupouey J.-L. & Timbal J., 1992. Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management* 55, 149-167.
- Thompson K. & McCarthy M.A., 2008. Traits of British alien and native urban plants. *Journal of Ecology* 96, 853-859.
- Toussaint B., Lambinon J., Dupont F., Verloove F., Petit D., Hendoux F., Mercier D., Housset P., Truant F. & Decocq G., 2007. Réflexions et définitions relatives aux statuts d'indigénat ou d'introduction des plantes : application à la flore du nord-ouest de la France. *Acta Botanica Gallica* 154, 511-522.
- Trumbull D.J., Bonney R., Bascom D. & Cabral A., 2000. Thinking scientifically during participation in a citizen-science project. *Science education* 84, 265-275.
- Turnbull L.A., Crawley M.J. & Rees M., 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88, 225-238.
- United Nations Population Fund, 2007. Etat de la population mondiale 2007: libérer le potentiel de la croissance urbaine. Consulté le February the 1st 2009. <http://www.unfpa.org/swp/2007/french/introduction.html>.
- Vallet J., 2005. Structuration de communautés végétales et analyse comparative de traits biologiques le long d'un gradient d'urbanisation. Mémoire de Master 2 recherche "Ecologie-Biodiversité-Evolution", Université Paris XI, Orsay, 30+annexes pp.
- Vallet J., Daniel H., Beaujouan V. & Rozé F., 2008. Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France. *Landscape Ecology* 23, 1205-1217.
- Valtinat K., Bruun H.H. & Brunet J., 2008. Restoration of oak forest: Effects of former arable land use on soil chemistry and herb layer vegetation. *Scandinavian Journal of Forest Research* 23, 513-521.
- Van Calster H., Baeten L., De Schrijver A., De Keersmaecker L., Rogister J.E., Verheyen K. & Hermy M., 2007. Management driven changes (1967-2005) in soil acidity and the understorey plant community following conversion of a coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management* 241, 258-271.
- Van Calster H., Baeten L., Verheyen K., De Keersmaecker L., Dekeyser S., Rogister J.E. & Hermy M., 2008. Diverging effects of overstorey conversion scenarios on the understorey vegetation in a former coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management* 256, 519-528.
- Van Rudemond R.H.A. & Kalkhoven J.T.R., 1991. Effects of woodlot isolation on the dispersion of plants with fleshy fruits. *Journal of Vegetation Science* 2, 377-384.

- Vellend M., Verheyen K., Jacquemyn H., Kolb A., Calster H.V., Peterken G. & Hermy M., 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87, 542-548.
- Verheyen K., Bossuyt B., Honnay O. & Hermy M., 2003a. Herbaceous plant community structure of ancient and recent forests in two contrasting forest types. *Basic and Applied Ecology* 4, 537-546.
- Verheyen K. & Hermy M., 2004. The relative importance of dispersal limitation of vascular plants in secondary forest succession in Muizen Forest, Belgium. *Journal of Ecology* 89, 829-840.
- Verheyen K., Honnay O., Motzkin G., Hermy M. & Foster D.R., 2003b. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology* 91, 563-577.
- Vidra R.L. & Shear T.H., 2008. Thinking Locally for Urban Forest Restoration: A Simple Method Links Exotic Species Invasion to Local Landscape Structure. *Restoration Ecology* 16, 217-220.
- Vitousek P., D'Antonio C., Loope L., Rejmanek M. & Westbrooks R., 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21, 1-16.
- von der Lippe M. & Kowarik I., 2008. Do cities export biodiversity? Traffic as dispersal vector across urban-rural gradients. *Diversity & Distributions* 14, 18-25.
- Wackermann G. (Ed.), 2005. Ville et environnement. Carrefour, les dossiers ellipses, Lonrais, 400 pp.
- Walker J.S. & Briggs J.M., 2005. An object-oriented classification of an arid urban forest with true-color aerial photography. In Proceedings of the ISPRS WG VII/1 "Human Settlements and Impact Analysis" 3rd International Symposium Remote Sensing and Data Fusion Over Urban Areas (URBAN 2005) and 5th International Symposium Remote Sensing of Urban Areas (URS 2005). Tempe, AZ, USA. March 14 - 16 2005.
- Walther G.-R., 2000. Laurophyllisation in Switzerland. PhD thesis, Swiss Federal Institute of technology Zurich, 150 pp.
- Wania A., Kühn I. & Klotz S., 2006. Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany - spatial gradients of species richness. *Landscape and Urban Planning* 75, 97-110.
- Watkinson A.R., Riding A.E. & Cowie N.R., 2001. A community and population perspective of the possible role of grazing in determining the ground flora of ancient woodlands. *Forestry* 74, 231-239.
- Watson D.M., 2002. A conceptual framework for studying species composition in fragments, islands and other patchy ecosystems. *Journal of Biogeography* 29.
- Weathers K.C., Cadenasso M.L. & Pickett S.T.A., 2001. Forest Edges as Nutrient and Pollutant Concentrators: Potential Synergisms between Fragmentation, Forest Canopies, and the Atmosphere. *Conservation Biology* 15, 1506-1514.
- Wehling S. & Diekmann M., online first. Hedgerows as an environment for forest plants: a comparative case study of five species. *Plant Ecology*.
- Whittaker R.H., 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279-338.
- Whittaker R.H., 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42, 207-264.
- Willi J.C., Mountford J.O. & Sparks T.H., 2005. The Modification of Ancient Woodland Ground Flora at Arable Edges. *Biodiversity and Conservation* 14, 3215-3233.
- Williams N.S.G., Schwartz M.W., Vesik P.A., McCarthy M.A., Hahs A.K., Clemants S.E., Corlett R.T., Duncan R.P., Norton B.A., Thompson K. & McDonnell M.J., 2009. A

- conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology* 97, 4-9.
- Zanelli R., Egli M., Mirabella A., Giaccai D. & Fitze P., 2006. Influence of laurophyllous species, *Castanea sativa* and Quercetum-Betuletum vegetation on organic matter in soils in southern Switzerland and northern Italy. *Geoderma* 136, 723-737.
- Zhu W.-X. & Carreiro M.M., 2004. Temporal and spatial variations in nitrogen transformations in deciduous forest ecosystems along an urban-rural gradient. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 267-278.



ARTICLES

Article 1 : Distribution and dynamics of areas with trees along an urban-rural gradient during the second half of the 20th century: implications for biodiversity conservation and greenway planning

Article 2 : Using plant species richness and compositional similarity to assess biodiversity in woodlands along a rural-urban gradient

Article 3 : Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France

Article 4 : On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity

Article 5 : Using biological traits to assess how urbanization filters species of small woodlands

Article 6 : Distribution of forest plant species in response to edges: comparison between urban and rural areas

Article 7 : Species composition of the litter seed bank in small woodlands: influence of urbanization and distance from the edge

Article 1 :

Distribution and dynamics of areas with trees along an urban-rural gradient during the second half of the 20th century: implications for biodiversity conservation and greenway planning

Dynamique et distribution d'espaces boisés le long d'un gradient d'urbanisation au cours de la seconde moitié du 20ème siècle : considérations pour la conservation de la biodiversité et la planification de trames vertes

Jeanne Vallet, Hervé Daniel, Dimitri Taïlé Manikom, Françoise Rozé, Véronique Beaujouan

Jeanne Vallet

Agrocampus Ouest - Centre d'Angers, Institut National d'Horticulture et de Paysage, UP Paysage, 2 rue Le Nôtre, 49045 Angers Cedex 01, France. Jeanne.Vallet@agrocampus-ouest.fr

Phone: 00 33 2 41 22 55 75

Fax: 00 33 2 41 22 54 78

Véronique Beaujouan and Hervé Daniel

Agrocampus Ouest - Centre d'Angers, Institut National d'Horticulture et de Paysage, UP Paysage, 2 rue Le Nôtre, 49045 Angers Cedex 01, France. Veronique.Beaujouan@agrocampus-ouest.fr,

Herve.Daniel@agrocampus-ouest.fr

Dimitri Taïlé Manikom

171 bis bd de Strasbourg, 49000 Angers.

dimitri.taile@gmail.com

Françoise Rozé

Université de Rennes 1, UMR 6553 Ecobio, Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, Bât 14, 35042 Rennes Cedex, France, francoise.roze@univ-rennes1.fr

TITLE: Distribution and dynamics of areas with trees along an urban-rural gradient during the second half of the 20th century: implications for biodiversity conservation and greenway planning

ABSTRACT

Fragmentation of natural and semi-natural habitats is an important problem for biodiversity conservation in urban areas. We were interested in the distribution of areas with trees along an urban-rural gradient in a conurbation of North-Western France, Angers, and in changes to their distribution over the last fifty years. All areas with trees were extracted from aerial photographs using an object-oriented classification; we then distinguished three kinds: hedges, woodlands and isolated trees or treelines. Areas with trees covered similar areas i.e. about 15% of the different urbanized and rural areas. However, districts that had been urbanized before and during the 1960s tended to contain mainly isolated trees or treelines, rural areas mainly hedges while districts urbanized in the 1990s contained both hedges and isolated trees or treelines. Thus habitats available for flora and fauna differed between urban (especially districts that had been urbanized early) and rural areas. One major trend in the evolution of areas planted with trees during the last fifty years is the decrease in hedges in both urban and rural areas and the development of isolated trees or treelines (often planted) in urbanized districts. Recent urbanization (1990s) has tended to conserve existing vegetation and to integrate it into urbanized districts: this may represent an interesting potential for biodiversity on condition that horticultural management is avoided in favour of management for the conservation of spontaneous fauna and flora. Moreover, a monitoring of preserved areas with trees under urban influences (pollution, disturbance) could provide useful information for local management and urban planning.

KEYWORDS: Urban tree cover; urbanization; urban sprawl; periurban ; habitat fragmentation; object-oriented classification; aerial photographs

INTRODUCTION

Urbanization is a major cause of habitat fragmentation and loss (Davis & Glick, 1978; McKinney, 2002). Currently, landscape planners are attempting to attempt the problem of habitat fragmentation in particular through the creation of greenways and corridors. The form that such green structures should take is currently under discussion, especially in urban areas where the matrix may be relatively impermeable to many species because of the predominance of mineralized surfaces and of high levels of anthropogenic activity (road-transport for example) (Clergeau, 2007). Spatiotemporal analysis of landscape dynamics is crucial in formulating an appropriate set of actions in landscape to aid in urban vegetation planning and management (Çakir *et al.*, 2008; Nowak, 1993; Nowak *et al.*, 1996). Indeed, understanding patch distribution and patch dynamics within urban and urbanizing landscapes will yield insights into factors influencing how these landscapes function.

For this study, we were interested in the spatiotemporal distribution of areas with trees along an urban-rural gradient. Trees are emblematic of nature in cities and they are also often taken into consideration in urban public policy. Thus, it is interesting to assess the consequences of such policies on the resulting patterns of tree cover observed today. Moreover, urban trees may provide ecosystem services such as air pollution mitigation, carbon dioxide sequestration, human well-being and biodiversity conservation (Nowak, 2002; 2006). From maps of areas with trees from two years (1958 and 2001), we discuss the consequences for animal and plant species of patterns observed along an urban-rural gradient. Also, we will consider the total quantity of areas with trees available in terms of mean area and number of wooded patches, which are good indicators of fragmentation (Çakir *et al.*, 2008). The origin

of habitat patches is also an important factor influencing biodiversity (Watson, 2002). Habitat patches may be remnants of a formerly more widespread habitat or they may be newly established habitats. In urban areas, newly established habitats can be man-made (planted or sown) or can emerge from spontaneous development on derelict sites (Kowarik, 2005; Zipperer *et al.*, 1997). The origin of habitat patches will influence their quality and community composition (Honnay *et al.*, 1999). To assess habitat quality of wooded patches, we distinguished three categories with very different characteristics in term of patch structure and management: woodlands, hedges and isolated trees or treelines. The consequences of observed patterns will be discussed by taking into account the sensitivity of a species to fragmentation. This depends on:

- its home range size,
- its degree of specialization towards habitats that are subject to fragmentation,
- its degree of preference for interior habitat and tolerance of edge habitats,
- its ability to move from one patch of habitat to another (Henle *et al.*, 2004; Saunders *et al.*, 1991; Swihart *et al.*, 2006).

The study will be carried out in a city of North-Western France of intermediate size, Angers. According to Florgård (2007), urban tree cover and urban forest have been extensively studied in Nordic countries (Hedblom & Söderström, 2008; Rydberg & Falck, 2000) and in the USA (Nowak *et al.*, 1996; Zipperer *et al.*, 1997). It is interesting to study such patterns in other countries because they may depend heavily on socio-cultural context as well as land use contexts (for example, Angers is located in an agricultural context whereas in Nordic countries, the context is rather forested).

More precisely the objectives were:

- to describe the current composition, configuration and quality of tree-planted areas along an urbanization gradient,
- to assess how composition, configuration and quality of areas with trees evolved along the urban-rural gradient between 1958 and 2001,
- and to discuss the implications for biodiversity conservation and greenway planning.

METHODS

Study area and sampling design

The study was carried out in Angers (47°28' N; 0° 33'W) and six of its adjacent communes in North-Western France (Figure 1). The Angers conurbation is characterized by an oceanic climate (average annual rainfall: 617.8 mm and average annual temperature: 11.5°C (Météo France, 2008)). It has about 283 000 inhabitants and covers an area of 510 km². The study area belong to the 'Val d'Anjou' according to the divisions of the National Forest Institute (Inventaire Forestier National, 2001). Sixty-six percent of the 'Val d'Anjou' is agricultural area; forested areas occupy 3.6% and the density of the hedgerow network is 1.8km per 100 ha. Also, percentage of forest cover is very low compared to France where it is 27%. Dominant species in the forested areas are broad-leaved trees: *Quercus robur*, *Quercus petraea*, *Castanea sativa* and *Fraxinus excelsior*.

We chose to study the evolution of tree-planted areas in only one kind of district: those dominated by private residential areas. Urban planning approaches are different according to the kind of urban area (commercial, industrial, apartment blocks...). Residential areas could be of particular interest with regards to trees as trees are considered to improve people's sense of well-being in residential areas. Private residential areas were delineated using the IRIS-2000 zoning (Institut National de la statistique et des études économiques, 1999) which defined homogeneous clusters of buildings. We classified private residential areas according to urbanization date with the help of aerial photographs from 1958, 1973, 1992 and 2001 acquired by the 'Institut Géographique National'. Four periods were defined:

- districts urbanized before 1958 referred to as 'UU',
- districts urbanized between 1958 et 1973 referred to as 'RU60',
- districts urbanized after 1992 referred to as 'RU90',
- areas that have remained rural until today referred to as 'RR'.

The first letter of the abbreviation indicates whether the block was urbanized (U) or rural (R) in 1958 and the second letter its status in 2001; for blocks urbanized between 1958 and 2001, we specify if they were urbanized in the 60s (60) or in the 90s (90).

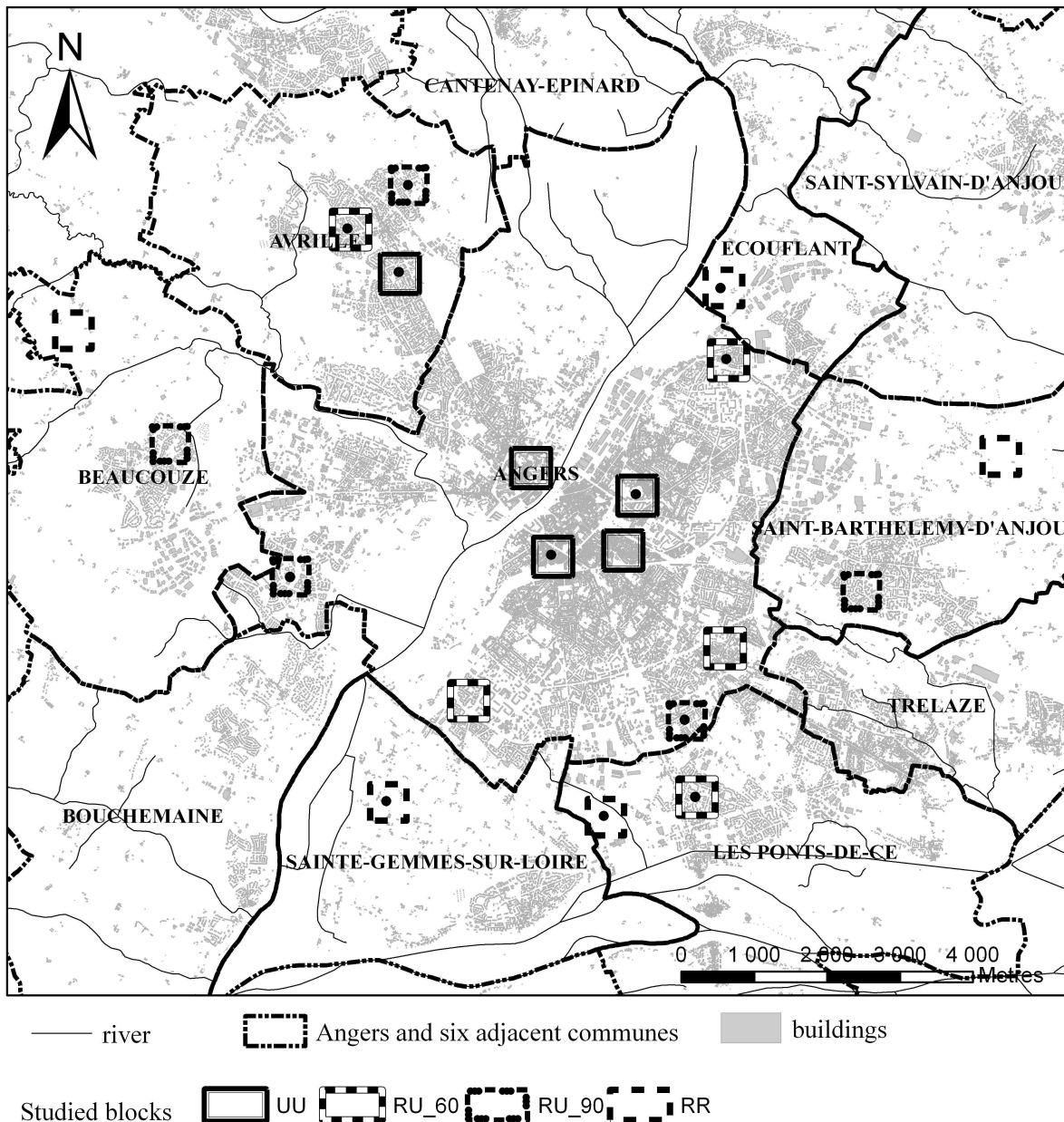


Figure 1: Situation of the studied blocks in Angers conurbation. Names of the six adjacent communes where blocks were positioned are indicated. The black dots indicate the blocks for which 1958 aerial photographs were available.

Five private residential districts were selected per category of urbanization period; the five districts of each category were evenly distributed over the whole urban area of the period and not concentrated in one part (Figure 1). In the selected districts, we positioned blocks of

500*500 meters. The position of the blocks was the centre of the residential districts; for RR blocks, the position was determined randomly. Aerial photographs of 1958 were only available for three of the five blocks of each category. These blocks are pointed out by dots on Figure 1. Their positions had to be modified because the aerial photographs of 1958 were not orthorectified and so we placed the blocks at the center of these photographs to avoid the distortions at the margins of the photographs. The extraction of tree cover was carried out on 4*5 blocks with the 2001 photographs and on 4*3 blocks with the 1958 aerial photographs. The 1958 aerial photographs are in black and white and have a resolution of 0.65 meter per pixel; the orthophotographs of 2001 are in color (RVB) and have a resolution of 0.31 meter.

Data collection

Areas covered by trees were extracted by object-oriented classification using ENVI 4.4 software and the Feature Extraction module (ITT Visual Information Solutions, 2008; McIntosh, 2008). The use of automatic classifications has the advantages of being more objective and less time-consuming than manual digitalization by photointerpretation. Object-oriented classifications identify groups of pixels with similar characteristics and then realize the classification of these objects instead of directly classifying the pixels. Object-oriented classifications give better results than pixel-oriented classifications in urban environments and are particularly adapted to high resolution images (Iovan *et al.*, 2007; Mathieu *et al.*, 2007). Moreover, object-oriented classifications allow photographs which have little spectral information (only three bands for color photographs, one for black and white photographs) to be exploited even if the method is usually applied to high resolution satellite images (Aguejdad *et al.*, 2006; Walker & Briggs, 2005). For the 1958 black and white aerial photographs, two pre-processes were carried out: firstly, a Lee filter was applied to diminish additive noise and secondly a Laplacian filter to enhance outlines. The method includes two main steps: the first is segmentation, the second classification *sensu stricto*. Segmentation defined objects *i.e.* homogenous clusters of pixels and the second classified the objects according to their spatial, textural and spectral attributes. In ENVI, the segmentation takes place in two steps with the second step merging objects defined by the first algorithm. The parameters of segmentation and classification are shown in Table I. Some remaining errors were corrected using an Arcgis 9.1 Geographic Information System (ESRI, 2005) by photointerpretation. We then classified the extracted areas with trees into three classes by photointerpretation: woodlands (area>1300 m² and compact shape), hedges (linear polygons with irregular borders compared to treelines) and other areas with trees which contained isolated trees and treelines (area<300 m²). We calculated total area, number of elements and mean area of elements per block for each class and also total wooded area. Mean woodland areas could not be computed because woodland patches rarely lay within a study block.

Table I: Parameters used in the object-oriented classification

		Segmentation		Classification
		First step	Second step	
Black and white photographs	urban	20%	85%	Spectral: Average band 1: < 90 Textural: Texture variance: >30
	rural	30%	90%	
Color photographs	urban	30%	95%	Spectral: Average band 2: < 100 Custom: bandratio: <0.01
	rural	40%	97%	

Data analysis

All data were processed using R software (R Development Core Team, 2008) and the *ade4* (Chessel *et al.*, 2006) package in R.

To compare the distribution of tree-planted areas between districts, we performed non-parametric Kruskal-Wallis tests.

To examine the evolution of total tree cover and tree cover in each class between 1958 and 2001, we carried out a Wilcoxon matched-pair test. Then a Partial Triadic Analysis (PTA) (Thioulouse & Chessel, 1987) was computed to study the spatio-temporal evolution of the different areas in each district. The aim of this analysis was to compare how tree-planted areas in the different blocks evolved between 1958 and 2001. Data were presented in two tables corresponding to the two dates (1958 and 2001) with blocks in rows and variables in columns. Variables used in the analysis were: total area, number of patches and their mean area (except for woodlands).

RESULTS

Comparison of current tree-planted areas along an urban-rural gradient

The surface area and number of areas with trees did not differ according to district age but their composition did (Table II A, B). Hedges were more numerous and covered a larger area in rural than in urbanized areas: they were almost absent from UU and RU_60 districts (Table II A, B). Conversely, other types of trees covered a greater area in urbanized districts (Table II A). In urban areas, these tended to be trees planted along streets, in gardens and sometimes in parks. In rural areas, they were isolated trees, often remnants of hedges. The quantity of woodland did not differ significantly between areas (Table II A, B).

Table II: Comparison of the distribution of tree-planted areas (total, woodlands, hedges and other tree-planted areas (isolated trees and treelines) between four types of district defined according to urbanization date. Means \pm standard errors are indicated. The last line presents the level of significance of the Kruskal-Wallis test: ns>0.05; *<0.05; **<0.01; ***<0.001. Table A presents the comparisons for mean areas, table B the results for number of patches and table C, results for mean patch area.

A: areas (m²)

	All areas with trees	woodlands	hedges	Isolated trees and treelines
UU	37600 + 10124	2135 + 1101	0 + 0	35465 + 10084
RU_60	31820 + 8470	1327 + 1067	0 + 0	30493 + 8553
RU_90	48085 + 15574	11701 + 2172	3830 + 2470	32554 + 15854
RR	19775 + 3544	4567 + 3873	11625 + 1282	3583 + 678
significance of Kruskal-Wallis test	ns	*	**	**

B: number of patches

	All areas with trees	woodlands	hedges	Isolated trees and treelines
UU	192 \pm 44	1 \pm 1	0 \pm 0	191 \pm 43
RU_60	249 \pm 59	1 \pm 0	0 \pm 0	248 \pm 59
RU_90	195 \pm 69	2 \pm 0	4 \pm 2	189 \pm 70
RR	84 \pm 18	1 \pm 1	24 \pm 4	59 \pm 16
significance of Kruskal-Wallis test	ns	ns	**	ns

C: mean area of patches (m²)

	hedges	Isolated trees and treelines
UU	0 ± 0	190 ± 32
RU_60	0.3 ± 0.6	132 ± 20
RU_90	410 ± 270	186 ± 55
RR	542 ± 103	66 ± 9
significance of Kruskal-Wallis test	**	*

Comparison of changes to tree-planted areas along an urban-rural gradient between 1958 and 2001

The total surface area and total number of tree patches did not change between 1958 and 2001 (Table III). However, the three classes of area evolved differently: hedges were particularly affected. Their area and number decreased by 34%, and the mean area of patches by 62%. The area of isolated trees and treelines increased slightly. We will now address the question of their evolution along the urban-rural gradient using partial triadic analysis (Figure 2).

Table III: Comparison of areas with trees between 1958 and 2001: means are indicated. P-values derived from Wilcoxon matched-pair test.

		mean in 1958	mean in 2001	p-value
areas (m ²)	All areas with trees	25891,6	24008,3	0,424 ^{ns}
	hedges	13424,2	4550,5	0,004**
	woodlands	4209,6	5441,4	0,676 ^{ns}
	Isolated trees and treelines	8257,8	14016,4	0,064(*)
number of patches	All areas with trees	139,9	128,6	0,85 ^{ns}
	hedges	27,7	9,4	0,002**
	woodlands	0,9	1,1	0,797 ^{ns}
	Isolated trees and treelines	111,3	118,1	0,733 ^{ns}
mean area of patches (m ²)	hedges	424,8	267,2	0,1(*)
	Isolated trees and treelines	237,4	142,1	0,266 ^{ns}

Figure 2 B confirms that changes between 1958 and 2001 were mostly driven by changes to areas of hedge and to area of isolated trees and treelines. In 1958, the three urbanized blocks (UU) were clearly different from other blocks because of their high cover of isolated trees and treelines (Figure 2 C). In 2001, blocks urbanized during the 60s had similar composition to UU blocks, blocks that had not been urbanized (RR) were very different due to the presence of hedges and blocks urbanized in the 90s (RU90) were intermediate between UU/RU60 and RR blocks since they still had hedges but also had isolated trees and treelines (Figure 2 D). The UU blocks did not change much between 1958 and 2001; RU60 exhibited considerable changes with disappearance of hedges and development of isolated trees and treelines; RU90 exhibited intermediate changes with a decrease in hedges but not total destruction, and development of some isolated trees and treelines. And RR blocks showed a decrease in hedge areas (Figure 2 A).

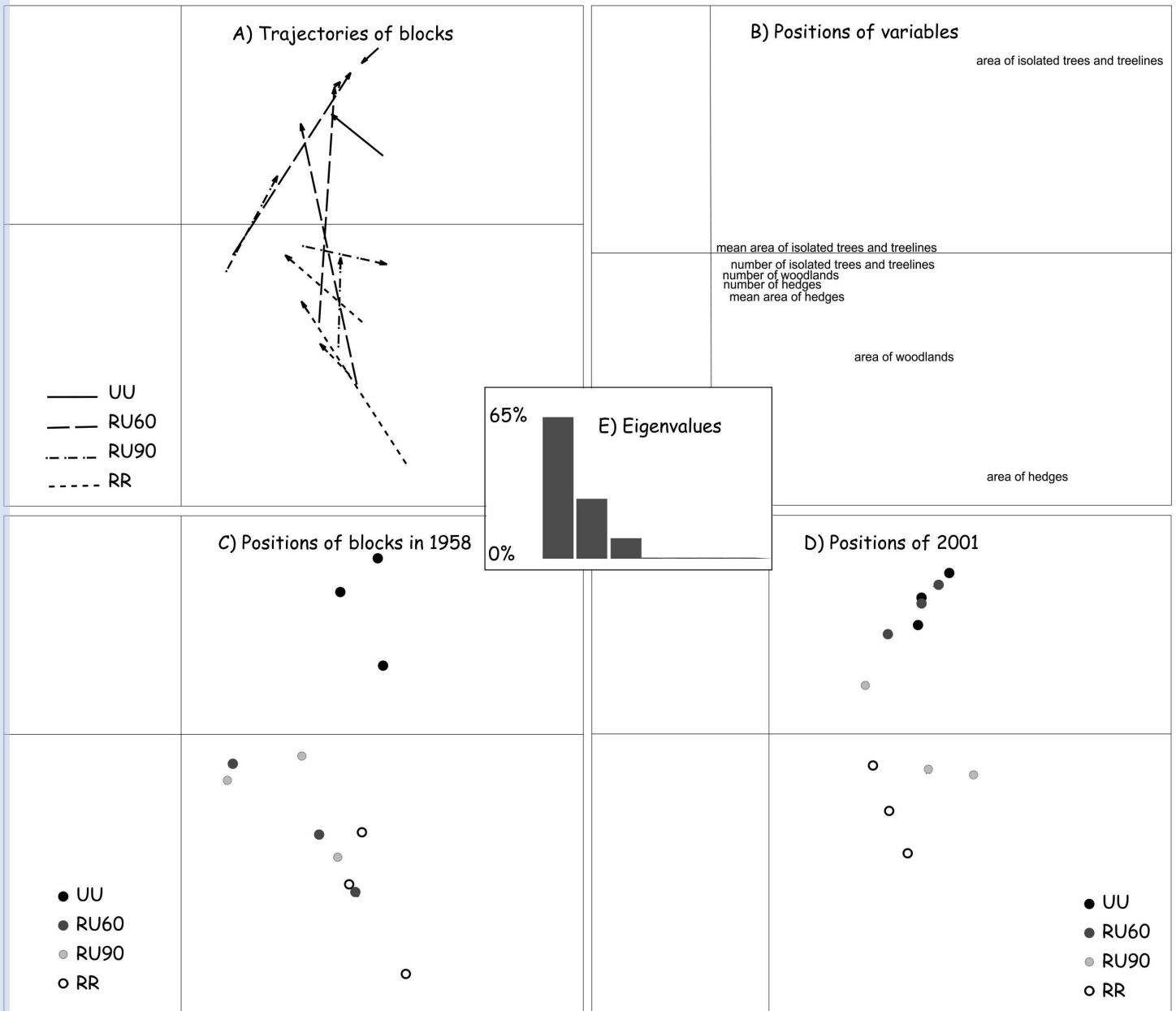


Figure 2: Results of the Partial Triadic Analysis. A) the arrows begin at the positions of the blocks in 1958 and end at their positions in 2001. C) and D) are representations of the same data but the positions of blocks in 1958 and 2001 are shown on two graphs, C and D respectively. The positions of the variables used in the analysis are represented on fig.2B and the percentage of variance of each axis shown on fig 2E

DISCUSSION

Comparison of current tree-planted areas along an urban-rural gradient

Surprisingly, the total quantity of areas with trees was similar between urbanized and rural areas and even slightly greater in urbanized areas. They occupied on average 15% of the surface of the studied blocks. The effects of urbanization on areas with trees are known to depend on ecoregion (Zipperer *et al.*, 1997): in forested areas, tree cover decreases with development of urbanization whereas it increases in prairie/savanna ecoregions. As far as we know, no estimation of changes in tree cover along an urban-rural gradient has yet been made in landscapes dominated by agricultural activities such as those we have studied.

For generalist species using tree canopies, habitat availability may be identical along the gradient. However, for most species, the quantity of habitat available differs because the nature of trees along the gradient changes. In rural areas, the dominant form of wooded area is hedge whereas in urbanized areas, isolated trees and treelines are more common. Hedges are characteristics of "bocage" which is the typical landscape in rural north-western France (Baudry & Jouin, 2003). Other tree-planted areas are mainly composed of trees planted along streets, of isolated trees in parks and, when they exist, trees in private gardens. In France, the plantation of trees in cities (parks, streets) occurred mainly in the second half of the 19th century during a period of change in urban development concepts and realization of important public works named 'hygiénisme' (Clergeau, 2007). This introduction of nature into cities was intended to promote social peace, mental balance and health of city dwellers and more particularly workers. A second wave of tree planting in France occurred from the 70s (Clergeau, 2007): an analysis of photographs at intermediate dates would be necessary to specify planting periods.

Both hedges and isolated trees and treelines are mainly linear structures. However, tree composition, vegetation structure and management differ strongly. Isolated trees and treelines in urbanized areas are often planted with non-indigenous trees. Kennedy and Southwood (1984) showed that non-indigenous tree species harbour less phytophagous insects species than indigenous tree species. Specialist feeding species cannot exploit such non-indigenous species. In the same way, White (2005) showed that bird assemblages of non-indigenous street trees are simplified compared to those of indigenous street trees (absence of certain guilds) because non-indigenous species offer less resources (flowering, fruiting) and also because they harbour fewer insects which is detrimental for insectivorous species. Moreover, hedges often have a complex vegetation structure with tree, shrub and herb layers: these layers offer diverse habitats for species whereas in urban areas, other tree-planted areas have at the most a low shrub layer or an herb layer in addition to the tree layer, planted in both cases. Few habitats are available for indigenous flora (and in particular for woodland flora which can grow in hedges) or for species which are sensitive to vegetation structure like some birds or insects species (Crocchi *et al.*, 2008). Moreover, we noticed that the mean area of hedge and isolated trees and treelines tended to decrease between 1958 and 2001 which could have led to a greater influence of edge effects. This could be a supplementary detrimental factor for species having an affinity for forest habitat. Hedges can harbour birds which have affinity for forest (Fuller *et al.*, 2001) whereas in urban areas, many forest bird species are absent from streetside trees (O'Neal Campbell, in press). The small wooded patches in urban areas harbour high densities of generalist bird species (O'Neal Campbell, in press) which can create human-wildlife conflicts (Le Lay *et al.*, 2001).

Comparison of changes to tree-planted areas along an urban-rural gradient between 1958 and 2001

A striking change to areas with trees over the past fifty years is the decrease in hedges. The decrease may be linked both to urbanization and agriculture change. A major decline in hedgerow network structure throughout the 20th century has been observed in several west-European countries (Burel & Baudry, 1990; Deckers *et al.*, 2005; Petit *et al.*, 2003). An increase in economically optimal field sizes, linked to the processes of agricultural intensification and mechanisation, was the main factor causing hedgerow removal within the study area during this period (Burel & Baudry, 1995). In urban areas, remnant semi-natural habitats like hedges were often not removed and instead vegetated areas were often entirely planted (Fleury, 1997). We saw a change to urbanization methods after the 60s (in our study in districts urbanized during the 90s): existing trees from rural landscape (at least a part) were kept and integrated into urban areas. Trees were also planted but they currently cover less

space than in districts urbanized before or during the 60's probably because they are still relatively young.

The integration of existing vegetation into urban areas is motivated by a number of objectives. Firstly, urbanization now tends to integrate the principles of sustainable development which include the issue of biodiversity conservation. Thus, in the late 20th century, efforts were made to use the existing natural features to form a part of future green infrastructure in cities (Florgård, 2007). Secondly, the conservation of existing vegetation allows ecosystem services associated with urban vegetation to be provided more quickly as the vegetation is already well-developed (Rydberg & Falck, 2000). The main ecosystem services provided by vegetation in urban areas are reduction in pollution levels (air pollutants, noise...), micro-climate regulation (urban heat island effect, air humidity, wind speeds), rainwater drainage and recreational and cultural values (relaxation, environmental education, stress-reduction...) (Bolund & Hunhammar, 1999; Rydberg & Falck, 2000). Finally, remnant vegetation in cities is often less expensive to manage than horticultural vegetation (Breuste, 2004).

The conservation of existing vegetation in cities may also provide an opportunity to conserve previous indigenous fauna and flora. In this case, the question of how to manage such vegetation is vital. Management is often linked to traditional agricultural activities such as coppicing or hedge trimming which are necessary for the persistence of fauna and flora. In some cases, we observed that remnant natural vegetation in cities was being managed like horticultural vegetation; sometimes only trees had been conserved and understorey vegetation was replaced by horticultural species, lawn or artificial surfaces. Even if management is adapted to the conservation of indigenous fauna and flora, these areas will suffer from the influence of adjacent urban land use: pollution, disturbance due to recreational activities. Long-term research on these remnant areas of natural vegetation is needed to highlight the factors which will govern their evolution under urban influence to improve their conservation both through local management and landscape planning (Florgård, 2000).

Implications for the establishment of urban greenways

These results indicate that there is an interesting potential for the establishment of wooded greenways in Angers because of the large quantity of wooded areas. It is interesting that districts urbanized during the 90s tended to preserve existing trees. Because age of tree-planted areas has considerable influence on their biodiversity (Honnay *et al.*, 1999; Roy & de Blois, 2008). Moreover, these remnant trees could be good source of indigenous species to colonize newly planted woodland or trees.

Object-oriented classification as implemented in ENVI Feature extraction (McIntosh, 2008) is an efficient method for mapping tree-planted areas at fine resolutions and for studying their dynamics. In this way, we were able to work on orthophotographs, which are relatively inexpensive documents (compared to high-resolution satellite images) and widely available. In addition, we were able to work with black and white aerial photographs which are the only images available prior to the 70s. This enabled us to study relatively long-term dynamics. Hence this method could be used by landscape planners in cities for mapping greenways at fine resolutions (district) or at large scale (whole conurbation) and for monitoring their development.

BIBLIOGRAPHY

- Aguejdad, R., Hubert-Moy, L. & Clergeau, P. (2006) Object-oriented image analysis for mapping urban expansion in western France. *International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS)*, 2317-2320.
- Baudry, J. & Jouin, A. eds. (2003) *De la haie aux bocages - organisation, dynamique et gestion*.
- Bolund, P. & Hunhammar, S. (1999) Ecosystem services in urban areas. *Ecological Economics*, **29**, 293-301.
- Breuste, J.H. (2004) Decision making, planning and design for the conservation of indigenous vegetation within urban development. *Landscape and Urban Planning*, **68**, 439-452.
- Burel, F. & Baudry, J. (1995) Social, Aesthetic and Ecological Aspects of Hedgerows in Rural Landscapes as a Framework for Greenways. *Landscape and Urban Planning*, **33**, 327-340.
- Burel, F.o. & Baudry, J. (1990) Structural dynamic of a hedgerow network landscape in Brittany France. *Landscape Ecology*, **4**, 197-210.
- Çakir, G., Ün, C., Baskent, E.Z., Köse, S., Sivrikaya, F. & Keles, S. (2008) Evaluating urbanization, fragmentation and land use/land cover change pattern in Istanbul city, Turkey from 1971 to 2002. *Land Degradation & Development*, **19**, 663-675.
- Chessel, D., Dufour, A.-B., Dray, S., Lobry, J.R., Ollier, S., Pavoine, S. & Thioulouse, J. (2006) *The ade4 package: Analysis of Ecological Data : Exploratory and Euclidean methods in Environmental sciences*. Access on the <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4>
- Clergeau, P. (2007) *Une écologie du paysage urbain*. Editions Apogée, Bonchamp-lès-Laval.
- Croci, S.n., Butet, A., Georges, A., Aguejdad, R. & Clergeau, P. (2008) Small urban woodlands as biodiversity conservation hot-spot: a multi-taxon approach. *Landscape Ecology*, **23**, 1171-1186.
- Davis, A.M. & Glick, T.F. (1978) Urban ecosystems and island biogeography. *Environmental Conservation*, **5**, 299-304.
- Deckers, B., Kerselaers, E., Gulinck, H., Muys, B. & Hermy, M. (2005) Long-term spatio-temporal dynamics of a hedgerow network landscape in Flanders, Belgium. *Environmental Conservation*, **32**, 20-29.
- ESRI (2005) ArcView GIS 9.1. Environmental Systems Research Institute Inc., New York.
- Fleury, A. (1997) Espaces verts et agriculture périurbaine : des natures pour la ville, In *La plante dans la ville, Angers (France), 5-7 novembre 1996*. (ed. L.-M. Rivière), pp. 45-57. Ed. INRA, Les colloques n°84, Paris, France.
- Florgård, C. (2000) Long-term changes in indigenous vegetation preserved in urban areas. *Landscape and Urban Planning*, **52**, 101-116.
- Florgård, C. (2007) Preserved and remnant natural vegetation in cities: A geographically divided field of research. *Landscape Research*, **32**, 79 - 94.
- Fuller, R.J., Chamberlain, D.E., Burton, N.H.K. & Gough, S.J. (2001) Distributions of birds in lowland agricultural landscapes of England and Wales: How distinctive are bird communities of hedgerows and woodland? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **84**, 79-92.
- Hedblom, M. & Söderström, B. (2008) Woodlands across Swedish urban gradients: Status, structure and management implications. *Landscape and Urban Planning*, **84**, 62-73.
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C. & Settele, J. (2004) Predictors of Species Sensitivity to Fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, **13**, 207-251.
- Honnay, O., Hermy, M. & Coppin, P. (1999) Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation*, **87**, 73-84.
- Institut National de la statistique et des études économiques (1999) IRIS-2000.

- Inventaire Forestier National (2001) *Département de Maine-et-Loire - Résultats du troisième inventaire forestier (1997)*. Ministère de l'agriculture et de la pêche, Pannes, France.
- Iovan, C., Boldo, D., Cord, M. & Erikson, M. (2007) Automatic Extraction and Classification of Vegetation Areas from High Resolution Images in Urban Areas, In *Lecture Notes in Computer Science*. (ed. S. Berlin), pp. 858-867.
- ITT Visual Information Solutions (2008) ENVI Feature extraction 4.4.
- Kennedy, C.E.J. & Southwood, T.R.E. (1984) The number of species of insects associated with british trees: a re-analysis. *Journal of Animal Ecology*, **53**.
- Kowarik, I. (2005) Wild urban woodlands: towards a conceptual framework, In *Wild Urban Woodlands*. eds I. Kowarik, S. Körner). Springer-Verlag Berlin, Berlin.
- Le Lay, G., Clergeau, P. & Hubert-Moy, L. (2001) Computerized map of risk to manage wildlife species in urban areas. *Environmental Management*, **27**, 451-461.
- Mathieu, R., Aryal, J. & Chong, A.K. (2007) Object-based classification of ikonos imagery for mapping large-scale vegetation communities in urban areas. *Sensors*, **7**, 2860-2880.
- McIntosh, P. (2008) Software technology feature extraction. *GEO: connexion*, **7**, 20-22.
- McKinney, M.L. (2002) Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *Bioscience*, **52**, 883-890.
- Météo France (2008) *INFOCLIMAT*. Access on the 04/08/2008
<http://www.infoclimat.fr/climatologie/index.php?s=&d=>
- Nowak, D.J. (1993) Historical vegetation change in oakland and its implications for urban forest management. *Journal of Arboriculture*, **19**, 313-319.
- Nowak, D.J. (2002) Carbon storage and sequestration by urban trees in the United States. *Environmental Pollution*, **116**, 381-389.
- Nowak, D.J. (2006) Air pollution removal by urban trees and shrubs in the United States. *Urban Forestry & Urban Greening*, **4**, 115-123.
- Nowak, D.J., Rowntree, R.A., McPherson, E.G., Sisinni, S.M., Kerkmann, E.R. & Stevens, J.C. (1996) Measuring and analyzing urban tree cover. *Landscape and Urban Planning*, **36**, 49-57.
- O'Neal Campbell, M. (in press) The impact of habitat characteristics on bird presence and the implications for wildlife management in the environs of Ottawa, Canada. *Urban Forestry & Urban Greening*.
- Petit, S., Stuart, R.C., Gillespie, M.K. & Barr, C.J. (2003) Field boundaries in Great Britain: stock and change between 1984, 1990 and 1998. *Journal of Environmental Management*, **67**, 229-238.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roy, V. & de Blois, S. (2008) Evaluating hedgerow corridors for the conservation of native forest herb diversity. *Biological Conservation*, **141**, 298-307.
- Rydberg, D. & Falck, J. (2000) Urban forestry in Sweden from a silvicultural perspective: a review. *Landscape and Urban Planning*, **47**, 1-18.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, **5**, 18-32.
- Swihart, R.K., Lusk, J.J., Duchamp, J.E., Rizkalla, C.E. & Moore, J.E. (2006) The roles of landscape context, niche breadth, and range boundaries in predicting species responses to habitat alteration. *Diversity & Distributions*, **12**, 277-287.
- Thioulouse, J. & Chessel, D. (1987) Les analyses multi-tableaux en écologie factorielle. I De la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique. *Acta Oecologica, Oecologia Generalis*, **8**, 463-480.
- Walker, J.S. & Briggs, J.M. (2005) An object-oriented classification of an arid urban forest with true-color aerial photography. In Proceedings of the ISPRS WG VII/1 "Human

Settlements and Impact Analysis" 3rd International Symposium Remote Sensing and Data Fusion Over Urban Areas (URBAN 2005) and 5th International Symposium Remote Sensing of Urban Areas (URS 2005). Tempe, AZ, USA. March 14 - 16 2005.

Watson, D.M. (2002) A conceptual framework for studying species composition in fragments, islands and other patchy ecosystems. *Journal of Biogeography*, **29**.

White, J.G., Antos, M.J., Fitzsimons, J.A. & Palmer, G.C. (2005) Non-uniform bird assemblages in urban environments: the influence of streetscape vegetation. *Landscape and Urban Planning*, **71**, 123-135.

Zipperer, W.C., Sisinni, S.M., Pouyat, R.V. & Foresman, T.W. (1997) Urban tree cover: an ecological perspective. *Urban Ecosystems*, **1**, 229-246.

Article 2 :

Using plant species richness and compositional similarity to assess biodiversity in woodlands along a rural-urban gradient

Quel usage de la richesse spécifique et de la similarité des compositions floristiques de communautés végétales d'espaces boisés pour évaluer la biodiversité le long d'un gradient d'urbanisation ?

Jeanne Vallet, Hervé Daniel, Véronique Beaujouan, Françoise Rozé

Corresponding author : Jeanne Vallet

Agrocampus Ouest - Centre d'Angers, Institut National d'Horticulture et de Paysage, UP Paysage, 2 rue Le Nôtre, 49045 Angers Cedex 01, France. Jeanne.Vallet@agrocampus-ouest.fr

Phone: 00 33 2 41 22 55 75 Fax: 00 33 2 41 22 54 78

Hervé Daniel and Véronique Beaujouan

Agrocampus Ouest - Centre d'Angers, Institut National d'Horticulture et de Paysage, UP Paysage, 2 rue Le Nôtre, 49045 Angers Cedex 01, France. Herve.Daniel@agrocampus-ouest.fr,

Veronique.Beaujouan@agrocampus-ouest.fr

Françoise Rozé

Université de Rennes 1, UMR 6553 Ecobio, Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, Bât 14, 35042 Rennes Cedex, France

Les appendices de l'article ne sont pas inclus à la suite de l'article mais les informations qu'ils contiennent sont présentes dans l'annexe IV

TITLE: Using plant species richness and compositional similarity to assess biodiversity in woodlands along a rural-urban gradient

SHORT RUNNING TITLE: Plant diversities in periurban woodlands

ABSTRACT:

Aim

Urban areas have a high richness in plant species and a high presence of non-indigenous and generalist species. These species could take the place of local indigenous species which may cause a biotic homogenization. Changes in community attributes due to the influence of urbanization have been examined mainly without consideration of associated changes in habitat availability along rural-urban gradients. We aimed to assess species richness and compositional similarity patterns along rural-urban gradient in woodland habitat exclusively; we assessed more precisely the response of species according to their origin (indigenous or not) and, for indigenous species according to their degree of specialization toward forest habitat.

Location

Three conurbations located in North-Western France: Angers, Nantes and Rennes.

Methods

We carried out exhaustive relevés of plant species in 50 woodlands. We conducted regressions between species richness or community similarity among woodlands and the position of woodlands along rural-urban gradient. The analyses were carried out on the whole pool of species and then for each group of species separately.

Results

We observed, from rural to urban areas, an increase in species richness linked to an increase in the number of non-indigenous species. We noticed also a biotic differentiation explained by a decrease in species abundance of forest species in urban woodlands. Moreover, the presence of more scarce species emphasized the decrease of similarity between woodlands.

Main conclusions

Our study demonstrates that despite the establishment of non-indigenous and non-forest species in the urban part of the gradient, forest species remain the dominant group of species in all woodlands so they can contribute significantly to the conservation of biodiversity in urban areas. Our study highlighted the necessity for identifying the groups of species that drove the patterns of species richness and compositional similarity for a relevant use of these indicators for biodiversity conservation.

KEYWORDS: biotic differentiation, forest plant, non-indigenous species, taxonomic and functional biotic homogenization, urbanization

INTRODUCTION

Understanding patterns of species diversity is a challenge in present human-modified ecosystems and global change context (Pautasso, 2007). Urbanization is recognized to be a major phenomenon threatening biological diversity because of its spatial extent in current landscapes all around the world (Czech, et al., 2000) and the intensity of disturbances at multiple temporal and spatial scales (from landscape fragmentation, regional pollution to local trappings) (Bastin, Thomas, 1999; Clergeau, et al., 2001; Godefroid, Koedam, 2003a; Groffman, et al., 2006; Kaye, et al., 2006; McDonnell, et al., 1997). Patterns of species richness (Blair, 2004; Blair, Launer, 1997; Deutschewitz, et al., 2003; Hobbs, 1988; Knapp, et al., 2008; Roy, et al., 1999; Schwartz, et al., 2006; Wania, et al., 2006) and compositional similarity (Clergeau, et al., 2006; Crooks, et al., 2004; Devictor, et al., 2007; Kühn, Klotz, 2006; La Sorte, McKinney, 2006; La Sorte, et al., 2007; Marchetti, et al., 2006; McKinney, 2002; McKinney, 2006; Miller, 2006; Olden, et al., 2006) in response to urbanization have been quite extensively studied. Generally, these studies show that cities promote the development of non-native species but also of some native species, which are generally widespread and generalist. As these ‘winner species’ increase, other decrease because their habitats disappear; the ‘loser species’ are not adapted to city environmental conditions or are outcompeted by ‘winner species’ (McKinney, 2006; McKinney, Lockwood, 1999). Nevertheless, several issues remain unclear about how the response of species influences patterns of species richness and compositional similarity. Many authors noticed an increase in species richness (native as well as non-native) in urban areas (Deutschewitz, et al., 2003; Kühn, et al., 2004; Wania, et al., 2006) but this increase was strongly affected by a change in the availability of habitats between urban and rural areas.

Little information is available about the patterns of species richness in similar habitats located in urban and rural areas. Patterns of compositional similarity are much more debated: some authors observed that the increase in non-native and generalist species and the decrease in specialist, locally distributed and even endemic species tended to increase the similarity of communities: this is the phenomenon of taxonomic biotic homogenization (McKinney, 2006; Olden, Rooney, 2006). But a debate exists about the impacts of species extinction of ‘loser species’ and increase in ‘winner species’ (and particularly non-indigenous species) on compositional similarity (McKinney, 2004b; Olden, LeRoy Poff, 2004; Rooney, et al., 2007). Indeed, some authors found that the introduction of non-indigenous species, because of their idiosyncratic patterns, could lead to a decrease in compositional similarity (McKinney, 2004b; Olden, 2006; Qian, et al., 2008): this is called biotic differentiation (Olden, LeRoy Poff, 2004). Moreover, efforts must be done to identify the species involved in changes in community similarity, to help to interpret these changes ecologically (Rooney, et al., 2007); the study of functional biotic homogenization is a possible approach to deal with this point, but which have been the object of few attention to this day (Olden, 2006).

In this context, we propose to deal with species richness and compositional similarity of the flora from a similar habitat located along rural-urban gradient. Semi-natural woodland patches distributed along a rural-urban gradient can provide a good opportunity to carry out such a study (Kowarik, 2005; McDonnell, et al., 1993), since they are selected to be relatively comparable in term of structure of their vegetation, soil characteristics, dominant species and management.

The aim of this paper is to assess the response of indigenous vs. non-indigenous species and of three functional groups of species based on their degree of specialization toward forest habitat, to urbanization and their contribution to global patterns of species richness and compositional similarity along a rural-urban gradient. We will more precisely explore the following points:

- What are the patterns of species richness and compositional similarity of plant communities in woodlands located along a rural-urban gradient?
- What are the patterns of species richness and compositional similarity between indigenous and non-indigenous species? How do these two groups of species influence the global patterns of species richness and compositional similarity?
- What are the patterns of indigenous species richness and compositional similarity between three functional groups: forest specialist, forest generalist species and non-forest species? How do they contribute to the global patterns of species richness and compositional similarity?

Finally, implications for the evaluation of biodiversity and the management of woodlands in urban areas will be discussed.

METHODS

1 Study area and data collection

The study was carried out in the cities of Angers (47°28' N; 0° 33'W), Nantes (47°13' N; 1°33' W) and Rennes (48°06' N; 1°40'W) in Western France (Figure 1). These three cities are characterized by an oceanic climate (average annual rainfall in Rennes: 648.8 mm, Angers: 617.8 mm, Nantes: 788.5 mm; average annual temperature in Rennes: 11.4°C, Angers: 11.5°C, Nantes: 11.9°C (Météo France, 2008)). The three cities belong to the same geological unit, the Massif Armoricaïn: bedrocks are acidic (mainly schist and altered granite). The Angers conurbation area has about 283 000 inhabitants and covers an area of 510 km²; the Nantes conurbation area has about 580 000 habitants and covers 520 km²; the Rennes conurbation has about 400 000 inhabitants and covers an area of 610 km.

We selected closely comparable woodlands along rural-urban gradients. Woodlands dominated by *Quercus robur* and/or *Castanea sativa* were selected because they were the most common along the studied rural-urban gradients. Among these woodlands, we finally selected those where the majority of the species of the understory layer was mainly not planted, not sown (indigenous vegetation *sensu* Flørgård (2000) and Millard (Millard, 2004)) and not strongly disturbed. Fifty woodlands of about 1.5 hectare – 11 in Rennes, 12 in Nantes and 27 in Angers – were surveyed according to these criteria (Figure 1). Some of these woodlands were isolated patches whereas others were part of larger woodlands.

Urbanization is a complex process which depends on human land use and deals with socio-economic and geographic aspects (Hahs, McDonnell, 2006; McIntyre, et al., 2000). However, land cover and particularly buildings could be used as an indicator of the degree of urbanization of sites (Blair, 2004). To evaluate the position of the fifty stations along the rural-urban gradient in each city, we mapped them using a Geographical Information System (GIS) using ArcView 3.2 (ESRI 1998) and we calculated the percentage of area covered by buildings (extracted from cadastral maps) in a radius of 500 m around each station.

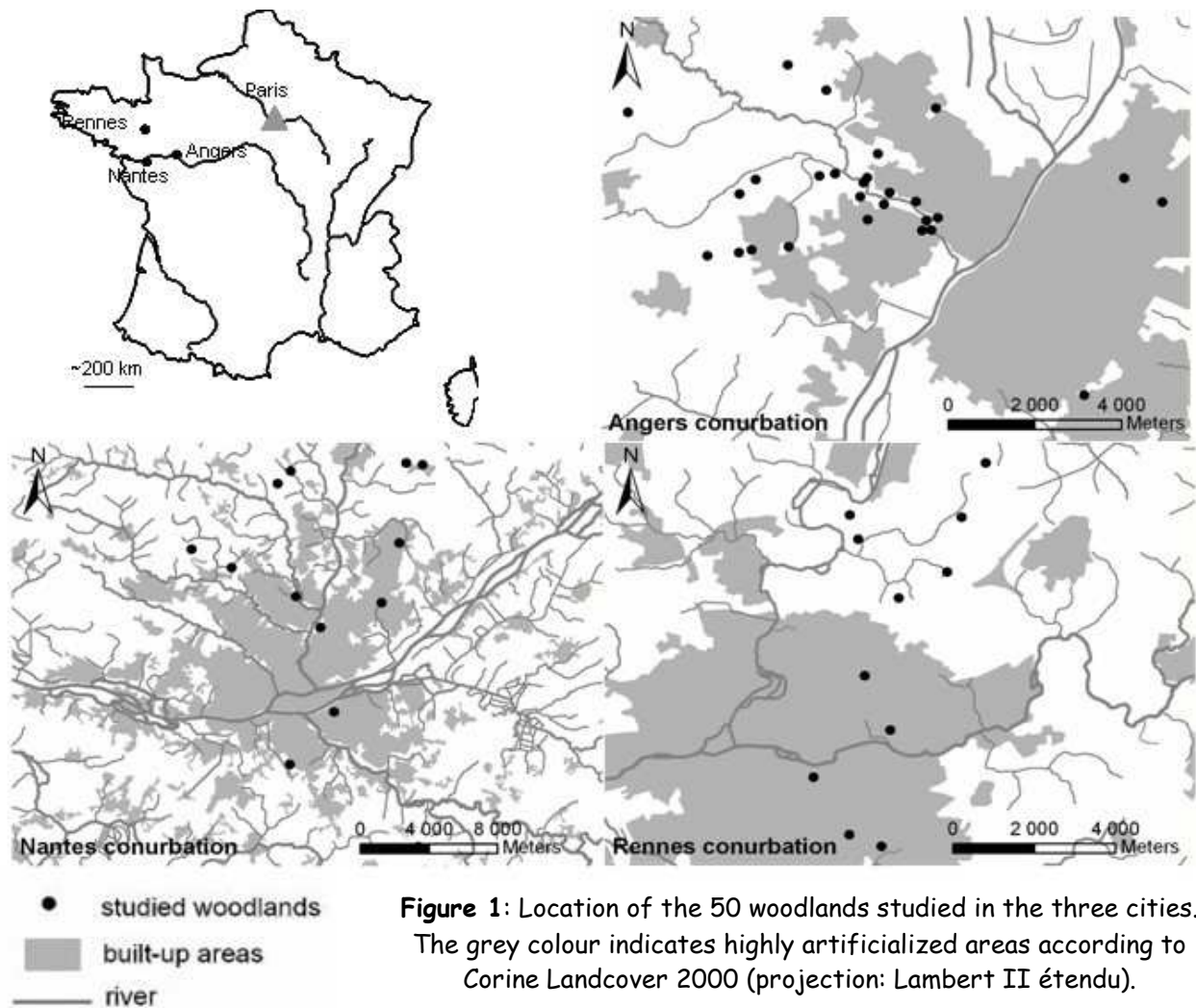


Figure 1: Location of the 50 woodlands studied in the three cities. The grey colour indicates highly artificialized areas according to Corine Landcover 2000 (projection: Lambert II étendu).

Two people sampled the forest plant communities, from Mid-June to the end of July. Woodland flora were systematically surveyed using transect walk, along ten meter-wide transects. Presence or absence of each species was recorded along these transects. Special attention was given to edges, which were particularly dense and species rich, and a walk along the whole length of each edge was performed. In order to estimate the abundances of species within the woodlands, ten quadrats of 30 m² were established at regular intervals, five at the edge and five in the interior of each woodland. We calculated the number of occurrences of species in quadrats for each woodland. Thus, for each species found in the whole woodland, its abundance (assessed by frequencies) was: the number of quadrats where the species was found + 1 (consequently, a species found in one woodland only, but not in the quadrats, had an abundance of 1; a species found in all quadrats had an abundance of 11). In total, we spent about three hours carrying out the exhaustive relevés of plant species and establishing the quadrats. The biological nomenclature follows Lambinon et al. (1992).

Firstly, we classified the species in two groups: indigenous vs. non-indigenous species according to the information given on the website of the National Botanical Conservatory of Parisian Basin (<http://cbnbp.mnhn.fr/cbnbp/>), based on Toussaint et al.'s definition (2007). Non-indigenous species in this database correspond to neophyte species or species known to have been introduced as horticultural species (even if they have been introduced before 1500). Secondly, we evaluated the degree of specialization of indigenous species to forest habitat.

We established three categories of species, based on information from the “flore de France” (Fournier, 1947). The first group (named ‘the specialist forest species’) was composed of species which only grew in forest habitats; the second named ‘the generalist forest species’ included species which grew both in forest and non-forest habitats and the third group, ‘the non-forest species’, was composed of species which only grew in non-forest habitats, according to this flora. Three taxa were not classified because they have not been identified at specific level. The list of non-indigenous species and the classification of indigenous species as forest specialist, generalist or non-forest species are given in *annexe IV*.

2 Data analysis

We performed all statistical analyses using the open source software R, Version 2.7 (R Development Core Team, 2008) and the package vegan (Oksanen, et al., 2008).

2.a) Computing of species richness and compositional similarity

We calculated the total number of species per woodlands; then, we calculated the number of species in the different species groups: indigenous and non-indigenous species; for indigenous species, we calculated the number of specialist, generalist and non-forest species. For similarity between the flora of the different woodlands (S_{jk}), the Bray-Curtis index was computed for each pair of woodlands as follows:

$$S_{jk} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n |x_{ij} - x_{ik}|}{\sum_{i=1}^n |x_{ij} + x_{ik}|}$$

where x_{ij} and x_{ik} are the number of quadrats containing species i at site j or k ; n : number of species.

To determine whether woodlands were floristically distinct, we computed the mean similarity of each site (S_j), compared to the other 49 woodlands (Rooney, et al., 2004):

$$S_j = \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq j}}^m S_{jk} / m - 1 \quad \text{with } m: \text{ number of woodlands. Computations were carried out for the}$$

whole pool of species and then for the different species groups according to their origin and degree of specialization toward forest habitat. Five woodlands had no non-indigenous species; they were excluded, for the computation of similarity on the non-indigenous pool of species.

2.b) Species richness and compositional similarity of woodlands in relation with their positions along the rural-urban gradient

We applied ordinary least-squares regressions between the independent variable ‘% of buildings in the 500 m buffer area around each woodland’, and the different dependent variables: ‘species richness’ (cf. below for details) and ‘Bray-Curtis similarity of each woodland to all other sites’.

To assess the relationships between the percentage of building area and species richness, we took into account the well-known species-area relationship. To eliminate area as a confounding factor, we used residuals from a linear regression comparing woodland area to plant species richness. Ecologically, these residuals represented the unexplained variability in species richness after the effect of woodland area was removed (Nichols, et al., 1998; Vacher, et al., 2007). Although the effect of woodland area was not significantly correlated with species richness for the different studied groups (except for the specialist forest species), we always carried out the tests on the residuals.

Although all tests were carried out on the residuals of species richness, we chose to illustrate the results by plotting the percentage of building area vs. species richness rather than vs. residuals of species richness, because the trends in the graphs were similar but species richness was more meaningful. We added smoothing curves (LOESS method) on graphs (degree of local polynomial = 1 and smoothness parameter = 0.5) to help the reading.

2.c) Other statistical analyses

We tested if the distribution of species grouped according to different groups of frequencies, was different between the total pool of species and the different groups established according to the origin of species, and their degree of specialization by Fisher exact tests.

Wilcoxon tests were used to compare means of species richness and means of similarity between the different groups of species.

RESULTS

In total, we found 338 species; 87 of them were non-indigenous. Among the indigenous species, 70 were considered as specialist forest species, 95 as generalist forest species and 83 as non forest species.

1 Patterns of species richness, compositional similarity and frequencies of species along a rural-urban gradient

The positive correlation between the percentage of area covered by buildings and residuals of total species richness was very significant (Figure 2(a); Table 1). The average number of species was about 49 species in the more rural woodlands and increased to 62 in the more urban woodlands; nevertheless, an important variability was observed between woodlands along the rural-urban gradient.

The correlation between the percentage of buildings and the Bray-Curtis similarity of each woodland to all other woodlands is highly significant (Figure 3(a); Table 2). The similarity decreased of about 10% along the rural-urban gradient.

Four categories of species were defined according to their frequencies in the fifty studied woodlands (Figure 7(a)): the first were species occurring in less than a quarter of the woodlands ('scarce species'), the second category occurred in more than a quarter but less than half of the woodlands; the third occurred in more than half but less than three quarters of the woodlands and the fourth occurred in more than three quarters of the woodlands ('common species'). A highly significant increase in the number of scarce species along the rural-urban gradient was observed (Figure 4(a)): there were about three times as many scarce species in the urban woodlands as in the more rural woodlands. The relationship was not significant for the intermediate categories (Figure 4(b) and (c)). The number of the common species decreased significantly along the rural-urban gradient: some urban woodlands contained less than half of the eleven species belonging to this group (Figure 4(d)).

2 Patterns of species richness, compositional similarity and frequencies of indigenous vs. non-indigenous species

There was a strong increase in the number of non-indigenous species along the rural-urban gradient (Figure 2(c); Table 1) whereas the richness in indigenous species was stable along the rural-urban gradient (Figure 2(b); Table 1). However, the number of non-indigenous species remained low (about fifteen for the majority of urban woodlands) compared to the number of indigenous species (about fifty species) and did not exceed 25% of the species richness of a woodland (Figure 5).

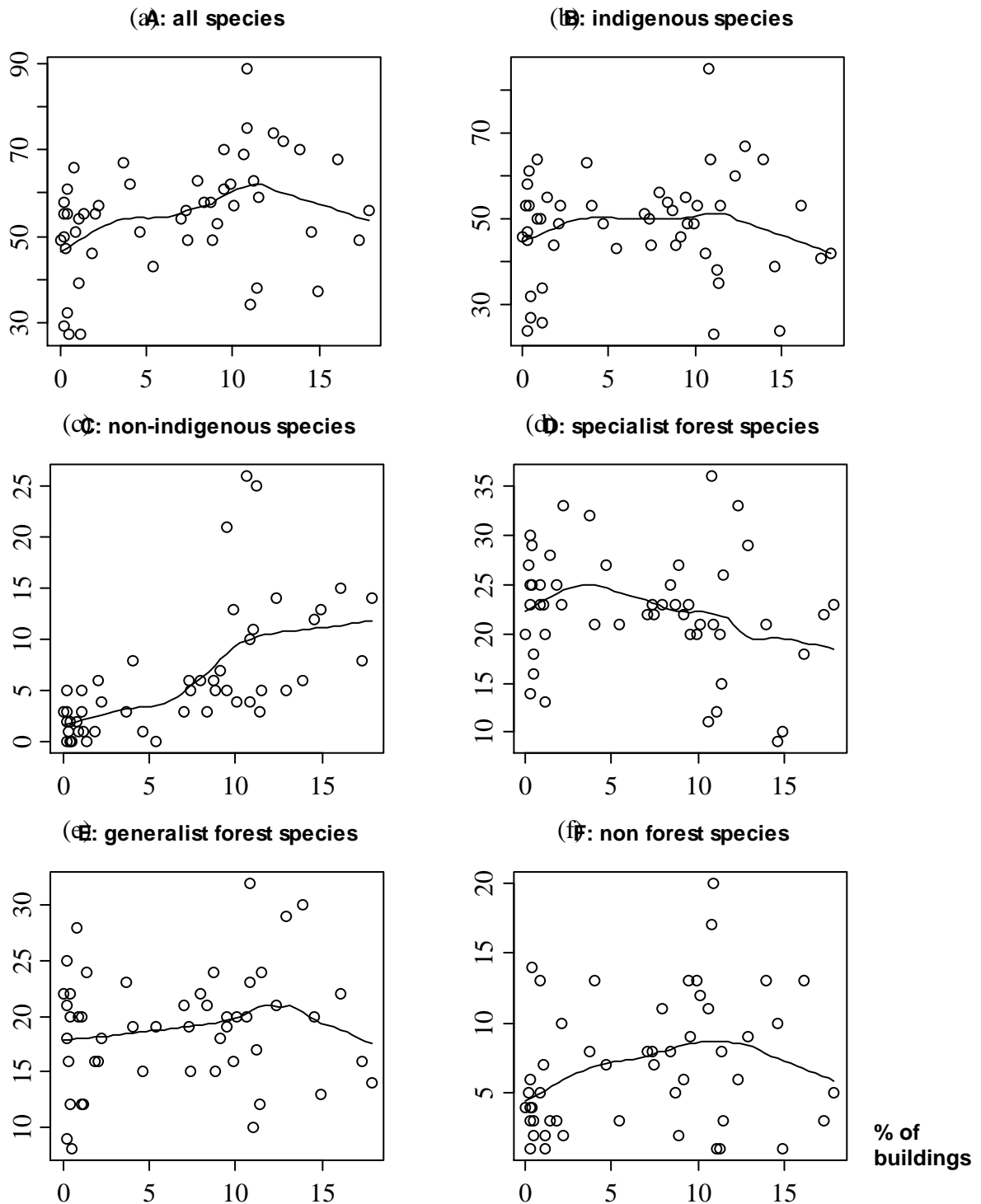
species
richness

Figure 2: Relationships between species richness and their position along the rural-urban gradient (% of buildings) for the whole pool of species (a); the groups according to the origin of species (b,c); the groups according to the degree of species specialization toward forest habitat (d, e, f).

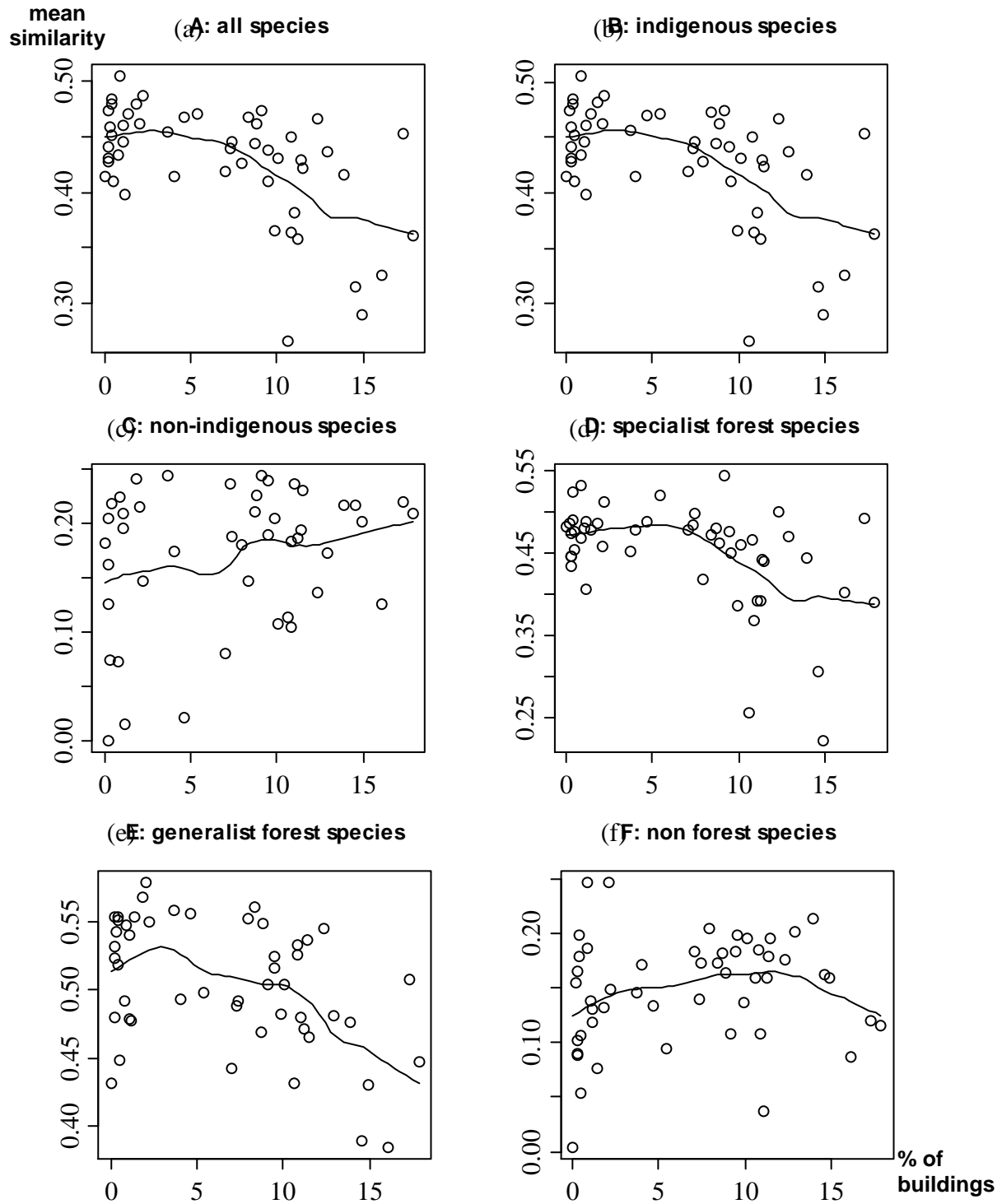
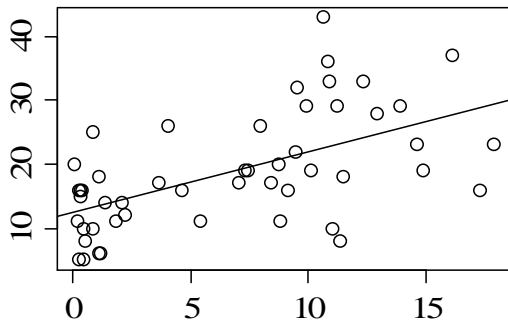


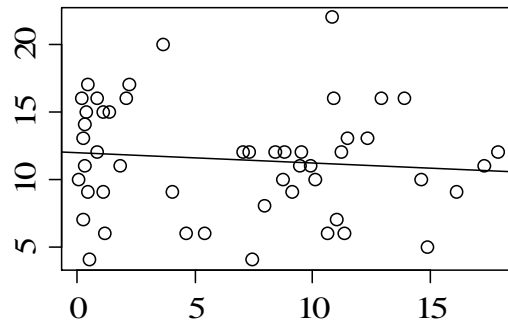
Figure 3: Relationships between mean Bray-Curtis similarity of woodlands, and their position along the rural-urban gradient (% of buildings) for the whole pool of species (a); the groups according to species origin (b,c); the groups according to the degree of species specialization toward forest habitat (d, e, f).

Species
number

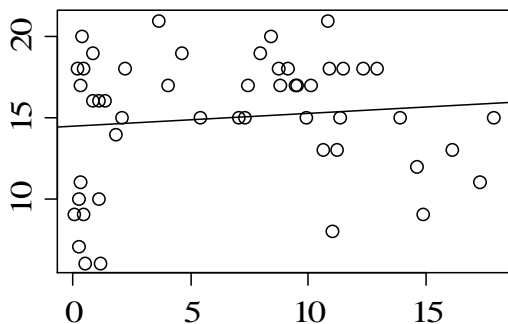
(a) Species occurring in 2 woodlands

 $R^2=0.32$, $p\text{-value}<0.001$ ***

(b) Species occurring in 13 to 25 woodlands

 $R^2=0.01$, $p\text{-value}=0.48$ ns

(c) Species occurring in 26 to 37 woodlands

 $R^2=0.01$, $p\text{-value}=0.46$ ns

(d) Species occurring in 28 to 50 woodlands

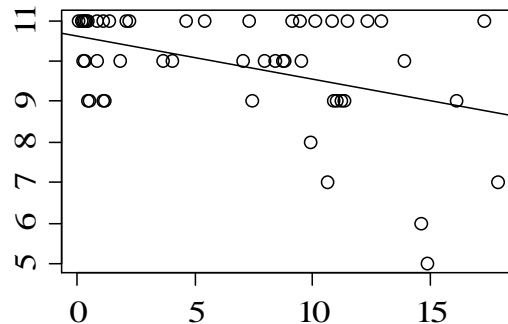
 $R^2=0.18$, $p\text{-value}=0.002$ **% of
buildings

Figure 4: Relationship between richness of species occurring in less than a quarter of the fifty studied woodlands (n=271); B: a quarter to an half (n=33); C: an half to three quarter (n=23) and D: more than three quarter (n=11) and the position of woodlands along the rural-urban gradient (% of buildings cover). Significance test for slope was carried out: R^2 and p-value are indicated.

Significance levels are indicated as follows: ns: not significant; *: $p<0.05$; **: $p<0.01$; ***: $p<0.001$

Table 1: Regression analyses of species richness and the urban-rural gradient for the different groups of species. Significance tests for slope were carried out on the residuals of the correlation between species richness and woodland areas. The rural-urban gradient is expressed as a percentage of buildings in an area within a 500 m radius around each woodland. Significance levels are indicated as follows: ns: not significant; *: $p<0.05$; **: $p<0.01$; ***: $p<0.001$

	R^2	F-statistic	p-value
All species	0.16	9.41	0.004**
Non-indigenous species	0.37	28.01	<0.001***
Indigenous species	0.01	0.78	0.38 ns
Specialist forest species	0.02	0.76	0.39 ns
Generalist forest species	0.04	1.86	0.18 ns
Non forest species	0.06	3.05	0.09 ns

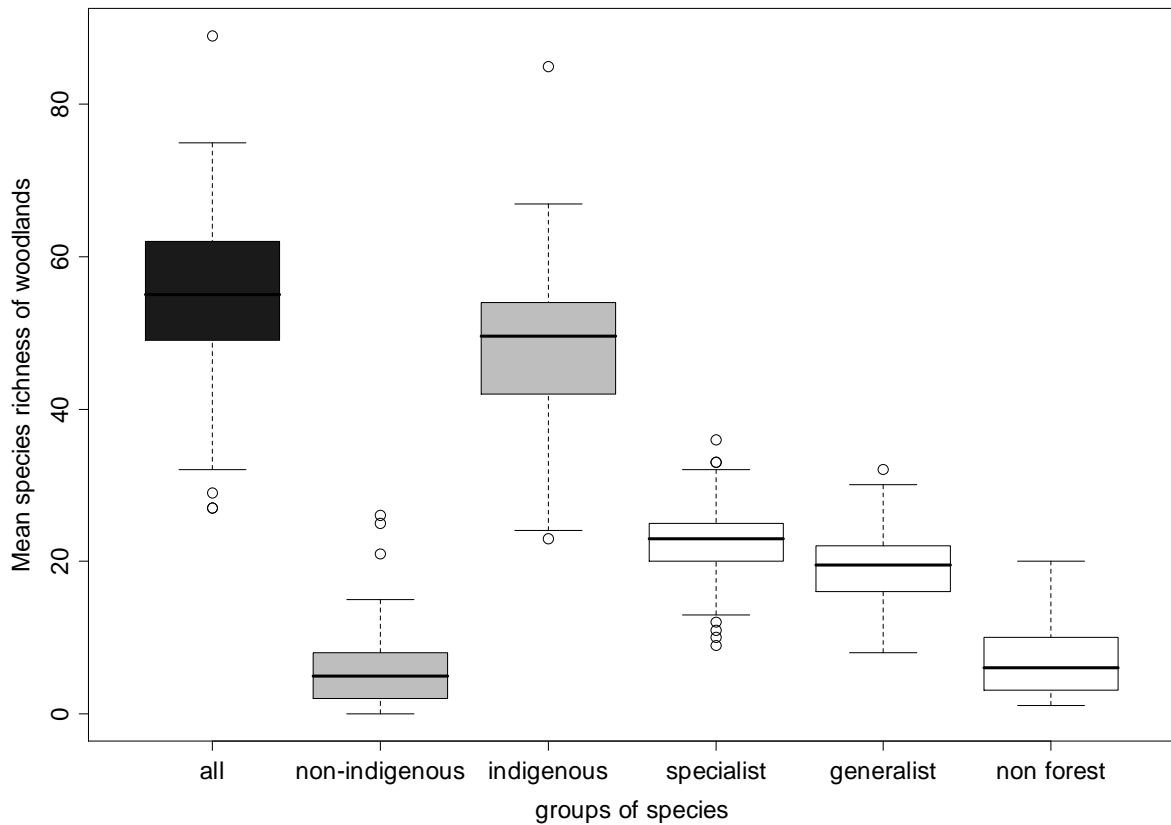


Figure 5: Comparison of mean species richness between the whole pool of species (dark-grey); the groups according to the species origin (light-grey); the groups according to the degree of species specialization toward forest habitat (white).

The Bray-Curtis similarity of each woodland to all other woodlands for non-indigenous species increased along the rural-urban gradient but the relationship was not significant (Figure 3(c); Table 2). For indigenous species, the similarity decreased significantly along the rural-urban gradient (Figure 3(b); Table 2). Moreover, the similarity calculated for non-indigenous species was very low compared to this calculated for indigenous species (Figure 6).

Low frequency species were significantly more abundant in the group of non-indigenous species than in the whole pool of species (Figure 7). Nearly half of the non-indigenous species occurred in one woodland only.

Table 2: Regression analyses of Bray-Curtis similarity of each woodland to all other woodlands and the urban-rural gradient for the different groups of species. The rural-urban gradient is expressed as a percentage of buildings in an area within a 500 m radius around each woodland.

Significance levels are indicated as follows: ns: not significant; *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$

	R ²	F-statistic	p-value
All species	0.3	20.3	<0.001***
Non-indigenous species	0.07	3.06	0.09 ns
Indigenous species	0.3	20.18	<0.001***
Specialist forest species	0.21	12.8	<0.001***
Generalist forest species	0.2	12.01	0.001***
Non forest species	0.03	1.32	0.26 ns

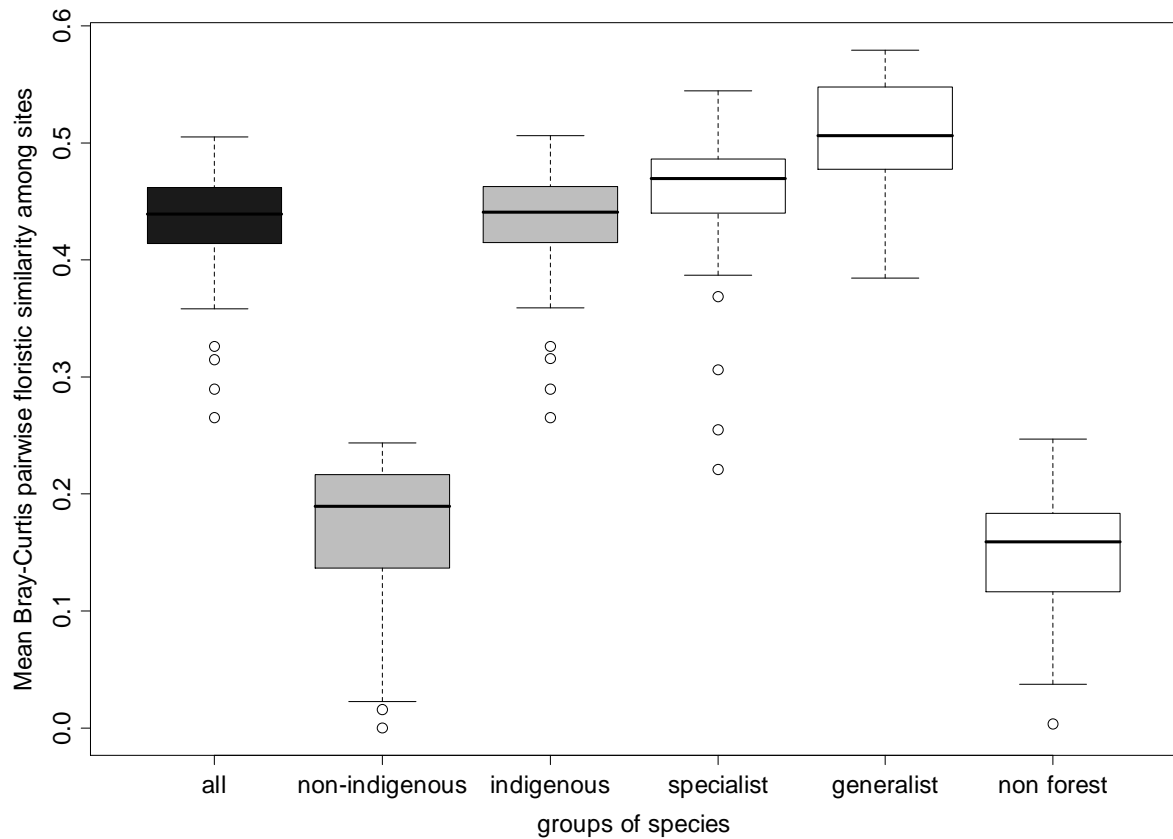


Figure 6: Comparison of mean compositional similarity between the whole pool of species (dark-grey); the groups according to the species origin (light-grey); the groups according to the degree of species specialization toward forest habitat (white).

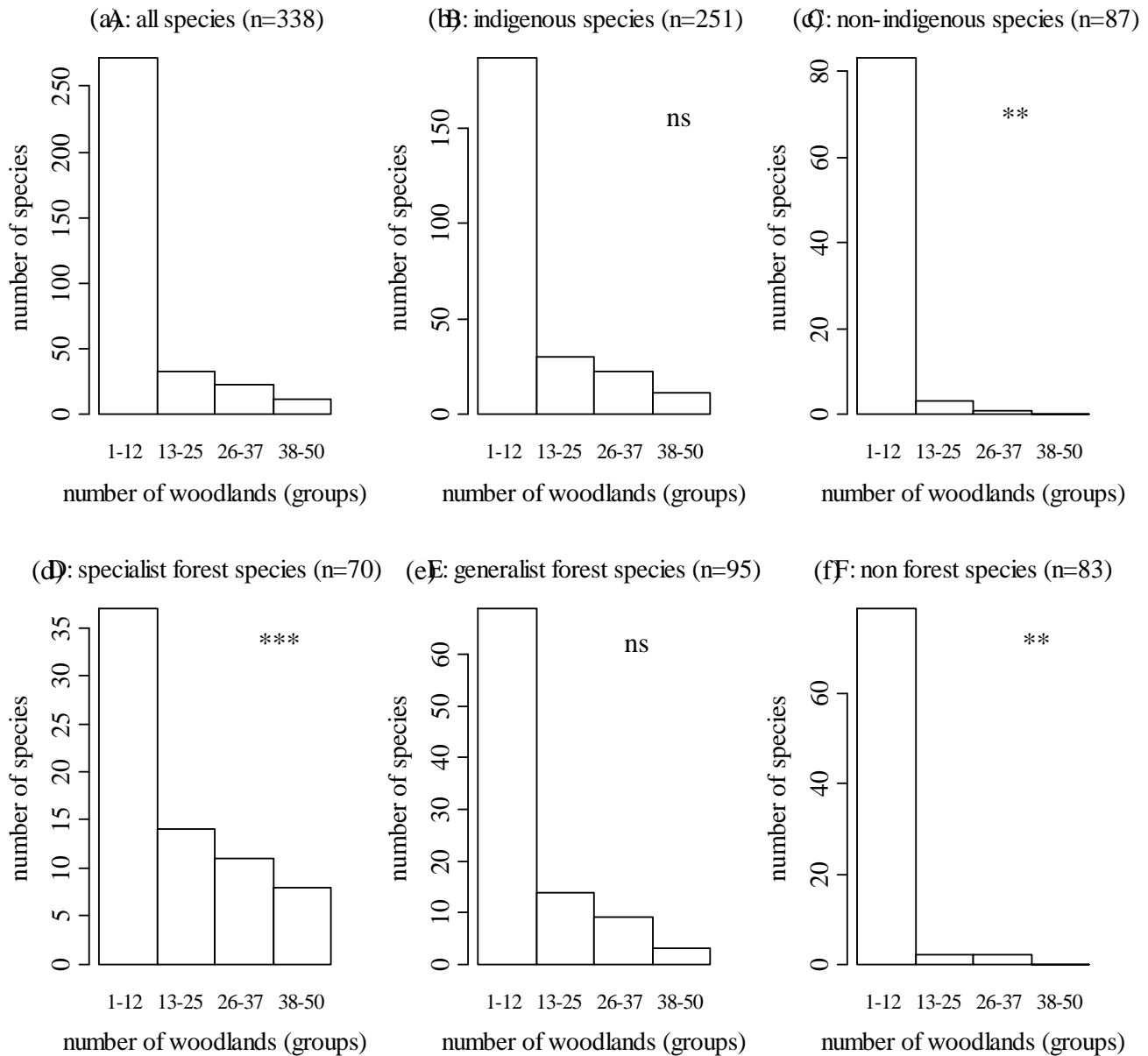


Figure 7: Distribution of species number between four classes of frequency of occurrence, in the fifty studied woodlands for the whole pool of species (a); the groups according to the species origin (b,c); the groups according to the degree of species specialization toward forest habitat (d, e, f). The significance levels (ns: not significant; *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$) indicate if the distribution of the considered group differ from the whole pool of species (Fisher exact tests).

3 Patterns of species richness, compositional similarity and frequencies of specialist forest species vs. non specialist forest species

The mean species richness for specialist forest species was significantly higher than the mean species richness of generalist species (p-value of wilcoxon test = 0.001); the mean species richness of generalist species was itself significantly higher than that of the non-forest species (p<0.001).

None of the correlation between residuals of species richness in the different groups of specialization of the indigenous species (specialist, generalist and non forest species) and the rural-urban gradient were significant (Figure 2(d), (e) and (f); Table 1), even if the increase in non-native species was nearly significant (Figure 6).

The Bray-Curtis similarity between each woodland and all other woodlands, for specialist and generalist forest species, decreased significantly along the rural-urban gradient whereas the relationship was not significant for non-forest species (Figure 3 (d), (e) and (f); Table 2). Furthermore, the mean similarity for non-native species was weaker than the mean similarity (Wilcoxon test: p<0.001) for specialist forest species and generalist species (F).

Specialist forest species are significantly more abundant in the upper classes of frequency compared to the whole pool of species (Figure 7); on the contrary, non-forest species are overrepresented in the lower classes of frequency (Figure 7).

DISCUSSIONS AND CONCLUSIONS

A global tendency of increase in species richness and decrease in compositional similarity (biotic differentiation) was observed along the rural-urban gradient, but contrasted responses occurred according to the origin of species and to their degree of specialization toward forest habitat.

1 Patterns of species richness according to the different species groups

As many other studies (Deutschewitz, et al., 2003; Kühn, et al., 2004; McKinney, 2002; Wania, et al., 2006), we found that species richness was higher in urban environments; we demonstrated here that this pattern was also reliable in a similar habitat which was not directly and strongly disturbed by human activities. The occurrence of more non-indigenous species was greatly linked to this increase in global species richness. Generally, this increase could be explained by both a widespread introduction (whether deliberate or not) of non-indigenous species which escaped into cities, and colonized diverse habitats, and by the occurrence of most disturbed habitats which are favourable to non-indigenous species (Botham, et al., 2008; McKinney, 2004a). We could observe that a great proportion of the non-indigenous species were infrequent and that the most frequent species were forest species in their own area of origin (i.e. *Laurus nobilis*, *Acer pseudoplatanus*, *Prunus laurocerasus*...). Many of them were used for garden hedges and dispersed by birds; we can hypothesize that these species are limited in rural areas mainly because of dispersal rather than habitat suitability, garden hedges being denser in urban areas (some individuals were observed in rural woodlands but they were always scarce).

As for the non-indigenous species, indigenous non-forest species were scarce, and the great majority occurred in very few woodlands (Figure 7). Thus, the environmental conditions of forest seem to be very selective for plant growth (low light levels, litter preventing germination of many seeds (Eriksson, 1995)) and prevented the establishment of non-forest species, both indigenous and non-indigenous. The species that have been encountered, took advantage of suitable microhabitats (as paths or other locally disturbed areas) (Guirado, et al., 2006). The occurrence of one species from this uncommon species pool was probably haphazard.

Contrary to most studies (Clavel, 2007; Devictor, et al., 2008; Kitahara, et al., 2000; Rooney, et al., 2004), we observed that the forest specialist species did not decrease along the rural-urban gradient. In these studies (except Rooney et al. 2004) the gradient of human impacts was associated with a change in the habitat whereas in our study, we have always compared woodlands. This result could indicate that the decrease in specialist species registered in human-modified ecosystems could be mainly due to the change of available habitats. We also focused on one group of specialist species only (forest species), whereas these studies dealt with specialist species in general. Moreover we know that forest specialist species are particularly long-lived species, which do not respond quickly to changes in their environment (Vellend, et al., 2006), consequently the specialist species may have not responded yet to the changes occurring in their surroundings. The most sensitive forest species could also be missing in such small woodlands. It could be interesting to assess the individual forest specialist species responses to better understand mechanisms behind the global pattern.

To summarize, we observed a global increase in species numbers along the rural-urban gradient; non-indigenous species and to a lesser extent, non-forest species, took advantage of the urban environment. However, a decrease in specialist species has not been recorded.

2 Patterns of compositional similarity according to the different species groups

In our study, urbanization tended to create a biotic differentiation in communities. Some authors (Knapp, et al., 2008; Marchetti, et al., 2006; Rooney, et al., 2007) reported such a pattern, whereas others observed that urbanization homogenized communities (Clergeau, et al., 2006; Crooks, et al., 2004; McKinney, 2006; Qian, et al., 2008; Qian, Ricklefs, 2006; Rooney, et al., 2004; Schwartz, et al., 2006). A possible explanation of a biotic differentiation pattern in our case, is that the study was carried out at a regional scale (similar biogeographical area, climate, soils...) whereas other studies were carried out at larger scales. We know that patterns of compositional similarity depend on spatial scale (Lambdon, et al., 2008; Marchetti, et al., 2006; Rooney, et al., 2007): the native species pools in the three cities were relatively similar, contrary to studies carried out at larger spatial scales.

We noted that no link could be established between variations of species richness and patterns of compositional similarity (Olden, LeRoy Poff, 2004) along the rural-urban gradient: consequently, a significant increase in the number of non-indigenous species was noticed along the rural-urban gradient, whereas significant decreases in compositional similarity were observed among indigenous, specialist and generalist forest species.

As the majority of non-indigenous and non-forest species were very scarce, the similarity of non-indigenous and non-forest assemblages were very low and these groups of species tended to differentiate global communities. Indeed, a species occurring in less than half of the studied woodlands tended to differentiate communities (Rooney, et al., 2007). As explained in the previous part, the distribution of non-indigenous and non-forest species was probably haphazard, which can explain that they tended to differentiate communities (McKinney, 2004b). As the number of non-indigenous species increased along the rural-urban gradient, the similarity among the pool of non-indigenous species increased, even if the trend was not significant. Our results confirmed that when localities had relatively few non-indigenous species, there was a clear tendency for non-indigenous species to produce biotic differentiation, and when non-indigenous species richness increased, the differentiating effect decreased significantly.

Concerning the groups of species specialization, the similarity decreased in the case of specialist and generalist forest species along the rural-urban gradient only. If similarities were calculated with presence-absence data, the relationship remained significant for generalist forest species only, but the slope was less pronounced (not shown). Thus, observed patterns of

biotic differentiation for these two groups were mainly due to changes in abundance of species. For some of these fifty studied woodlands, we have yet shown that frequent species (*Hedera helix*, *Rubus fruticosus*...) had contrasted abundances between urban and rural woodlands (Vallet, et al., 2008). This result emphasized that the use of abundance data in the computation of similarities helped to stress an ongoing phenomenon (La Sorte, McKinney, 2007).

3 Implications for the management of urban woodlands

Our study showed that interesting forest vegetation with typical forest species could be maintained in urban areas, even in small woodlands. It could be interesting to assess the effect of different factors on the conservation of typical forest flora: area of the woodland (we showed a strong correlation between the number of specialist forest species and the area of the woodland, whereas we have few variations in size between the studied woodlands) and history (ancient/recent woodland) in particular. A particular care could be given, to prevent disturbances and to maintain environmental characteristics typical of forest habitat (low light levels, a thick litter, acidic and oligotrophic soil conditions) in order to prevent the installation of non-forest species (both indigenous and non-indigenous). The widespread establishment of the most commonly found non-indigenous forest species in urban woodlands could be a problem because most of them have large and persistent leaves (*Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis*...) which intercept much of the incident light throughout the year, and very few understory species are able to develop below them (personal observation). The best mean to prevent their propagation is to limit their planting in private gardens and public greenspaces where they are widely used.

In order to evaluate the characteristics of woodland vegetation or to assess its evolution after its integration to an urban area, it seemed more useful to monitor the evolution of groups of non-indigenous and non-forest species, rather than groups of more typical forest species. The species richness of these groups of species seemed to bring more information than the global species richness (Godefroid, Koedam, 2003b). Similarly, patterns of similarity must be interpreted with caution (Rooney, et al., 2007) at these regional scale. The observed biotic differentiation along the rural-urban gradient seemed to correspond to the presence of non-forest species (both indigenous and non-indigenous), which have idiosyncratic patterns of occurrence, and to the decrease in abundance of specialist and generalist forest species. We suggest that the use of abundance data instead of presence-absence data (La Sorte, McKinney, 2007) can be necessary to detect the evolution of these communities including perennial species. To summarize, the interpretation of both patterns of species richness and similarity implies the identification of species responsible for the changes.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are very grateful to the “Conseil Général de Maine-et-Loire” for its financial support; J. Bernard, M. Girardeau and I. Besse for their help in collecting field data and establishing database about species; all the partnership of ECORURB program; A. Bouillon for checking the English; and J. Pithon-Rivallain for her helpful comments.

REFERENCES

- Bastin, L., Thomas, C.D., 1999. The distribution of plant species in urban vegetation fragments. *Landscape Ecology* 14, 493-507.
- Blair, R., 2004. The effects of urban sprawl on birds at multiple levels of biological organization. *Ecology and Society* 9.
- Blair, R.B., Launer, A.E., 1997. Butterfly diversity and human land use: Species assemblages along an urban gradient. *Biological Conservation* 80, 113-125.
- Botham, M.S., Rothery, P., Hulme, P.E., Hill, M.O., Preston, C.D., Roy, D.B., 2008. Do urban areas act as foci for the spread of alien plant species? An assessment of temporal trends in the UK. *Diversity and distributions* DOI: 10.1111/j.1472-4642.2008.00539.x.
- Clavel, J., 2007. Spécialistes et généralistes face aux changements globaux : Approches comportementales et évolutives. PhD thesis Thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 249 pp.
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimaki, J., Kaisanlahti-Jokimaki, M.-L., Dinetti, M., 2006. Avifauna homogenisation by urbanisation: Analysis at different European latitudes. *Biological Conservation* 127, 336-344.
- Clergeau, P., Jokimäki, J., Savard, J.-P.L., 2001. Are urban bird communities influenced by the bird diversity of adjacent landscapes? *Journal of Applied Ecology* 38, 1122–1134.
- Crooks, K.R., Suarez, A.V., Bolger, D.T., 2004. Avian assemblages along a gradient of urbanization in a highly fragmented landscape. *Biological Conservation* 115, 451-462.
- Deutschewitz, K., Lausch, A., Kuhn, I., Klotz, S., 2003. Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. *Global Ecology and Biogeography* 12, 299-311.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A., Jiguet, F., 2007. Functional Homogenization Effect of Urbanization on Bird Communities. *Conservation Biology* 21, 741-751.
- Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117, 507-514.
- Eriksson, O., 1995. Seedlings recruitment in deciduous forest herbs: the effects of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora* 190, 65-70.
- Florgård, C., 2000. Long-term changes in indigenous vegetation preserved in urban areas. *Landscape and Urban Planning* 52, 101-116.
- Fournier, P., 1947. Les quatre Flores de France (Corse comprise) : Générale, Alpine, Méditerranéenne, Littorale. Le Chevallier, Mouscron (Belgium), pp. 1093.
- Godefroid, S., Koedam, N., 2003a. Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city-forest ecotone. *Landscape and Urban Planning* 65, 169-185.
- Godefroid, S., Koedam, N., 2003b. How important are large vs. small forest remnants for the conservation of the woodland flora in an urban context? *Global Ecology and Biogeography* 12, 287-298.
- Groffman, P., Pouyat, R.V., Cadenasso, M.L., Zipperer, W.C., Szlavecz, K., Yesilonis, I.D., Band, L.E., Brush, G.S., 2006. Land use context and natural soil controls on plant community composition and soil nitrogen and carbon dynamics in urban and rural forests. *Forest Ecology and Management* 236, 177-192.
- Guirado, M., Pino, J., Rodà, F., 2006. Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge. *Global Ecology & Biogeography* 15, 50-62.
- Hahs, A.K., McDonnell, M.J., 2006. Selecting independent measures to quantify Melbourne's urban-rural gradient. *Landscape and Urban Planning* 78, 435-448.
- Hobbs, E.R., 1988. Species richness of urban patches and implications for urban landscape diversity. *Landscape Ecology* 1, 141-152.

- Kaye, J.P., Groffman, P.M., Grimm, N.B., Baker, L.A., Pouyat, R.V., 2006. A distinct urban biogeochemistry? *Trends in Ecology & Evolution* 21, 192-199.
- Kitahara, M., Sei, K., Fujii, K., 2000. Patterns in the structure of grassland butterfly communities along a gradient of human disturbance: further analysis based on the generalist/specialist concept. *Population Ecology* 42, 135-144.
- Knapp, S., Kühn, I., Mosbrugger, V., Klotz, S., 2008. Do protected areas in urban and rural landscapes differ in species diversity? *Biodiversity and Conservation*.
- Kowarik, I., 2005. Wild urban woodlands: towards a conceptual framework. In *Wild Urban Woodlands*, eds. I. Kowarik, S. Körner. Springer-Verlag Berlin, Berlin.
- Kühn, I., Brandl, R., Klotz, S., 2004. The flora of German cities is naturally species rich. *Evolutionary Ecology Research* 6, 749-764.
- Kühn, I., Klotz, S., 2006. Urbanization and homogenization - Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation* 127, 292-300.
- La Sorte, F.A., McKinney, M.L., 2007. Compositional changes over space and time along an occurrence-abundance continuum: anthropogenic homogenization of the North-American avifauna. *Journal of Biogeography* 34, 2159-2167.
- La Sorte, F.A., McKinney, M.L., 2006. Compositional similarity and the distribution of geographical range size for assemblages of native and non-native species in urban floras. *Diversity and Distributions* 12, 679-686.
- La Sorte, F.A., McKinney, M.L., Pýsek, P., 2007. Compositional similarity among urban floras within and across continents: biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange. *Global Change Biology* 13, 913-921.
- Lambdon, P.W., Lloret, F., Hulme, P.E., 2008. Do non-native species invasions lead to biotic homogenization at small scales? The similarity and functional diversity of habitats compared for alien and native components of Mediterranean floras. *Diversity & Distributions* 14, 774-785.
- Lambinon, J., Delvosalle, L., Duvigneaud, J., 1992. Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché du Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermaphytes), 4ème edn. Jardin Botanique national de Belgique, Meise, pp. 1167.
- Marchetti, M.P., Lockwood, J.L., Light, T., 2006. Effects of urbanization on California's fish diversity: Differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation* 127, 310-318.
- McDonnell, M.J., Pickett, S.T.A., Groffman, P., Bohlen, P., Pouyat, R.V., Zipperer, W.C., Parmelee, R.W., Carreiro, M.M., Medley, K., 1997. Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. *Urban Ecosystems* 1, 21-36.
- McDonnell, M.J., Pickett, S.T.A., Pouyat, R.V., 1993. The application of the ecological gradient paradigm to the study of urban effects, ed. H.a.c.o. ecosystems, pp. 174-189. Springer-Verlag, New York.
- McIntyre, N.E., Knowles-Yanez, K., Hope, D., 2000. Urban ecology as an interdisciplinary field: differences in the use of "urban" between the social and natural sciences. *Urban Ecosystems* 4, 5-24.
- McKinney, M.L., 2004a. Citizens as propagules for exotic plants: Measurement and Management Implications. *Weed Technology* 18, 1480-1483.
- McKinney, M.L., 2004b. Do exotics homogenize or differentiate communities? Roles of sampling and exotic species richness. *Biological Invasions* 6, 495-504.
- McKinney, M.L., 2002. Do human activities raise species richness? Contrasting patterns in United States plants and fishes. *Global Ecology and Biogeography* 11, 343-348.
- McKinney, M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127, 247-260.

Wania, A., Kühn, I., Klotz, S., 2006. Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany - spatial gradients of species richness. *Landscape and Urban Planning* 75, 97-110.

Article 3 :

Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France

Réponse d'espèces végétales à l'urbanisation : comparaison de bois isolés dans deux villes de l'Ouest de la France

Jeanne Vallet, Hervé Daniel, Véronique Beaujouan, Françoise Rozé

Publié dans Landscape Ecology

Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France

Jeanne Vallet · Hervé Daniel · Véronique Beaujouan ·
Françoise Rozé

Received: 1 August 2007 / Accepted: 13 October 2008 / Published online: 5 November 2008
© Springer Science+Business Media B.V. 2008

Abstract The effect of urbanization on species distribution has been extensively documented, but a main challenge in urban ecology is to better understand the factors causing different distributions among species in response to urbanization. Hence, this paper aims to compare the effects of urbanization on woodland plant assemblages in two cities and to describe species responses by using several indicators. The study was carried out in the cities of Angers and Rennes (North-Western France) where 11 isolated woodlands were surveyed along an urban–rural gradient in each city. Abundance data of spontaneous species were collected from 220 quadrats. The effect of land cover (within a 500 m buffer around each woodland) on species assemblages was investigated by Canonical Correspondence Analysis. Buildings and pavement areas were the most

significant predictors of species composition, and the effect of location in Angers or Rennes appeared on the second axis. More than 60% of the most frequent plant species were indicator of urban or rural location and their preferences were similar in the two cities. These lists of urban and rural indicator species were compared with Ellenberg's indicator values and two other indicators specific to forest environment. The species which grow preferentially in urban woodlands are species which are already known to be associated with recent forests rather than ancient forests; with hedgerows rather than woodlands. The opposite pattern was observed concerning rural species. Moreover, urban indicator species have higher optima for soil pH and soil nitrogen content than rural indicator species. Different characteristics and history of forest habitat—continuity of the forest land cover, linearity of the habitat, change in adjacent land cover and land use—could select the same species, and the responses of the latter might involve different preferences concerning soil alkalinity and nutrient status.

J. Vallet (✉) · H. Daniel · V. Beaujouan
Agrocampus Ouest, Centre d'Angers, Institut National
d'Horticulture et de Paysage, UP Paysage, 2 rue Le Nôtre,
49045 Angers Cedex 01, France
e-mail: jeanne.vallet@agrocampus-ouest.fr

H. Daniel
e-mail: herve.daniel@agrocampus-ouest.fr

V. Beaujouan
e-mail: veronique.beaujouan@agrocampus-ouest.fr

F. Rozé
Université de Rennes 1, UMR 6553 Ecobio, Campus de
Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes
Cedex, France
e-mail: Francoise.roze@univ-rennes1.fr

Keywords Understorey plant communities · Anthropogenic activities · Indicator species · Ancient forest species · Hedge habitat · Ellenberg values

Introduction

The current growth of cities is commonly regarded as one of the major threats to biological diversity (Czech

et al. 2000; McKinney 2006). Nowadays, large agricultural or semi-natural areas are being intensively transformed in their landscape composition and configuration due to urban development. The increasing human pressure affects several ecological processes at different scales: landscape organization is altered by the destruction or disturbance of existing habitats (Bastin and Thomas 1999; Clergeau et al. 2001; Godefroid and Koedam 2003), biogeochemical cycles are modified, pollution is increased (Groffman et al. 2006; Kaye et al. 2006) and local climate is modified (Benvenuti 2004; McDonnell et al. 1997). Patterns of distribution of various taxa are strongly affected by these changes (Blair 2004; Fudali 1996; Germaine and Wakeling 2001; Godefroid and Koedam 2003; Honnay et al. 1999a) and one important challenge in urban ecology today is to compare several cities to better understand the general patterns.

Impacts of urbanization on animals and especially birds have been better studied compared to less mobile taxa (McDonnell and Hahs 2008) such as plants (Bastin and Thomas 1999; Daniel and Lecamp 2004; Malmivaara et al. 2002). Nevertheless, three characteristics of plant communities in the urban environment are widely recognised (Godefroid and Koedam 2007; Hill et al. 2002): (1) urban plant communities contain more non-indigenous species, (2) species have adapted to high level of disturbances (ex: annual species), and (3) species of eutrophic habitats are more abundant.

An important driver of these changes is the modification of habitats along urban–rural gradients (Wania et al. 2006), but changes in plant communities in the same habitat type along urban–rural gradients remain largely unknown (Sadler et al. 2006). Small woodlands can be a good example for such study because woodlands are relatively easy to find in both urban and rural areas (contrary to large forests which are often absent from many cities) and comparable when they are poorly managed. Moreover, many studies were carried out on the impact of human activities on woodland vegetation (Brunet and Von Oheimb 1998; Hermy et al. 1999; Honnay et al. 1999b; Jacquemyn et al. 2001; Kolb and Diekmann 2004; Verheyen and Hermy 2004; Vojta 2007) but mainly in rural landscapes (Guirado et al. 2007). The knowledge about woodland vegetation in rural context can help better understand the impact of urbanization on forest vegetation.

The aim of this paper is to assess the effects of urbanization on plant assemblages in woodlands of two cities, and to compare plant species response to urbanization with their responses to different characteristics and history of forest habitat described by other authors. The objectives of this study were to: (1) evaluate the relative importance of urban context on the structuration of plant assemblages in woodlands, (2) compare the species response to urbanization in two different cities and (3) characterize plant response to urbanization with indicator values: the Ellenberg values and with indicators specific to forest environment, i.e. the ancient plant forest species list of Europe (Hermy et al. 1999) and a list established by McCollin et al. (2000) indicating whether species are more commonly found in hedges or in woodlands.

Methods

Study area and data collection

The study was carried out in the cities of Angers (47°28' N; 0° 33'W) and Rennes (48°06'N; 1°40'W) in Western France. These two cities belong to the same geological area, the Massif Armoricaïn, and are characterized by an oceanic climate (average annual rainfall in Rennes: 677 mm, Angers: 668 mm; average annual temperature in Rennes: 11.7°C, Angers: 11.9°C (METEO-FRANCE Ouest 2007)). In the two cities, bedrocks are acidic (mainly schist and altered granite). The Angers conurbation area has about 283,000 inhabitants and covers an area of 510 km²; the Rennes conurbation has about 400,000 inhabitants and covers an area of 610 km².

In the two cities, woodlands fulfilling the following criteria were selected: (1) the studied forest patches were about 1 ha, had to be isolated and situated on acidic rocks, (2) the canopy layer had to be dominated by a mixture of *Quercus robur* and *Castanea sativa* (we excluded wet woodlands, usually dominated by *Fraxinus excelsior* or *Alnus glutinosa*), and (3) the majority of the species of the understory layer had to be not planted, not sown (definition of indigenous vegetation sensu Flørgård (2000) and Millard (2004)).

Twenty-two woodland study sites—11 in each city—were selected and surveyed. The sites were located along urban–rural gradient originating in

urban centres and ending in more rural areas—these rural areas being located at distances of 15 km from the city centres.

Urbanization is a complex process which depends on human land use and deals with socio-economic and geographic aspects (Hahs and McDonell 2006; McIntyre et al. 2000). However, land cover can be used as an indicator of the degree of urbanization of sites (Blair 2004). To evaluate the position of the 22 woodlands along the urban–rural gradient in each city, we mapped them using a Geographical Information System (GIS) using ArcView 3.2 (ESRI 1998). Land cover type was digitized from aerial photographs within a 500 m buffer around each station and used as an indicator of the position of woodlands along the urban–rural gradients (Blair 2004). Six categories of land cover were delineated: buildings, pavement, herbaceous areas, crops, water and woodland. The surface area of each category was calculated.

Floristic data were collected from Mid-June to end of July 2006 allowing us to detect some vernal plants (dead leaves of *Anemone nemerosa*, infrutescences of *Hyacinthoides non-scripta* for example) and the aestival plants. All species were considered, but we excluded tree species (i.e. all species whose mean height is more than 10 m according to Rameau et al. (1994)) from our analyses since their presence in woodlands is often influenced by historical management practices (McCollin et al. 2000). The biological nomenclature follows Lambinon et al. (1992).

Within each station, ten 30 m² quadrats were sampled for a total of 220 quadrats; their positions were pre-determined on GIS according to the following rules. Five 3 × 10 m quadrats were established at the edge of the woodland (i.e. less than 6 m from the limit delimited by the external tree trunks) and were positioned equidistant from each other; the other five were 5 × 6 m and were located at regular intervals in the core area (i.e. more than 6 m from the boundary of the woodland) at more than 15 m from each other. We used the Braun-Blanquet scale (Braun-Blanquet 1965) to evaluate species abundance.

Collection of plant species attributes

We collected Ellenberg values for light, moisture, soil pH, soil nitrogen content, temperature and continentality (Ellenberg et al. 1991; Hill et al. 1999). In fact, the preference of species for these factors is often

decisive to explain their distribution. Ellenberg et al. (1991) assigned a value to each species according to the environmental characteristics of habitats where they occur, on the following scales: Light (scale 1: plants of deep shade through to 9: plants of full sun); Moisture (scale 1: extreme dryness, to 9: wetland plants with categories 10–12 for submerged plants in aquatic habitats); Reaction (scale of soil acidity from 1: calcifuges, to 9: calcicoles); Nitrogen (scale from 1: extremely infertile soils, to 9: extremely fertile soils); Temperature (scale from 1: cold indicators found only in alpine zones, to 9: Mediterranean species); and Continentality (scale 1: extreme continental species, to 9: oceanic plants of Western Europe which are rare in the East). We used recalibrated values established for Britain (Hill et al. 1999) for the first four values (light, moisture, soil pH and nitrogen) because the latter are considered more adapted to the flora of North-Western Europe than the original values (Godefroid and Koedam 2004).

In order to compare the response of forest plants to urbanization with their response to different characteristics and history of forest habitat which can be linked with human activities, we gathered additional information from two papers. The first indicator concerning the response of plant species to forest age was extracted from Hermy et al. (1999) summarising the differential distribution of species according to the age of forests. Hermy et al. (1999) compile 32 literature sources from eight European countries to establish a list of the species that have been found associated with ancient forests. The second indicator (McCollin et al. 2000) deals with the preference of plant species for hedgerows or woodlands. Hedgerows can be seen as an anthropogenic habitat for forest species because they were established by humans, they are linear habitats largely influenced by edge effect. There is evidence that even if hedge flora contains forest species, differences can be found in the composition of plant communities between woodlands and hedges (Roy and Blois 2006). We selected the article of McCollin et al. (2000) because the study was carried out in the same biogeographical area and the species pool was largely similar to that of our study. Moreover, they provided a detailed list of the response of each species they encountered. They gave for example a Habitat Preference Index (HPI) to each species, which took into account the relative frequency of species in woodlands and hedgerows. If the HPI is positive, species appear

more frequently in woodlands and if it is negative, species are more frequent in hedgerows. In McCollin et al. (2000), values are computed in three different landscape types (arable, pastoral and marginal landscapes). In this study, we present the HPI for these three different landscapes and compute the mean HPI values. We also examine the consistency of species behaviour (i.e. always negative or always positive values of the HPI) in the three types of landscape.

Data analysis

A Principal Component Analysis (PCA) using the percentage of the six land cover classes (pavement, buildings, herbaceous areas, crops, woodlands and water) as active variables was first carried out to assess landscape variation in each woodland buffer. The aim was to study the structure and hierarchy of the different land cover variables and to select the most relevant variables (i.e. those variables that were correlated with the first axis) to determine the position of the woodlands along the urban–rural gradient.

We used a constrained ordination to detect patterns in species assemblages that are related to environmental variation. Rarely collected taxa (less than 3% i.e. 7 occurrences) were removed from the vegetation data set to prevent distortion in our analysis. The coefficients of Braun-Blanquet were transformed by using the mean cover values for the different classes. First, a Detrended Correspondance Analysis (DCA) was used on floristic data to obtain estimates of gradient lengths in standard deviation units of species turnover (Ter Braak and Smilauer 2002). These results helped in the decision on whether to use a linear or unimodal approach to the data. The results of the DCA indicated that a Canonical Correspondence Analysis (CCA) was more appropriate for our data than a RDA (Redundancy Analysis). The CCA was carried out with CANOCO 4.53 (Ter Braak and Smilauer 2004). The environmental data included six quantitative variables: percentages of land cover classes and a dummy variable indicating in which city (Angers or Rennes) the woodland was from. We selected the best predictors using a forward selection procedure, a multivariate extension of the stepwise regression method, using a 0.05 significance cut-off point. A split-plot restriction in the permutation procedure was applied to take into account the nested structure of our relevés (quadrats in woodlands) (Ter Braak and Smilauer 2002). As our

aim was to explain variability between woodlands, whole-plots were freely exchangeable and no permutation was carried out at split-plot level.

An indicator species analysis (Dufrêne and Legendre 1997) was then carried out to determine species responses to the urban–rural gradient. This analysis takes into account both frequency and abundance (mean cover values for the Braun-Blanquet classes) of species in a particular group (in our study, groups of urban and rural quadrats) and produces an indicator value for each species. We tested the statistical significance using a Monte-Carlo technique (999 permutations were used). Analyses were carried out with PC-ORD 4.25 (McCune and Mefford 1999) for each city and for the whole data set. Then we tested the distribution of indicator species according to the Ellenberg's values (light, moisture, reaction, nitrogen, temperature and continentality) by using a Fisher exact test for count data.

Results

Characterization of the urban–rural gradient

The first two axes of the PCA together explained 76% of the total inertia of the dataset (not shown). The first axis (variance explained: 55%) showed a clear opposition between crops on the one hand and buildings and pavement on the other hand, and corresponded clearly to the urban–rural gradient. The second axis (variance explained: 21%) was mainly correlated to woodland areas in the buffer area. According to this analysis, the percentage of buildings, pavement and crops are the main variables structuring the dataset that can be used to summarize information about the position of woodlands along the urban–rural gradients (Fig. 1). Finally, ten woodlands (with more than 8% of buildings and pavement cover and less than 20% of crop cover) were considered urban and twelve rural (less than 4% of buildings and pavement cover and more than 30% of crop cover); they were equitably distributed between the two cities.

Plant assemblages according to the urban–rural gradient

We recorded 132 understory species; twelve of them are non-indigenous. The total richness was slightly

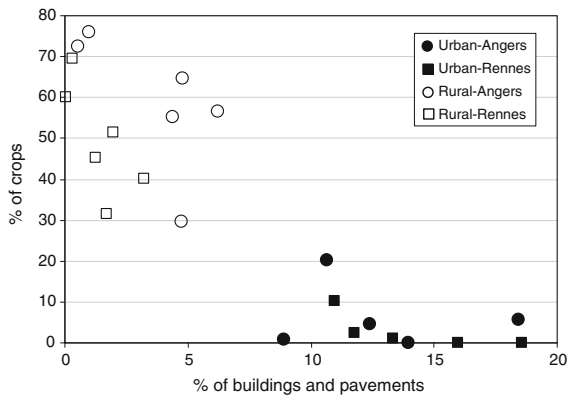


Fig. 1 Classification of the 22 woodlands, according to the percentages of crops, buildings and pavement as land cover types in a radius of 500 m around each woodland

higher in Angers woodlands than in Rennes ones (106 and 86 species, respectively); 60 species were recorded in both cities. Urban woodlands had slightly greater total species richness than rural woodlands (107 and 85 species, respectively) and they had 60 species in common.

Forty five species had more than 3% frequency rate and were used in further analyses. Only three non-indigenous species (*Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis*, *Viburnum tinus*) were frequent enough to be included in this pool of species. Three variables were selected by the forward selection procedure of the CCA ordination (Table 1).

The first axis (percentage variance of species data: 4.9; of species–environment relation: 60.4) is clearly associated with the proportion of impervious surfaces surrounding the studied woodlands (Fig. 2): buildings and pavement. It indicates differences in composition along the urban–rural gradient. The three non-indigenous species—*Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis* and *Viburnum tinus*—but also indigenous species such as *Anthriscus sylvestris*, *Geranium robertianum*, *Arum maculatum*, *Geum urbanum*, *Alliaria petiolata*, *Urtica*

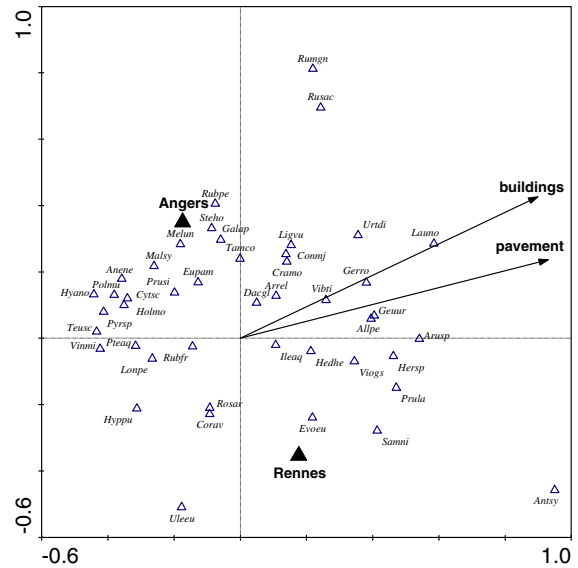


Fig. 2 Biplot of canonical correspondence analysis (CCA) representing environmental variables selected by the forward selection procedure and species position. The abbreviations for indigenous species are given in table 3 and for the three non-indigenous species they are: Launo: *Laurus nobilis*, Prula: *Prunus laurocerasus*, Vibti: *Viburnum tinus*)

dioica, *Sambucus nigra* are associated with a large cover of impervious surfaces around woodlands, therefore with urban areas. Other species are negatively associated with the presence of impervious surfaces around the woodland: *Teucrium scorodonia*, *Vinca minor*, *Pyrus* sp., *Pteridium aquilinum*, *Lonicera periclymenum*, *Hypericum pulchrum* in particular. The second axis (percentage variance of species data: 1.8; of species–environment relation: 23) expresses differences in species composition according to the city the woodland is from (Angers or Rennes) (Fig. 2). *Rumex gr. nemorosus*, *Ruscus aculeatus*, *Rubia peregrina* are strongly associated with woodlands from the city of Angers whereas *Anthriscus aculeatus* and *Ulex europaeus* are found in woodlands from the city of Rennes.

Table 1 Variables (land cover percentage, city location) forward selected by the canonical correspondence analysis (CCA) and their correlations with the first two canonical axes

Selected variables	Forward selection		Correlations with canonical axes	
	F-ratio	P-value	Axis 1	Axis 2
Pavement	8.33	<0.001	0.73	0.16
City location	4.82	<0.001	−0.32	0.54
Buildings	3.78	0.024	0.70	0.29

tel-00409694, version 2 - 2 Sep 2009

Indicator species in rural and urban woodlands

We computed the indicator values for the 45 more frequently encountered species (Table 2). Among these species, if both cities were taken together, 60% were indicators of urban or rural location. The number of urban and rural indicator species was more or less similar (15 and 13 species respectively). The preference of species for either urban or rural woodlands was largely consistent in both cities except for *Hyacinthoides non scripta* and *Sambucus nigra*. The majority of species (89%) were asymmetrical indicators (Dufrêne and Legendre 1997) because their indicator values were inferior to 55%. We excluded the three non-indigenous species from the following analysis because of a lack of available data.

Ellenberg's values for soil pH and nitrogen content differed significantly between urban and rural indicator species (Fisher exact test: P -value for soil pH = 0.006 and P -value for soil nitrogen content = 0.03). 83% of urban indicator species reached level 7 of the scale of Ellenberg (indicator of weakly acid to weakly basic soils, never found in very acid soils) whereas 85% of rural indicator species had a value of 6 or less (from acid to neutral soils) (Fig. 3). Concerning soil nitrogen content, all urban indicator species were situated in classes 5 to 8 with 50% of species in class 7 (i.e. plants often found in richly fertile places). Concerning rural indicator species, 38% had their optimum on infertile sites (level 3 of the Ellenberg's scale) but 46% of these rural species were situated at levels 6 and 7. No significant differences were observed concerning light, soil moisture, temperature and continentality.

According to the list of ancient forest species established by Hermy et al. (1999), 69% of rural species were considered as ancient forest species whereas only one species indicator of the urban areas was an ancient forest species (Table 3). The Habitat Preference Index (HPI) of McCollin et al. (2000) revealed a pattern consistent with our indicator species list. Among our rural species (69% of these species available in McCollin's list), 89% preferred woodlands: only one species (*Rubus fruticosus*) had a negative value (HPI average of the three landscapes) but its response was not consistent in the three landscapes studied in McCollin's paper (2000). Among our urban species (69% of these species available in McCollin's list), 33% of them preferred

hedgerows. The response of 60% of the urban species that preferred woodlands was not consistent with information in McCollin et al. (2000).

Discussion

Effect of urbanization on the composition of understory plant assemblages in two cities

This study shows that many species (*Anthriscus sylvestris*, *Ulex europaeus*, *Rubia peregrina*, *Rumex gr. nemerosus* and *Ruscus aculeatus* in particular) were encountered in only one city, although the two cities belong to the same biogeographical area. All of them are common in the two studied regions; there was no obvious explanation for this distribution. Nevertheless, our results show that plant assemblages appear more profoundly impacted by the urban–rural gradient than by their geographic location in the city (Angers or Rennes) (Fig. 2).

Modifications of the flora occurring along the urban–rural gradient affect both non-indigenous and indigenous species. Non-indigenous species were effectively mainly present in urban woodland relevés, but represented only a few species (12 in total) and often sparse in the dataset. Actually, non-indigenous species are often recognized as a major characteristic of urban plant assemblages (Wania et al. 2006) but not necessarily in abundance (Hill et al. 2002). They are often found in disturbed habitats and human-made structures such as pavements, walls, rubble etc. (Roy et al. 1999). Our study shows that in habitats where disturbances are relatively limited, such as forest habitats, non-indigenous species are not dominant, which is in accordance with Rooney et al. (2004) who also found that even if non-indigenous species have colonized fragments of forest, forest communities remain largely dominated by native species. It may be due to the very selective environmental filters such as shade and leaf litter that are present in forests.

Concerning indigenous species, the distribution of more than 60% of the frequent species (threshold of frequency of 3% in quadrats) is modified by urbanization (Table 2) with almost an equal number of rural or urban preferences. The majority (24 out of 27 indicator species) are considered asymmetrical indicators (because their indicator values are inferior to 55%), they are thus considered to be accidental or

Table 2 List of plants grouped according to the indicator value analysis (Dufrêne et Legendre, 1997) of urban or rural distribution, calculated for the two cities together and for each city separately

Species	Two cities together			Angers			Rennes			Species frequency (%)
	Maxgrp	IV	Sig	Maxgrp	IV	Sig	Maxgrp	IV	Sig	
Rural indicator species										
<i>Rubus fruticosus</i>	Rur	61.6	***	Rur	50.8	n.s.	Rur	72.9	***	81.7
<i>Lonicera periclymenum</i>	Rur	58.1	***	Rur	59.6	***	Rur	57.7	***	49.3
<i>Corylus avellana</i>	Rur	23.3	**	Rur	22.2	**	Rur	25.6	n.s.	26.6
<i>Teucrium scorodonia</i>	Rur	30.1	***	Rur	38.0	***	Rur	22.0	*	22.7
<i>Pteridium aquilinum</i>	Rur	27.0	***	Rur	27.8	*	Rur	27.8	**	20.5
<i>Polygonatum multiflorum</i>	Rur	21.7	***	Rur	37.4	***	Rur	6.7	n.s.	16.6
<i>Holcus mollis</i>	Rur	17.9	**	Rur	28.7	**	Rur	7.4	n.s.	13.1
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	Rur	21.9	***	Rur	45.0	***	Urb	2.0	n.s.	12.2
<i>Pyrus</i> sp.	Rur	13.3	*	Rur	19.3	*	Rur	8.3	n.s.	10.9
<i>Vinca minor</i>	Rur	11.6	**	Rur	13.3	*	Rur	9.8	n.s.	6.6
<i>Anemone nemorosa</i>	Rur	8.1	*	Rur	16.2	*	Abs	–	–	4.8
<i>Hypericum pulchrum</i>	Rur	8.3	**	Rur	8.3	n.s.	Rur	8.3	n.s.	4.4
<i>Ulex europaeus</i>	Rur	6.7	*	Abs	–	–	Rur	13.3	*	3.5
Urban indicator species										
<i>Hedera helix</i>	Urb	66.8	***	Urb	64.2	***	Urb	69.8	***	89.1
<i>Crataegus monogyna</i>	Urb	25.5	**	Urb	27.8	n.s.	Urb	24.2	**	27.5
<i>Geum urbanum</i>	Urb	25.1	***	Urb	11.2	n.s.	Urb	38.0	***	14.4
<i>Arum maculatum</i>	Urb	35.8	***	Urb	13.7	**	Urb	58.0	***	14.0
<i>Sambucus nigra</i>	Urb	17.9	**	Rur	7.9	n.s.	Urb	36.1	***	12.3
<i>Prunus laurocerasus</i>	Urb	20.3	***	Urb	9.5	n.s.	Urb	31.0	***	12.3
<i>Alliaria petiolata</i>	Urb	16.0	***	Urb	10.0	*	Urb	22.0	***	10.0
<i>Geranium robertianum</i>	Urb	17.8	***	Urb	11.6	*	Urb	24.0	***	9.6
<i>Urtica dioica</i>	Urb	18.0	***	Urb	10.0	*	Urb	26.0	***	7.9
<i>Laurus nobilis</i>	Urb	16.0	***	Urb	12.0	*	Urb	20.0	***	7.3
<i>Conopodium majus</i>	Urb	12.7	***	Urb	17.6	**	Urb	8.0	*	6.1
<i>Rumex sanguineus</i>	Urb	8.8	**	Urb	13.6	*	Urb	4.0	n.s.	5.2
<i>Heracleum sphondylium</i>	Urb	11.0	***	Urb	2.0	n.s.	Urb	20.0	***	4.8
<i>Anthriscus sylvestris</i>	Urb	8.0	**	Abs	–	–	Urb	16.0	**	3.5
<i>Viburnum tinus</i>	Urb	7.0	**	Urb	10.0	*	Urb	4.0	n.s.	3.2
Non indicator species										
<i>Ilex aquifolium</i>	Rur	16.1	n.s.	Rur	23.6	n.s.	Rur	20.4	n.s.	30.6
<i>Ruscus aculeatus</i>	Urb	14.1	n.s.	Urb	28.2	n.s.	Abs	–	–	16.2
<i>Prunus spinosa</i>	Rur	13.2	n.s.	Rur	20.6	n.s.	Urb	5.8	n.s.	15.3
<i>Tamus communis</i>	Urb	8.0	n.s.	Rur	15.5	n.s.	Urb	16.0	***	12.7
<i>Galium aparine</i>	Urb	7.9	n.s.	Urb	11.5	n.s.	Urb	3.5	n.s.	12.2
<i>Rosa arvensis</i>	Rur	9.2	n.s.	Rur	10.3	n.s.	Urb	8.4	n.s.	11.8
<i>Dactylis glomerata</i>	Rur	4.7	n.s.	Rur	3.1	n.s.	Urb	6.5	n.s.	10.5
<i>Stellaria holostea</i>	Rur	4.8	n.s.	Rur	8.0	n.s.	Urb	7.8	n.s.	9.2
<i>Ligustrum vulgare</i>	Rur	4.4	n.s.	Rur	11.2	n.s.	Urb	4.0	n.s.	8.3
<i>Cytisus scoparius</i>	Rur	6.8	n.s.	Rur	7.6	n.s.	Rur	8.3	n.s.	7.4

Table 2 continued

Species	Two cities together			Angers			Rennes			Species frequency (%)
	Maxgrp	IV	Sig	Maxgrp	IV	Sig	Maxgrp	IV	Sig	
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	Rur	3.3	n.s.	Rur	9.4	n.s.	Urb	6.0	n.s.	5.7
<i>Viola reichenbachiana</i>	Urb	5.2	n.s.	Rur	5.0	n.s.	Urb	11.2	*	5.7
<i>Arrhenatherum elatius</i>	Urb	5.8	n.s.	Rur	4.4	n.s.	Urb	10.0	*	5.2
<i>Melica uniflora</i>	Rur	4.2	n.s.	Rur	8.3	n.s.	Abs	–	–	5.2
<i>Rubia peregrina</i>	Urb	4.4	n.s.	Urb	8.8	n.s.	Abs	–	–	5.2
<i>Malus sylvestris</i>	Rur	3.0	n.s.	Rur	6.0	n.s.	Abs	–	–	4.4
<i>Evonymus europaeus</i>	Urb	3.3	n.s.	Rur	5.0	n.s.	Urb	8.0	*	3.1

IV: indicator value, *Maxgrp* group (urban or rural) where each species is the most frequent and abundant, *Rur* rural indicator species ($n = 15$), *Urb* urban indicator species ($n = 12$), *Abs* absence of the species, *Sig* significance of the test of Monte Carlo

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; n.s.: not significant

anecdotal species according to Dufrêne and Legendre (1997). However in both cities, the species responses were largely consistent. This indicates that even if they were not sufficiently abundant and frequent to constitute a symmetrical indicator, the large consistency of results between the two cities reinforced their indicative power concerning the urban and rural areas. Roy et al. (1999) noted that woodland plants (in particular *Lonicera periclymenum* and *Teucrium scorodonia*) were strongly negatively associated with urbanization: they hypothesized that this pattern was mainly induced by the negative association between woodland and urban areas in term of land cover. This negative association is probably an important part of the explanation, but we observed that it was not the only one: indeed, some of these woodland species

were less common in woodland habitat located in an urban context than in a rural context. A better understanding of this contrasted distribution of plants is necessary to assess how the flora of woodlands can be conserved in urban environment.

Characteristics of urban and rural indicator species

Urban and rural species differed significantly concerning their preference for nitrogen and soil pH (Fig. 3). This corresponds to a well-known characteristic of urban flora (Godefroid and Koedam 2007); many habitats in urban environments are rich in nutrients (occurrence of mortar, cement, waste...). Soils of urban forests have been shown to have a

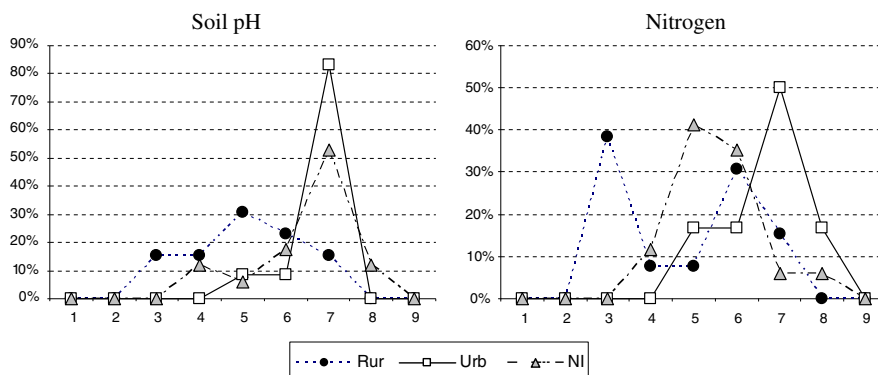


Fig. 3 Frequency distribution of Ellenberg indicator values (soil pH and nitrogen) for the three groups of species: Rur: rural indicator species ($n = 13$), Urb: urban indicator species ($n = 12$), NI: non indicator species ($n = 17$). Differences in

frequencies between urban and rural groups of species were tested by a Fisher exact test: for reaction, P -value = 0.006**; for nitrogen, P -value = 0.03*

Table 3 Available characteristics of the 42 species according to: Urban–rural preference in this study

Species names	Abbreviations	Preference group of species concerning urbanization ^a	Ancient forest species ^b	HPI in arable landscape ^c	HPI in pastoral landscape ^c	HPI in marginal landscape ^c	Mean of HPI between the three landscapes ^c	Consistency of species response between landscapes ^c
<i>Rubus fruticosus</i>	Rubfr	Rur		-4.3	-10.0	13.9	-0.1	No
<i>Lonicera periclymenum</i>	Lonpe	Rur	x	13.3	23.6	2.8	13.2	Yes
<i>Corylus avellana</i>	Corav	Rur	x	-	-	-	-	-
<i>Teucrium scorodonia</i>	Teusc	Rur		6.4	5.2	5.7	5.7	Yes
<i>Pteridium aquilinum</i>	Pieaq	Rur	x	18.9	24.6	26.5	23.3	Yes
<i>Polygonatum multiflorum</i>	Polmu	Rur	x	1.1	-	-	1.1	-
<i>Holcus mollis</i>	Holmo	Rur		9.2	-0.1	10.9	6.7	No
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	Hyano	Rur	x	12.0	27.5	5.8	15.1	Yes
<i>Pyrus</i> sp.	Pyrsp	Rur	x	-	-	-	-	-
<i>Vinca minor</i>	Vinni	Rur	x	-	-	-	-	-
<i>Anemone nemorosa</i>	Anene	Rur	x	1.1	4.0	5.7	3.6	Yes
<i>Hypericum pulchrum</i>	Hyppu	Rur	x	2.1	5.4	1.9	3.1	Yes
<i>Ulex europaeus</i>	Uleeu	Rur		-	-	-	-	-
<i>Hedera helix</i>	Hedhe	Urb		-10.9	-16.5	-1.5	-9.6	Yes
<i>Crataegus monogyna</i>	Cramo	Urb		-	-	-	-	-
<i>Geum urbanum</i>	Geuur	Urb		12.6	9.8	-0.7	7.2	No
<i>Arun maculatum</i>	Aruma	Urb		-0.1	4.8	-	2.3	No
<i>Sambucus nigra</i>	Samni	Urb		-	-	-	-	-
<i>Alliaria petiolata</i>	Allpe	Urb		-10.5	-6.1	-0.7	-5.8	Yes
<i>Geranium robertianum</i>	Gerro	Urb		10.1	-1.0	3.7	4.3	No
<i>Urtica dioica</i>	Urtidi	Urb		-39.3	-39.7	-1.4	-26.8	Yes
<i>Conopodium majus</i>	Connj	Urb	x	-	4.5	1.6	3.1	Yes
<i>Rumex gr. nemorosus</i>	Rumgn	Urb		2.2	1.6	3.5	2.4	Yes
<i>Heracleum sphondylium</i>	Hersp	Urb		-	-	-	-	-
<i>Anthriscus sylvestris</i>	Antsy	Urb		-31.0	-18.2	-1.5	-16.9	Yes
<i>Ilex aquifolium</i>	Ileaq	NI	x	-	-	-	-	-
<i>Ruscus aculeatus</i>	Rusac	NI	x	-0.4	-	-	-0.4	-
<i>Prunus spinosa</i>	Prusi	NI		-	-	-	-	-
<i>Tamus communis</i>	Tamco	NI	x	-	-	-	-	-
<i>Galium aparine</i>	Galap	NI		-53.4	-38.7	1.0	-30.3	No
<i>Rosa arvensis</i>	Rosar	NI		-	-	-	-	-

Table 3 continued

Species names	Abbreviations	Preference group of species concerning urbanization ^a	Ancient forest species ^b	HPI in arable landscape ^c	HPI in pastoral landscape ^c	HPI in marginal landscape ^c	Mean of HPI between the three landscapes ^c	Consistency of species response between landscapes ^c
<i>Dactylis glomerata</i>	Dacgl	NI		–	–	–	–	–
<i>Stellaria holostea</i>	Steho	NI	x	–6.7	–8.3	1.6	–4.5	No
<i>Ligustrum vulgare</i>	Ligvu	NI		–	–	–	–	–
<i>Cytisus scoparius</i>	Cytsc	NI		–	–	–	–	–
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	Eupam	NI	x	3.2	4.9	–	4.0	Yes
<i>Viola gr. sylvestris</i>	Viogs	NI	x	–	0	1.4	0.7	Yes
<i>Arrhenatherum elatius</i>	Arrel	NI		–	–	–	–	–
<i>Melica uniflora</i>	Melun	NI	x	1.1	0.9	–	1.0	Yes
<i>Rubia peregriana</i>	Rubpe	NI		–	1.4	–	1.3	–
<i>Malus sylvestris</i>	Malsy	NI	x	–	–	–	–	–
<i>Evonymus europaeus</i>	Evoeu	NI	x	–	–	–	–	–

^a Indicator species of urban or rural location according to indicator value analysis (Dufrene and Legendre 1997): cf. Table 2. Rur: rural indicator species ($n = 13$), Urb: urban indicator species ($n = 12$), NI: non indicator species ($n = 17$)

^b Ancient forest species according to the list established by Hermy et al. (1999)

^c HPI: Habitat Preference Index, established according to McCollin et al. (2000), –: missing value

higher pH and higher soil nitrogen values than rural forests (Groffman et al. 2006; Kostel-Hughes et al. 1998; Pouyat et al. 2007) but implications for forest flora were rarely studied.

The comparison with the two forest plant lists we used (Hermly et al. 1999; McCollin et al. 2000) provides additional information about influences of human activities. We found a convergence between species preference for urban vs. rural woodlands; for recent vs. ancient forest; and for hedgerows vs. woodlands. Nevertheless, half of the non-indicator species are ancient forest species, which indicates that certain ancient forest species are able to withstand the modifications generated by urbanization. We can also hypothesize that because of their long life-span (Vellend et al. 2006) these ancient forest species have not responded yet to changes generated by urbanization. It is possible that similarities exist between the responses of plant species to urbanization and to the age of forests because some urban forest woodlands happen to be emergent patches which are frequent in cities (Kowarik 2005). Historical data on urban and rural woodlands is now necessary to clarify this hypothesis.

Different characteristics and history of forest habitat which can be linked to human activities—continuity of forest land cover, linearity of the habitat, change in adjacent land cover and land use—could select the same species, and the responses of the latter might involve different preferences concerning soil alkalinity and nutrient status. Another factor often mentioned to explain differential distribution of species between hedges and woodlands and between ancient vs. recent forest is their ability to disperse. Unfortunately, such an ability is difficult to demonstrate and the use of available data on dispersal type often fails to demonstrate a dispersal limitation phenomenon (Hermly et al. 1999; McCollin et al. 2000).

Overall, this study suggests that the effects of urbanization on woodland plant species can be related to other environmental modifications and may involve similar processes, especially related to habitat quality and history. Field and historical studies are needed to evaluate colonization efficiency of plant species in the urban context and how long ancient forest species can persist in an isolated woodland patch.

Acknowledgments We thank the three anonymous referees for helpful comments on the manuscript. The authors are very grateful to the “Conseil Général de Maine-et-Loire” for its

financial support, J. Bernard and I. Besse for their help in collecting field data, R. Aguejdad, L. Hubert-Moy and “Angers Loire Métropole” for providing land cover data and A. Bouillon, J. Pithon-Rivallain for checking the English. We thank also J. Means and V. Infante for their helpful comments.

References

- Bastin L, Thomas CD (1999) The distribution of plant species in urban vegetation fragments. *Landscape Ecol* 14:493–507. doi:10.1023/A:1008036207944
- Benvenuti S (2004) Weed dynamics in the Mediterranean urban ecosystem: ecology, biodiversity and management. *Weed Res* 44:341–354. doi:10.1111/j.1365-3180.2004.00410.x
- Blair R (2004) The effects of urban sprawl on birds at multiple levels of biological organization. *Ecol Soc* 9(5), art 2 available online from <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss5/art2>
- Braun-Blanquet J (1965) Plant sociology, the study of plant communities. Hafner Publishing Company, New York
- Brunet J, Von Oheimb G (1998) Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *J Ecol* 86:429–438. doi:10.1046/j.1365-2745.1998.00269.x
- Clergeau P, Jokimäki J, Savard J-PL (2001) Are urban bird communities influenced by the bird diversity of adjacent landscapes? *J Appl Ecol* 38:1122–1134. doi:10.1046/j.1365-2664.2001.00666.x
- Czech B, Krausman PR, Devers PK (2000) Economic associations among causes of species endangerment in the United States. *Bioscience* 50:593–601. doi:10.1641/0006-3568(2000)050[0593:EAACOS]2.0.CO;2
- Daniel H, Lecamp E (2004) Distribution of three indigenous fern species along a rural-urban gradient in the city of Angers, France. *Urban For Urban Green* 3:19–27. doi:10.1016/j.ufug.2004.04.001
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol Monogr* 67:345–366
- Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth V, Werner W, Paulissen D (1991) *Zaigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. *Scr Geobotanica* 18:1–248
- Florgard C (2000) Long-term changes in indigenous vegetation preserved in urban areas. *Landsc Urban Plan* 52:101–116. doi:10.1016/S0169-2046(00)00126-2
- Fudali E (1996) Distribution of bryophytes in various urban-use complexes of Szczecin (NW Poland). *Fragmenta Floristica Geobotanica* 41:717–745
- Germaine SS, Wakeling BF (2001) Lizard species distributions and habitat occupation along an urban gradient in Tucson, Arizona, USA. *Biol Conserv* 97:229–237. doi:10.1016/S0006-3207(00)00115-4
- Godefroid S, Koedam N (2003) Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city-forest ecotone. *Landsc Urban Plan* 65:169–185. doi:10.1016/S0169-2046(03)00013-6
- Godefroid S, Koedam N (2004) The impact of forest paths upon adjacent vegetation: effects of the path surfacing

- material on the species composition and soil compaction. *Biol Conserv* 119:405–419. doi:[10.1016/j.biocon.2004.01.003](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.01.003)
- Godefroid S, Koedam N (2007) Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecol* 22:1227–1239. doi:[10.1007/s10980-007-9102-x](https://doi.org/10.1007/s10980-007-9102-x)
- Groffman P, Pouyat RV, Cadenasso ML, Zipperer WC, Szlavetz K, Yesilonis ID, Band LE, Brush GS (2006) Land use context and natural soil controls on plant community composition and soil nitrogen and carbon dynamics in urban and rural forests. *For Ecol Manage* 236:177–192. doi:[10.1016/j.foreco.2006.09.002](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.09.002)
- Guirado M, Pino J, Rodà F (2007) Comparing the role of site disturbance and landscape properties on understory species richness in fragmented periurban Mediterranean forests. *Landscape Ecol* 22:117–129. doi:[10.1007/s10980-006-9009-y](https://doi.org/10.1007/s10980-006-9009-y)
- Hahs AK, McDonnell MJ (2006) Selecting independent measures to quantify Melbourne's urban-rural gradient. *Landsc Urban Plan* 78:435–448. doi:[10.1016/j.landurbplan.2005.12.005](https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2005.12.005)
- Hermý M, Honnay O, Firbank L, Grashof-Bokdam C, Lawesson JE (1999) An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biol Conserv* 91:9–22. doi:[10.1016/S0006-3207\(99\)00045-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00045-2)
- Hill MO, Mountford JO, Roy DB, Bunce RGH (1999) Ellenberg's indicator values for british plants. Technical annex. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon, UK
- Hill MO, Roy DB, Thompson K (2002) Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *J Appl Ecol* 39:708–720. doi:[10.1046/j.1365-2664.2002.00746.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00746.x)
- Honnay O, Endels P, Vereecken H, Hermý M (1999a) The role of patch area and habitat diversity in explaining native plant species richness in disturbed suburban forest patches in northern Belgium. *Divers Distrib* 5:129–141. doi:[10.1046/j.1472-4642.1999.00047.x](https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.1999.00047.x)
- Honnay O, Hermý M, Coppin P (1999b) Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *For Ecol Manage* 115:157–170. doi:[10.1016/S0378-1127\(98\)00396-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00396-X)
- Jacquemyn H, Butaye J, Hermý M (2001) Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. *J Biogeogr* 28:801–812. doi:[10.1046/j.1365-2699.2001.00590.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00590.x)
- Kaye JP, Groffman PM, Grimm NB, Baker LA, Pouyat RV (2006) A distinct urban biogeochemistry? *Trends Ecol Evol* 21:192–199. doi:[10.1016/j.tree.2005.12.006](https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.12.006)
- Kolb A, Diekmann M (2004) Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *J Veg Sci* 15:199–208. doi:[10.1658/1100-9233\(2004\)015\[0199:EOEHCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2004)015[0199:EOEHCA]2.0.CO;2)
- Kostel-Hughes F, Young TP, Carreiro MM (1998) Forest leaf litter quantity and seedling occurrence along an urban-rural gradient. *Urban Ecosyst* 2:263–278. doi:[10.1023/A:1009536706827](https://doi.org/10.1023/A:1009536706827)
- Kowarik I (2005) Wild urban woodlands: towards a conceptual framework. In: Kowarik I, Körner S (eds) *Wild urban woodlands*. Springer-Verlag Berlin, Berlin
- Lambinon J, Delvosalle L, Duvigneaud J (1992) *Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché du Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermaphytes)*. Jardin Botanique national de Belgique, Meise
- Malmivaara M, Löfström I, Vahna-majamaa I (2002) Anthropogenic effects on understorey vegetation in Myrtillus type urban forests in Southern Finland. *Silva Fenn* 36:367–381
- McCollin D, Jackson JI, Bunce RGH, Barr CJ, Stuart R (2000) Hedgerows as habitat for woodland plants. *J Environ Manage* 60:77–90. doi:[10.1006/jema.2000.0363](https://doi.org/10.1006/jema.2000.0363)
- McCune B, Mefford MJ (1999) PC-ORD 4.25: multivariate analysis of ecological data. MjM Software, Gleneden Beach, U.S.A
- McDonnell MJ, Hahs AK (2008) The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: current status and future directions. *Landscape Ecol*. doi:[10.1007/s10980-008-9253-4](https://doi.org/10.1007/s10980-008-9253-4)
- McDonnell MJ, Pickett STA, Groffman P, Bohlen P, Pouyat RV, Zipperer WC, Parmelee RW, Carreiro MM, Medley K (1997) Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. *Urban Ecosyst* 1:21–36. doi:[10.1023/A:1014359024275](https://doi.org/10.1023/A:1014359024275)
- McIntyre NE, Knowles-Yanez K, Hope D (2000) Urban ecology as an interdisciplinary field: differences in the use of “urban” between the social and natural sciences. *Urban Ecosyst* 4:5–24. doi:[10.1023/A:1009540018553](https://doi.org/10.1023/A:1009540018553)
- McKinney ML (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol Conserv* 127:247–260. doi:[10.1016/j.biocon.2005.09.005](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005)
- METEO-FRANCE Ouest D.E. (2007) Bilan climatologique de l'année 2006 sur le Nord-Ouest de la France
- Millard A (2004) Indigenous and spontaneous vegetation: their relationship to urban development in the city of Leeds, UK. *Urban For Urban Green* 3:39–47. doi:[10.1016/j.ufug.2004.04.004](https://doi.org/10.1016/j.ufug.2004.04.004)
- Pouyat RV, Yesilonis ID, Russell-Anelli J, Neerchal NK (2007) Soil chemical and physical properties that differentiate urban land-use and cover types. *Soil Sci Soc Am J* 71:1010–1019
- Rameau JC, Mansion D, Dumé G (1994) *Flore forestière française: guide écologique illustré. vol 1: Plaines et collines*. Institut pour le développement forestier, Dijon-Quetigny
- Rooney TP, Wiegmann SM, Rogers DA, Waller DM (2004) Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conserv Biol* 18:787–798. doi:[10.1111/j.1523-1739.2004.00515.x](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00515.x)
- Roy DB, Hill MO, Rothery P (1999) Effects of urban land cover on the local species pool in Britain. *Ecography* 22:507–517
- Roy V, Blois Sd (2006) Using functional traits to assess the role of hedgerow corridors as environmental filters for forest herbs. *Biol Conserv* 130:592–603. doi:[10.1016/j.biocon.2006.01.022](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.01.022)

- Sadler JP, Small EC, Fiszpan H, Telfer MG, Niemela J (2006) Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban-rural gradient using woodland carabid assemblages. *J Biogeogr* 33:1126–1138. doi: [10.1111/j.1365-2699.2006.01476.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01476.x)
- Ter Braak CJF, Smilauer P (2002) *CANOCO Reference Manual and CANODRAW for Windows User's Guide version 4.5*. Microcomputer Power, Ithaca, NY
- Ter Braak CJF, Smilauer P (2004) *Canoco for Windows 4.53*. Biometris, Wageningen, The Netherlands
- Vellend M, Verheyen K, Jacquemyn H, Kolb A, Calster HV, Peterken G, Hermy M (2006) Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87:542–548. doi: [10.1890/05-1182](https://doi.org/10.1890/05-1182)
- Verheyen K, Hermy M (2004) The relative importance of dispersal limitation of vascular plants in secondary forest succession in Muizen Forest, Belgium. *J Ecol* 89:829–840. doi: [10.1046/j.0022-0477.2001.00596.x](https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00596.x)
- Vojta J (2007) Relative importance of historical and natural factors influencing vegetation of secondary forests in abandoned villages. *Preslia* 79:223–244
- Wania A, Kühn I, Klotz S (2006) Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany—spatial gradients of species richness. *Landsc Urban Plan* 75:97–110. doi: [10.1016/j.landurbplan.2004.12.006](https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.12.006)

Article 4 :

On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity

Le défi de traiter divers types de variables : application pour améliorer l'évaluation de la diversité fonctionnelle

Sandrine Pavoine, Jeanne Vallet, Anne-Béatrice Dufour, Sophie Gachet, Hervé Daniel

Publié dans Oikos

Cet article est issu d'une collaboration avec des statisticiens amorcée dans le cadre d'un programme Jeunes Chercheurs de l'Institut Français de la Biodiversité.



On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity

Sandrine Pavoine, Jeanne Vallet, Anne-Béatrice Dufour, Sophie Gachet and Hervé Daniel

S. Pavoine (sandrine.pavoine@zoo.ox.ac.uk), Muséum National d'Histoire Naturelle, Dépt Ecologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 5173 MNHN-CNRS-P6, 55 rue Buffon, FR-75005 Paris, France. Present address: Dept of Zoology, Univ. of Oxford, South Parks Road, Oxford OX1 3PS, UK. – J. Vallet and H. Daniel, Agrocampus Ouest, Centre d'Angers, Inst. National d'Horticulture et de Paysage, UP Paysage, 2 rue Le Notre, FR-49045 Angers Cedex 01, France. – A.-B. Dufour, Lab. de Biométrie et Biologie Evolutive (UMR 5558), CNRS, Univ. de Lyon, Univ. Lyon 1, 43 Bd du 11 novembre 1918, FR-69622 Villeurbanne Cedex, France. – S. Gachet, Muséum National d'Histoire Naturelle, Dépt Ecologie et Gestion de la Biodiversité, 57 rue Cuvier, FR-75005 Paris, France, and IMEP, Univ. Paul Cézanne, FR-13397 Marseille, France.

Functional diversity is at the heart of current research in the field of conservation biology. Most of the indices that measure diversity depend on variables that have various statistical types (e.g. circular, fuzzy, ordinal) and that go through a matrix of distances among species. We show how to compute such distances from a generalization of Gower's distance, which is dedicated to the treatment of mixed data. We prove Gower's distance can be extended to include new types of data. The impact of this generalization is illustrated on a real data set containing 80 plant species and 13 various traits. Gower's distance allows an efficient treatment of missing data and the inclusion of variable weights. An evaluation of the real contribution of each variable to the mixed distance is proposed. We conclude that such a generalized index will be crucial for analyzing functional diversity at small and large scales.

The measurement of distances or similarities among groups of organisms has become a critical step in studies of functional ecology. This increase in interest is largely due to the growth in the number of studies tackling the concept of functional diversity in the last decades (Petchey and Gaston 2006) and to the way that functional diversity is measured. Functional traits of organisms, which are phenotypic traits that enable species to function in their ecosystem, have become fundamental entities for understanding ecosystem processes and for predicting the consequences of environmental modifications, especially on a large scale due to global changes. Here, we consider functional diversity as the variety of states that several functional traits possess in natural conditions.

Various methods for measuring functional diversity exist in the literature (reviewed by Petchey and Gaston 2006). The first method distributes species into functional groups (Walker 1992), and measures functional diversity as the number of functional groups in a given community. The Shannon (1948) or Simpson (1949) index can also be applied to the relative abundances of the groups. Others have proposed the sum and the average of distances between species (Walker et al. 1999, Heemsbergen et al. 2004). Petchey and Gaston (2002) suggested the sum of the branches in a dendrogram (coefficient FD), which can be built using the distances between species. Another alternative is Rao's (1982) quadratic entropy, which includes

phenotypic distances among species and an estimation of their abundance (Botta-Dukát 2005). A critical step of all of these indices is defining a general measure of distances based on mixed data. Indeed, phenotypic traits must be measured, and depending on the instruments or experts involved, the variables will be either nominal, ordinal, interval or ratio-scale (Anderberg 1973). Moreover, there may be special cases of scale variable types, such as binary, circular and fuzzy. A potentially high number of statistical types of variables must be integrated and a measure flexible enough to apply to any statistical types of variables must be identified.

Several coefficients of distance or similarity have been developed to handle mixed data sets (Estabrook and Rogers 1966, Gower and Legendre 1986, Carranza et al. 1998). We focused on Gower's (1971) general measure of distance because Gower defined the measure in a mathematical framework associated with interesting properties of Euclidean distances. Gower (1971) proposed measuring a general similarity among entities from the following types of variables: quantitative (variables measured on the interval and ratio scale), nominal, and 'dichotomous' (presence/absence variables). Although his paper was directed towards taxonomists, it has impacted a much larger audience. His measure has been used in a variety of fields, including taxonomy, medicine (Kosaki et al. 1996), genetics (Mohammadi and Prasanna 2003), morphometry (Loo

et al. 2001), paleoecology (Elewa 2004) and physics (Ogurtsov et al. 2002). Our research is motivated by the fact that Botta-Dukát (2005) and Podani and Schmera (2006) recently proposed this metric for the measurement of functional diversity.

The aim of the paper is to show how Gower's metric can be extended to include more types of variables encountered in studies of functional diversity and to highlight its properties. We (1) develop an extension dedicated to functional traits, called 'mixed-variables coefficient of distance', to measure the functional distances among species, (2) demonstrate that this extension can be generalized to handle any type of variables, (3) provide a measure of the contribution of each variable to the global distance, (4) provide a panel of possible analyses for measuring and describing functional diversity from Gower's extended metric, (5) illustrate these theoretical presentations using a field study case, and (6) discuss the performance of the method to mix variables in a context of functional diversity measurement.

Mathematical background

Gower's general coefficient of similarity

The general similarity between species i and j is measured by the following equation:

$$S_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^n s_{ijk} \delta_{ijk} w_k}{\sum_{k=1}^n \delta_{ijk} w_k} \quad (1)$$

where n is the number of variables, s_{ijk} is the similarity between i and j calculated on the k th variable, δ_{ijk} is equal to 0 if the value of the k th variable is missing for one of the two species i and j and 1 if it is available for both species, and w_k are the variable weights. According to this equation, the similarity for many variables is a weighted average of similarities for all of the variables that are available for the two species. For each pair of species, the average distance is calculated for a subset of available variables. The values of S_{ij} lie in the interval $[0, 1]$. The following equation can be used to calculate a coefficient of distance from S_{ij} : $D_{ij} = \sqrt{1 - S_{ij}}$. Gower demonstrated that, without missing data, the matrix $[D_{ij} = \sqrt{1 - S_{ij}}]$ obtained by pairwise comparison is associated with a cloud of points in a Euclidean space.

The first types of variables treated by Gower are measured on the interval and ratio scale. Among various existing metrics, Gower chose the Manhattan metric that calculates the average absolute difference among pairs of values. To normalize the variables, he suggested dividing values by their range (maximum minus minimum values), because the range is easy to calculate and the standard deviation has little meaning for the heterogeneous populations where similarity or dissimilarity coefficients are employed. Let X_k be a variable measured on interval or ratio scale, where parameter k denote the index of the variable out of the n variables considered in Gower's coefficient. Let x_{ik} be the value taken by this variable for species i . Let R_k be the range of X_k either calculated on the observed sample or on the whole population. Let $z_{ik} = x_{ik}/R_k$, for the k th variable X_k , $s_{ijk} = 1 - |z_{ik} - z_{jk}|$. If n

variables are used, then Gower's coefficient of similarity is equal to Cain and Harrison's (1958) taxonomic similarity: $s_{ij} = 1 - \sum_{k=1}^n |z_{ik} - z_{jk}|/n$. Thus, the distance proposed by Gower is the following equation:

$$d_{ij} = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{k=1}^n |z_{ik} - z_{jk}|} \quad (2)$$

Alternatives exist, for example the Euclidean metric:

$$d_{ij} = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{k=1}^n (z_{ik} - z_{jk})^2} \quad (3)$$

Gower also distinguished 'dichotomous' variables, which are binary variables with only two levels: 1 (presence) and 0 (absence). Let X_k be a dichotomous variable and x_{ik} be the value taken for this variable for species i . In that case, $s_{ijk} = 1$ if $x_{ik} = 1$ and $x_{jk} = 1$ and $s_{ijk} = 0$ if either x_{ik} or x_{jk} equals zero.

For a nominal variable (X_k), the value for species i are denoted by x_{ik} . $s_{ijk} = 0$ if species i and j disagree in the k th character ($x_{ik} \neq x_{jk}$) and 1 if they agree ($x_{ik} = x_{jk}$). Gower distinguished the special case of two-level nominal variables, qualified as 'alternative variables'. We will not make this distinction and refer to them as 'nominal variables'.

Existing extensions of Gower's distance

Gower's distance has been applied to additional types of variables (Williams and Wentz 2008). Here, we propose to review the extensions that could be useful for the measurement of functional diversity, while other extensions are possible.

Ordinal variables

The main extension of Gower's distance accommodates ordinal variables. The difficulty with ordinal variables is that the operations of subtraction, multiplication and division are not interpretable. Another difficulty is that ties appear for partially ranked variables. Affirming these two difficulties, Podani (1999) suggested one coefficient very specific for ordinal variables but not metric, and another one less specific but metric. The metric alternative corresponds to Eq. 2 applied to ranks.

Multichoice nominal variables

Questions were raised about how to treat binary variables when some of them are associated. For example, a bird species can be both granivorous and frugivorous. In that case, the variable 'trophic habit' is encoded with several columns that are labeled by the trophic states (granivorous, frugivorous). The i th row for species i contains a 1 for each food category it usually uses and 0 elsewhere. These variables can be named 'multichoice nominal variables' in reference to multichoice questions in the sample survey. Podani and Schmera (2007), who tackled this problem explicitly in the context of Gower's formula, used the expression 'trait with non-exclusive states'. Numerous coefficients of distance have been proposed for multichoice nominal variables, such as the simple matching coefficient

or the complement of Jaccard's coefficient (Gordon 1990, reviewed by Legendre and Legendre 1998).

Methods

Toward a more general index of functional distances

Gower's coefficient as the mean of squared distances

Extensions of Gower's coefficient are possible; however, such extensions or merely such possibilities of extensions are scattered in literature. They are scarcely known and, as far as we know, have never been clarified into a general framework. There is a pressing need for a synthesis of the extensions of Gower's distance because these extensions can be used in the framework of functional diversity. Indeed, Botta-Dukát (2005) concluded his article by writing the following: "If categorical and qualitative traits are considered in the same analysis, the number of potential distance functions is strongly limited. Development of a new function more flexible than the Gower distance would be effective."

Gower's distance formula is as follows:

$$D_{ij} = \sqrt{1 - \frac{\sum_{k=1}^n s_{ijk} \delta_{ijk} w_k}{\sum_{k=1}^n \delta_{ijk} w_k}} \quad (4)$$

The possibility to weight variables through the w_k values is useful in functional ecology because "if in reality some traits are more important for determining ecosystem functioning than others then they should be given greater weighting in the trait matrix" (Petchey and Gaston 2002). Let us introduce $d_{ijk} = \sqrt{1 - s_{ijk}}$. We will now complete the discussion in terms of distances instead of similarities.

$$\begin{aligned} D_{ij} &= \sqrt{\frac{\sum_{k=1}^n (1 - s_{ijk}) \delta_{ijk} w_k}{\sum_{k=1}^n \delta_{ijk} w_k}} \\ &= \sqrt{\frac{\sum_{k=1}^n d_{ijk}^2 \delta_{ijk} w_k}{\sum_{k=1}^n \delta_{ijk} w_k}} \quad (5) \end{aligned}$$

Consequently, for many variables, the global distance between two species is the squared root of the average squared distances between species for all the variables

considered. Let $\Delta_k = [d_{ijk}]$ be the matrix of pairwise distances between species for the k th variable, and let $\Delta_{\text{mean}} = [D_{ij}]$ be the average matrix of pairwise distances between species. If for all k , Δ_k is Euclidean, then Δ_{mean} is Euclidean, even if the values in Δ_{mean} are not comprised between 0 and 1. The Euclidean property is assured by (1) the fact that each function used on a variable (whatever its type) is a metric with Euclidean properties and (2) the use of a weighted mean on the squared distances, instead of the raw distances (demonstration in Appendix 1). We call D_{ij} the 'mixed-variables coefficient of distance'.

Including more types of variables

Gower distance is actually flexible. In this section, we explain how circular and proportion variables can be included in the mixed-variables coefficient of distance. These types of variables are very useful when measuring phenotypic traits in a view of capturing a functional diversity. For example, they allow seasonal traits to be circular variables and diet habits in animals and dispersal mode in plants to be fuzzy variables.

Podani and Schmera (2006) stated that one variable had to be corrected for circularity in their case study, but they did not explain how that transformation was done. There are, however, existing formulas that handle circular variables. For example, Jammalamadaka and SenGupta (2001) presented the following two distances:

$$d_0(\alpha, \beta) = \min(\alpha - \beta, 2\pi - (\alpha - \beta)) = \pi - |\pi - |\alpha - \beta|| \quad (6)$$

$$d(\alpha, \beta) = 1 - \cos(\alpha - \beta) \quad (7)$$

where α and β are given in Fig. 1A. The distance d_0 lies in $[0, \pi]$, while d lies in $[0, 2]$. Consequently, choosing either d_0/π or $d/2$ would lead to the desired property of having a distance lying in $[0, 1]$. In addition, the variables used for functional ecology are often evenly distributed on the circle and have a finite possible number of levels. For example, there are 12 months in a year (we do not know exactly when in each month the event happened) and four seasons in a year (Fig. 1B). An evenly distributed circular variable is composed of m levels, which are numbered from 1 to m . All of the levels are not necessarily present in the data set. We define below a measure for treating such variables based on

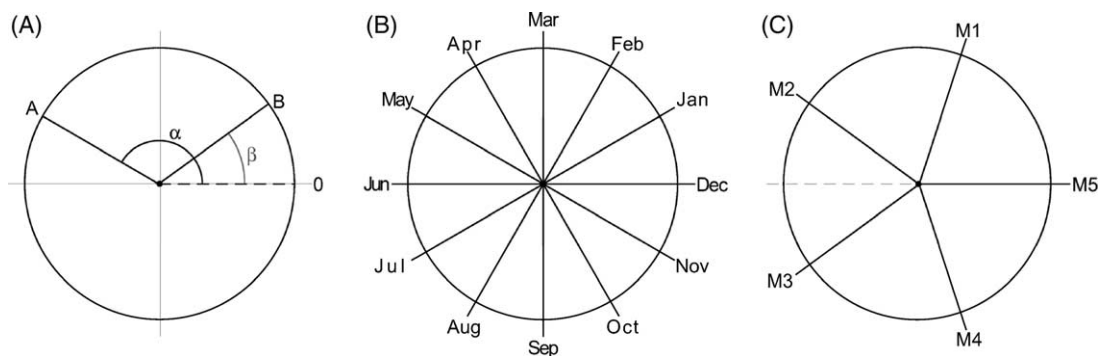


Figure 1. Circular variables. (A) circular distances are often defined as functions of differences in angles. (B) in functional ecology, variables that describe time periodicity are often used. They are characterized by an even distribution along the circle. (C) in case of a finite odd number of levels evenly distributed along the circle (say five levels M1, M2, ..., M5), the maximum theoretical distance (distance between 0 and π) will never be observed. This last property led us to define Eq. 8.

a modification of d_0/π , including a correction for the odd numbers of levels (Fig. 1C). Let X_k be an evenly distributed circular variable, and let x_{ik} be the number of the level taken by species i ,

$$d_{ijk} = \begin{cases} \sqrt{1 - \left| 1 - 2 \frac{x_{ik} - x_{jk}}{m} \right|}, & \text{if } m \text{ is even} \\ \sqrt{1 - \left| 1 - \frac{2m}{m-1} \frac{x_{ik} - x_{jk}}{m} \right|}, & \text{if } m \text{ is odd} \end{cases} \quad (8)$$

The advantage of Eq. 8 is that it provides a Euclidean matrix of values varying from 0 to 1, inclusive. For example in Fig. 1B, if the months are coded by 1 (January) to 12 (December), then the maximal distance is a time lag of six months. The distance between November and May is

$$\sqrt{1 - \left| 1 - 2 \frac{11 - 5}{12} \right|} = \sqrt{1 - \left| 1 - \frac{6}{6} \right|} = 1$$

while in Fig. 1C, the distance between M1 and M3 is

$$\sqrt{1 - \left| 1 - 2 \frac{5}{4} \frac{1 - 3}{5} \right|} = \sqrt{1 - \left| 1 - \frac{4}{4} \right|} = 1$$

Consider again the example of feeding habits. Suppose that we have a more detailed idea of the affinity of a species for each feeding category. For example, if we defined a macroinvertebrate species behavior as shedder, scraper and engulfer, do we know whether it spends more time being a shedder, scraper, engulfer? Thus, the affinity can be measured as the proportion of time spent at each activity. It can also be measured according to a fuzzy coding scheme if the determination of the affinity is provided by the global knowledge of an expert, instead of by an experimental measurement. Therefore, affinities are rarely precise; instead, they provide a 'best we can do' attitude as for the treatment of missing data (Estabrook and Rogers 1966). The affinity for a level lies from no affinity (0) to high affinity (fixed to a number specified by the expert). Let a_{imk} be the affinity of species i for the level m of the k th variable, $1 \leq m \leq M_k$. Fuzzy variables can be transformed into proportion variables via $q_{imk} = a_{imk} / \sum_m a_{imk}$ (Chevenet et al. 1994, Bady et al. 2005). Let X_k be a variable defined on $P = \{(p_1, \dots, p_m, \dots, p_{M_k}) | \sum_{m=1}^{M_k} p_m = 1, p_m \geq 0\}$. The value taken by species i is the vector $(q_{i1k}, \dots, q_{imk}, \dots, q_{iM_kk})$. As for multichoice nominal variables, numerous distance metrics have been suggested to treat variables that are expressed as proportions of several levels (Legendre and Legendre 1998).

The choice of each metric for each type of variable should be justified with both statistical and biological arguments. In the first case, one might justify their choice by affirming that the selected metric will subsequently improve statistical methods that will be applied to the distances. For example, Milligan and Cooper (1988) found that the standardization by the range for interval and ratio scale variables improved the step of classification methods. They concluded with "Deciding on a suitable form of standardization of variables can improve recovery of the true cluster structure, but it is only one of the several decisions faced by the applied researcher". Several metrics have been developed in the context of a precise application, such as niche recovery, which will help users to decide.

Measuring the contribution of each variable to the global distance

Even if the weights (w_k) of the variables in the calculation of the global distance are equal, the contributions of the variables can be different. Let \mathbf{d}_k be the vector with the $S(S-1)/2$ pairwise distances between species for the k th variable, where S is the number of species. Without missing data, the correlation between the squared pairwise distances defined by the k th variable and the global squared distances defined by the mixed-variables coefficient of distance is equal to

$$\text{cor} \left(\mathbf{d}_k^2, \sum_{l=1}^n w_l \mathbf{d}_l^2 \right) = \frac{\sum_{l=1}^n (w_l \sqrt{\text{var}(\mathbf{d}_l^2)}) \text{cor}(\mathbf{d}_k^2, \mathbf{d}_l^2)}{\sqrt{\text{var} \left(\sum_{l=1}^n w_l \mathbf{d}_l^2 \right)}} \quad (9)$$

The term $\sqrt{\text{var}(\sum_{l=1}^n w_l \mathbf{d}_l^2)}$ is positive and does not influence the relative contribution of \mathbf{d}_k^2 to the global squared distance. Consequently, even if $w_l = 1/n$ for all l , the relative contribution of \mathbf{d}_k^2 to the squared global distance will be higher if it has high correlation with the squared distances obtained on the other variables that lead to the highest variance of squared distances. These correlation values inform thus on the contribution of each variable to the global distance. For n variables verifying, $\text{cov}(\mathbf{d}_k^2, \mathbf{d}_l^2) = 0$ for all $k \neq l$, the contribution of a variable in the global distance will still depend on its weight w_k and the variance of the squared distances obtained from it ($\text{var}(\mathbf{d}_k^2)$):

$$\text{cor} \left(\mathbf{d}_k^2, \sum_{l=1}^n w_l \mathbf{d}_l^2 \right) = \frac{\sqrt{w_k^2 \text{var}(\mathbf{d}_k^2)}}{\sqrt{\left(\sum_{l=1}^n w_l^2 \text{var}(\mathbf{d}_l^2) \right)}} \quad (10)$$

If those variances are equal ($\text{var}(\mathbf{d}_k^2) = \text{var}(\mathbf{d}_l^2)$) for all k, l , then

$$\text{cor}(\mathbf{d}_k^2, \sum_{l=1}^n w_l \mathbf{d}_l^2) = \sqrt{w_k^2 / \sum_{l=1}^n w_l^2} \text{ and } \text{cor}(\mathbf{d}_k^2, \sum_{l=1}^n \mathbf{d}_l^2 / n) = \sqrt{1/n}$$

Visualizing the distances

Ordination and clustering methods can be used for visualizing distances. Euclidean distances can be embedded in a Euclidean space where the geometric distances between points are exactly equal to the focus distances. This representation is obtained by principal coordinate analysis (PCoA) (Gower 1966). Each axis in the PCoA maximizes

$$\text{the statistic } \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s \frac{1}{S} \frac{d_{ij}^2}{S}$$

This statistic, which can be considered as a measure of functional diversity for the global data set, is equal to the average half-squared distance between species. If the distances are not Euclidean, then PCoA provides a distorted scatter of points with dimensions in an imaginary space. If the absolute sum of negative eigenvalues is low, then PCoA can still be considered. Otherwise, transformations (Lingoes 1971) or non-metric multidimensional scaling (Kruskal

1964) are useful alternatives. More complicated methods may be envisaged depending on the objective of the study; for example, discriminant analyses based on distances can be used if species have to be included into groups (Arenas and Cuadras 2002). Pavoine et al. (2004) developed a double principal coordinate analysis (DPCoA), which measures diversity by Rao's (1982) quadratic entropy and provides a graphical description of the diversity within and between sample units.

Several clustering processes have been developed. Podani and Schmera (2006) suggested the use of the average link (UPGMA) for Gower's distance (but see Petchey and Gaston 2007 for a critical comment). The distances among species that are calculated by the sum of branches in the minimum path connecting them on the dendrogram are ultrametric. A $n \times n$ matrix $\mathbf{D} = [d_{ij}]$ is ultrametric if and only if $d_{ij} \geq 0$, for all i and j , $d_{ij} \leq \max(d_{ik}, d_{kj})$, for all i, j and k , and $d_{ii} < \min_{j \neq i}(d_{ij})$, for all j ($d_{ii} = 0$). Therefore, the dendrogram can be seen as an 'ultrametric representation of a dissimilarity matrix'. Processes have been developed to find the ultrametric that minimizes the least square distance to a given distance matrix (de Soete 1986); we suggest that this procedure could be a relevant alternative to the more well-known clustering analyses for measuring functional diversity.

Studying diversity from the distances

For measuring functional diversity, several indices can include phenotypic differences among species. Ordination analyses, or more often clustering methods, can serve to design functional groups of species. These analyses have been very frequent over the last decades, but are now controversial largely because within-group diversity is eliminated. The functional groups and the functional diversity index (FD) (Petchey and Gaston 2002) depend on the quality of the clustering method selected. On the other hand, the average distance and the sum of all pairwise distances avoid using clustering methods. Regarding Rao's (1982) quadratic

entropy, Pavoine et al. (2005) demonstrated interesting properties of Rao's index when the distances are ultrametric and the ultrametric property is generally obtained via clustering methods. In that context, the processes that provide the ultrametric minimizing least square distance to a given dissimilarity matrix might be useful. More studies on the impact of clustering methods on the measurement of functional diversity are necessary.

A case study

We programmed a flexible function for R (R Development Core Team 2007) available in Supplementary material Appendix 1, with a manual in Supplementary material Appendix 2. It can handle interval, ratio scale, dichotomous, nominal, ordinal, circular, multichoice nominal and fuzzy variables.

We analyzed a data set of 80 plant species collected in 15 periurban woodlands with a total of 75 quadrats and species were characterized by 13 phenotypic variables of differing types (Table 1). This data set is described in Appendix 2 and Supplementary material Appendix 3–5. Ratio scale variables are treated by Euclidean metric (Eq. 3). Nominal variables are treated as in Gower (1971). The circular variable is treated by Eq. 8, and ordinal variables are treated by Eq. 3 applied to ranks. Justifications for all of these metrics have been given in previous sections. To compute dissimilarities from the fuzzy variables, we selected the Orloci's chord distance (Orloci 1967) defined as

$$D_{ijk} = \sqrt{2} \sqrt{1 - \frac{\sum_{m=1}^{M_k} q_{imk} q_{jmk}}{\sqrt{\left\{ \sum_{m=1}^{M_k} [q_{imk}]^2 \sum_{m=1}^{M_k} [q_{jmk}]^2 \right\}}}} \quad (11)$$

where q_{imk} and q_{jmk} are the percentage of affinity of species i and j , respectively, for the level m of the k th variable.

Table 1 Variables used for the description of plants

Code	Variable	Statistical type	Description
li	ligneous ¹	nominal	presence or absence of ligneous structures
pr	prickly ¹	nominal	presence or absence of prickly structures
fo	start month of flowering period ²	circular	month when the flowering period starts
he	plant height ²	ordinal	maximum height of the leaf canopy (from 1: <10 cm to 8: >15 m)
ae	aerial vegetative multiplication ²	ordinal	from 0: lack of aerial vegetative multiplication; 1: vegetative multiplication occurring infrequently or only on very short distances to 2: vegetative multiplication occurring frequently
un	underground vegetative multiplication ²	ordinal	same scale as aerial vegetative multiplication
lp	leaf position ²	nominal	rosette, semi-rosette (rosette before the flowering period), leafy stem
le	leaf persistence ²	nominal	leaves: seasonal aestival; seasonal hibernal; seasonal vernal; always evergreen; partially evergreen
mp	mode of pollination ³	fuzzy	respective frequency of autopollination, pollination by insects and pollination by wind
pe	life-cycle ²	fuzzy	respective frequency of annual, monocarpic (but live more than one year) and polycarpic life cycles
di	dispersion ²	fuzzy	respective frequency of dispersion by ants; ingestion by animal; external transport by animals; transport by wind; unspecialized transport
lo	seed bank longevity index ⁴	ratio scale	index proposed by Bekker et al. ⁵ in order to take into account results obtained from different studies. The index ranges from 0 (strictly transient) to 1 (strictly persistent)
lf	length of flowering period ²	ratio scale	number of months of the flowering period

¹ Field observations by J. Vallet, ² (Grime et al. 1988), ³ (Kühn et al. 2004), ⁴ (Thompson et al. 1997), ⁵ (Bekker et al. 1998)

Its value lies in $[0, \sqrt{2}]$. To obtain a metric with Euclidean properties that is bounded between 0 and 1, we used

$$d_{ijk} = D_{ijk} / \sqrt{2} \quad (12)$$

First, we calculated the representation of each variable in the global distance by using Eq. 9. We then applied a PCoA using Lingoes (1971) transformation to render our distance matrix Euclidean. The particular variables considered in this paper are circular and fuzzy. Consequently, we applied the PCoA to a circular variable (start month of flowering period) and a fuzzy variable (mode of pollination), separately. We used Eq. 8 to compute distances between species based on the start month of flowering period, and we used Eq. 12 to compute distances between species based on the mode of pollination. As indicated in the text, we also transformed the distances into ultrametric distances by minimizing the least square difference between the raw distances and the transformed ultrametric distances (de Soete 1986). These ultrametric distances were used for calculating functional diversity within quadrat by two indices: Petchey and Gaston (2002) FD index and the average distance between pairwise species. Two additional diversity indices were included: the species richness within the quadrats and the equitability between ligneous and herbaceous species measured by four times the product of the proportion of herbaceous species and the proportion of ligneous species (index lying between 0 and 1). We used DPCoA to describe diversity within and between quadrats and a principal component analysis (PCA) to compare the four diversity indices.

Results

Most of the correlations among the squared distances obtained by pairs of variables were close to zero, with a mean of 0.036 and a standard deviation of 0.111, suggesting low redundancy between the variables (Fig. 2A). However, five variables have higher correlations with each other and are consequently well represented in the final distance (Fig. 2B): ligneous versus herbaceous, mode of dispersion, plant height, leaf position and leaf persistence.

The first axis of the PCoA (Fig. 3) mainly separates ligneous species that use endozoochory as a way of dispersal from herbaceous species, that include species with rosettes and semi-rosettes and mostly use epizoochory. For the circular variable itself, a perfect symmetrical figure, like the circle displayed in Fig. 1B, would be obtained if all of the months were represented with equal frequencies in the data set (i.e. an equal number of species having each start month for the flowering period). For our data set, however, each month was not represented with equal frequencies; therefore, we obtained Fig. 4A and 4C. The cloud of points is included in a six-dimensional space. On the first two axes, which express 50% and 23% of the average half-squared distance between species, points form a curve starting from January to September. The fuzzy variable describes three levels (autopollination, pollination by insects and pollination by wind). On the first two axes of the PCoA (Fig. 4D), which express 79% and 20% of the

average half-squared distance between species (Fig. 4B), the convex hull enclosing the points looks like a slightly distorted triangle. Species that are specialized for one of the three modes of pollination are located on the vertices of the triangle-like hull. Species that use two modes of pollination are located on the edges of the triangle-like hull. Their exact position depends on the affinity of the species (expressed as percentage) for each of the two modes. For example, *Stellaria holostea* is located at $x = 0.27$ and $y = 0.07$ on Fig. 4D. Its affinity for autopollination is 25% and for insect pollination is 75%. Therefore, this species is located on the edge of the triangle-like hull that connects species that use autopollination with species that are specialized for pollination by insects. It is closer to insect pollinated species because it has a higher affinity for this mode of pollination. No species in our data set had positive affinities for more than two modes of pollination. These species would have been located inside the triangle-like hull. This reasoning is also valid for more complicated convex hull structures that have more than three levels within the fuzzy variable.

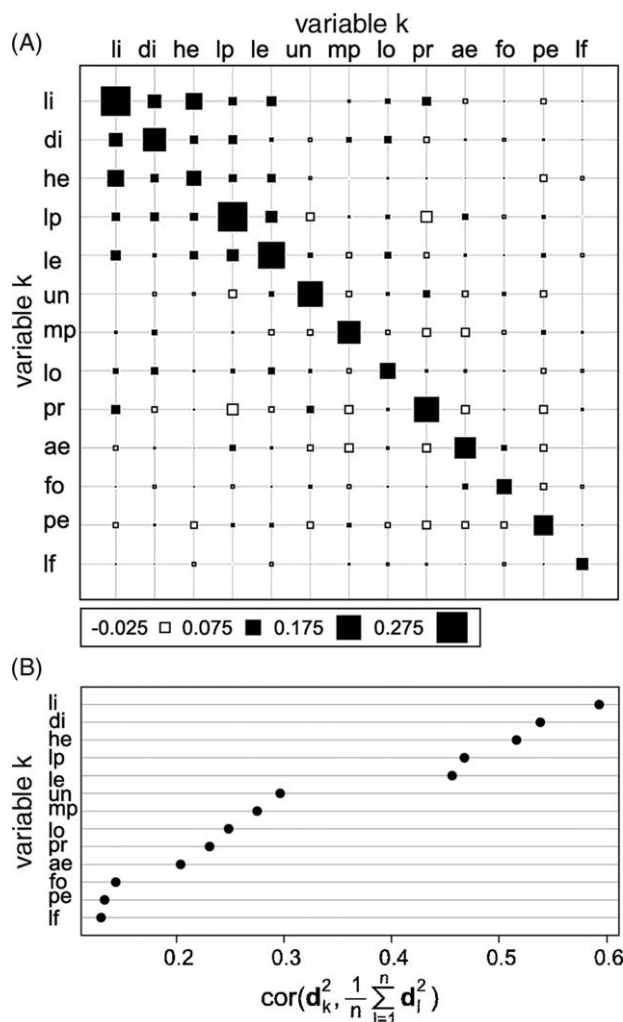


Figure 2. Covariances, variances and contributions of squared distances obtained from variables: (A) variance/covariance matrix between the squared distances obtained for pairwise variables; (B) contribution of each variable to the global distance obtained by Eq. 9 and displayed by a Cleveland's (1994) dot plot.

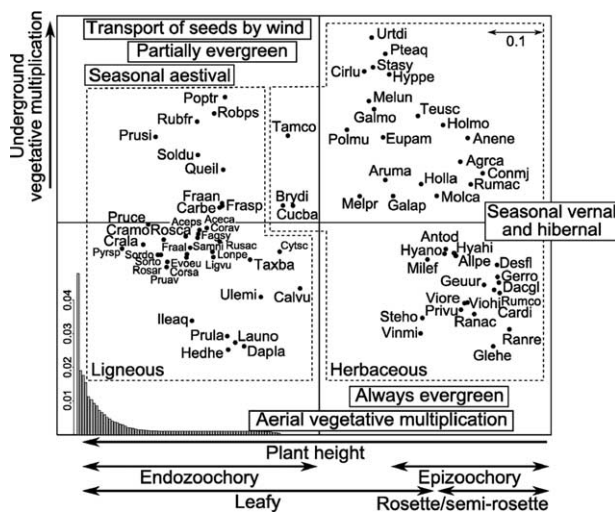


Figure 3. Principal coordinate analysis (PCoA) applied to the global distances among species. Axis 1 (horizontal) expresses 20% of the variation and axis 2 (vertical) expresses 8% of the variation. The eigenvalue barplot is provided at the bottom left-hand corner of the factorial map. The labels of the species are given by codes; full Latin names are given in Appendix 2. Some of the variables or levels of variables have been added to the graph to help the interpretation. The most clear-cut variable (ligneous versus herbaceous) is displayed by grouping species in dashed boxed. The variables located outside the map are associated with arrows indicating clear separations of the species according to the first or second axis, and the framed variables located inside the map indicate tendencies. The scale is given in the top right-hand corner of the map.

The first axis of the DPCoA (Fig. 5A) expresses 42% of the diversity between quadrats. It is highly correlated ($r = 0.93$) with the first axis of the PCoA applied to the same distances between species (abscissa axis in Fig. 3). According to Fig. 5C–5F, the less diverse quadrats in term of average functional distance, which are on the left of Fig. 5B, contain only or mostly ligneous plants, especially the two most common species, *Hedera helix* and *Rubus fruticosus*. In addition to ligneous species, the most diverse quadrats also contain abundant herbaceous species that are rarely found in the other quadrats, including *Alliaria petiolata*, *Dactylis glomerata*, *Geranium robertianum*, *Holcus mollis*, *Hyacinthoides non-scripta* and *Stellaria holostea*, depending on the quadrat. The addition of these herbaceous species increased the functional diversity of the quadrats as shown in Fig. 5C–D, mostly in term of average distance. The correlations between the first axis of the DPCoA (Fig. 1) and the four diversity indices are 0.79 (equitability between ligneous and herbaceous species), 0.73 (average distance), 0.57 (FD), and 0.45 (species richness). A total of 13 quadrats only contained ligneous species. The average global functional distance within those quadrats was lower while the index FD depended on the number of species in each quadrat (Fig. 5G–H). The other quadrats containing also herbaceous species generally displayed higher average functional distance between species especially if the balance between herbaceous and ligneous species was even, but not necessarily higher FD values. However even if the difference between ligneous and herbaceous is the main factor expressed in the global distances, species richness and

functional differences within the group of ligneous species and within the group of herbaceous species also influenced the values of functional diversity within quadrats. For example, the point highlighted by a star in Fig. 5G corresponds to a quadrat (BAN5 see codes in Supplementary material Appendix 4) with only nine species (against 18 for the richest quadrat) and no herbaceous species but displays a high FD value. The nine ligneous species it contains are characterized by a large range of vegetative as well as reproductive trait values.

Discussion

The mixed-variables coefficient of distance is a simple index that corresponds to the squared root of the average squared distance between species over all the variables considered. We presented ways of standardizing the variables between 0 and 1, so that the distances obtained from different statistical types of variables will not be skewed by differences of scales. The Eq. 9 provides a solution to evaluate the relative contribution of each variable to the global distances obtained from the mixed-variables coefficient of distances. Those contributions can differ even if equal weights are given to the variables. The global distances were used to obtain a description of the functional diversity within and between species assemblages. Here we discuss the performance of the method to mix variables, to provide details on the result of the mixing, and to improve measurement of functional diversity.

Performance of the method

Botta-Dukát (2005) stated that the following questions must be considered when choosing a measure of distance: (1) in which scale are the traits measured? (2) is standardization of character values desirable or not? (3) is log-transformation of character values possible and meaningful or not? (4) are correlations among descriptors taken into account? Concerning the first two questions, all traits are standardized in the mixed-variables coefficient of distance so as to obtain distances between 0 and 1 for each trait and for the global distance. For ratio-scale variables, the standardization by the range assures that the resulting distance is not modified by a change in the scale of measurement (for example cm or m for tree heights). Concerning the third question, log-transformation of ratio-scale variables is possible, and useful in case of skewed distribution of the values to avoid a high effect of extreme values. As for the fourth question, the correlations between the variables are not removed in the global distance, but their effect on the contribution of each variable to the global distance can be calculated. If only ratio-scale variables are considered, a well-known metric of distance that removes the correlations between variables is the Mahalanobis distance. As far as we know, no equivalent metric exist when mixed variables are considered.

Relative contributions of the variables

Even if the distances are constrained between 0 and 1 and the values of w_k are equal for all k , the contributions of the

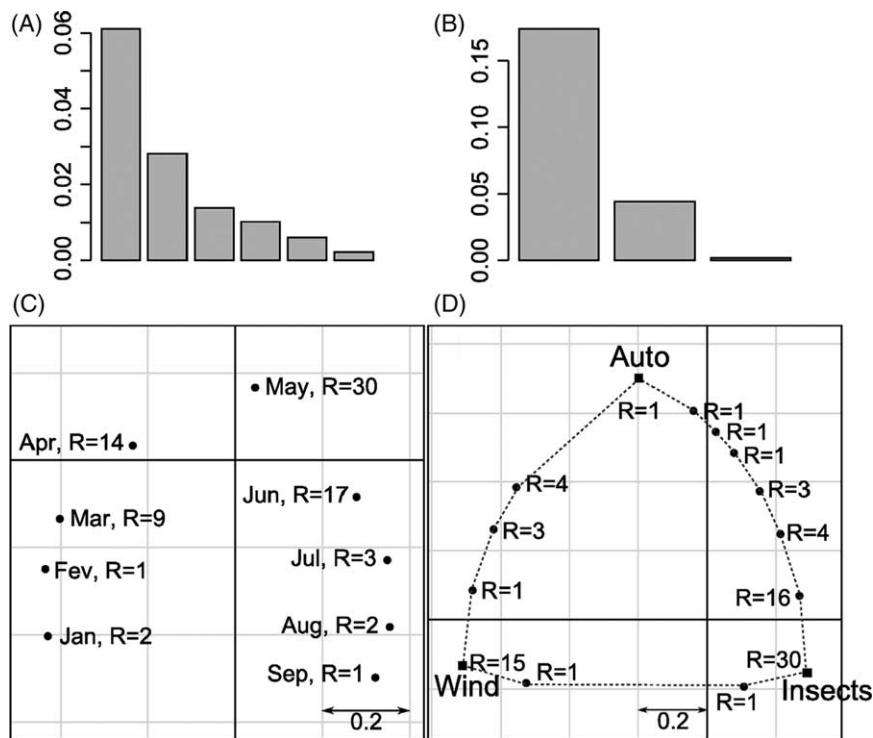


Figure 4. Principal coordinates analysis (PCoA) applied to distances on a circular and a fuzzy variable. Figures on the left illustrate the PCoA applied to distances between species based on the start month of flowering period (circular variable) calculated with Eq. 8. (A) Eigenvalue barplot; (C) factorial map, the abscissa is the first axis of the PCoA and the ordinate is the second axis. Figures on the right illustrate the PCoA applied to distances between species based on the mode of pollination (fuzzy variable) calculated with Eq. 12. The spore-bearing fern, *Peridium aquilinum*, was removed from the analysis of pollination because it lacks pollen. (B) Eigenvalue barplot; (D) factorial map, the abscissa is the first axis of the PCoA and the ordinate is the second axis. In panel (C) and (D), R indicates the number of species clustered on a given location. In panel (C), each point represents the month during which the flowering period started. On panel (D), the squares represent specialized species for a single mode of pollination, which is specified. The broken lines define the convex hull of the scatter of points.

variables included in the global distance can differ. First the alternative choice of sample range versus population range for interval and ratio scale variables might have an overwhelming effect on the distances and therefore the functional diversity. Lepš et al. (2006) illustrated this point by considering tree height. If the sample is composed of grasslands and if the range is calculated on this sample, then differences of a few centimeters between the heights of individual meadow species might largely contribute to functional diversity. If the whole community also includes woody vegetation, however, then the height distances between grassland species and consequently the height diversity within meadows become negligible. In this latter case, the weight of the variable height will be low in the calculation of the average functional distances, resulting in a variable with observed distances close to zero.

Next, once the standardizing schemes have been selected, the contributions of the variables in the final mixed distance depend on the correlations among variables. If highly correlated variables are included in the calculation of the functional distance, then the information shared by redundant variables will have an exaggerated weight in the final functional diversity. The representation of a trait in the global distance depends on its correlation with the squared pairwise distances it generates and the squared pairwise

distances generated by the other variables, especially those with high variances. Variables leading to high variance of pairwise distances between species will thus be more likely to have a high contribution into the global distance, provided that they have correlations with some other variables. Clear-cut variables such as a nominal variable with two levels that define two groups and equitability of the distribution of species into the two groups lead to high variance in pairwise distances. Such variables are likely to be more influential in the calculation of the global distance.

Studying functional diversity

One of the main advantages of obtaining a mixed-variable coefficient of distance in functional ecology is that current indices of functional diversity are based on distances and numerous studies collect functional traits from various statistical types. We highlighted that such an index can be used in diversity indices based on distances such as the FD index, the average and sum of distances, the quadratic entropy. It can also be associated with clustering and ordination methods. The principal coordinate analysis and the double principal coordinate analysis are linked with the average squared distance and quadratic entropy indices of diversity, while FD is related with clustering methods. Therefore distances, clouds of points in multidimensional

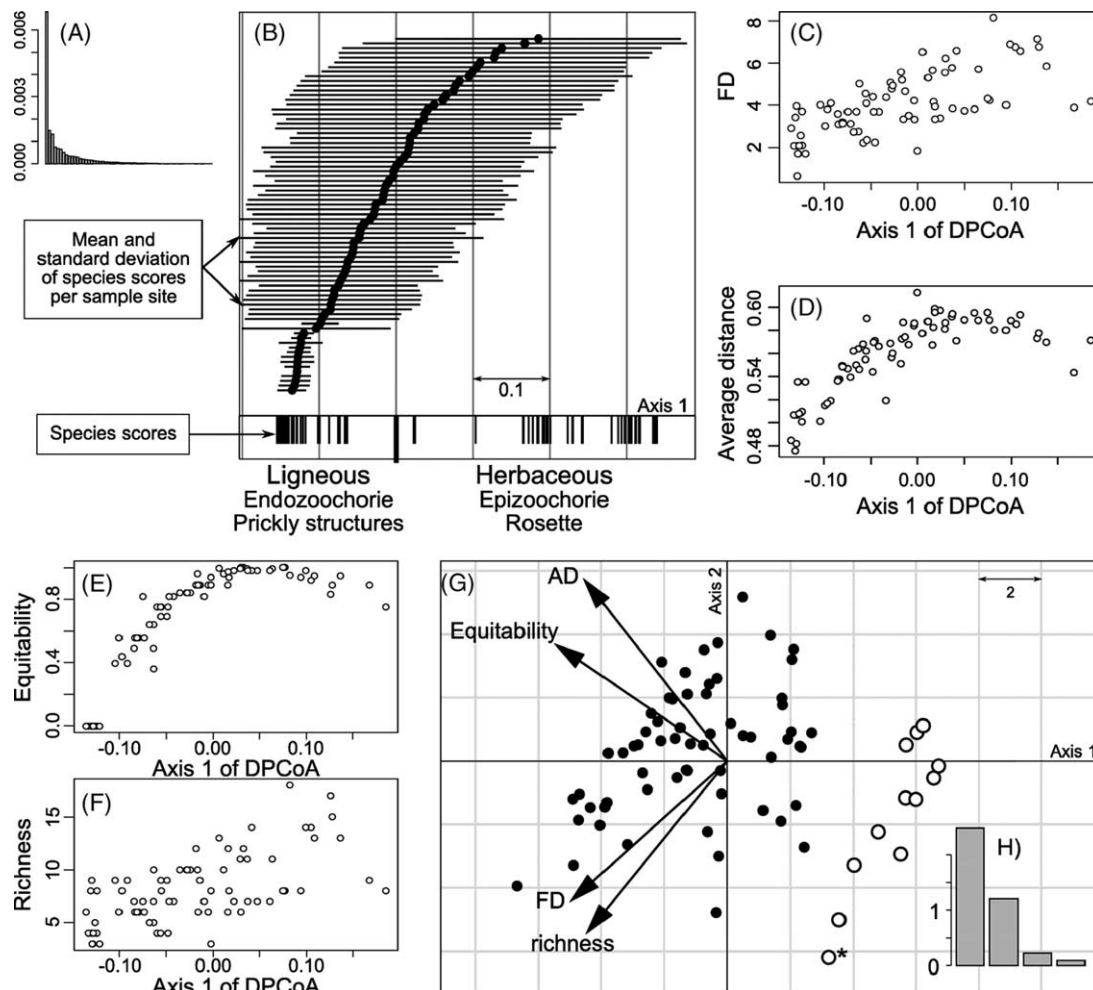


Figure 5. Functional diversity analysis between and within quadrats. We removed one quadrat (FON5, see data set in Supplementary material Appendix 4) because it contained only one species (*Rubus fruticosus*). Panels (A) to (F) are graphical representations associated with the DPCoA applied on the presence/absence of species in quadrats and the ultrametric distances between species: (A) eigenvalue barplot (the first axis expresses 42% of the variation in quadrat points); (B) scores of species and quadrats on the first axis of the DPCoA. Quadrats are located at the average score of the species they contain. The standard deviation of the scores of the species are given for each quadrat; (C) Petchey and Gaston FD index measured for each quadrat as a function of the quadrat scores on the first axis of the DPCoA; (D) average distance between species within quadrats as a function of the quadrat scores on the first axis of the DPCoA; (E) the equitability between ligneous and herbaceous species measured by 4 times the product of the proportion of herbaceous species and the proportion of ligneous species (index between 0 and 1) as a function of the quadrat scores on the first axis of the DPCoA; (F) species richness as a function of the quadrat scores on the first axis of the DPCoA. Panels (G) and (H) analyze the correlations between the four diversity indices: (G) first factorial map of the principal component analysis applied to four variables: the species richness within quadrats, the FD index, the average distance (AD) between pairwise species, and the equitability between ligneous and herbaceous species. The open circles indicate quadrats with only ligneous species. The closed circles denote quadrats with both ligneous and herbaceous species. The star highlights a quadrat with a relatively high FD value despite the complete absence of herbaceous species; (H) the eigenvalue barplot is provided in the bottom right-hand corner.

space and at the tips of ultrametric trees, and functional diversity indices are connected.

Each kind of variables leads to a specific shape of cloud of points in a univariate or multivariate Euclidean space. This will have influences on the value of the functional diversity indices. For example, nominal variables separate species into distinct groups, with equal unit distances between the groups. This leads to regular-polygon shapes where each group is a distinct vertex of the polygon. If used with only one nominal variable, the index FD will be a function of the number of groups represented in the

community, while the average distances will depend both on the number of groups represented and the equitability of the distribution of species into the groups. If the relative abundances of the species are used then Rao's quadratic entropy index will depend on the number of groups represented and the equitability of the distribution of individuals into the groups. The circular variables lead to circles, arcs of circles, or arcs of ellipsoids. The proportion variables lead to more or less distorted regular polygons delimiting the subspace within which species points are located. Finally, each ratio-scale and ordinal variable leads

to a continuous one-dimensional cloud of points. The shape of the global distances, which will influence the value of the functional diversity indices (Pavoine et al. 2005), results from the combination of these different structures and from the correlations between the variables, even variables from different statistical types.

Case study

The case study concerned 80 plant species and 13 variables in vegetative and reproductive trait space. The best represented trait in the global distance was the distinction between ligneous and herbaceous species. This trait led to the highest correlations with the distances obtained from other traits and had the highest variance of pairwise squared distances. Despite the plant height led to a low variance in squared distances between species, it was well represented in the global distance, because of its high correlation with the ligneous/herbaceous nominal trait. Three of the four nominal traits were associated to the highest variance in the inferred squared distances between species. This highlights the characteristic of nominal variables as providing clear-cut distinction between species associated with high variance of pairwise distances. Thanks to the matrix of correlation between squared distances, we are able to know what kind of diversity will be measured by using the global distances. Here the diversity mostly increases by the addition of herbaceous species to ligneous species assemblages, but not only, as illustrated by the low correlation between the FD index and the equitability of the distribution of species between ligneous and herbaceous groups. In addition, the other variables provide squared distances that have correlations with the global squared distances varying from 0.13 to 0.53, and thus influence the measures of functional diversity.

The first axis of Fig. 3 mostly separate ligneous from herbaceous species, but the separation is not perfect. If only the variable ligneous/herbaceous was considered, we would have obtained two points, that would have represented the two groups, on the opposite side of the first axis. Instead of two points, the species are continuously dispersed along the first axis and only 20% of the distances between species are represented by this first axis. Even three herbaceous species are on the left part of the axis with the ligneous species. Those three species (*Bryonia dioica*, *Cucubalus baccifer* and *Tamus communis*) exhibit endozoochory, aestival leaf persistence, and pollination by insects, like most of the ligneous species. The five most contributing variables all influence the distribution of points on this first axis. The sixth most contributing variable (underground vegetative multiplication) is correlated with the second axis.

The functional diversities of the quadrats were different according to the index used. FD was more related to species richness and the AD to the balance between ligneous and herbaceous species. FD measures the extent of complementarity among species in the trait space, while AD measures the average distance in a pair of species. Therefore the shared differences between ligneous and herbaceous species are counted only once in FD while they are counted in each pairwise comparison in the AD index. Because the DPCoA

method measures point dispersion by the average squared distances, it is mostly related to the AD index.

Following this exploratory study, a selection of traits might be done by considering the subset of traits correlated with a focus ecosystem process (Petchey and Gaston 2006) or environmental gradient (e.g. difference between edges and centers of woodlands, urbanization gradient). Solutions must also be taken if we want to remove the strong effect of the difference between ligneous and herbaceous species (e.g. separated analyses).

Conclusion

In conclusion, Gower's index allows us to consider various traits, with or without missing data. Extending Gower's measure with a more wide range of variable types will enable us to compute distances among species at the various scales where the functions of the species are studied. Whether we can obtain a distance metric that is based on mixed variables and that corrects for the correlations between variables is still an open question. Associating the mixed variables coefficient of distances with diversity indices and ordination methods allows a description of both within and between-sample diversity. Moreover, it improves our possibilities for including various variables when comparing functional diversity to measurements derived from species count and phylogeny. A wide range of applications is possible, because the use of functional distances between species in studies of community structures and dynamics is increasing.

Acknowledgements – We thank Owen Petchey for constructive comments on this paper. This work was funded by a Young Researcher Award obtained from the French Institute of Biodiversity in 2004 and partly supported by Agence Nationale de la Recherche grant ANR-06-JCJC-0032-01. The authors are also very grateful to the “Conseil Général de Maine-et-Loire” for its financial support in collecting field data. SP is supported by the European Commission under the Marie Curie Programme.

References

- Anderberg, M. R. 1973. Cluster analysis for applications. – Academic Press.
- Arenas, C. and Cuadras, C. M. 2002. Recent statistical methods based on distances. – *Contrib. Sci.* 2: 183–191.
- Bady, P. et al. 2005. Use of invertebrate traits for the biomonitoring of European large rivers: the effect of sampling effort on genus richness and functional diversity. – *Freshwater Biol.* 50: 159–173.
- Bekker, R. M. et al. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. – *Funct. Ecol.* 12: 834–842.
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. – *J. Veg. Sci.* 16: 533–540.
- Braud, S. and Hunhammar, S. 1999. Les ptéridophytes du Maine-et-Loire – inventaire et cartographie. – *ERICA* 12: 1–61.
- Cain, A. J. and Harrison, G. A. 1958. An analysis of the taxonomist's judgement of affinity. – *Proc. Zool. Soc. Lond.* 131: 85–98.

- Carranza, L. et al. 1998. Analysis of vegetation structural diversity by Burnaby's similarity index. – *Plant Ecol.* 138: 77–87.
- Chevenet, F. et al. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. – *Freshwater Biol.* 31: 295–309.
- Cleveland, W. S. 1994. The elements of graphing data. – AT and T Bell Laboratories.
- de Soete, G. 1986. A least squares algorithm for fitting an ultrametric tree to a dissimilarity matrix. – *Pattern Recogn. Lett.* 2: 133–137.
- Elewa, A. 2004. Quantitative analysis and palaeoecology of Eocene Ostracoda and benthonic foraminifera from Gebel Mokattam, Cairo, Egypt. – *Palaeogeogr. Palaeocl.* 221: 309–323.
- Estabrook, G. F. and Rogers, D. J. 1966. A general method of taxonomic description for a computed similarity measure. – *Bioscience* 16: 789–793.
- Gordon, A. D. 1990. Constructing dissimilarity measures. – *J. Classif.* 7: 257–269.
- Gower, J. C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. – *Biometrika* 53: 325–338.
- Gower, J. C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. – *Biometrics* 27: 857–874.
- Gower, J. C. and Legendre, P. 1986. Metric and Euclidean properties of dissimilarity coefficients. – *J. Classif.* 3: 5–48.
- Grime, J. P. et al. 1988. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. – Kluwer Academic Publishers.
- Heemsbergen, D. A. et al. 2004. Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. – *Science* 306: 1019.
- Jammalamadaka, S. R. and SenGupta, A. 2001. Topics in circular statistics. – World Scientific.
- Kosaki, K. et al. 1996. Zimmer phocomelia: delineation by principal coordinate analysis. – *Am. J. Med. Genet.* 66: 55–59.
- Kruskal, J. B. 1964. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. – *Psychometrika* 29: 115–129.
- Kühn, I. et al. 2004. BiolFlor: a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. – *Div. Distr.* 10: 363–365.
- Lambinon, J. et al. 1992. Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché du Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermaphytes). – *Jardin Bot. Natl Belgique*.
- Legendre, P. and Legendre, L. 1998. Numerical ecology. – Elsevier.
- Leps, J. et al. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. – *Preslia* 78: 481–501.
- Lingoes, J. C. 1971. Some boundary conditions for a monotone analysis of symmetric matrices. – *Psychometrika* 36: 195–203.
- Loo, A. H. B. et al. 2001. Intraspecific variation in *Licuala glabra* Griff. (Palmae) in Peninsular Malaysia – a morphometric analysis. – *Biol. J. Linn. Soc.* 72: 115–128.
- Milligan, G. W. and Cooper, M. C. 1988. A study of standardization of variables in cluster analysis. – *J. Classif.* 5: 181–204.
- Mohammadi, S. A. and Prasanna, B. M. 2003. Analysis of genetic diversity in crop plants – salient statistical tools and considerations. – *Crop Sci.* 43: 1235–1248.
- Ogurtsov, M. G. et al. 2002. Long-period cycles of the Sun's activity recorded in direct solar data and proxies. – *Solar Phys.* 211: 371–394.
- Orloci, L. 1967. An agglomerative method for classification of plant communities. – *J. Ecol.* 55: 193–206.
- Pavoine, S. et al. 2004. From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: a double principal coordinate analysis. – *J. Theor. Biol.* 228: 523–537.
- Pavoine, S. et al. 2005. Measuring diversity from dissimilarities with Rao's quadratic entropy: are any dissimilarity indices suitable? – *Theor. Popul. Biol.* 67: 231–239.
- Petchey, O. L. and Gaston, K. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. – *Ecol. Lett.* 5: 402–411.
- Petchey, O. L. and Gaston, K. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. – *Ecol. Lett.* 9: 741–758.
- Petchey, O. L. and Gaston, K. J. 2007. Dendrograms and measuring functional diversity. – *Oikos* 116: 1422–1426.
- Podani, J. 1999. Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. – *Taxon* 48: 331–340.
- Podani, J. and Schmera, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. – *Oikos* 115: 179–185.
- Podani, J. and Schmera, D. 2007. How should a dendrogram-based measure of functional diversity function? A rejoinder to Petchey and Gaston. – *Oikos* 116: 1427–1430.
- Rao, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. – *Theor. Popul. Biol.* 21: 24–43.
- Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. – *Bell System Tech.* 27: 379–423, 623–656.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. – *Nature* 163: 688.
- Thompson, K. et al. 1997. The soil seed banks of north west Europe: methodology, density and longevity. – Cambridge Univ. Press.
- Walker, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. – *Conserv. Biol.* 6: 18–23.
- Walker, B. et al. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. – *Ecosystems* 2: 95–113.
- Williams, E. A. and Wentz, E. A. 2008. Pattern analysis based on type, orientation, size and shape. – *Geogr. Anal.* 40: 97–122.

Supplementary material (available online as Appendix O16668 at <www.oikos.ekol.lu.se/appendix>). Appendix 1. (file: dist.ktab.R) R function for computing the mixed-variables coefficient of distance). Appendix 2. (file: Manual.pdf). Manual for the function (“dist.ktab.R”). Appendix 3. (file: AngersDataSet.pdf) Description of the data set. Appendix 4. (file: flo.txt) Presence/absence of plant species in all quadrats. Appendix 5. (file: traits.txt) Trait values for each plant species.

Appendix 1. Proof that Δ_{mean} is Euclidean

Let $\Delta = [d_{ij}]$ be a matrix of dissimilarities. Δ is Euclidean if and only if, for any vector \mathbf{a} such as $\mathbf{a}^t \mathbf{1} = 0$ then $\mathbf{a}^t \mathbf{D} \mathbf{a} \leq 0$, where $\mathbf{D} = [d_{ij}^2]$.

We imposed that $\Delta_k = [d_{ijk}]$ be Euclidean, and $\mathbf{D}_k = [d_{ijk}^2]$, which implies that for any vector \mathbf{a} such as $\mathbf{a}^t \mathbf{1} = 0$ then $\mathbf{a}^t \mathbf{D}_k \mathbf{a} \leq 0$. Consider $\mathbf{D}_{\text{mean}} = \sum_{k=1}^n \lambda_k \mathbf{D}_k$, where for any k , λ_k corresponds to $w_k / \sum_{k=1}^n w_k$, $\lambda \geq 0$, and $\sum_{k=1}^n \lambda_k = 1$. For all vector \mathbf{a} such as $\mathbf{a}^t \mathbf{1} = 0$, $\mathbf{a}^t \mathbf{D}_{\text{mean}} \mathbf{a} = \mathbf{a}^t (\sum_{k=1}^n \lambda_k \mathbf{D}_k) \mathbf{a} = \sum_{k=1}^n \lambda_k \mathbf{a}^t \mathbf{D}_k \mathbf{a}$.

For all k , $\mathbf{a}^t \mathbf{D}_k \mathbf{a} \leq 0$, consequently, $\sum_{k=1}^n \lambda_k \mathbf{a}^t \mathbf{D}_k \mathbf{a} \leq 0$, which leads to $\mathbf{a}^t \mathbf{D}_{\text{mean}} \mathbf{a} \leq 0$, therefore Δ_{mean} is Euclidean. Note that, as Gower (1971) indicated, the Euclidean property is not assured in case of missing data.

00°33'07"W, latitude: 47°28'16"N). It is characterized by an oceanic climate with a mean annual rainfall of 605 mm (Braud and Hunhammar 1999); the monthly mean temperature ranges from 13°C to 24°C in July. The geological substratum is mainly schist. Fifteen woodland stations of around one ha each were surveyed along a rural-urban gradient. Sampling vegetation was undertaken in July 2003. This sampling period permitted the detection of both vernal plants (with dead leaves and fruits) and summer species. These two phenologies are dominant in forest environment. We established five quadrats of 30 m² situated in the core area of each woodland. The list of species was established in each quadrat. The nomenclature is taken from Lambinon et al. (1992). Species codes used in Fig. 3 are as follows:

Appendix 2. Description of the data set

The study was conducted in Angers conurbation located very close to the Loire River in northwest France (longitude:

	Species name		Species name
Aceca	<i>Acer campestre</i>	Launo	<i>Laurus nobilis</i>
Aceps	<i>Acer pseudoplatanus</i>	Ligvu	<i>Ligustrum vulgare</i>
Agrca	<i>Agrostis capillaris</i>	Lonpe	<i>Lonicera periclymenum</i>
Allpe	<i>Alliaria petiolata</i>	Melpr	<i>Melampyrum pratense</i>
Anene	<i>Anemone nemorosa</i>	Melun	<i>Melica uniflora</i>
Antod	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Milef	<i>Milium effusum</i>
Aruma	<i>Arum maculatum</i>	Molca	<i>Molinia caerulea</i>
Brydi	<i>Bryonia dioica</i>	Polmu	<i>Polygonatum multiflorum</i>
Calvu	<i>Calluna vulgaris</i>	Poptr	<i>Populus tremula</i>
Carbe	<i>Carpinus betulus</i>	Privu	<i>Primula vulgaris</i>
Cardi	<i>Carex divulsa</i>	Pruav	<i>Prunus avium</i>
Cirlu	<i>Circaea lutetiana</i>	Pruce	<i>Prunus cerasifera</i>
Conmj	<i>Conopodium majus</i>	Prula	<i>Prunus laurocerasus</i>
Corav	<i>Corylus avellana</i>	Prusi	<i>Prunus spinosa</i>
Corsa	<i>Cornus sanguinea</i>	Pteaq	<i>Pteridium aquilinum</i>
Crala	<i>Crataegus laevigata</i>	Pyrsp	<i>Pyrus sp.</i>
Cramo	<i>Crataegus monogyna</i>	Queil	<i>Quercus ilex</i>
Cucba	<i>Cucubalus baccifer</i>	Ranac	<i>Ranunculus acris</i>
Cytsc	<i>Cytisus scoparius</i>	Ranre	<i>Ranunculus repens</i>
Dacgl	<i>Dactylis glomerata</i>	Robps	<i>Robinia pseudacacia</i>
Dapla	<i>Daphne laureola</i>	Rosar	<i>Rosa arvensis</i>
Desfl	<i>Deschampsia flexuosa</i>	Rosca	<i>Rosa canina</i>
Eupam	<i>Euphorbia amygdaloides</i>	Rubfr	<i>Rubus fruticosus</i>
Evoue	<i>Euonymus europaeus</i>	Rumac	<i>Rumex acetosa</i>
Fagsy	<i>Fagus sylvatica</i>	Rumco	<i>Rumex conglomeratus</i>
Fraal	<i>Frangula alnus</i>	Rusac	<i>Ruscus aculeatus</i>
Fraan	<i>Fraxinus angustifolia</i>	Samni	<i>Sambucus nigra</i>
Frasp	<i>Fraxinus excelsior</i>	Soldu	<i>Solanum dulcamara</i>
Galap	<i>Galium aparine</i>	Sordo	<i>Sorbus domestica</i>
Galmo	<i>Galium mollugo</i>	Sorto	<i>Sorbus torminalis</i>
Gerro	<i>Geranium robertianum</i>	Stasy	<i>Stachys sylvatica</i>
Geuur	<i>Geum urbanum</i>	Steho	<i>Stellaria holostea</i>
Glehe	<i>Glechoma hederacea</i>	Tamco	<i>Tamus communis</i>
Hedhe	<i>Hedera helix</i>	Taxba	<i>Taxus baccata</i>
Holla	<i>Holcus lanatus</i>	Teusc	<i>Teucrium scorodonia</i>
Holmo	<i>Holcus mollis</i>	Ulemi	<i>Ulex minor</i>
Hyahi	<i>Hyacinthoides hispanica</i>	Urtdi	<i>Urtica dioica</i>
Hyano	<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	Vinmi	<i>Vinca minor</i>
Hyppe	<i>Hypericum perforatum</i>	Viohi	<i>Viola hirta</i>
Ileaq	<i>Ilex aquifolium</i>	Viore	<i>Viola reichenbachiana</i>

Article 5 :

Using biological traits to assess how urbanization filters species of small woodlands

L'utilisation des traits biologiques pour appréhender comment l'urbanisation influence la distribution d'espèces végétales dans des petits bois

Jeanne Vallet, Hervé Daniel, Véronique Beaujouan, Françoise Rozé, Sandrine Pavoine

Corresponding author : Jeanne Vallet

Agrocampus Ouest - Centre d'Angers, Institut National d'Horticulture et de Paysage, UP Paysage, 2 rue Le Nôtre, 49045 Angers Cedex 01, France. Jeanne.Vallet@agrocampus-ouest.fr

Phone: 00 33 2 41 22 55 75 Fax: 00 33 2 41 22 54 78

Hervé Daniel and Véronique Beaujouan

Agrocampus Ouest - Centre d'Angers, Institut National d'Horticulture et de Paysage, UP Paysage, 2 rue Le Nôtre, 49045 Angers Cedex 01, France. Herve.Daniel@agrocampus-ouest.fr, Veronique.Beaujouan@agrocampus-ouest.fr

Françoise Rozé

Université de Rennes 1, UMR 6553 Ecobio, Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, Bât 14, 35042 Rennes Cedex, France

Sandrine Pavoine

Museum National d'Histoire Naturelle, Dépt. Ecologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 5173 MNHN-CNRS-P6, 55 rue Buffon, FR-75005 Paris, France. pavoine@mnhn.fr

TITLE: Using biological traits to assess how urbanization filters species of small woodlands

Jeanne Vallet, Hervé Daniel, Véronique Beaujouan, Françoise Rozé, Sandrine Pavoine

ABSTRACT:

Urbanization has major impacts on plant and animal distributions. The identification of biological traits helps to identify the mechanisms that underpin which species are selected by urbanization.

Aim: The aim was to identify which persistence, ecological preferences, regeneration and dispersability traits may explain the distribution of woodland flora along a urban-rural gradient. These results will help to assess the relative importance of urban environment vs. spatial arrangement of habitats filters on species distribution.

Location: The study was carried out in three medium-sized conurbations of north-western France: Angers, Nantes and Rennes.

Methods: We sampled the vegetation of 36 small woodlands of about 1.5 ha relatively unmanaged and composed of non-planted vegetation along an urban-rural gradient. We characterized the position of woodlands along the urban-rural gradient by examining adjacent land cover. We demonstrate that the position of woodlands along the urban-rural gradient had major impact on plant community composition. We examined the similarity of species in terms of biological and ecological traits and then, by using an ordination analysis (RLQ), we analyzed which traits out of twenty three tested were related to the contrasted distribution of species along the urban-rural gradient.

Results: Species that are likely to be found in urban woodlands have different persistence traits (higher SLA, more often rosette or semi-rosette form, less underground vegetative multiplication), ecological traits (affinity for base-rich and fertile soils), regeneration traits (earlier and prolonged flowering period, younger age of first flowering, higher frequency of self pollination, smaller germinules and more persistent seed bank). These trait states that passed the urban filters were shared by differing assemblages found in hedges, recent to ancient forest habitats, and isolated and fragmented patches. Dispersability traits were not related to the distribution of species along the urban-rural gradient.

Main conclusions: Our approach highlights traits that can help to determine the vulnerability of forest species due to the environmental changes that follow urbanization. Limiting the influence of urban environment on habitat quality (disturbance, microclimate, and soil enrichment) seems to be of major importance to maintain the plant biodiversity in woodlands.

KEYWORDS: urban-rural gradient; habitat filtering; persistence; regeneration; dispersability; ecological preferences; urban filters; mixed-variables coefficient of distance; RLQ analysis

INTRODUCTION

Urban environment may be considered as a succession of filters that exerts a strong selective pressure on species (Williams et al. 2009). This series of filters leads to contrasted distributions of various organisms along urban-rural gradients (Blair 1999, Croci et al. 2008, Fudali 1996, Germaine et al. 2001, Godefroid et al. 2007a, Honnay et al. 1999, Vallet et al. 2008). Several filters might act on species distribution including habitat transformations (e.g. replacement of natural or agricultural habitats by impervious surfaces), habitat fragmentation, characteristics of urban environment (e.g. soil and air pollution, temperatures) and human preferences (e.g. introduction of ornamental species, destruction of weeds etc.) (McDonnell et al. 1997, Williams et al. 2009). These filters modify habitat availability, the spatial arrangement of habitats, the regional pool of species and evolutionary selection pressures on populations.

Opportunities to rely a specific filter to modifications in the distribution of a particular species or modifications in the compositions of communities are constrained by the fact that filters often act simultaneously (Williams et al. 2009). Facing this difficulty, biological traits can provide a direct link between shifts in community composition and underlying ecological mechanisms, by identifying the primacy of specific filters.

We have chosen to test the influence of biological traits on the composition of plant communities in woodlands along a urban-rural gradient. By focusing on a single habitat, we limit the influence of the filter of habitat transformation on community composition. Moreover, woodlands are relatively unmanaged reducing the influence of direct human-preferences; indeed few exotic species occur in these woodlands (Vallet et al. 2008). Thus urbanization can affect the composition of the communities of these woodlands by modifying the species pool capable of reaching the woodlands; the species pool adapted to abiotic and biotic local conditions (Lortie et al. 2004). Focal traits include various aspects of plant life: its persistence and regeneration traits, its ecological preference, and its dispersability traits. Our approach leads to the assessment of the vulnerability of forest species in an urban matrix by identifying which conditions might be essential to maintain plant biodiversity in urban woodlands.

More specifically, our aim was to test if, in small woodlands, the contrasted differences in plant distributions may be explained by persistence, ecological preferences, regeneration, and/or dispersability traits of species. Preliminary steps to this analysis were to order woodlands along a urban-rural gradient; to verify that composition of communities is influenced by the position of woodlands along the studied urban-rural gradient; and to look at the distribution of species according to their biological traits. We used a RLQ analysis for identifying relationships between plant traits and their distribution along the urban-rural gradient. Finally, our results provide insights into processes that may be important for the conservation of forest plant diversity in urbanized landscapes.

1 METHODS

1.a) Study area

The study was carried out in the conurbations of Angers (47°28' N; 0° 33'W), Nantes (47°13' N; 1°33' W) and Rennes (48°06' N; 1°40'W) in north-western France. These three conurbations are characterized by an oceanic climate (average annual rainfall in Rennes: 648.8 mm, Angers: 617.8 mm, Nantes: 788.5 mm; average annual temperature in Rennes: 11.4°C, Angers: 11.5°C, Nantes: 11.9°C (Météo France 2008)). The three conurbations belong to the same geological unit, the Massif Armoricain: bedrocks are acidic (mainly schist and altered granite). They are the three most important conurbations of the Massif Armoricain. The Angers conurbation area has about 283 000 inhabitants and covers an area of 510 km²; the Nantes conurbation area has about 580 000 habitants and covers 520 km²; the Rennes conurbation has about 400 000 inhabitants and covers an area of 610 km².

We selected woodlands dominated by oak *Quercus robur* and/or chestnut *Castanea sativa*; the understorey layer was dominated by species that had neither been planted nor sown (indigenous vegetation *sensu* Flørgård (2000) and Millard (Millard 2004)) and was quite undisturbed. Thirty-six woodlands of about 1.5 hectare – 11 in Rennes, 12 in Nantes and 13 in Angers – were surveyed according to these criteria.

1.b) Data collection

- Floristic matrix: L

In each woodland, ten 30 m² quadrats were sampled for a total of 360 quadrats; their positions were pre-determined on GIS according to the following rules. Five 3 x 10 m quadrats were established at the edge of the woodlot (<6 m from the limit delimited by the external tree trunks) and were positioned equidistant from each other; the other five were 5 x 6m and were located at regular intervals in the core area (i.e. more than 6 meters from the boundary of the woodlot) more than 15 meters from each other. Floristic data were collected from mid-June to the end of July 2006 or 2007 to maximize the number of species we could differentiate. The biological nomenclature follows Lambinon et al. (1992). For data analyses, data from the ten quadrats of a single woodland were compiled to avoid pseudoreplication: for each species, we indicated its frequency (from 1 to 10) in the woodland. Thus the floristic matrix consisted in 36 floristic relevés. Only herbaceous species were considered in the analysis because the opposition of ligneous and herbaceous species in term of biological traits is very pronounced (Pavoine et al. 2009a); then we assumed that ligneous *vs.* herbaceous traits was not a relevant classification to link with urban-rural gradient also we chose to analyze only the response of herbaceous species pool. Ligneous and herbaceous species were distinguished on the basis of woodiness information given by the LEDA database (Kleyer et al. 2008) (woodiness = 0 for herbaceous species).

- Environmental matrix: R

The environmental matrix is composed of five variables that characterize land cover within a 500 m buffer around each of the 36 studied woodlands. We used variables which are susceptible of being linked to urban-rural gradient (Blair 2004, Hahs et al. 2006): built-up areas, crops and three types of tree covers that are woodlands, hedges, and isolated/alignment trees. The cover of built-up areas around the studied woodlands was extracted from cadastral maps with ArcGIS 9.1 (ESRI 2005). The cover of woodlands, hedges and other wooded areas was firstly extracted from orthophotoplans (resolution: 3 m) with oriented-object classification (ITT Visual Information Solutions 2008). Then the proportion of cover in the different buffer areas was calculated with ArcGIS 9.1 (ESRI 2005). Crops areas were determined by photo-interpretation on orthophotoplans (resolution: 0.5 m); the proportion of cover in the different buffer areas was calculated with ArcGIS 9.1 (ESRI 2005).

- Trait matrix: Q

Twenty six traits were selected from four databases: Comparative plant ecology (Grime et al. 1988), LEDA (Kleyer et al. 2008), Bioflor (Klotz et al. 2002) and Ellenberg's indicator values for British plants (Hill et al. 1999). They were classified in four groups according to their functional significance (Kleyer et al. 2008): traits associated with persistence, ecological preferences, regeneration and dispersability of the species (Table I). Traits were selected in order to reflect functional attributes associated with urban constraints (disturbance, environmental changes, dispersal, and interaction with other organisms). Only traits which were direct biological or ecological characteristics were retained: for example, Grime strategies (Grime et al. 1988) or Raunkier types which represent a synthesis of different traits were not retained. Note that strictly speaking, Ellenberg values are not actual plant traits, but habitat associations (Ellenberg et al. 1991). Highly correlated traits such as canopy height and seed releasing height proposed by LEDA database ($R^2=85\%$) were not both kept. Finally, only traits with less than 50% of missing data were kept, but the majority of traits had very few missing data (Table I). The variable 'seed number per shoot' was log-transformed to reduce the effects of a few high values.

Table I: Presentation of the biological traits used in the analyses. Four groups of biological traits were distinguished: traits associated with the persistence of species; traits linked to their regeneration and traits involved in their dispersability. The bibliographic source, the abbreviation (Abb.), the statistical nature, the description of each trait and the percentage of missing data was provided.

	Biological traits	Abb.	Statistical type	Description	Percentage of missing data
Persistence	Canopy height ²	CH	quantitative	Mean canopy height (metres)	9
	Leaf position ¹	LP	nominal	Rosette, semi-rosette (rosette before flowering), leafy	6
	Specific leaf area ²	SLA	quantitative	Leaf weight per area unit (mm ² .mg ⁻¹)	34
	Leaf persistence ¹	LPH	nominal	Phenology of leaves (seasonal aestival, seasonal hibernal, seasonal vernal, always evergreen, partially evergreen)	1
	Shoot growth form ²	S	fuzzy	Respective frequency of stems erect, stems ascending to prostrate and stem prostrate	3
	Aerial vegetative multiplication ¹	VMA	ordinal	Importance of aerial clonal reproduction. From 0: lack of vegetative multiplication; 1: vegetative multiplication occurring infrequently or only on very short distances; 2: vegetative multiplication occurring frequently and at significant distance from mother-plant	0
	Underground vegetative multiplication ¹	VMS	ordinal	Importance of underground clonal reproduction. Same scale as aerial vegetative multiplication	0
Ecological preferences	Ellenberg values for light ⁴	L	ordinal	Preference of species for 1: low to 9: high levels of light	0
	Ellenberg values for soil humidity ⁴	F	ordinal	Preference of species for 1: low to 9: soil humidity	0
	Ellenberg values for soil basicity ⁴	R	ordinal	Preference of species for 1: low to 9: soil pH	0
	Ellenberg values for soil fertility ⁴	N	ordinal	Preference of species for 1: low to 9: soil fertility	0
Regeneration	Plant life span ¹	PL	multichoice	annual/monocarpic or polycarpic life span	0
	Age of first flowering ²	AOF	multichoice	Period when flowering starts after germination (during the first year; between one to five years; after more than five years)	18
	Start month of flowering period ¹	FM	circular	Month when the flowering period starts	0
	Length of flowering period ¹	FP	quantitative	Number of months of the flowering period	0
	Start month of seed shedding period ²	SM	circular	Month when the seed shedding period starts	24
	Length of seed shedding ²	SP	quantitative	Number of months of the seed shedding period	22
	Logarithm of seed number ²	SNP	quantitative	Logarithm of seed number per shoot	25
	Mean weight of germinule ³	GW	quantitative	Mean weight of germinule (mg)	15
	Seed bank longevity index ²	SSB	quantitative	Index proposed by Bekker et al. ranging from 0 (strictly transient) to 1 (strictly persistent)	4
Pollination ³	PO	fuzzy	Respective frequency of self-pollination, insect-pollination, wind pollination	9	
Dispersability	Fruit dispersal ¹	AD	nominal	Agency of dispersal (endozoochrous, epizoochorous, anemochorous, myrmecochoorous, unspecified)	0
	Terminal velocity ²	TV	quantitative	Rate of fall of seeds in air (m.s ⁻²)	46

¹ (Grime et al., 1988); ² LEDA (Kleyer et al., 2008); ³ Bioflor (Klötz et al., 2002); ⁴ (Hill et al., 1999)

1.c) Data analysis

Rarely collected taxa (presence in a single woodland) were removed from the vegetation data set to prevent distortion in our analysis.

We initially analyzed each matrix separately, in order to compare results with those of the three-table joint analyses. We computed principal component analysis (PCA) on the environmental matrix R to classify woodlands according to adjacent land cover. The species frequency matrix L containing the frequency of each species occurring in each of the 36 woodlands was analyzed by correspondence analysis (CA). The trait matrix Q was analyzed by principal coordinate analysis (PCoA) applied on a matrix distance computed with the generalized Gower's distance (Pavoine et al. 2009b). This index allows computing distance matrix from variables that have various statistical types (and in particular circular, fuzzy, ordinal). We calculated the contribution of each trait to the global distances according to Pavoine et al. 2009b correlation formula between the distances obtained on one trait and the global distances.

To investigate the relationships between traits and environmental variables, we used a RLQ analysis based on the CA of the species frequency matrix L (Dolédec et al. 1996). The RLQ analysis enables the study of the joint structure of these three data matrices. Matrix L represents a link between matrix R that contains the measurements of p environmental variables in the I sites, and matrix Q that contains the values of q traits of the J species (Figure 1). The significance of the association between traits and environmental variables in the RLQ analysis (habitat filtering) was tested by a permutation test as indicated in Dolédec et al. (1996). To determine which traits were linked with the axes of the RLQ analysis, we search links between the normed score of each species on the studied axis of the RLQ analysis and the corresponding values of the traits. For quantitative variables, we carried out a Pearson correlation which coefficient was tested by permutations (the values of the variable are permuted keeping the order of the species coordinates constant); for nominal variables, we carried out one-way ANOVA with permutation test (the species coordinates were permuted between the attributes of the nominal variables keeping the number of species per attribute constant); for ordinal and circular variables, a Spearman correlation which coefficient was tested by permutation was carried out (the values of the variable are permuted keeping the order of the species coordinates constant). For a given fuzzy and multichoice variable, we considered the matrix \mathbf{M} with species as rows and attributes as columns; entries were either affinity proportions (for fuzzy variables) or 0/1 (for multichoice variables). Rows were standardized so that their sum is unity. Each column defined a weighting scheme for the species. The weighting scheme allows to characterize the attributes on the RLQ space by barycenters of species points. Let m_{ik} be the entry in \mathbf{M} for the i th species and the k th attribute and $m_{\bullet k} = \sum_i m_{ik}$ the sum of all values for the k th attribute. Let a_k be the position of the k th attributes and s_i the position of the i th species, we define $I_{\text{inter}} = \sum_{kl} m_{\bullet k} m_{\bullet l} \|a_k - a_l\|^2$ and $I_{\text{intra}} = \sum_k m_{\bullet k} \sum_i m_{ik} \|s_i - a_k\|^2$. Then $I_{\text{inter}} / I_{\text{intra}}$ was used to assess the discriminatory power of the variable and tested by permutations (the rows of \mathbf{M} were permuted keeping the order of the species coordinates constant). This test is adapted from the partitions of variance as in Pavoine et al. (Pavoine et al. 2004) and Pavoine et Dolédec (Pavoine et al. 2005).

All analyses were processed using R software (R Development Core Team 2008) and the ade4 package (Chessel et al. 2006) in R.

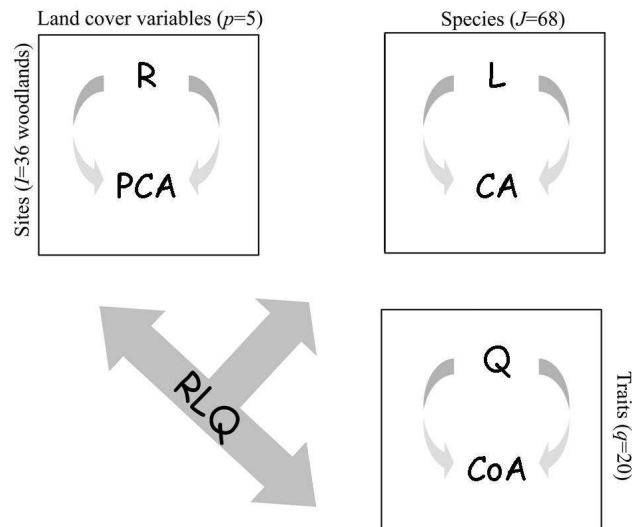


Figure 1: Principle of the RLQ analysis. R is the environmental matrix, L the floristic matrix and Q the trait matrix. PCA: principal components analysis; CA: correspondence analysis; CoA: principal coordinates analysis.

2 RESULTS

2.a) *Separate ordination of the matrices*

- Environmental matrix R

The first axis of the PCA on the land cover matrix accounted for 57% of the total variance, the second for 23%. The following axes accounted for less than 10%. Four of the five studied variables were highly correlated with the first axis: built-up areas, isolated/alignment trees opposite to hedges and crops areas (Figure 2A). Woodland cover was highly correlated with the second axis but this axis tend to be influenced by a few sites only (Figure 2A). The first axis (Figure 2B) distinguished clearly a group of eighteen woodlands which will be reported then as urban (more than 7% of built-up areas; in average 12%) and a group of eighteen rural woodlands (less than 4% of built-up areas; in average, 1%).

- Floristic matrix L

The first axis accounted for 13% of the variance and the three following axes accounted for respectively 9, 8 and 7% of the total variance (Figure 4). The following axes were not kept for the RLQ analysis. The first axis of the analysis discriminated well urban vs. rural woodlands as defined by the analysis of R matrix.

- Traits matrix Q

The sum of all eigenvalues of the PCoA on the trait matrix was 0.23. The first four axes accounted respectively for 15%, 12%, 8% and 6% of the total variance. First, we examined which traits contribute the most to the global distance (Figure 3). The leaf position (LP) and leaf persistence (LPH) were the two most contributing traits to the global distance. We then examined the ordination of species and reported how traits tend to discriminate the species on the first factorial map (Figure 5). The distribution of species according to the similarity of biological traits appears to be gradual: we can not distinguish isolated groups of species. Species which present underground vegetative multiplication tend to be leafy, not to flower the first year and not to have persistent leaves.

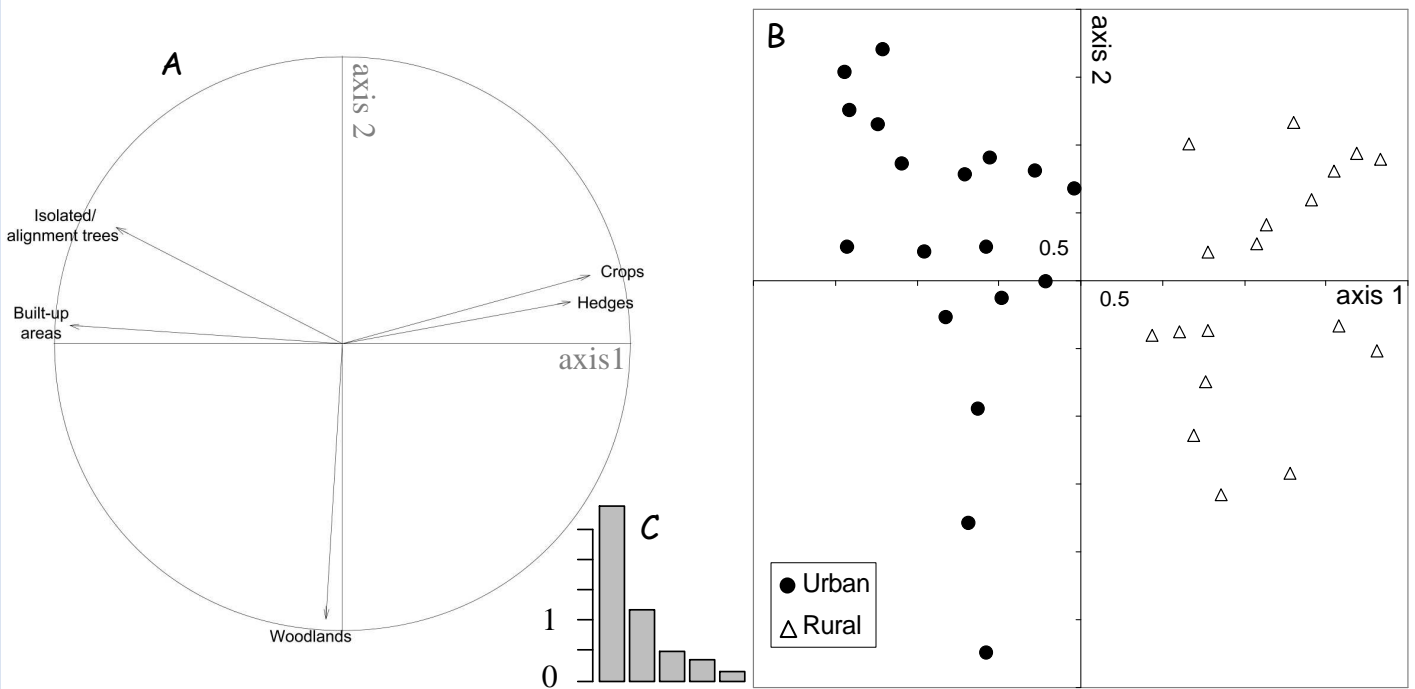


Figure 2: Results of the principal components analysis on the environmental matrix R. A: Scatter diagram of the correlation circle. B: position of sites on first factorial map with the distinction on the first axis of sites which will be considered as urban (black dots) and rural (white triangles). The eigenvalue barplot is provided at the lower left-hand corner

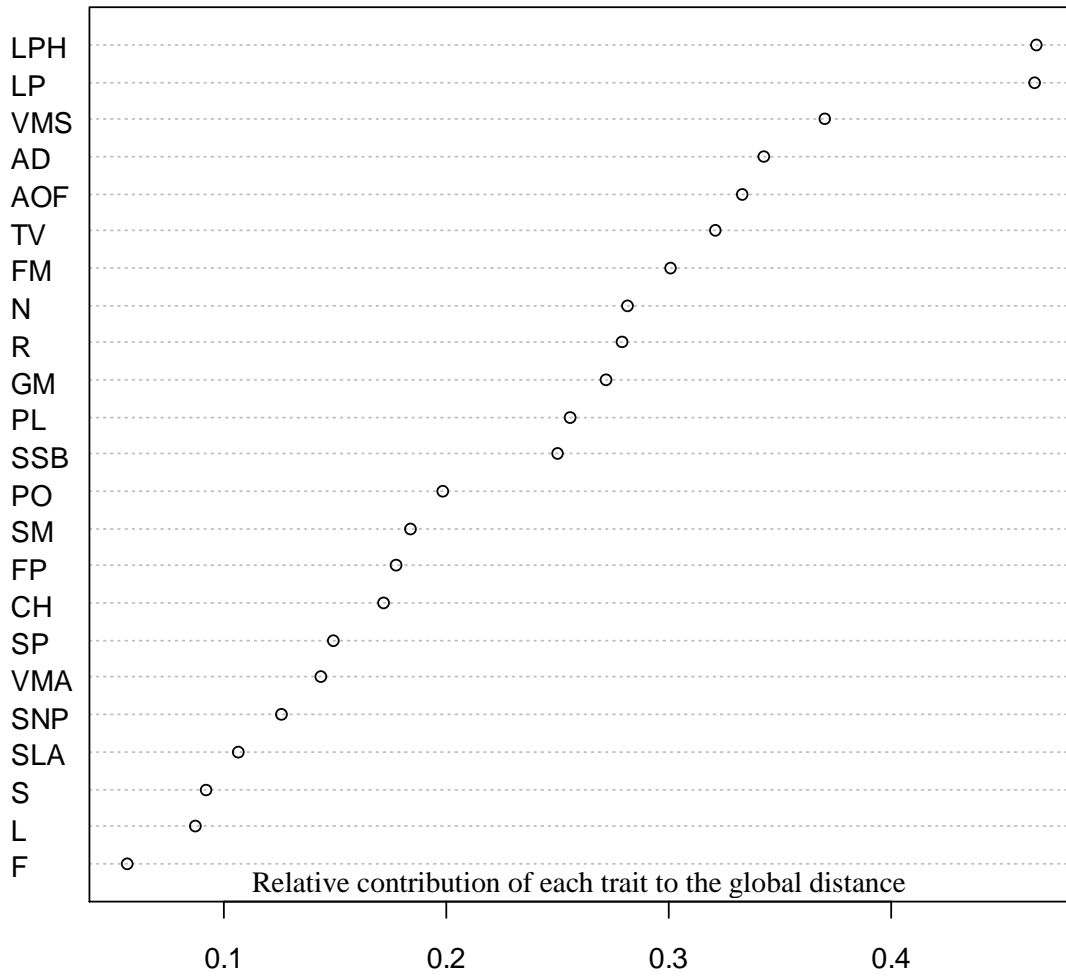


Figure 3: Contribution of each variable to the global distance obtained by Eq. 1 and displayed by a Cleveland's (1994) dot plot. Abbreviates of plant traits are given in Table I.

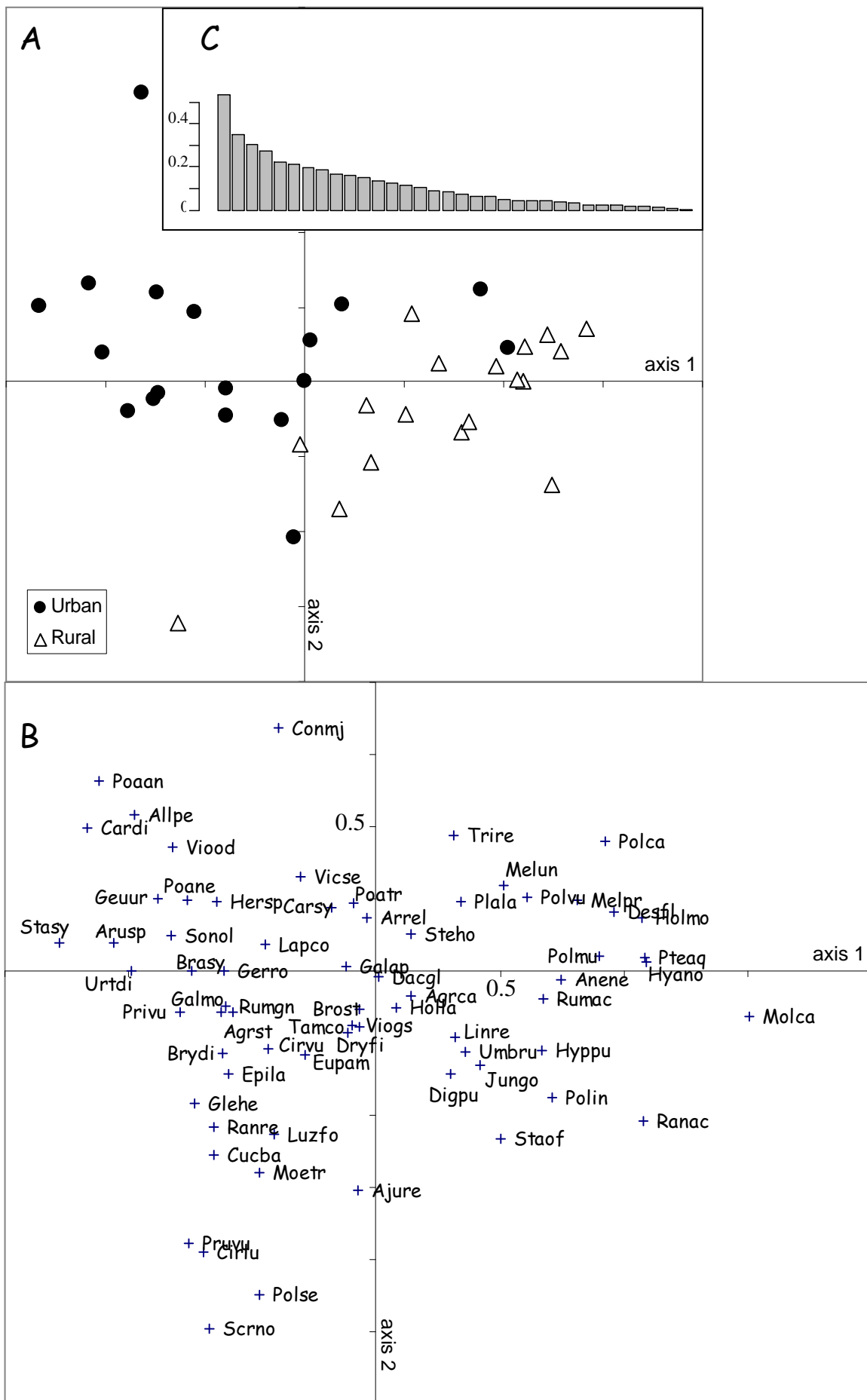


Figure 4: First factorial map of Correspondence analyses on the floristic matrix L. A: position of studied sites with the distinction of urban vs. rural sites defined by their position on the first axis of the PCA on R matrix. B: position of species. C: eigenvalue barplot. See appendix 1 for the species codes.

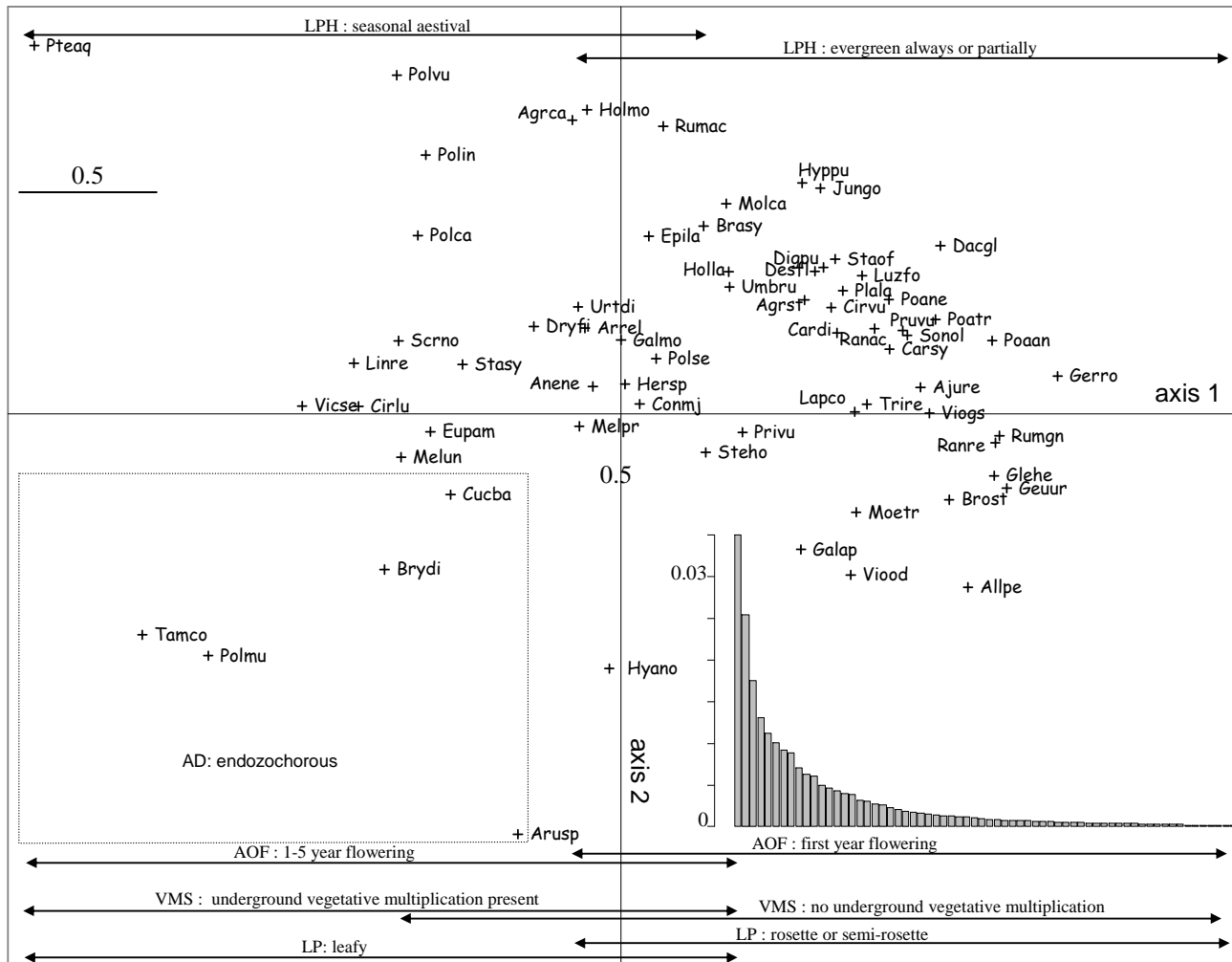


Figure 5: Principal coordinate analysis (PCoA) applied to the global distances among species. Axis 1 (horizontal) expresses 16% of the variation and axis 2 (vertical) expresses 12% of the variation. The eigenvalue barplot is provided at the lower right-hand corner of the factorial map. The labels of the species are given by codes; full Latin names are given in Appendix 2. Some of the variables or levels of variables have been added to the graph to help the interpretation. The variables are associated with arrows indicating tendencies of separations of the species according to the first or second axis. The dashed indicate the distinction between endozochorous and other species. The scale is given in the top left-hand corner of the map.

2.b) Joint analysis of plant biological traits, species composition and site landcover characteristics

The two first axes of the RLQ analysis extracted 93.1 and 4.5%, respectively of the total variance analysis. The relationship between the environmental variables and the biological traits was highly significant (permutation test p -value < 0.001). The proportion of variance accounted for by the RLQ analysis was compared to that resulting from the separate analyses of the individual matrices. The first axis of the RLQ analysis accounted for 99.7% of the variability explained by the first axis of the separate analysis of the environmental matrix (i.e., the ratio between the variance of the environmental characteristics in RLQ and the variance of the environmental characteristics in the separate analysis) (Figure 6). It also accounted for 78.6% of the potential variability accounted by the first axis of the separate analysis of the biological traits matrix (Figure 6). The species and sites scores had a correlation of 0.41 along the first RLQ axis, which represents 57% of the highest possible correlation between sites and species, given by the square root of the first eigenvalue of the CA of the species abundance matrix (Dolédec et al. 1996). The ordination of species along the first axis of the RLQ was provided on Figure 7 with the position of urban vs. rural woodlands on the bottom of the figure. Thirty nine species were rather related with urban woodlands and twenty nine with rural woodlands.

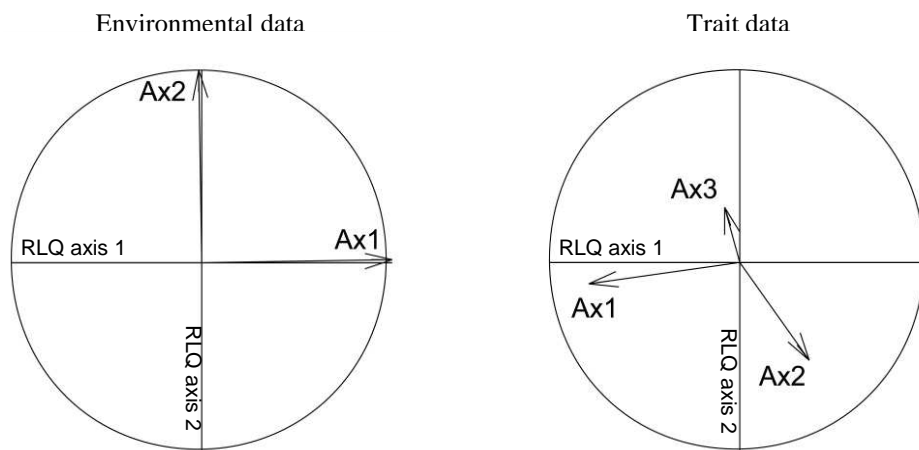


Figure 6: Projection of the axes of each separate analysis on the first two RLQ joint ordination axes. The graphs on the left correspond to the joint analysis on the environmental data; on the right the species traits data.

Six out of the seven persistence traits, two out of the four ecological preference traits, eight out of the ten regeneration traits and four of the other traits were significantly associated with the first axis of the RLQ analysis (Table II). None of the traits associated with dispersability were significantly related to the first axis of the RLQ analysis (Table II).

For persistence traits, the species associated with rural woodlands had an erect stem and they tended to have no rosette or semi-rosette; they had a lower specific leaf area than urban species. Many of the species associated with rural woodlands showed underground vegetative multiplication but no aerial vegetative multiplication. They also tended to have seasonal vernal or aestival leaves whereas the seasonal hivernal and the evergreen species were rather urban (Figure 8A).

For ecological preferences, urban species had preferences for more rich-base and nutrient rich soils (Figure 8B).

For regeneration traits, the mean weight of germinules, the length of flowering period tended to be lower for species associated with urban woodlands. These species tended also to have a

longer flowering period, a higher mean germinule weight. Their flower and seed shedding periods began earlier in the year. Monocarpic species were rather species associated with urban woodlands whereas the species which begin to flower at more than five years were rather rural associated species. Self-pollination tended to be more present in urban species whereas more rural species were insect-pollinated. (Figure 8C).

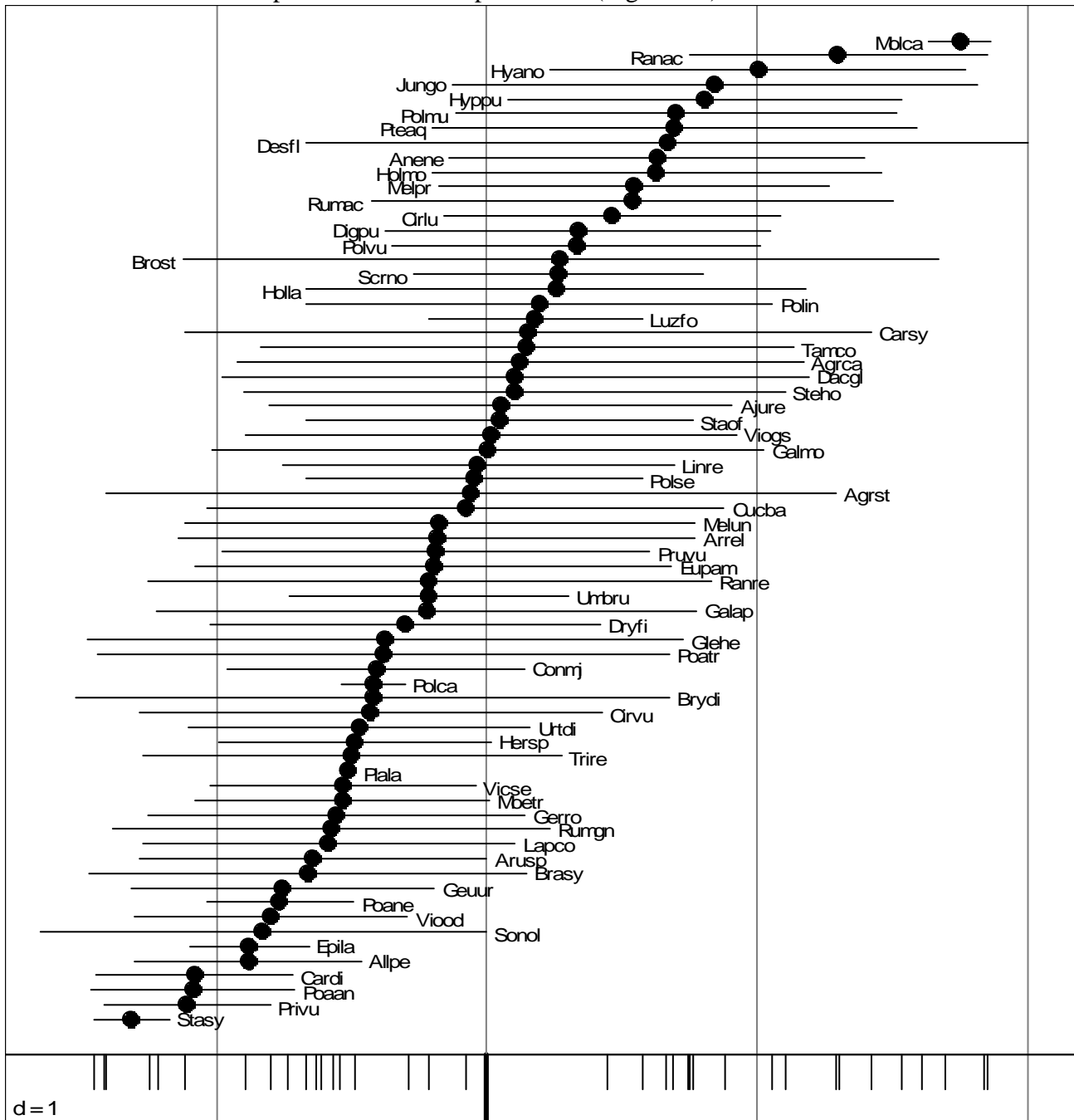


Figure 7: First ordination axis of the RLQ analysis. A: scores of the sites, the arrows indicate the clear-cut between urban and rural woodlands as defined previously (Figure 2). B: position of the species at the average score of the sites in which they occur; horizontal lines represent the standard deviation of these scores. See appendix 1 for the species codes.

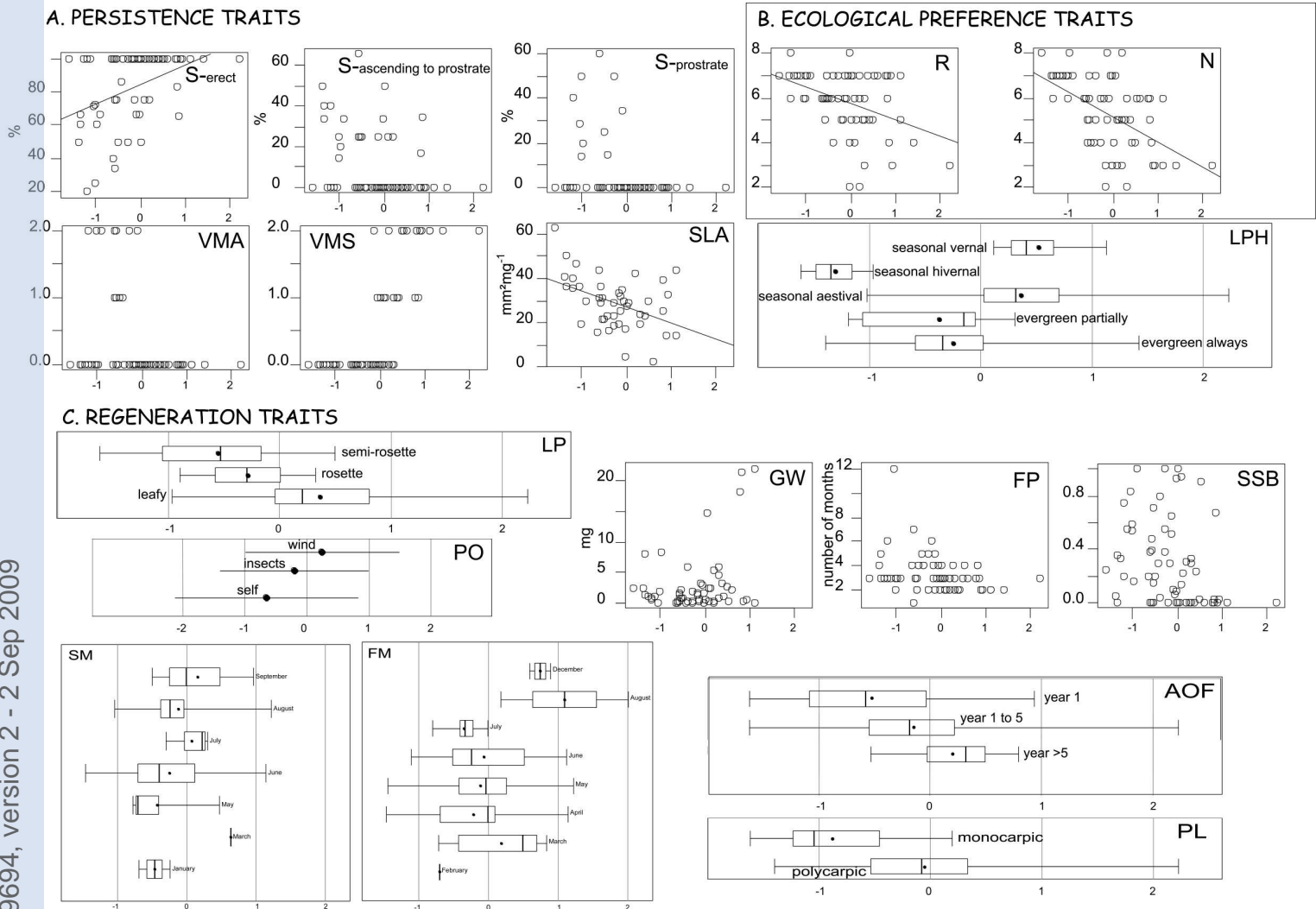


Figure 8: Synthesis of biological traits which are significantly associated with the first ordination axis of the RLQ analysis. For each graph, the left part of the abscise axis were associated with the urban woodlands, the right with the rural woodlands. For quantitative and ordinal variables, we displayed a graph of the correlation between the score of the species along the first axis of the RLQ and the values of the biological traits for each species. For circular, nominal and multichoice variables, we displayed a boxplot of the scores of the species along the first axis of the RLQ analysis belonging to each group. The box indicates the boundaries of the first (left) and third (right) quartiles; the line in the box indicate median position and the dot position of the mean. The whiskers indicate min value (left) and max values (right). For fuzzy variables, we displayed the mean (dot) and the standard deviations (whisker) of each modality of the variable. See Table I for codes of traits.

Table II: Results of the tests of the link between the biological traits and the positions of species on the first axis of the RLQ analysis. The correlation coefficient was provided for ordinal and quantitative variables. For the other variables, variations were represented on Figure 8. See material and methods to know which test was carried out according to the statistical nature of each trait variable. Significance levels used: ns: non significant; (*): $0.1 < p\text{-value}$; **p-value <0.05 ; ***p-value <0.01 ; ****p-value <0.001

	Traits and modalities	Abbreviations	coefficient de corrélation	p-value
Persistence	Canopy height ²	CH	r=0.14	ns
	Leaf position ¹	LP	-	<0.001***
	Specific leaf area ²	SLA	r=0.44	0.04**
	Leaf persistence ¹	LPH	-	<0.001***
	Shoot growth form ²	S	-	0.002**
	Aerial vegetative multiplication ¹	VMA	r=-0.34	0.004**
	Underground vegetative multiplication ¹	VMS	r=0.75	<0.001***
Ecological preferences	Ellenberg values for light	L	r=-0.05	ns
	Ellenberg values for soil humidity	F	r=-0.17	ns
	Ellenberg values for soil basicity	R	r=-0.36	0.003**
	Ellenberg values for soil fertility	N	r=-0.53	<0.001***
Regeneration	Plant life span ¹	PL	-	<0.001***
	Age of first flowering ²	AOF	-	<0.001***
	Start month of flowering period ¹	FM	r=0.22	0.05*
	Length of flowering period ¹	FP	r=-0.29	0.02*
	Start month of seed shedding period ²	SM	r=0.25	0.06(*)
	Length of seed shedding ²	SP	r=-0.095	ns
	Logarithm of seed number ²	SNP	r=-0.13	ns
	Mean weight of germinule ³	GM	r=0.32	0.02*
	Seed bank longevity index ²	SSB	r=-0.27	0.03*
	Pollination ³	PO	-	0.01(*)
Dispersability	Fruit dispersal ¹	AD	-	ns
	Terminal velocity ²	TV	r=0.04	ns

3 DISCUSSION

We will first tell about some considerations on the choice of RLQ analysis with the mixed-variables coefficient of distance and then we will discuss about trait shifts along the urban-rural gradient.

3.a) The interest of using RLQ analysis and mixed-variables coefficient of distance

The use of RLQ analysis with the mixed-variables coefficient of distance offers interesting opportunities for studying plant traits-environment relationship. Two opposed strategies exist for studying traits-environment relationship: the first is to consider each trait individually (Graae et al. 2000) and the other is to classify species into emergent groups *i.e.* in groups of species which share a set of common traits (Lavorel et al. 1997, Verheyen et al. 2003). Verheyen *et al.* (2003) showed that combinations of traits are important to consider for evaluating species response to environmental characteristics but Roy and de Blois (2006) said that: "Finding emergent groups within species assemblages that present little variation in traits, like temperate forest herbs, represents a challenge" and they found that the individual-trait-based approach was more informative than the emergent base-trait approach. The RLQ was intermediate between these two strategies by taking into account the correlation between traits in the ordination of the Q matrix but has not the disadvantage of classified species into groups which can be artificial when we study relatively close species. Aubin *et al.* (2009) demonstrate that the emergent group classification hid some trait-level differences. A second advantage lies in the use of the mixed-variables coefficient of distance (Pavoine et al. 2009a) which allows variability in plant traits by coding plant traits in fuzzy and multichoice variables. Indeed plasticity of plant traits of a species can be an important determinant of the capacity of adaptations of the species to environmental changes (Sánchez-Gómez et al. 2008). The mixed-variables coefficient of distance offers a solution to take into account this variability.

3.b) Shift of plant traits along the urban-rural gradient

The urban-rural gradient was of main importance to explain the distribution of plant species in the studied woodlands and a shift in the community trait composition appears along this gradient.

Our results show that the selective pressures that act on the traits for forest herbs in urban woodlands are mostly related to regeneration, ecological preferences and persistence abilities of species. Some of the regeneration and persistence abilities involved in the response of the species to the urban-rural gradient have yet been found in other studies on the response of plant species to urbanization. For instance, the preference of urban species for base-rich and fertile soils is today largely recognized (Godefroid et al. 2007a, Godefroid et al. 2007b, Thompson et al. 2008, Vallet et al. 2008) and linked to urban pollution. Deposition of basic cations could provide from cement dusts and increase soil pH (Lovett et al. 2000); the increased soil fertility may be linked to fuels combustion (Fenger 1999) which induced N depositions. Contrary to Godefroid and Koedam (2007b) and Thompson and McCarthy (2008) studies, the preference of species for particular soil humidity and light levels did not seem involved in their response to urbanization in our study; it is probably because we studied only forest habitat. A similar pattern to Thompson's study (2008) emerged from our data: the implication of specific leaf area in response to urban-rural gradient. Urban species appeared more robust than rural species. This pattern may be linked to the higher soil fertility (Ordoñez et al. 2008).

The traits involved in the response of species to urbanization can be compared to other studies dealing with the importance of traits in the response of plant species to forest

continuity (Graae et al. 2000, Verheyen et al. 2003), forest patch configuration (Dupré et al. 2002, Endels et al. 2007, Kolb et al. 2005) and edge vs. forest preferences (Deckers et al. 2004, Roy et al. 2006). From all these situations, similarities emerge between species preferring ancient forest, connected forest patches and forest habitat: they are often perennials with clonal growth; they have heavy seeds, transient seed banks, have a short flowering period and they are insect pollinated. These characteristics are common to species which prefer rural woodlands in our study. A main difference with these studies is that no dispersal abilities seem not to be implicated in the response of species to urban-rural gradient whereas all these studies shows that species associated with ancient, connected species had low colonization abilities (low seed production rates, ant-dispersed or lack of dispersal structures species). A possible explanation could be that we studied very fragmented forest patches (1.5 ha) in urban as well as in rural areas also the dispersal limited species were yet absent from rural woodlands. Indeed, only seven myrmecochorous species were present in our species pool; twenty one species had unspecified agency of dispersal but forty-two percent of them were graminoid species. Graminoid species have often different responses to human-induced change than other herbaceous species (Verheyen et al. 2003, Wiegmann et al. 2006) also their unspecified agency of dispersal may be considered differently from other herbaceous species.

Some other traits seem also to differentiate urban from rural species. Annual species, species with rosette or semi-rosette and with prostrate (or ascending to prostrate) stems and species flowering from the first year after germination seem to be rather species associated with urban woodlands. These characteristics may be adaptations to disturbance *sensu* Grime.

CONCLUSION

Species sensitive to the effects of urbanization could be filtered by their habitat requirements (soil pH and soil fertility), their inability to buffer fluctuations of environment (lack of persistent seed bank (Dupré et al. 2002, Graae et al. 2000) and of morphological adaptations such as rosettes) and their dependence on interactions with insects for pollination. In urban as well as in rural woodlands, few dispersal limited species seem to be present. The urban environmental effects filter seems to be of main importance. Also, independently from seed dispersal, the forest dispersal-limited species may be limited by habitat quality (Baeten et al. 2009). This aspect must be taken into account for ecological restoration of these woodlands and particularly to consider reintroductions

BIBLIOGRAPHY

- Aubin, I., Ouellette, M.-H., Legendre, P., Messier, C. & Bouchard, A. 2009. Comparison of two plant functional approaches to evaluate natural restoration along an old-field - deciduous forest chronosequence. *Journal of Vegetation Science* 20: 185-198.
- Baeten, L., Hermy, M. & Verheyen, K. 2009. Environmental limitation contributes to the differential colonization capacity of two forest herbs. *Journal of Vegetation Science* 20: 209-223.
- Blair, R. 2004. The effects of urban sprawl on birds at multiple levels of biological organization. *Ecology and Society* 9.
- Blair, R.B. 1999. Birds and Butterflies along an Urban Gradient: Surrogate Taxa for Assessing Biodiversity? *Ecol Appl* 9: 164-170.
- Chessel, D., Dufour, A.-B., Dray, S., Lobry, J.R., Ollier, S., Pavoine, S. & Thioulouse, J. 2006. The ade4 package: Analysis of Ecological Data : Exploratory and Euclidean methods in Environmental sciences. In: R Foundation for Statistical Computing.
- Cleveland, B. 1994. *The elements of graphing data*. AT and T Bell Laboratories.
- Croci, S., Butet, A., Georges, A., Aguejdad, R. & Clergeau, P. 2008. Small urban woodlands as biodiversity conservation hot-spot: a multi-taxon approach. *Landscape Ecol.* 23: 1171-1186.
- Deckers, B., Verheyen, K., Hermy, M. & Muys, B. 2004. Differential environmental response of plant functional types in hedgerow habitats. *Basic and Applied Ecology* 5: 551-566.
- Dolédec, S., Chessel, D., Braak, C.J.F.T. & Champely, S. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3: 143-166.
- Dupré, C. & Ehrlen, J. 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* 90: 796-805.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 188: 1-248.
- Endels, P., Adriaens, D., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Decocq, G. & Hermy, M. 2007. Groupings of life-history traits are associated with distribution of forest plant species in a fragmented landscape. *Journal of Vegetation Science* 18: 499-508.
- ESRI 2005. ArcView GIS 9.1. In: Environmental Systems Research Institute Inc., New York.
- Fenger, C. 1999. Urban air quality. *Atmospheric Environment* 33: 4877-4900.
- Flørgård, C. 2000. Long-term changes in indigenous vegetation preserved in urban areas. *Landscape Urban Plann.* 52: 101-116.
- Fudali, E. 1996. Distribution of bryophytes in various urban-use complexes of Szczecin (NW Poland). *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 41: 717-745.
- Germaine, S.S. & Wakeling, B.F. 2001. Lizard species distributions and habitat occupation along an urban gradient in Tucson, Arizona, USA. *Biol Conserv* 97: 229-237.
- Godefroid, S. & Koedam, N. 2007a. Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecol.* 22: 1227-1239.
- Godefroid, S., Monbaliu, D. & Koedam, N. 2007b. The role of soil and microclimatic variables in the distribution patterns of urban wasteland flora in Brussels, Belgium. *Landscape Urban Plann.* 80: 45-55.
- Graae, B.J. & Sunde, P.B. 2000. The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography* 23: 720-731.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. 1988. *Comparative plant ecology : a functional approach to common British species*. Kluwer Academic Publishers.
- Hahs, A.K. & McDonnell, M.J. 2006. Selecting independent measures to quantify Melbourne's urban-rural gradient. *Landscape Urban Plann.* 78: 435-448.

- Hill, M.O., Mountford, J.O., Roy, D.B. & Bunce, R.G.H. 1999. Ellenberg's Indicator Values for British Plants. Technical Annex. In: *ECOFAC*, Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon, UK.
- Honnay, O., Hermy, M. & Coppin, P. 1999. Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biol Conserv* 87: 73-84.
- ITT Visual Information Solutions 2008. ENVI Feature extraction 4.4. In.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E. & Peco, B. 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96: 1266-1274.
- Klotz, S., Kuehn, I. & Durka, W. 2002. BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. In: LANDWIRTSCHAFTSVERLAG, www.biolflor.de, Bonn.
- Kolb, A. & Dieckmann, M. 2005. Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology* 19: 929-938.
- Lambinon, J., Delvosalle, L. & Duvigneaud, J. 1992. *Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché du Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermaphytes)*. 4ème. Jardin Botanique national de Belgique, Meise.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol Evol* 12: 474-478.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107: 433-438.
- Lovett, G.M., Traynor, M.M., Pouyat, R.V., Carreiro, M.M., Zhu, W.-X. & Baxter, J.W. 2000. Atmospheric Deposition to Oak Forests along an Urban-Rural Gradient. *Environmental Science and Technology* 34: 4294-4300.
- McDonnell, M.J., Pickett, S.T.A., Groffman, P., Bohlen, P., Pouyat, R.V., Zipperer, W.C., Parmelee, R.W., Carreiro, M.M. & Medley, K. 1997. Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. *Urban Ecosystems* 1: 21-36.
- Météo France 2008. INFOCLIMAT. In.
- Millard, A. 2004. Indigenous and spontaneous vegetation: their relationship to urban development in the city of Leeds, UK. *Urban Forestry & Urban Greening* 3: 39-47.
- Ordoñez, J.C., van Bodegom, P.M., Witte, J.-P.M., Wright, I.J., Reich, P.B. & Aerts, R. 2008. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecol Biogeogr* 18: 137-149.
- Pavoine, S. & Dolédec, S. 2005. The apportionment of quadratic entropy: a useful alternative for partitioning diversity in ecological data. *Environmental and Ecological Statistics* 12: 125-138.
- Pavoine, S., Dufour, A.-B. & Chessel, D. 2004. From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: a double principal coordinate analysis. *Journal of Theoretical Biology* 228: 523-537.
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.-B., Gachet, S. & Daniel, H. 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118: 391-402.

- R Development Core Team 2008. R: A language and environment for statistical computing. In: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roy, V. & de Blois, S. 2006. Using functional traits to assess the role of hedgerow corridors as environmental filters for forest herbs. *Biol Conserv* 130: 592-603.
- Sánchez-Gómez, D., Zavala, M.A. & Valladares, F. 2008. Functional traits and plasticity linked to seedlings' performance under shade and drought in Mediterranean woody species. *Annals of Forest Science* 65: 311.
- Thompson, K. & McCarthy, M.A. 2008. Traits of British alien and native urban plants. *Journal of Ecology* 96: 853-859.
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V. & Rozé, F. 2008. Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France. *Landscape Ecol.* 23: 1205-1217.
- Verheyen, K., Honnay, O., Motzkin, G., Hermy, M. & Foster, D.R. 2003. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology* 91: 563-577.
- Wiegmann, S.M. & Waller, D.M. 2006. Fifty years of change in northern upland forest understories: Identity and traits of "winner" and "loser" plant species. *Biol Conserv* 129: 109-123.
- Williams, N.S.G., Schwartz, M.W., Vesk, P.A., McCarthy, M.A., Hahs, A.K., Clemants, S.E., Corlett, R.T., Duncan, R.P., Norton, B.A., Thompson, K. & McDonnell, M.J. 2009. A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology* 97: 4-9.

APPENDIX 1

Abbreviations	Species names	Abbreviations	Species names
Agrca	<i>Agrostis capillaris</i> L.	Linre	<i>Linaria repens</i> (L.) Mill
Agrst	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	Luzfo	<i>Luzula forsteri</i> (Sm.) DC.
Ajure	<i>Ajuga reptans</i> L.	Melpr	<i>Melampyrum pratense</i> L.
Allpe	<i>Alliaria petiolata</i> (Bied) Cavara et Grande	Melun	<i>Melica uniflora</i> Retz.
Anene	<i>Anemone nemorosa</i> L.	Moetr	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.
Arrel	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.B.ex J.S. et K.B. Presl	Molca	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench
Arusp	<i>Arum italicum</i> Mill.	Plala	<i>Plantago lanceolata</i> L.
Brasy	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) Beauv	Poaa	<i>Poa annua</i> L.
Brost	<i>Bromus sterilis</i> L.	Poane	<i>Poa nemoralis</i> L.
Brydi	<i>Bryonia dioica</i> Jacq.	Poatr	<i>Poa trivialis</i> L.
Cardi	<i>Carex divulsa</i> Good	Polca	<i>Polypodium cambricum</i> L.
Carsy	<i>Carex sylvatica</i> Huds	Polin	<i>Polypodium interjectum</i> Shivas
Cirlu	<i>Circaea lutetiana</i> L.	Polmu	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.
Cirvu	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi.) Ten.	Polse	<i>Polystichum setiferum</i> (Forssk.) Woynar
Conmj	<i>Conopodium majus</i> (Gouan) Loret	Polvu	<i>Polypodium vulgare</i> L.
Cucba	<i>Cucubalus baccifer</i> L.	Privu	<i>Primula acaulis</i> (L.) L.
Dacgl	<i>Dactylis glomerata</i> L.	Pruvu	<i>Prunella vulgaris</i> L.
Desfl	<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	Pteaq	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn
Digpu	<i>Digitalis purpurea</i> L.	Ranac	<i>Ranunculus acris</i> L.
Dryfi	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	Ranre	<i>Ranunculus repens</i> L.
Epila	<i>Epilobium lanceolatum</i> SEB. et MAURI	Rumac	<i>Rumex acetosa</i> L.
Eupam	<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.	Rumgn	<i>Rumex conglomeratus</i> Murray
Galap	<i>Galium aparine</i> L.	Scrno	<i>Scrofularia nodosa</i> L.
Galmo	<i>Galium mollugo</i> L.	Sonol	<i>Sonchus oleraceus</i> L.
Gerro	<i>Geranium robertianum</i> L.	Staof	<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trev.
Geur	<i>Geum urbanum</i> L.	Stasy	<i>Stachys sylvatica</i> L.
Glehe	<i>Glechoma hederacea</i> L.	Steho	<i>Stellaria holostea</i> L.
Hersp	<i>Heracleum sphondylium</i> L.	Tamco	<i>Tamus communis</i> L.
Holla	<i>Holcus lanatus</i> L.	Trire	<i>Trifolium repens</i> L.
Holmo	<i>Holcus mollis</i> L.	Umbru	<i>Umbilicus rupestris</i> (Salisbury) Dandy
Hyano	<i>Hyacinthoides non-scripta</i> (L.) Chouardex.Rothm	Urtdi	<i>Urtica dioica</i> L.
Hyppu	<i>Hypericum pulchrum</i> L.	Vicse	<i>Vicia sepium</i> L.
Jungo	<i>Juncus conglomeratus</i> L.	Viogs	<i>Viola gr. sylvestris</i>
Lapco	<i>Lapsana communis</i> L.	Viood	<i>Viola odorata</i> L.

Article 6 :

Distribution of forest plant species in response to edges: comparison between urban and rural areas

Influence de l'effet lisière sur la distribution d'espèces végétales de bois : comparaison entre des espaces urbains et ruraux

Jeanne Vallet, Hervé Daniel, Véronique Beaujouan, Françoise Rozé

Corresponding author : Jeanne Vallet

Agrocampus Ouest - Centre d'Angers, Institut National d'Horticulture et de Paysage, UP Paysage, 2 rue Le Nôtre, 49045 Angers Cedex 01, France. Jeanne.Vallet@agrocampus-ouest.fr

Phone: 00 33 2 41 22 55 75

Fax: 00 33 2 41 22 54 78

Hervé Daniel and Véronique Beaujouan

Agrocampus Ouest - Centre d'Angers, Institut National d'Horticulture et de Paysage, UP Paysage, 2 rue Le Nôtre, 49045 Angers Cedex 01, France. Herve.Daniel@agrocampus-ouest.fr,

Veronique.Beaujouan@agrocampus-ouest.fr

Françoise Rozé

Université de Rennes 1, UMR 6553 Ecobio, Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, Bât 14, 35042 Rennes Cedex, France

TITLE: Distribution of forest plant species in response to edges: comparison between urban and rural areas**ABSTRACT:**

Fragmentation and land use change have consequences on biodiversity at different temporal and spatial scales. Our aim was to assess the effects of distance to the edge in relation with adjacent land use (urban *vs.* rural) on the understorey vegetation of small woodlands. The study was carried out in two cities of north-western France. Ten comparable woodlands of about 1.5 hectares were surveyed; five were placed adjacent to crops and five adjacent to buildings or pavements. Vascular plant species, vegetation structure, human disturbance and abiotic variables were recorded in 420 3*3 m plots placed at seven distance from the edge (from 0 to about 45 meters from the edge). Plant species were classified as non-indigenous, specialist forest species, generalist forest species or non-forest species. We inferred vegetation characteristics by using Ellenberg values. An inter-class correspondance analysis was carried out to detect patterns of variation in species assemblage. Linear mixed models were used to test the effects of adjacent land use, distance to the edge and their interaction on the different studied variables. The vegetation of urban woodlands and edges tended to be compound of more non-indigenous species, more non-forest species. Plants that preferred urban woodlands also tended to grow on more alkaline soils. Nevertheless, generalist and specialist forest species remained largely dominant in all situations. Moreover, the edge effect seemed to extend further in to urban woodlands. Edges were particularly species rich whatever the group of species considered and whatever the adjacent land use. As regards conservation of flora in small woodlands, particular attention should be given to edge flora; edge structure could be essential for the conservation of flora in these woodlands.

KEYWORDS: edge effect; species richness; plant forest species; urbanization; non-indigenous species; habitat affinity groups; woodlots

INTRODUCTION

Human activities have a major influence on biodiversity dynamics (Czech et al. 2000). A characteristic of human activities is that they affect ecosystems at multiple spatial and temporal scales; it is still a challenge to understand the response of biodiversity to multiple interacting changes (Cadenasso et al. 2006). This question is particularly relevant in the case of natural and semi-natural habitats that are subject to fragmentation and land use change in their surroundings such as small periurban woodlands.

Forest habitat in European landscapes has experienced a long history of fragmentation due to agricultural development (Deckers 2005; Honnay et al. 2005). The habitat fragmentation process encompasses essentially three components (Gurevitch et al. 2006): (1) pure loss of habitat; (2) reduction of patch size; and (3) increasing spatial isolation of remnant habitats. The reduction of patch size is accompanied by a relative increase in the length of edge of the forest habitat fragment; the periphery of forest habitat differs from the interior due to the influence of adjacent habitats: this phenomenon is called the edge effect. An edge effect is composed of two complementary parts: magnitude (the degree of difference in response values between matrix and patch interiors) and extent (the distance over which the difference in response values can be detected) (Ewers and Didham 2006).

Urban sprawl is occurring in current landscapes with the results that the agricultural habitats often surrounding forest habitats are tending to be replaced by urban areas (Anonymous 2006). Both edge effects and urban-rural context are known to affect the flora of woodlands. Our aim is to assess how the flora of small woodlands can be modified by the combined effects of these two factors.

We were interested in small woodlands because they can have a substantial conservation significance in urban areas where large forests are scarce (Godefroid and Koedam 2003b); they are comparable between urban and rural areas when they are relatively unmanaged many cities; and they are relatively easy to find in both urban and rural areas (contrary to large forests which are often absent from many cities). Many studies have focused on the effects of fragmentation on the distribution of forest plant species but mainly in a rural context (Brunet 2007; Honnay et al. 1999a; Honnay et al. 1999b; Honnay et al. 2002; Jacquemyn et al. 2001; Kolb and Dieckmann 2004). However most, with a few exceptions (Guirado et al. 2006; Hersperger and Forman 2003; Willi et al. 2005), do not take into account the nature of the surrounding matrix.

Woodland flora differs between urban and rural areas (Daniel and Lecamp 2004; Godefroid and Koedam 2003a; Guirado et al. 2006; Guntenspergen and Levenson 1997; Vallet et al. 2008). Urban woodlands contain more exotic and non-forest species; forest species are less abundant. Changes in environmental characteristics (soil pH, soil nitrogen content, heat island effect, pollution), disturbances due to recreational activities, isolation from other woodland habitats, and presence of more exotic species in the surroundings are implicated in these patterns. The vegetation of edge environments has some specific characteristics: increased presence of non-indigenous, nitrophilous, competitive, ruderal and light demanding species (Honnay et al. 2002; Laurance 1991; Willi et al. 2005), higher species richness (Ranney et al. 1981) and a decrease in typical forest species and stress tolerant species (Willi et al. 2005). Nevertheless, some questions remain. Does vegetation differ between the interior and the edge in very small woodlands (1-2 ha), the most common form of forest habitat in periurban areas? Does the interaction between edge effect and urban context influence the response of vegetation in terms of magnitude or extent? Do vegetation characteristics which respond positively to the influence of edge also respond positively to the influence of urbanization? In a context in which urban development is modifying land-use around fragmented woodlands, we explored the effects of distance to the edge on plant communities in two contrasting landscapes: urban vs. rural.

In this study, we will investigate the relative role of distance to the forest edge and adjacent land use (in both urban and rural areas) as well as their interactions on understory species assemblage of small woodlands. More precisely we address the following questions:

1. What are the patterns of some key environmental variables for plants of forest environments in response to edge effects and adjacent land use?
2. What are the responses of forest plant communities to edge effects and to adjacent land use in urban *vs.* rural contexts in term of species composition and species richness?
3. How does plant community composition change in terms of preferences for light, moisture, soil pH and soil nitrogen content according from distance to the edge and adjacent land use?
4. How do different groups of species respond to edge effects and adjacent land use (non-indigenous species; species differing in their degree of forest specialization)?

Finally, implications for the conservation of flora in small woodlands in urban areas will be discussed.

MATERIALS AND METHODS

Study sites

The study was carried out in the two cities of Angers (47°28' N; 0° 33'W) and Nantes (47°13' N; 1°33' W) in North-Western France. These cities are characterized by an oceanic climate (average annual rainfall in Angers: 617.8 mm, Nantes: 788.5 mm; average annual temperature in Angers: 11.5°C, Nantes: 11.9°C (Météo France 2008)). The two cities belong to the same geological unit, the Massif Armoricain: bedrocks are acidic (mainly schist and altered granite). The Angers conurbation area has about 283 000 inhabitants and covers an area of 510 km²; the Nantes conurbation area has about 580 000 habitants and covers 520 km².

We selected woodlands dominated by oak *Quercus robur* and/or chestnut *Castanea sativa*; the understorey layer was dominated by species that had neither been planted nor sown (indigenous vegetation *sensu* Flørgård (2000) and Millard (Millard 2004)) and was quite undisturbed. The sites must have been wooded for at least the last 50 years. Half of the studied woodlands were located in urban areas (defined by a large proportion of impermeable man-made surface in their surroundings) and the other half in rural areas (defined by a large proportion of farmland in their surroundings). Thus, ten woodlands of about 1.5 ha (mean area of urban woodlands \pm se = 15470 \pm 5780 m²; mean area of rural woodlands \pm se = 16412 \pm 5609 m²) – 6 in Angers, 4 in Nantes equitably distributed between urban and rural situation in each city – were surveyed according to these criteria. The selected woodlands were also relatively compact (square or rectangular form).

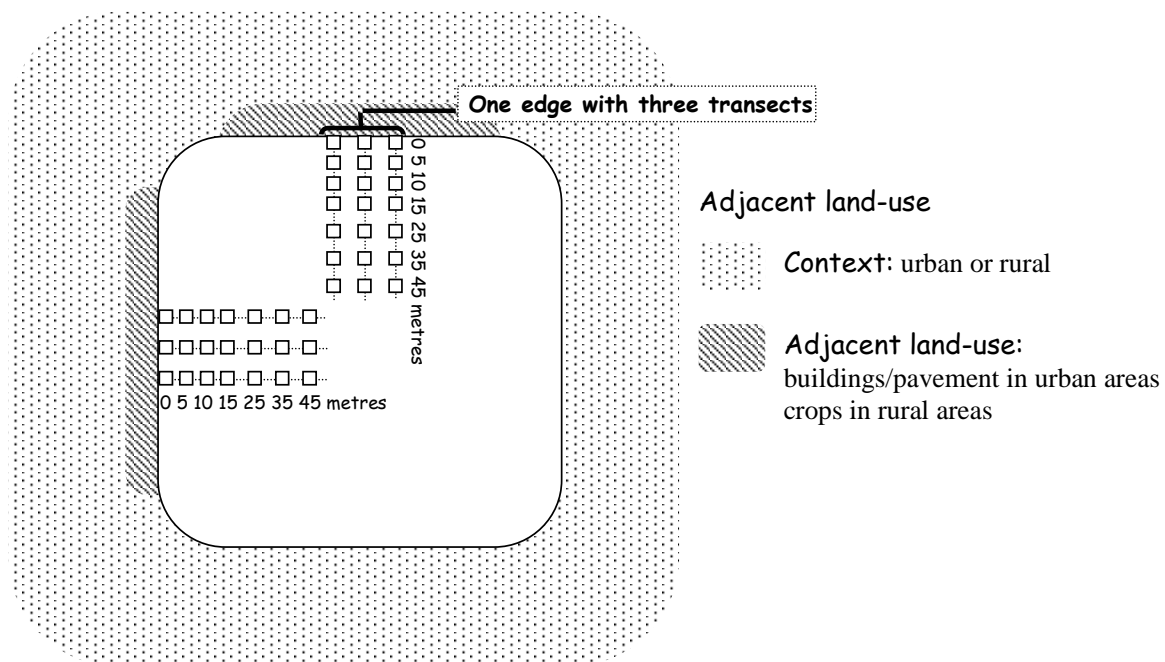


Figure 1: Diagram of sampling design layout in 10 woodlands equitably distributed between urban and rural areas in Angers and Nantes conurbations. The quadrats were 3*3 meters. The distance between transects was 8 meters.

Study design

In each woodland, two edges per woodland were studied (Figure 1). As the type of adjacent land cover might influence the edge effect (Hersperger and Forman 2003), the studied edges had to be adjacent to buildings or pavements in urban areas and to crops (as opposed to

grassland) in rural areas. On each of the two selected edges in each woodland, three transects were traced towards the centre of the woodland, perpendicular to the woodland boundary (the outer row of tree trunks was considered as the edge). The first transect was placed at the center of the edge and the two other were located at 8 meters to each side of this transect. On each transect, we established seven quadrats of 3x3 meters located at 0, 5, 10, 15, 25, 35 meters from the edge and one at the center of the woodland. The quadrats at the center were at a maximum of about 45-50 meters from the studied edge so we attribute the distance of 45 m to these quadrats. Nevertheless, sometimes the distances of the 35 meters quadrats and the quadrats at the center of the transect were corrected because they could be at a smaller distance from another edge than from the studied edge. So a total of 420 quadrats were surveyed; 60 quadrats were established at each distance from 0 to 15 meters, 63 at 25 meters, 66 at 35 meters and 51 at 45 meters. Edge orientation is known to influence edge effects (Honnay et al. 2002; Thimonier et al. 1992), which are more pronounced on south and west-facing edges. We controlled edge orientation between urban and rural woodlands in order to have no bias between these two positions: half of the studied edges were oriented east or north edges and half south or west edges in urban as well as in rural situations.

Data collection

As regards the botanical data, we evaluated species abundance in each quadrat using the Braun-Blanquet scale (Braun-Blanquet 1965). Data were gathered during the month of May. All species were considered, but only herbaceous and shrub species (i.e. all species whose mean adult plant height is less than 10 m according to Rameau et al.(1994)) were used in further analyses. Tree species were omitted because their presence in woodlands is often influenced by historical management practices (McCollin et al., 2000). The biological nomenclature follows Lambinon et al. (1992). We evaluated the cover of the different vegetation layers using the Braun-Blanquet scale: tree layer (>7 meters); shrub layer (2-7 meters); chamaephytic layer (0.3-2 meters) and herb layer (<0.3 meter).

Species were classified as ancient forest species or not according to the list established by Hermy et al. (1999). Ellenberg indicator values (Ellenberg et al. 1991) for light (L), moisture (F), reaction (R) and nitrogen (N) were gathered. These indices range from 1 to 9: low values are characteristic of undemanding species (shade tolerant, adapted to dry soils, adapted to acidic soils or to low nitrogen levels). The re-calibrated Ellenberg indicator values for British plants were used in this study because they are more adapted to the flora in Western Europe (Godefroid and Koedam 2004; Hill et al. 1999). Firstly, we classified species in two groups: indigenous vs. non-indigenous species according to the the Toussaint et al.' definition (2007); information were available on the website of the National Botanical Conservatory of Parisian Basin (Anonymous 2008). Non-indigenous species in this database correspond to neophyte species or species known to have been introduced as horticultural species (even if introduced before 1500). Secondly, we evaluated the degree of specialization of indigenous species to forest habitat. We established three categories of species, based on Fournier (1947). The first group ('specialist forest species') was composed of species which only grow in forest habitats; the second '(generalist forest species') included species which grow both in forest and non-forest habitats and the third group, 'non-forest species', was composed of species which only grow in non-forest habitats, according to this flora. Four taxa were not classified because they were not determined at species level.

For abiotic variables, we were interested in two variables that are easy to acquire, important for plants species in forest environment and potentially modified by the edge effect: light and soil pH (Devlaeminck et al. 2005c; Weathers et al. 2001). An estimate of the amount of light hitting the forest floor was the percentage of canopy openness. Hemispherical photos were taken approximatively 1 meter above each quadrat using a Nikon Coolpix 4500 digital camera

equipped with a Nikon Fisheye Converter (FC-E8) on a tripod. We used the scientific image processing software, Gap Light Analyzer (GLA) Version 2.0 developed by Frazer et al. (1999) to extract canopy openness. Soil cores were collected using a garden bulb planter with an internal diameter of 6.5 cm, inserted into the soil to a depth of 5 cm after litter removal (marked externally on the planter). Two soil cores were collected randomly from each 3*3 m quadrat. At each edge, the soil cores extracted from the three quadrats located at each given distance were combined to form a single soil sample. This resulted in 14 samples per woodland, two for each distance from the edge. Using standard techniques, all of the 140 mixed samples were analyzed for pH (determined from a solution of 10 g of soil and 25 mL of water with a 3510 pHMetre Jenway electrode).

We were also interested in variables which could indicate the presence of human disturbance which can particularly affect urban woodlands (Guirado et al. 2006). We also estimated the proportion of quadrat vegetation that had been damaged using the Braun-Blanquet scale.

Data analyses

The Braun-Blanquet coefficients were transformed into mean cover values for the different classes. Mean Ellenberg N, L, F and R values weighted by the percentage ground cover of individual species (named characteristic indicator values abbreviated to 'CIV'), were calculated for each quadrat.

A between-class correspondance analysis was carried out on the 65 species found in at least two woodlands. In order to avoid pseudoreplication and to limit influence of local variability, the floristic data of the six quadrats located at a given distance in each woodland were averaged. Between-class correspondance analysis maximizes the inertia between studied variables; in our case, we were interested in the distance to the edge in urban and rural woodlands. The analysis was carried out using R 2.8 (R Development Core Team 2008) and in particular ade4 package (Chessel et al. 2006). We tested differences between classes by using factorial ANOVA with distance from the edge (considered as a categorical variable), urban-rural position (categorical variable also) and their interaction as treatments and woodlands as block structure. Pairwise comparisons were performed for the significant factors and interactions using the LSD test. We tested the differences between the distances for urban and rural woodlands separately.

Linear mixed models were used to test the effects of distance from the edge, adjacent land use and their interactions on different dependent variables characterizing plant communities (total species richness, number of specialist forest species, generalist forest species and non-forest species; Ellenberg characteristic indicator values for N, L, F and R). Parameters were estimated with the restricted maximum likelihood (REML) mixed model (Crawley 2007) as implemented in the statistical package Genstat (VSN International Ltd 2008). To avoid pseudoreplication, the model takes into account the nested nature of the design (quadrats on an edge within woodlands within cities). Cities never improved the model also we used only woodlands and edge as random factors in the model. Fixed effect variables were distance from the edge (considered as a categorical variable), urban-rural position (categorical variable also) and their interaction. Pairwise comparisons were performed for the significant factors and interactions using the LSD test. We tested the differences between the distances for urban and rural woodlands separately.

RESULTS

113 understorey species were found in total, 88 in urban woodlands and 70 in rural woodlands. Ten species were non-indigenous. Among indigenous species, thirty four were specialist forest species; sixty one percent were ancient forest species according to the list established by Hermy and Honnay (1999) and none was annual. Forty one were generalist forest species of which twelve percent were ancient forest species, two were annual and one biennial; twenty four were non-forest species: none were ancient forest species and one quarter were annual species.

Response of some environmental variables to the edge effect and urban-rural context

We were interested in two variables important for plants in general and particularly in forest environment: soil pH and light; and to one variable linked to recreational use: proportion of damaged vegetation.

In the analysis of light levels, one rural woodland was excluded because its values were superior to other woodlands (mean = 21% vs. 11% for other rural woodlands): the trunks coppiced chestnut trees had relatively small diameters and had probably been cut about 10 years previously in this woodland. However the woodland did not appear different for other biotic or abiotic parameters so it was retained in other analyses. Light levels were higher at the edge than in the interior; in the interior, they tended to be higher in urban than in rural woodlands (Figure 2b; Table 1). For soil pH, one outlier value was excluded (pH = 6.25 at 25 meters in a rural woodland whose mean pH was 4.1). Soil pH was significantly higher in urban than in rural woodlands (urban mean = 4.9; rural mean = 4.2) particularly between 0 and 15 m (Figure 2a; Table 1). Moreover, a clear gradient of pH was observed for urban woodlands up to 15 m: pH decreased from 0.8 unit from 0 meters towards the interior.

In urban woodlands, the proportion of damaged vegetation within quadrats decreased from the edge to 15 m except for quadrats at 0 m which had nearly no damage (Figure 2 c; Table 1).

Table 1: Linear mixed model results (levels of significance and p-values when results are significant) of the effects of distance to the edge, adjacent land-use (urban or rural) and their interaction on different environmental variables and characteristics of the vegetation. Levels of significance were: ***: <0.001; **: <0.01; *: <0.05 and (*): <0.1.

		Adjacent land use	Distance to the edge	Adjacent land use*distance to the edge
Abiotic variables and human disturbance	Soil pH	0.006**	<0.001***	ns
	Canopy openness	ns	<0.001***	ns
	Vegetation damaged	ns	0.075(*)	0.02*
Cover of the different vegetation layer	Tree	ns	<0.001***	ns
	Shrub	ns	<0.001***	ns
	Chamaephytic	ns	ns	0.025*
	Herb	0.0965(*)	<0.001***	<0.001***
Species richness of different groups	All species	ns	<0.001***	0.031*
	Non-indigenous species	0.026*	0.033*	0.074(*)
	Non-forest species	ns	<0.001***	ns
	Generalist forest species	ns	<0.001***	0.087(*)
	Specialist forest species	0.102(*)	<0.001***	0.043*
Characteristic Indicator Values	CIV-L	ns	0.074(*)	0.006**
	CIV-F	ns	<0.001***	<0.001***
	CIV-R	0.024*	<0.001***	ns
	CIV-N	0.062(*)	ns	0.044*

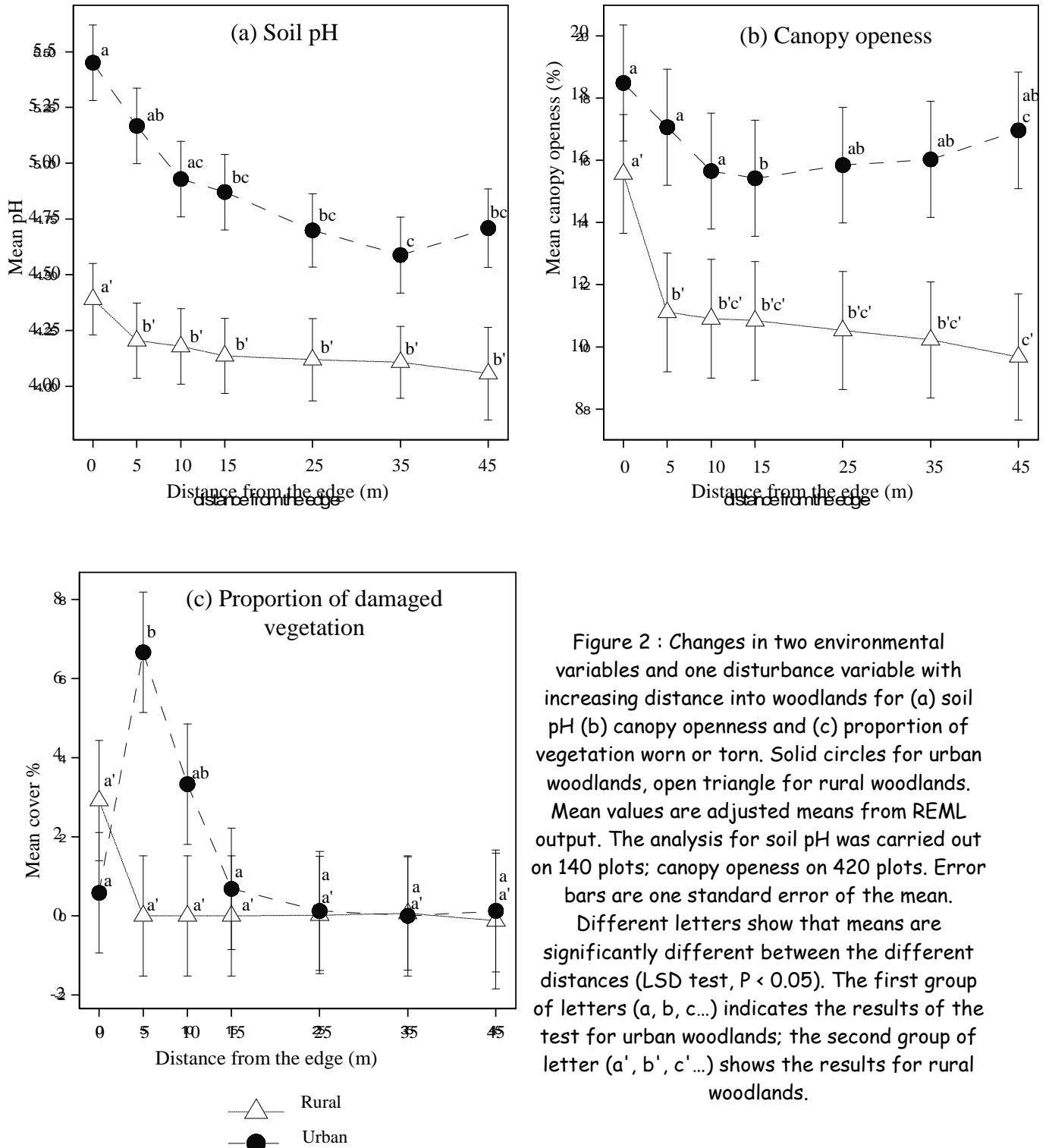


Figure 2 : Changes in two environmental variables and one disturbance variable with increasing distance into woodlands for (a) soil pH (b) canopy openness and (c) proportion of vegetation worn or torn. Solid circles for urban woodlands, open triangle for rural woodlands. Mean values are adjusted means from REML output. The analysis for soil pH was carried out on 140 plots; canopy openness on 420 plots. Error bars are one standard error of the mean.

Different letters show that means are significantly different between the different distances (LSD test, $P < 0.05$). The first group of letters (a, b, c...) indicates the results of the test for urban woodlands; the second group of letter (a', b', c'...) shows the results for rural woodlands.

Response of vegetation structure (layers) to the edge effect and urban-rural context

Cover of different vegetation layers responded clearly to the edge effect (Figure 3; Table 1). Tree cover increased from 0 to 15 meters in urban as well as in rural woodlands (Figure 3a). Shrub cover was superior at 0 meters in urban as well as in rural woodlands (Figure 3b). Chamaephytic cover increased from 0 to 15 meters in rural woodlands whereas it did not change from the edge to the interior in urban woodlands (Figure 3c). Herb layer cover decreased from the edge to the interior: the pattern was clearer in rural than in urban woodlands (Figure 3d).

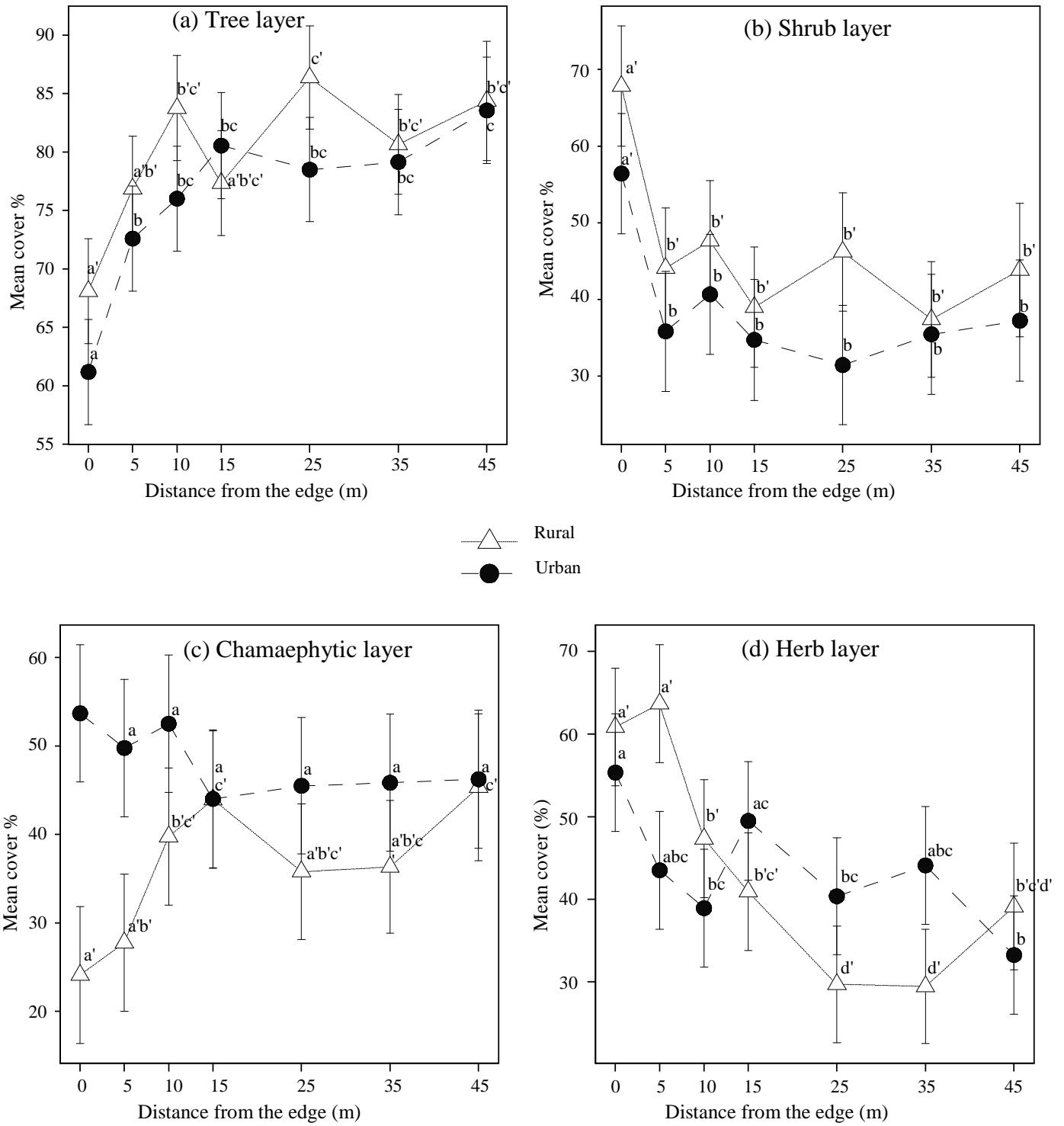


Figure 3: Changes in cover of layers of vegetation with increasing distance into woodlands for (a) tree layer (b) shrub layer (c) chamaephytic layer and (d) herb layer. Solid circles for urban woodlands, open triangle for rural woodlands. Mean values are adjusted means from REML output. Error bars are one standard error of the mean. Different letters show that means are significantly different (LSD test, $P < 0.05$)

Responses of plant communities to the edge effect and urban-rural context

The between-class correspondance analysis (Figure 4) displays vegetation composition between plots in urban and rural woodlands at different distances from the edge. The first axis distinguishes urban and rural plots (p-value of factorial ANOVA = 0.013), the seven distances ((p-value of factorial ANOVA < 0.001) and the interaction between urban-rural position and distances from the edge (p-value of factorial ANOVA = 0.017). The second axis seems to distinguish the distances of 0- 5 and 10 meters to the edge from the other distances in rural woodlands but neither urban-rural position, distances from the edge nor their interaction were significantly different. In urban woodlands, pairwise comparisons indicated that only distances of 35 and 45 meters were different from 0 meter also vegetation is influenced by edge effect up to about 35 meters. In rural woodlands, only plots at 0 meter were significantly different from all the other plots which mean that the edge effect did not penetrate deeply in the woodland. The plots of the distances at 0 and 5 meters from the edge in rural woodlands were particularly heterogeneous between the different woodlands compared to the interior. Some species were associated solely with rural edges (*Digitalis purpurea*, *Rumex acetosa*, *Moehringia trinervia* for example).

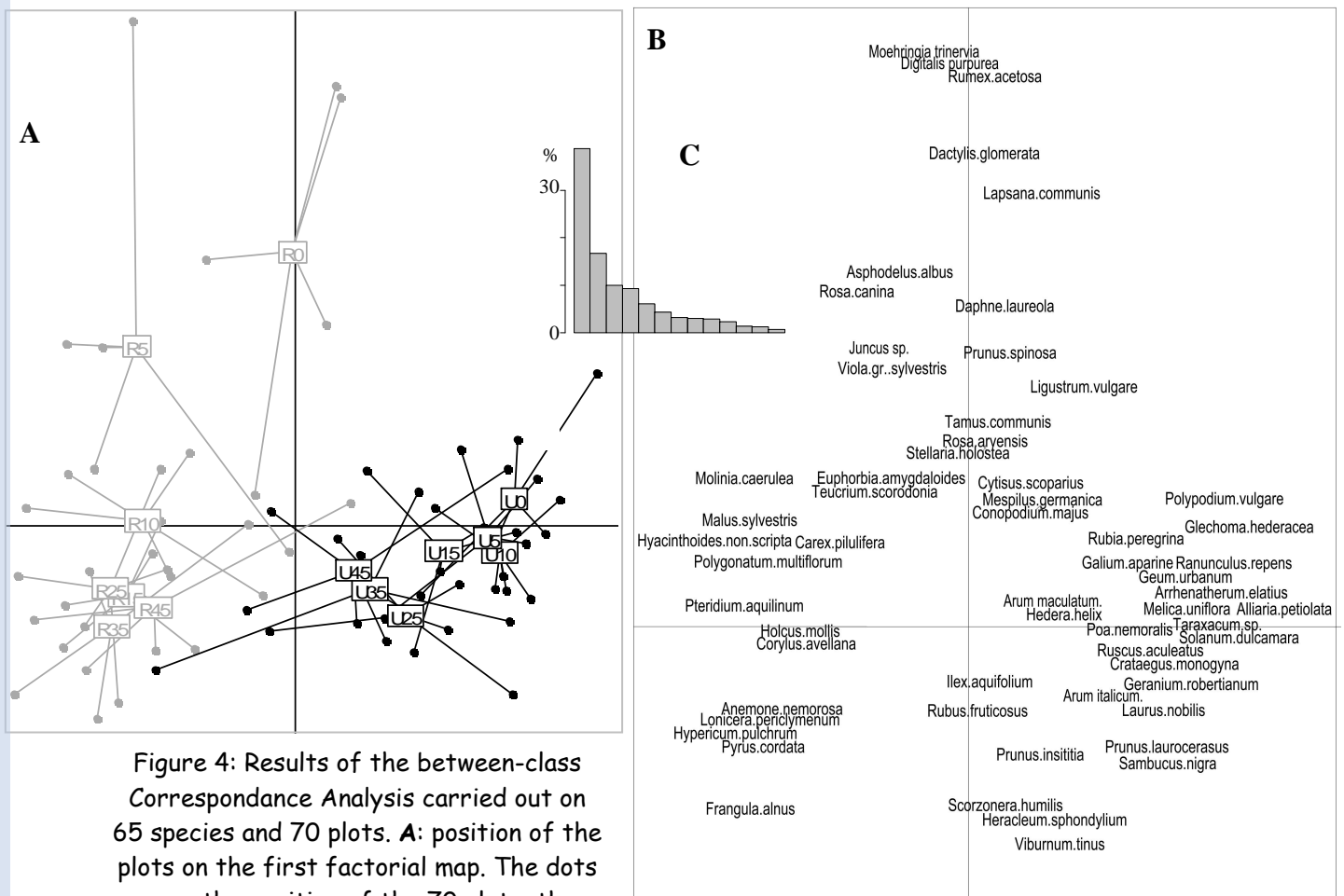


Figure 4: Results of the between-class Correspondance Analysis carried out on 65 species and 70 plots. **A**: position of the plots on the first factorial map. The dots were the position of the 70 plots; the labels with U or R and number were the position of the centre of gravity of the various distances to the edge inside urban and rural woodlands respectively. The color grey and letter R represented rural plots, the color black and the letter U of urban plots. The number following the letter U or R indicated distance from the edge. **B**: position of the species on the first factorial map; **C**: barplot of the percentage of variance explained by each axis.

labelled with U or R and number were the position of the centre of gravity of the various distances to the edge inside urban and rural woodlands respectively. The color grey and letter R represented rural plots, the color black and the letter U of urban plots. The number following the letter U or R indicated distance from the edge. **B**: position of the species on the first factorial map; **C**: barplot of the percentage of variance explained by each axis.

Species richness decreased from the edge to the interior in urban as well as in rural woodlands; species richness was roughly double at edges compared with the interior of woodlands (Figure 5a; Table 1). The decrease was more regular in rural than in urban woodlands. The difference in species richness was usually detectable in the first 15 meters from the edge.

Non-indigenous species were almost absent from rural woodlands; they occurred in urban woodlands but remained very scarce. They seemed to be a little more abundant at the edge (Figure 5b; Table 1).

The species richness of the three habitat affinity species groups (forest specialist, forest generalist and non-forest species) decreased from the edge to the interior except for specialist forest species in urban woodlands (Figure 5; Table 1). Non-forest species occurred slightly more often in urban woodlands but they remained scarce (Figure 5c). Generalist forest species patterns did not differ between urban and rural woodlands (Figure 5d). There were fewer specialist forest species in urban edge than in rural edges and the discrepancy lessened towards the interior (Figure 5e).

We were interested in the characteristic indicator values (CIV) of vegetation for light, moisture, soil pH and soil nitrogen content (Figure 6; Table 1). Preferences for light did not depend on urban-rural context or on distance from the edge, but in urban woodlands CIV-L decreased from the edge to the interior in urban woodlands only (Figure 6a). The demand for moisture was lower in the 15 first meters in rural woodlands (Figure 6b). Vegetation in urban woodlands preferred higher soil pH; edge vegetation showed also a similar preference for high soil pH particularly in rural woodlands (Figure 6c). The vegetation of urban woodlands had a preference for higher soil nitrogen content which was not clearly influenced by distance from the edge (Figure 6d).

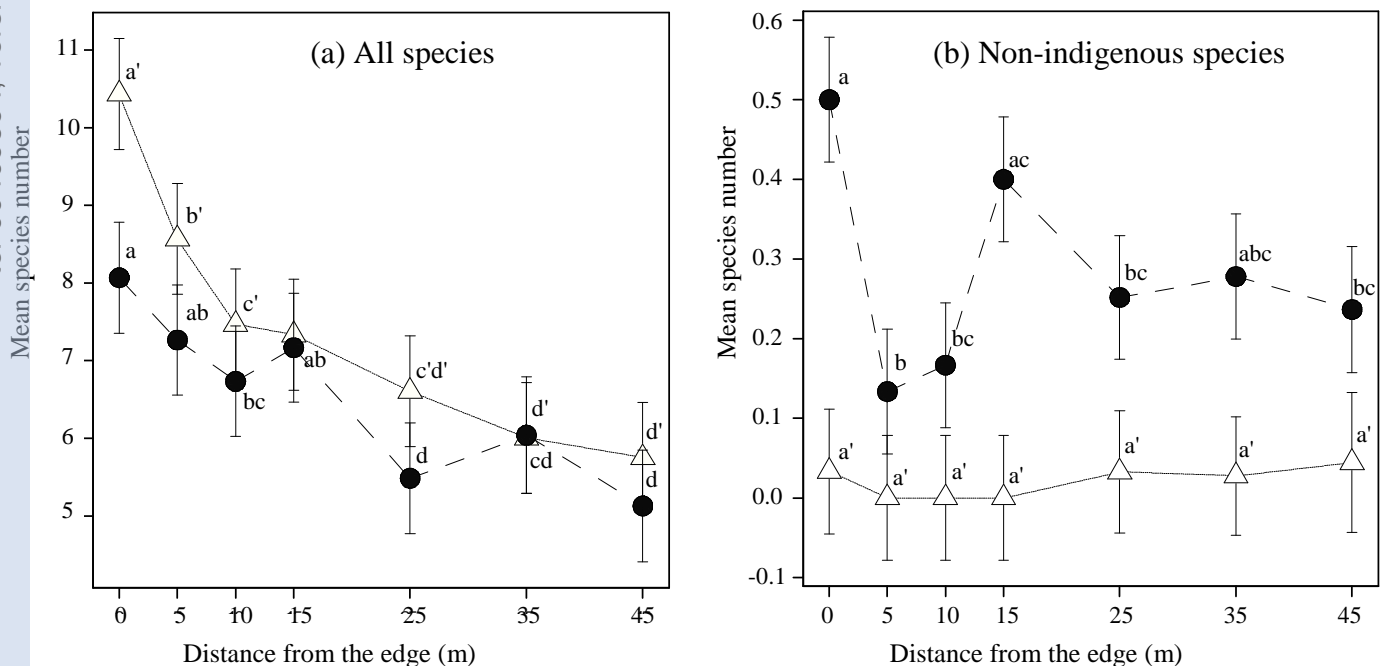


Figure 5: Changes in species richness with increasing distance into woodlands for (a) all species (b) non-indigenous species (c) non-forest species (d) generalist forest species (e) specialist forest species. Solid circles for urban woodlands, open triangle for rural woodlands. Mean values are adjusted means from REML output. Error bars are one standard error of the mean.

Different letters show that means are significantly different (LSD test, $P < 0.05$)

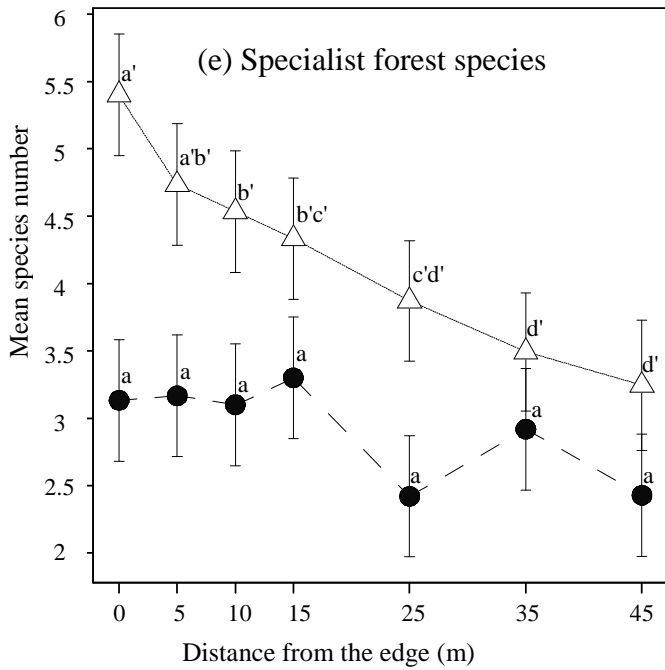
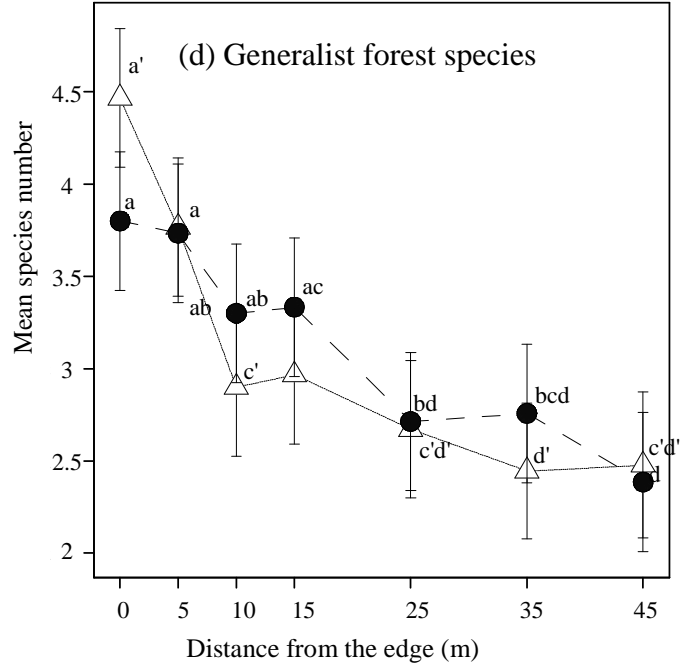
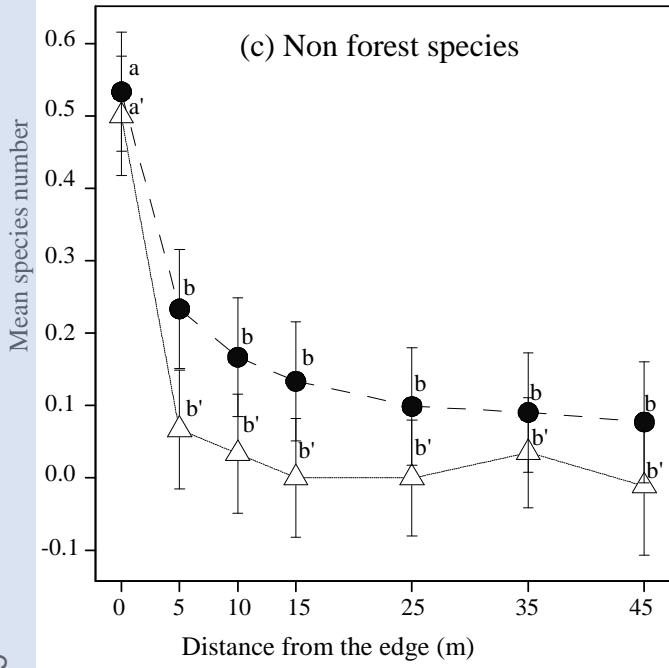


Figure 5 continued

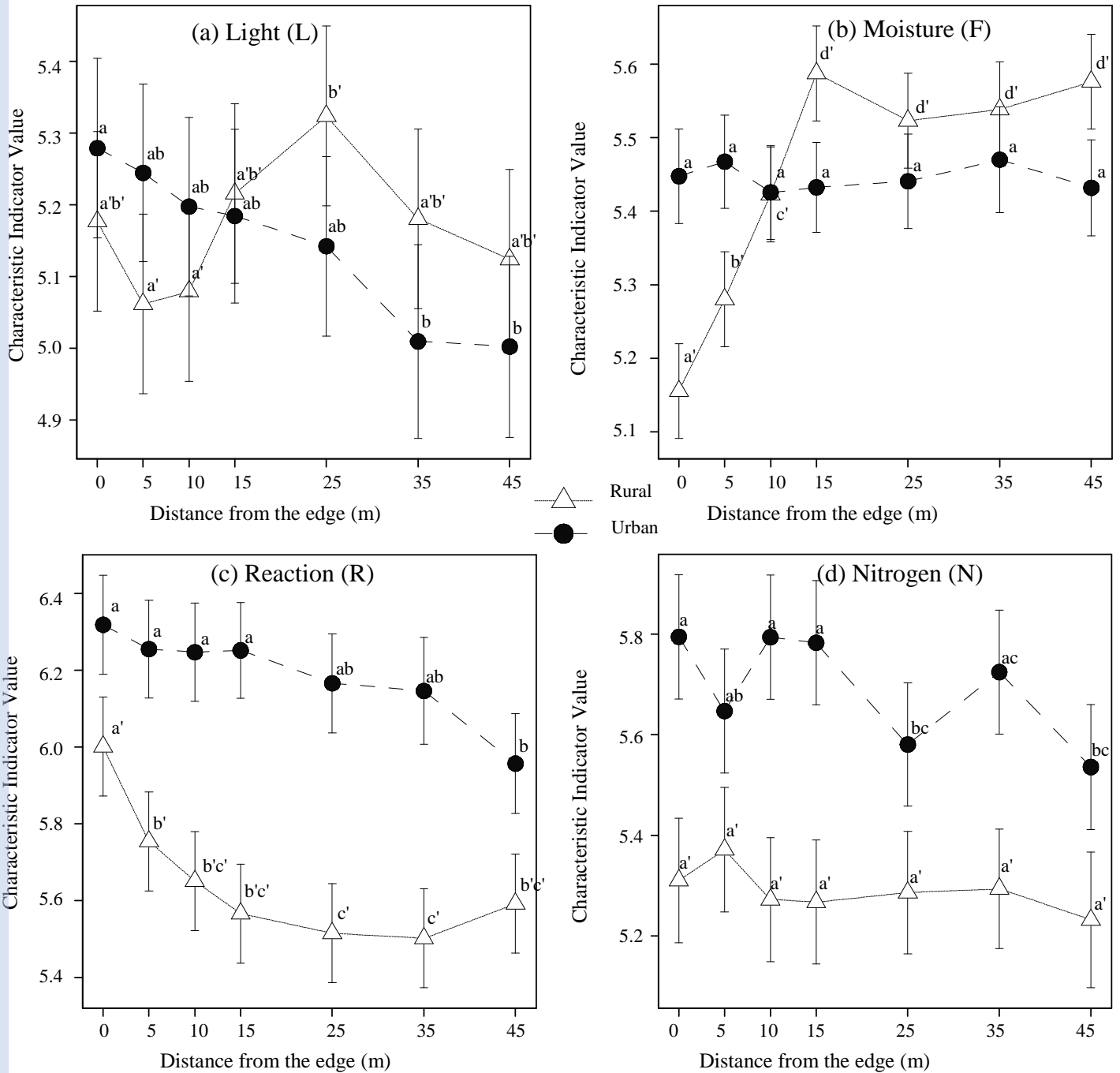


Figure 6: Changes in characteristic indicator values with increasing distance into woodlands for (a) light: L (b) moisture: F (c) reaction:R and (d) nitrogen:N. Solid circles for urban woodlands, open triangle for rural woodlands. Mean values are adjusted means from REML output. Error bars are one standard error of the mean. Different letters show that means are significantly different (LSD test, $P < 0.05$)

DISCUSSION

A complex interaction between both urban-rural context and edge gradients seems to be driving changes in the plant community. Some characteristics of edges compared to interiors were also characteristic of urban woodlands compared to rural woodlands. Thus, soil pH and light levels tended to be higher in edges as well as in urban woodlands; vegetation of edges and urban woodlands had more species with preference for basic soils, more non-indigenous and more non-forest species.

In agreement with previous studies, we found that edges had higher light levels (Gehlhausen et al. 2000; Honnay et al. 2002; Matlack 1993) and higher soil pH (Honnay et al. 2002; Thimonier et al. 1992) than the interior. The greater quantity of light hitting the forest floor at edges probably extended further through edge from adjacent habitat and could also be linked to reduced tree cover. Characteristic indicator values for light showed a decrease from the edge to the interior in urban woodlands only. Higher soil pH at edges or in urban environments are often explained by fertilization of adjacent arable land or by deposition of air pollutants and nutrients (Devlaeminck et al. 2005c; Honnay et al. 2002; Martin and Peter 1999; Thimonier et al. 1992; Willi et al. 2005). In urban woodlands, changes in soil pH are probably associated with air-borne nutrients and pollutants from industrial activities and transport (Lovett et al. 2000; Pouyat et al. 2008). Dry deposition of air pollutants is more important at forest edges because they can function both as significant traps for air-borne nutrients and as pollutants from adjoining agricultural and urban landscapes and effective concentrators of below-canopy chemical fluxes (Devlaeminck et al. 2005c; Weathers et al. 2001). The deposition of more Ca^{2+} at edges (Devlaeminck et al. 2005c; Weathers et al. 2001) could cause pH increases. Lovett et al. (2000) hypothesized that deposition of Ca^{2+} could be particularly important in urban areas because it is a constituent of cements and mortars: deposition may occur during construction work or degradation of buildings. The vegetation was clearly affected by changes in soil pH across the edge (decrease in characteristic indicator values for R). The history of woodlands is known to have long-term impacts on present-day forest soils (soil pH, soil phosphate content in particular (Honnay et al. 1999c)). We suspect that, on average, urban woodlands tend to be more recent than rural woodlands and this may affect soil pH today.

Agricultural activities and deposition of air pollutants are also often involved in nitrogen enrichment (Honnay et al. 2002; Piessens et al. 2006; Willi et al. 2005). To complement the use of characteristic indicator values for N to assess soil nitrogen status, direct analyses could be carried out in particular to take into account the different forms of nitrogen (nitrate, ammonium) which are particularly meaningful for plants. No variations in this variable were detected along the gradient edge but CIV-N were higher in urban woodlands. Again, both higher nitrogen deposition in urban areas (Lovett et al. 2000) and land-use history (Jacquemyn et al. 2001) could be involved. Moreover, higher N mineralization rates have also been observed in urban than in rural forests (McDonnell et al. 1993)

The proportion of damaged vegetation was more abundant near urban edges up to 5 meters. Disturbance to vegetation was not very frequent probably because many of these small woodlands were not managed for recreational use: some of them had no paths and where paths were present they were often not aggregate paths. As bramble was ubiquitous (occurring in 83% of quadrats; mean cover in all quadrats = 33%), this considerably limited recreational use off paths.

Species richness did not differ between urban and rural woodlands but was about double at edges compared to 45 meters inside the woodlands. Higher species richness in edges has been observed in many other studies (Devlaeminck et al. 2005a; Gehlhausen et al. 2000; Guirado et al. 2006; Honnay et al. 2002; Willi et al. 2005). Pioneer, shade intolerant and competitive, ruderal or non-indigenous species occur at the edge but are often absent or scarce in the forest

interior (Godefroid and Koedam 2003a; Guirado et al. 2006; Honnay et al. 2002). Their presence in edges may be explained by environmental characteristics, which are more favourable for non forest species and also by seeds arriving from adjacent habitats which may be more numerous at edges than in the interior (Cadenasso and Pickett 2001; Devlaeminck et al. 2005a, b; Honnay et al. 2002). Non-indigenous and non-forest species were more frequent in edges but still scarce. As these two groups of species are often the cause of a greater species richness in urban areas compared to rural areas (Deutschewitz et al. 2003; Kühn et al. 2004; Wania et al. 2006), their scarceness could also explain the equal species richness between urban and rural woodlands observed in our study. Specialist and generalist forest species were also more numerous at edges than in the interior. With the exception of Godefroid and Koedam (2003a), most studies show the reverse tendency (Willi et al. 2005). A possible explanation could be that in such small woodlands, nearly no strictly interior species exist compared with large forests. The difference in the number of specialist forest species between urban and rural woodlands was driven by their low number in urban edges compared to rural edges. Another factor involved in the greater species richness at edges could be the heterogeneity of edge vegetation between different woodlands particularly in the case of rural woodlands (Figure 4): some species grew solely in rural edges. There were also differences in species composition between rural woodland edges.

Overall, the magnitude of the edge effect at 0 meter did not differ between urban and rural woodlands but the values of different variables (CIV-R, light levels, soil pH, number of non forest species, number of non-indigenous species) decreased slowly towards the interior or remained at higher levels in the interior of urban woodlands than in the interior of rural woodlands. The degree of openness of the edge could explain this pattern. Indeed, 70% of rural edges were rather closed and impenetrable whereas 70% of urban edges were rather open (personal observation). Rural edges often consisted of a hedge on a bank with big trees and many shrubs such as *Prunus spinosa* and *Crataegus monogyna* between them. In urban woodlands, such structures did not exist or had often been altered (destruction of shrub layer, cutting of low branches...) during the building work on adjacent land. Several studies have demonstrated experimentally that an edge with intact vegetation can function as a physical barrier to the penetration of seed dispersal, air-borne nutrients and pollutants inside the woodlands (Cadenasso and Pickett 2001; Hamberg et al. 2009; Weathers et al. 2001). When buildings are established near woodland, it may be important to preserve vegetation structure at the woodland edge. Or when edges have already been damaged or if there is no dense vegetation at the edge it could be worthwhile restoring it or even creating new hedges and banks around woodlands. This could provide the opportunity to monitor the influence of edge structure on the penetration of edge effects in urban woodlands.

CONCLUSION AND PERSPECTIVES FOR BIODIVERSITY CONSERVATION

Surprisingly, although edges favour the installation of weedy species (non-indigenous, non forest species), our study demonstrates that marginal habitats like edges in small forest habitats have a considerable importance for the conservation of forest species. In urban as well as in rural woodlots, vegetation was dominated by species adapted to forest environments and specialist forest species represented more than 30% of the flora. Nevertheless, specialist forest species were less abundant in urban edges than in rural edges: special attention should be given to factors which affect diversity in edges. Another important point highlighted was the greater penetration of edge effects in urban woodlands: further research may focus on the importance of edge structure. The conservation of flora in small woodlands is possible and should focus on the quality of edge habitat (disturbance, structure of the vegetation). Increasing vegetation density at edges could improve habitat quality of edges and is relatively easy to implement.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are very grateful to the “Conseil Général de Maine-et-Loire” for its financial support; M. Girardeau and I. Besse for their help in collecting field data and establishing database about species; all the partnership of ECORURB program; J. Pithon-Rivallain for checking the English and for her helpful comments.

BIBLIOGRAPHY

- Anonymous, 2006. Urban sprawl in Europe: the ignored challenge, p. 56. European Environment Agency, Copenhagen.
- Anonymous, 2008. Database of the National Botanical Conservatory of the Parisian Basin. Muséum national d'Histoire naturelle. <http://cbnbp.mnhn.fr/cbncpy/>
- Braun-Blanquet, J., 1965. Plant sociology, the study of plant communities. Hafner Publishing Company, New York.
- Brunet, J., 2007. Plant colonization in heterogeneous landscapes: an 80-year perspective on restoration of broadleaved forest vegetation. *Journal of Applied Ecology* 44, 563-572.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., 2001. Effect of Edge Structure on the Flux of Species into Forest Interiors. *Conservation Biology* 15, 91-97.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Grove, J.M., 2006. Dimensions of ecosystem complexity: heterogeneity, connectivity, and history. *Ecological Complexity* 3, 1-12.
- Chessel, D., Dufour, A.-B., Dray, S., Lobry, J.R., Ollier, S., Pavoine, S., Thioulouse, J., 2006. The ADE4 package: Analysis of environmental Data: Explanatory and Euclidean methods in Environmental sciences. R Foundation for Statistical Computing.
- Crawley, M.J., 2007. The R book. John Wiley & Sons, Ltd, Chippenham (Great Britain).
- Czech, B., Krausman, P.R., Devers, P.K., 2000. Economic associations among causes of species endangerment in the United States. *Bioscience* 50, 593-601.
- Daniel, H., Lecamp, E., 2004. Distribution of three indigenous fern species along a rural-urban gradient in the city of Angers, France. *Urban Forestry & Urban Greening* 3, 19-27.
- Deckers, B., 2005. Linear, woody habitats in agricultural landscapes: spatio-temporal dynamics, plant community assembly and invasive species spread, In Katholieke Universiteit Leuven. p. 192. Faculteit Bio-ingenieurswetenschappen, Leuven.
- Deutschewitz, K., Lausch, A., Kuhn, I., Klotz, S., 2003. Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. *Global Ecology and Biogeography* 12, 299-311.
- Devlaeminck, R., Bossuyt, B., Hermy, M., 2005a. Inflow of seeds through the forest edge: evidence from seed bank and vegetation patterns. *Plant Ecology* 176, 1-17.
- Devlaeminck, R., Bossuyt, B., Hermy, M., 2005b. Seed dispersal from a forest into adjacent cropland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 107, 57-64.
- Devlaeminck, R., Schrijver, A.D., Hermy, M., 2005c. Variation in throughfall deposition across a deciduous beech (*Fagus sylvatica*) forest edge in Flanders. *Science of The Total Environment* 337, 241-252.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D., 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 188, 1-248.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006. Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology* 43, 527-536.
- Flørgård, C., 2000. Long-term changes in indigenous vegetation preserved in urban areas. *Landscape and Urban Planning* 52, 101-116.
- Fournier, P., 1947. Les quatre Flores de France (Corse comprise) : Générale, Alpine, Méditerranéenne, Littorale. Le Chevallier, Mouscron (Belgium).
- Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P., 1999. Gap Light Analyzer (GLA). Simon Fraser University, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, 36 pp.

- Gehlhausen, S.M., Schwartz, M.W., Augspurger, C.K., 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* 147, 21-35.
- Godefroid, S., Koedam, N., 2003a. Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city-forest ecotone. *Landscape and Urban Planning* 65, 169-185.
- Godefroid, S., Koedam, N., 2003b. How important are large vs. small forest remnants for the conservation of the woodland flora in an urban context? *Global Ecology and Biogeography* 12, 287-298.
- Godefroid, S., Koedam, N., 2004. The impact of forest paths upon adjacent vegetation: effects of the path surfacing material on the species composition and soil compaction. *Biological Conservation* 119, 405-419.
- Guirado, M., Pino, J., Rodà, F., 2006. Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge. *Global Ecology & Biogeography* 15, 50-62.
- Guntenspergen, G., Levenson, J., 1997. Understorey plant species composition in remnant stands along an urban-to-rural land-use gradient. *Urban Ecosystems* 1, 155-169.
- Gurevitch, J., Scheiner, S.M., Fox, G.A., 2006. *The Ecology of Plants*, 2nd edn. Sinauer Associates.
- Hamberg, L., Lehvävirta, S., Kotze, D.J., 2009. Forest edge structure as a shaping factor of understorey vegetation in urban forests in Finland. *Forest Ecology and Management* 257, 712-722.
- Hermý, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., Lawesson, J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91, 9-22.
- Hersperger, A., Forman, R.T.T., 2003. Adjacency arrangement effects on plant diversity and composition in woodland patches. *Oikos* 101, 279-290.
- Hill, M.O., Mountford, J.O., Roy, D.B., Bunce, R.G.H., 1999. Ellenberg's Indicator Values for British Plants. Technical Annex., In *ECOFAC*. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon, UK.
- Honnay, O., Endels, P., Vereecken, H., Hermý, M., 1999a. The role of patch area and habitat diversity in explaining native plant species richness in disturbed suburban forest patches in northern Belgium. *Diversity & Distributions* 5, 129-141.
- Honnay, O., Hermý, M., Coppin, P., 1999b. Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation* 87, 73-84.
- Honnay, O., Hermý, M., Coppin, P., 1999c. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management* 115, 157-170.
- Honnay, O., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., Hermý, M., 2005. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist* 166, 723-736.
- Honnay, O., Verheyen, K., Hermý, M., 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management* 161, 109-122.
- Jacquemyn, H., Butaye, J., Dumortier, M., Hermý, M., Lust, N., 2001. Effects of age and distance on the composition of mixed deciduous forest fragments in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science* 12, 635-642.
- Kolb, A., Dieckmann, M., 2004. Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *Journal of Vegetation Science* 15, 199-208.
- Kühn, I., Brandl, R., Klotz, S., 2004. The flora of German cities is naturally species rich. *Evolutionary Ecology Research* 6, 749-764.
- Lambinon, J., Delvosalle, L., Duvigneaud, J., 1992. *Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché du Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermaphytes)*, 4ème edn. Jardin Botanique national de Belgique, Meise.

- Laurance, W.F., 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55, 77-92.
- Lovett, G.M., Traynor, M.M., Pouyat, R.V., Carreiro, M.M., Zhu, W.-X., Baxter, J.W., 2000. Atmospheric Deposition to Oak Forests along an Urban-Rural Gradient. *Environmental Science and Technology* 34, 4294-4300.
- Martin, S., Peter, F., 1999. Gradienten von Bodeneigenschaften im Randbereich kleinflächiger Waldstandorte des östlichen Münsterlandes. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 162, 49-55.
- Matlack, G.R., 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation* 66, 185-194.
- McDonnell, M.J., Pickett, S.T.A., Pouyat, R.V., 1993. The application of the ecological gradient paradigm to the study of urban effects, ed. H.a.c.o. ecosystems, pp. 174-189. Springer-Verlag, New York.
- Météo France, 2008. INFOCLIMAT. <http://www.sarthe.pref.gouv.fr/actualiteftp/bilanclim06.pdf>
- Millard, A., 2004. Indigenous and spontaneous vegetation: their relationship to urban development in the city of Leeds, UK. *Urban Forestry & Urban Greening* 3, 39-47.
- Piessens, K., Honnay, O., Devlaeminck, R., Hermy, M., 2006. Biotic and abiotic edge effects in highly fragmented heathlands adjacent to cropland and forest. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 114, 335-342.
- Pouyat, R.V., Yesilonis, I.D., Szlavecz, K., Csuzdi, C., Hornung, E., Korsós, Z., Russell-Anelli, J., Giorgio, V., 2008. Response of forest soil properties to urbanization gradients in three metropolitan areas. *Landscape Ecology* 23, 1187-1203.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., 1994. Flore forestière française : guide écologique illustré. Institut pour le développement forestier, Dijon-Quetigny.
- Ranney, J.W., Bruner, M.C., Levenson, J.B., 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands, In *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. eds R.L. Burgess, D.M. Sharpe, pp. 67-95. Springer-Verlag, New York.
- Thimonier, A., Dupouey, J.-L., Timbal, J., 1992. Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management* 55, 149-167.
- Toussaint, B., Lambinon, J., Dupont, F., Verloove, F., Petit, D., Hendoux, F., Mercier, D., Housset, P., Truant, F., Decocq, G., 2007. Réflexions et définitions relatives aux statuts d'indigénat ou d'introduction des plantes : application à la flore du nord-ouest de la France. *Acta Botanica Gallica* 154, 511-522.
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F., 2008. Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France. *Landscape Ecology* 23, 1205-1217.
- VSN International Ltd, 2008. GenStat Eleventh Edition.
- Wania, A., Kühn, I., Klotz, S., 2006. Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany - spatial gradients of species richness. *Landscape and Urban Planning* 75, 97-110.
- Weathers, K.C., Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., 2001. Forest Edges as Nutrient and Pollutant Concentrators: Potential Synergisms between Fragmentation, Forest Canopies, and the Atmosphere. *Conservation Biology* 15, 1506-1514.
- Willi, J.C., Mountford, J.O., Sparks, T.H., 2005. The Modification of Ancient Woodland Ground Flora at Arable Edges. *Biodiversity and Conservation* 14, 3215-3233.

Article 7 :

Species composition of the litter seed bank in small woodlands: influence of urbanization and distance from the edge

Composition spécifique de la banque de graines de la litière de petits espaces boisés : influence de l'urbanisation et de la distance à la lisière.

Jeanne Vallet, Véronique Beaujouan, Françoise Rozé, Hervé Daniel

Corresponding author : Jeanne Vallet

Agrocampus Ouest - Centre d'Angers, Institut National d'Horticulture et de Paysage, UP Paysage, 2 rue Le Nôtre, 49045 Angers Cedex 01, France. Jeanne.Vallet@agrocampus-ouest.fr

Phone: 00 33 2 41 22 55 75

Fax: 00 33 2 41 22 54 78

Hervé Daniel and Véronique Beaujouan

Agrocampus Ouest - Centre d'Angers, Institut National d'Horticulture et de Paysage, UP Paysage, 2 rue Le Nôtre, 49045 Angers Cedex 01, France. Herve.Daniel@agrocampus-ouest.fr,

Veronique.Beaujouan@agrocampus-ouest.fr

Françoise Rozé

Université de Rennes 1, UMR 6553 Ecobio, Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, Bât 14, 35042 Rennes Cedex, France

TITLE: Species composition of the litter seed bank in small woodlands: influence of urbanization and distance from the edge

ABSTRACT:

An important issue in urban ecology is to determine the relative influence of local environment *vs.* dispersal on contrasting urban and rural species distributions. The aim of this paper was to determine which seeds arrived in woodlands from adjacent areas according to distance from the edge and to the urban or rural context and to assess the potential influence of this input of seeds on vegetation patterns in urban and rural woodlands. Samples of litter seed bank were collected in three urban woodlands and three rural woodlands at three distances from the edge (from 0 to about 45 meters). Their composition was determined using the seedling emergence method. Relevés of the woodland vegetation and of the vegetation in the surroundings were carried out for comparison with the litter seed bank composition. Samples of soil seed bank were also collected to compare their composition with the litter seed bank which has been rarely studied. Litter seed bank seemed to be composed of more recent seed depositions than soil seed bank because of a higher proportion of transient seeds. The litter seed bank was dominated by non-forest species; the influence of vegetation growing in the surroundings of the studied woodlands was higher at edges than in interiors. The litter seed bank was not very different in urban and rural woodlands in terms of species richness, seed density, and proportion of non-forest and forest species. The similarity between the woodland vegetation and the litter seed bank was low but not different between urban and rural woodlands. Seed availability seems not to be a key factor in explaining differences in the vegetation of urban and rural woodlands; habitat quality may be more fundamental. Therefore, management should focus on maintaining interior forest conditions to prevent germination and survival of non-forest species further into the woodland interior.

KEYWORDS: Habitat affinity groups; weed species; edge effect; seed inflow; seed longevity; habitat quality

INTRODUCTION

The growth of urban areas is still increasing: cities are now expected to grow 2.5 times in area by 2030, consuming some 1 million square kilometers, or 1.1% of the total land area of countries (Angel, et al., 2005). This urban growth raises many socio-economic and environmental issues, including biodiversity issues. In the United States, urbanization is one of the threats to many endangered species (Czech, et al., 2000). The distribution of many common species is also affected by urbanization (Bastin, Thomas, 1999; Crooks, et al., 2004; Devictor, et al., 2007; Kowarik, 1990; Roy, et al., 1999). Even species in preserved areas of natural or semi-natural habitat are affected by adjacent urbanization (Blair, 1996; Blair, Launer, 1997; Croci, et al., 2008; Florgård, 2000; Godefroid, Koedam, 2003; Malmivaara, et al., 2002; Sadler, et al., 2006; Vallet, et al., 2008; Williams, et al., 2005). The conservation of biodiversity is an important concern for urban planning and management of greenspaces. A major challenge is to better understand ecological mechanisms which modify biodiversity patterns in order to provide useful information which could aid local management and urban planning (Niemelä, 1999).

An important issue in urban ecology is to determine the relative influence of local environment *vs.* dispersal on contrasting species distributions in urban and rural areas. This question is important for guiding management of biodiversity in urban areas and particularly for assessing the potential efficiency of greenways. Some research indicates that the relative importance of local environment *vs.* dispersal is taxa-dependent (Angold, et al., 2006; Croci, et al., 2008; Williams, et al., 2009) but few studies have been carried out on relatively sessile taxa such as plants (Bastin, Thomas, 1999). We explore patterns of litter seed bank

composition between urban and rural woodlands in interaction with distance from the edge which can be an important factor determining the composition of seed rain (de Melo, et al., 2006); discrepancies between vegetation and litter seed bank can inform about the relative importance of seed rain vs. habitat quality on vegetation patterns. The vegetation of urban woodlands contains less forest species but more weeds and non-indigenous species. Nevertheless, forest species remain dominant, even in urban woodlands. Also, vegetation in urban woodlands prefers for more basic and nutrient-rich soils than that of rural woodlands. These characteristics of the flora of urban woodlands closely resemble those to characteristics of edge flora but in urban woodlands these characteristics are also found in the interior (Guirado, et al., 2006; Hamberg, et al., 2009; Vallet, et al., in preparation-a). As regards the environmental characteristics of these urban woodlands, soil pH is higher and they are more disturbed (Guirado, et al., 2006; Hamberg, et al., 2009; Vallet, et al., in preparation-a). We can hypothesize that soil nitrogen contents and pollutant levels such as temperature (heat island effect) or heavy metal rates are higher in urban areas (McDonnell, et al., 1997; Pellissier, 2008; Pouyat, et al., 2008; Williams, et al., 2009). Adjacent environments in rural areas tend to be large fields with some uncultivated areas (hedges, roads verges, ditches etc.) while in urban areas there are large areas of impermeable surface, patches of ornamental vegetation, lawns but also relatively unmanaged areas such as surfaces surrounding trees, pedestrian paths etc. The vegetation in urban and rural matrices may differ in term of species presence and abundance which can influence seed rain in remnant woodlands. Moreover, differences in bird community composition in response to urban land use (Crocì, et al., 2008) may affect seed rain (Kostel-Hughes, et al., 1998).

Seed bank composition is the product of factors affecting introduction and removal of seeds into and out of the seed bank. These include seed rain, secondary dispersal, predation, pathogens, burial, and microsite conditions affecting dormancy and germination (Simpson *et al.* (1989), in Kostel-Hughes *et al.* (1998)). It is generally assumed that viable seeds deep in the soil are older than those nearer the surface (Bekker, et al., 1998); the shallow seed bank has higher proportion of transient (*i.e.* species with seeds which persist in the soil for less than one year) and short-term persistent species (*i.e.* species with seeds which persist in the soil for at least one year, but less than five years) than the deeper seed bank (Thompson, et al., 1997; Thompson, Grime, 1979). Also, the shallower seed bank, and in particular the litter seed bank in forest environment has a species composition closer to the observed vegetation than deeper seed banks (Rydgren, Hestmark, 1997). Because it is often difficult to directly study seed rain and in particular in urban areas where traps are regularly vandalised (Pellissier, 2006), we focussed on the litter seed bank. To confirm the hypothesis that litter seed bank reflects seed rain patterns, we compared the longevity of the litter seed bank with the soil seed bank.

The aims were to compare:

- the composition of the litter seed bank with the soil seed bank to show that the litter seed bank is more transient than the soil seed bank
- the influence of urban-rural context and distance from the edge on species richness and abundance of seeds of the litter seed bank
 - the influence of urban-rural context and distance from the edge on the species composition of the litter seed bank
 - the composition of the litter seed bank with woodland vegetation and vegetation surrounding the woodland according to distance from the edge and urban-rural location

The results will be used to assess the importance of the influence of seed availability on vegetation patterns between urban and rural woodlands.

MATERIALS AND METHODS

Study sites

The study was carried out in the city of Angers (47°28' N; 0° 33'W) in North-Western France. This city is characterized by an oceanic climate (average annual rainfall: 617.8 mm and average annual temperature: 11.5°C (Météo France, 2008)). The city belongs to the Massif Armoricaïn geological unit: bedrocks are acidic (mainly schist and altered granite). The Angers conurbation has about 283 000 inhabitants and covers an area of 510 km².

We selected woodlands dominated by oaks *Quercus robur* and/or chestnut *Castanea sativa*; their understory layer was dominated by species that had neither been planted nor sown (indigenous vegetation *sensu* Flørgård (2000) and Millard (Millard, 2004)) and was quite undisturbed. The sites had been wooded for at least the last 50 years. Half of the studied woodlands were located in urban areas (defined by a large proportion of impermeable surface in their surroundings) and the other half in rural areas (defined by a large proportion of farmland in their surroundings). Thus, six woodlands of about 2 ha (mean area of urban woodlands \pm se = 19,600 \pm 9,400 m²; mean area of rural woodlands \pm se = 21,000 \pm 8,800 m²) equally distributed between urban and rural situations were surveyed according to these criteria. The selected woodlands were also relatively compact (square or rectangular shape).

Study design and data collection

In each woodland, two edges per woodland were studied (Figure 1). As the type of adjacent land cover might influence the edge effect (Hersperger, Forman, 2003), the studied edges had to be adjacent to buildings or pavement in urban areas and to crops (as opposed to grassland) in rural areas. On each of the two selected edges in each woodland, one transect was placed at the center of the edge and traced towards the centre of the woodland, perpendicular to the woodland boundary (the outer row of tree trunks was considered as the edge). On each transect, we established three quadrats of 3x3 meters located at 0 m, 5 m and one at about 45 meters from the edge which corresponded to the center of the woodland (Figure 1). Hence, a total of 36 quadrats were surveyed.

In each quadrat, we gathered litter seed bank data. We assumed that the composition of the litter seed bank depended on seed rain depositions so we collected litter over a period of one year. We gathered litter on subplots of 20x20 cm five times during the year by sliding a dustpan under the leaf litter and putting it in a plastic bag (February, May, July, September and November 2007). The subplots were located in a square of 1x1 meter in the center of each plot (Figure 1). In November, we also collected soil seed bank with a garden bulb planter with an internal diameter of 6.5 cm, inserted into the soil to a depth of 5 cm (marked externally on the planter). Five soil cores were randomly collected within each quadrat of 3x3 meters (830 cm³). For both litter and soil seed bank, we applied the Ter Heerdt (1996) method which is recommended for estimating the composition of forest soil seed banks (Bossuyt, Hermy, 2001). The samples were stratified to break dormancy by being placed the samples into a cold chamber at 4°C for three months. Then the samples were washed through a coarse (3.5 mm mesh width) and a fine (0.2 mm mesh width) sieve to remove debris, small branches, big leaves and fine material from the litter samples and small soil particles from soil samples. The litter was rubbed on the sieve surface which crumbled the leaves to promote seed germination. The concentrated samples were subsequently spread out into a layer of about 2 mm depth in seed trays filled with sterilised potting soil. A layer of sand on the bottom of the trays prevented the soil from waterlogging. The samples were randomly placed in a glasshouse and the temperature was kept at 18-20°C by a fog and cooling system. Seedling emergence was observed over an 8-month period; after two months, samples soils were crumbled to enhance germination. Seedlings that could not be immediately identified were transplanted into pots to allow further growth. Some taxa needed long time up to flower to be identified at species

level even though their identification would not be very useful for the aims of our study because the potential species shared the same ecology. Thus, *Conyza*, *Cotoneaster* (exotic species), *Epilobium*, *Rumex*, *Sonchus*, *Typha* and *Verbascum* were only identified to genus level. Sporophytes were not included in the litter seed bank data as, because of their small size, spores could have been lost during sieving of the samples.

At the woodland scale, we carried out botanical relevés to establish the list of plant species in each woodland. We used exhaustive relevés realized in 2006 (Vallet, et al., in preparation-b) which were completed during the litter gathering visits if new species were observed.

We were also interested in the composition of the vegetation surrounding the woodlands; we established the list of species occurring within half-circles of 50 meters radius centred on the intersection between the studied transect and the edge (Figure 1).

The biological nomenclature follows Lambinon et al. (1992). We evaluated the degree of specialization of species to forest habitat. We established three habitat affinity groups of species, based on Fournier (1947). The first group ('specialist forest species') was composed of species which only grow in forest habitats; the second '(generalist forest species)' included species which grow both in forest and non-forest habitats and the third group, 'non-forest species', was composed of species which only grow in non-forest habitats, according to Fournier's flora. The seed bank longevity index was calculated where (SP+LP) represents the total number of short term+long-term persistent records and (T+SP+LP) the total number of transient+short-term+long-term persistent records in the database of Thompson et al.' database (1997). This index ranges from 0 (strictly transient) to 1 (strictly persistent) and is considered the best standard of seed longevity presently available (Bekker, et al., 1998).

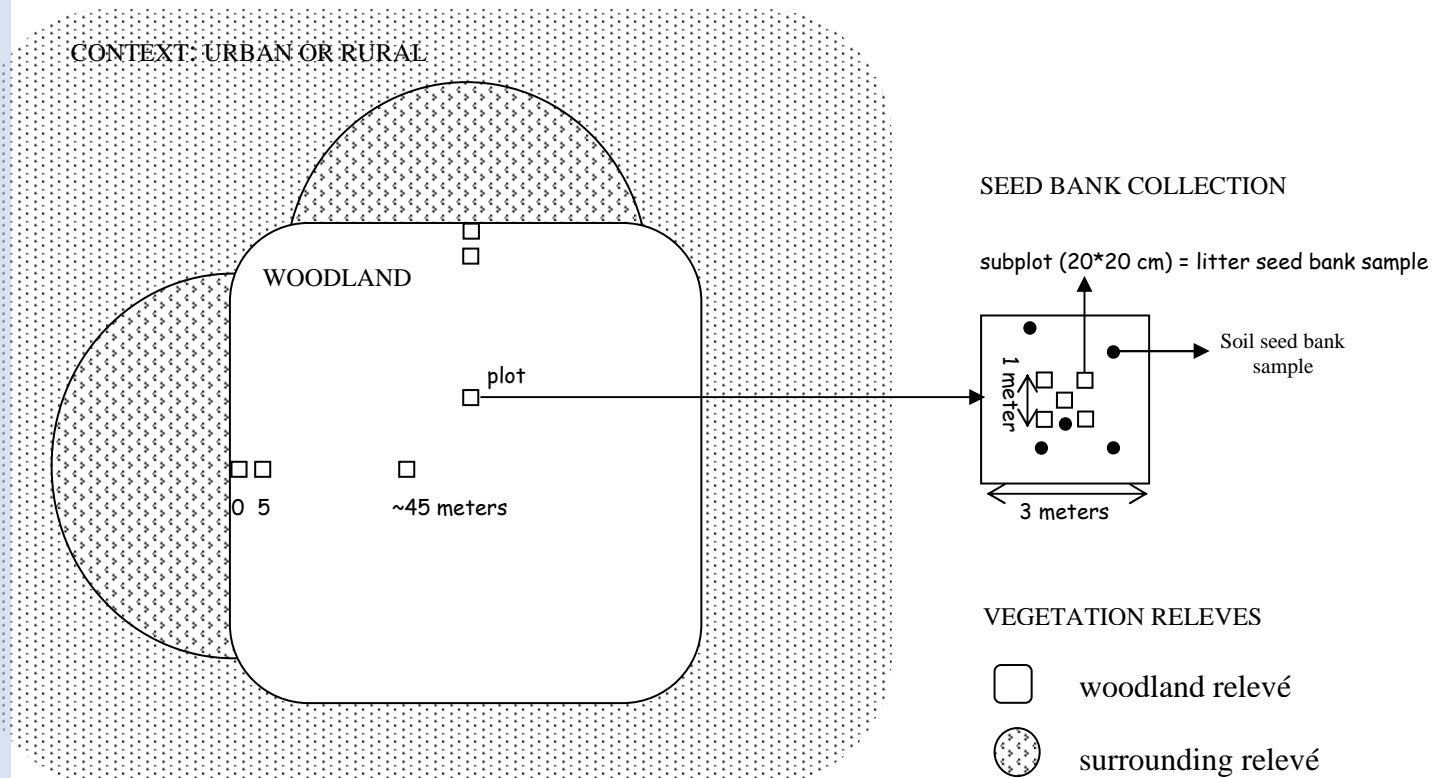


Figure 1: Diagram of the sampling design layout in the 6 woodlands. The plots were 3x3 meters. Litter was gathered in subplots five times over a one year period. Relevés of vegetation were carried out in the woodland ('woodland relevés') and in the two surrounding areas ('surrounding relevés').

Data analyses

All species were recorded but only herbaceous and shrub species (i.e. all species whose mean adult plant height is less than 10 m according to Rameau et al.(1994)) were retained in further analyses. Tree species were omitted because their presence in woodlands is often influenced by historical management practices (McCollin et al., 2000).

The objective of the study was to examine spatial patterns and not temporal patterns of the litter seed bank, so the five subplots of one quadrat (corresponding to five periods of litter gathering) were pooled. The sampling design was nested: plots were located inside woodlands on one of the two studied edges. To avoid both over parameterization and pseudo-replication, we combined litter seed bank data over the two plots located at a given distance from the edge: these combined relevés will hence forth referred as litter seed bank relevés. ANOVAS were used to test the effects of distance from the edge and adjacent land use on species richness and seed abundance (number of seeds) of the litter seed bank. For this we used the statistical package Genstat (VSN International Ltd, 2008). All dependant variables were log-transformed to improve normality assumptions. The fixed variables of the model were distance from the edge (categorical variable) and urban-rural context (categorical variable). The distance from the edge * urban-rural context interaction was not significant in any analysis and was dropped from the analysis. The woodland to which any given sample belonged was used as a block variable. ANOVAS were carried out with the whole pool of taxa and then for the specialist, generalist and non-forest species.

In order to study litter seed bank composition according to distance from the edge and urban-rural context, a between-class correspondance analysis was carried out on the 34 species found in at least two relevés. Between-class correspondance analysis maximizes the inertia between studied variables; in our case, we were interested in the distance to the edge in urban and rural woodlands. Numbers of seeds were expressed as relative importance values (Devlaeminck, et al., 2005): number of seeds of each species in each relevé divided by the sum of the number of seedlings of all species in that relevé. This allowed us to compare relative composition between plots, independently of variation of seed abundance. The analysis was carried out using R 2.8 (R Development Core Team, 2008) and in particular the ade4 package (Chessel, et al., 2006). We tested differences between classes using factorial ANOVA with distance from the edge (considered as a categorical variable), urban-rural position (categorical variable also) and their interaction as treatments and woodlands as block structure

We were interested in the proportion of seeds and species of the litter seed bank found in the woodland as well as the surrounding botanical relevés. For each woodland, we established the list of species observed in the woodland and in the two surrounding half-circles. For each woodland, we determined which species of the litter seed bank were observed in the woodland vegetation only, in the surrounding vegetation only, both in the woodland and the surrounding vegetation and neither in the woodland nor in the surrounding vegetation. Then we calculated the cumulative number of individuals and cumulative number of species for each distance from the edge, for urban and rural woodlands in each of the four categories. We also determined the proportion of litter seeds found in each of these four categories for the whole pool of species, the non-forest, the generalist and the specialist forest species. χ^2 tests on contingency tables were used to test differences in the distribution of seeds in the four categories between urban and rural woodlands and between the three distances from the edge. Finally, an index of similarity was calculated between woodland vegetation and the litter seed bank and surrounding vegetation and the litter seed bank. Similarities were calculated and analysed using nested ANOVAS to test the effects of distance to the edge and urban-rural context. Similarity was calculated as one minus the pairwise Raup and Crick dissimilarity (Oksanen, et al., 2008), which is unbiased by differences in species richness between litter

seed bank and vegetation. For comparison purposes, the Jaccard similarity index was calculated for each plot (i.e. the number of species in common divided by the total number of species in litter seed bank and woodland vegetation).

RESULTS

Composition of the litter seed bank and comparison of seed bank longevities with the soil seed bank

1290 seedlings were identified at least to genus level in the litter seed bank corresponding to 60 taxa and a seed density of 179 seeds/m². 43% belonged to the species *Digitalis purpurea*. Seedlings of *Epilobium sp.* represented 11% of the total number of seedlings and *Urtica dioica* 5%. Each of the other taxa represented less than 5% of the total number of seedlings and 22 had only one seedling. The analyses on the number of individuals were sometimes carried out without *Digitalis purpurea* and *Urtica dioica* which were each particularly numerous in one woodland (ROI and BEL respectively) contrary to *Epilobium sp.* which was abundant but more evenly distributed between the six studied woodland.

In terms of species richness, non-forest species were dominant in the litter seed bank (Table I). As far as abundance is concerned (excluding *Digitalis purpurea* and *Urtica dioica*), generalist forest species represented 63% of the seeds found in the litter seed bank (Table I).

Table I: Number of individuals (ind) and species (sp) of the litter seed bank belonging to non-forest, generalist and specialist forest species.

	Non-forest species		Generalist forest species		Specialist forest species	
	ind	sp	ind	sp	ind	sp
Soil seed bank	190	15	176	10	172	7
Litter seed bank	348	30	819	19	123	11

Data for computation of seed bank longevity index were lacking for seven taxa of the 60 sampled in the litter seed bank and for three taxa of the 44 sampled in the soil seed bank. The seed bank longevity index was divided into five class (Figure 2). The number of species per longevity index classes did not differ between the soil and the litter seed bank ($\chi^2=1.61$, $df=4$, p -value=0.807; data not shown). Conversely, abundance per class differed strongly between the litter and the soil seed bank ($\chi^2=240.47$, $df=4$, p -value<0.001). Nearly seven times more seeds were transient (longevity index = 0-0.2) in the litter seed bank compared with the soil seed bank and twice as many seeds were persistent in the soil seed bank compared with the litter seed bank (Figure 2). The graph in appendix 2 shows the relative abundance of each species in the litter and soil seed banks.

Effects of adjacent land-use and distance from the edge on seed abundance and species richness in the litter seed bank

Distance from the edge was the main variable influencing the distribution of seeds in the litter seed bank (Figure 3; Figure 4; Table II). Total seed abundance, total seed abundance without *Digitalis purpurea* and *Urtica dioica*, seed abundance of specialist and non-forest species were higher at the edge (Figure 3A, B, E, F; Table II). The seed abundance of generalist species without *Digitalis purpurea* and *Urtica dioica* was higher in urban than in rural contexts and was not influenced by distance from the edge (Figure 2; Figure 3D; Figure 3). Total species richness, species richness of generalist and non-forest species were higher at the edge (Figure 4; Table II).

Table II: Results of ANOVA tests (p-values and levels of significance) indicating the effect of adjacent land use and distance from the edge on seed density and species richness of the litter seed bank. Results are shown for the whole pool of species and then the specialist, generalist and non-forest species separately. For the density of the whole and generalist pools of species, analyses were carried out without *Digitalis purpurea* and *Urtica dioica* because these species were extremely abundant in some relevés. Levels of significance were: ***: <0.001; **<0.01; * : <0.05; (*): <0.1 and ns: non significant. When tests were not significant, exact p-values are not reported.

		Adjacent land use	Distance to the edge
Whole pool of species	Number of species	ns	0.032*
	Number of individuals	ns	0.016*
	Number of individuals (without <i>Urtica dioica</i> and <i>Digitalis purpurea</i>)	ns	0.003**
Specialist forest species	Number of species	ns	ns
	Number of individuals	ns	0.049*
Generalist forest species	Number of species	ns	0.09(*)
	Number of individuals	0.095(*)	ns
	Number of individuals (without <i>Urtica dioica</i> and <i>Digitalis purpurea</i>)	ns	ns
Non-forest species	Number of species	ns	0.08(*)
	Number of individuals	ns	0.009**

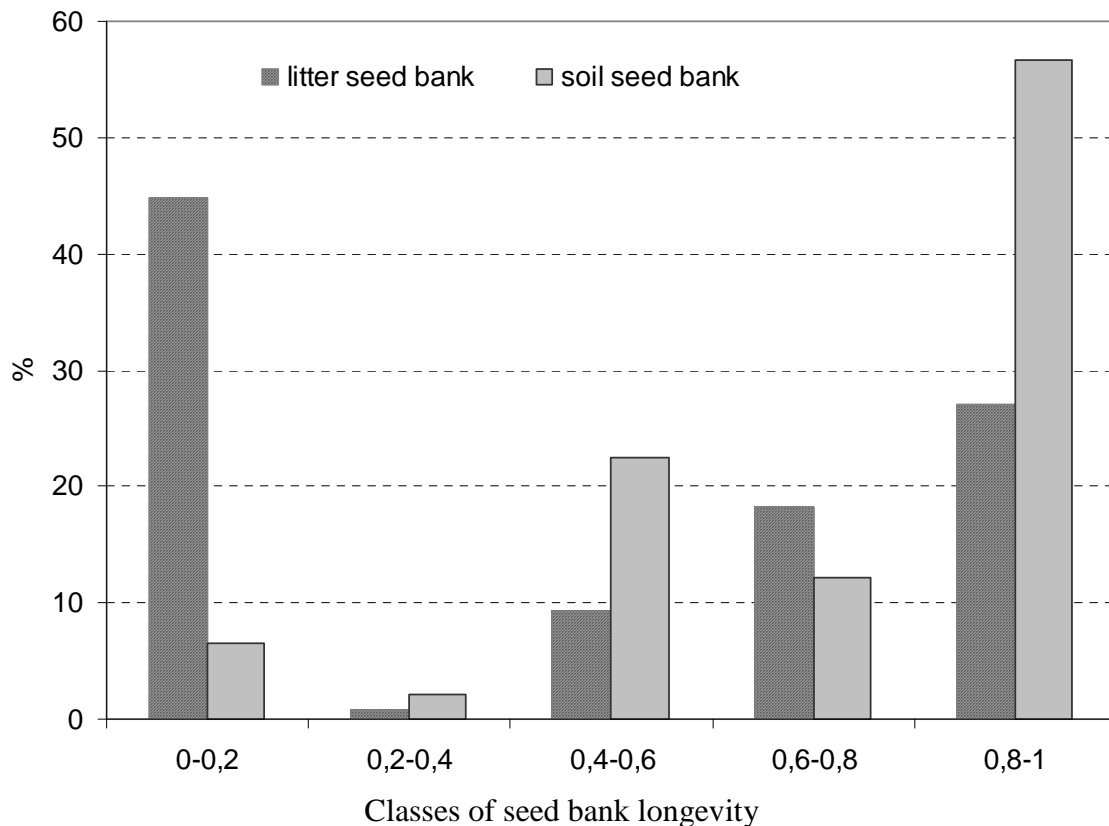


Figure 2: Comparison of seed bank longevities between the soil seed bank and the litter seed bank. The bars represent the proportion of the total number of seeds (n=639 for litter seed bank; n=471 for soil seed bank) belonging to each of the five classes of longevity index. *Digitalis purpurea* and *Urtica dioica* were excluded from the analysis.

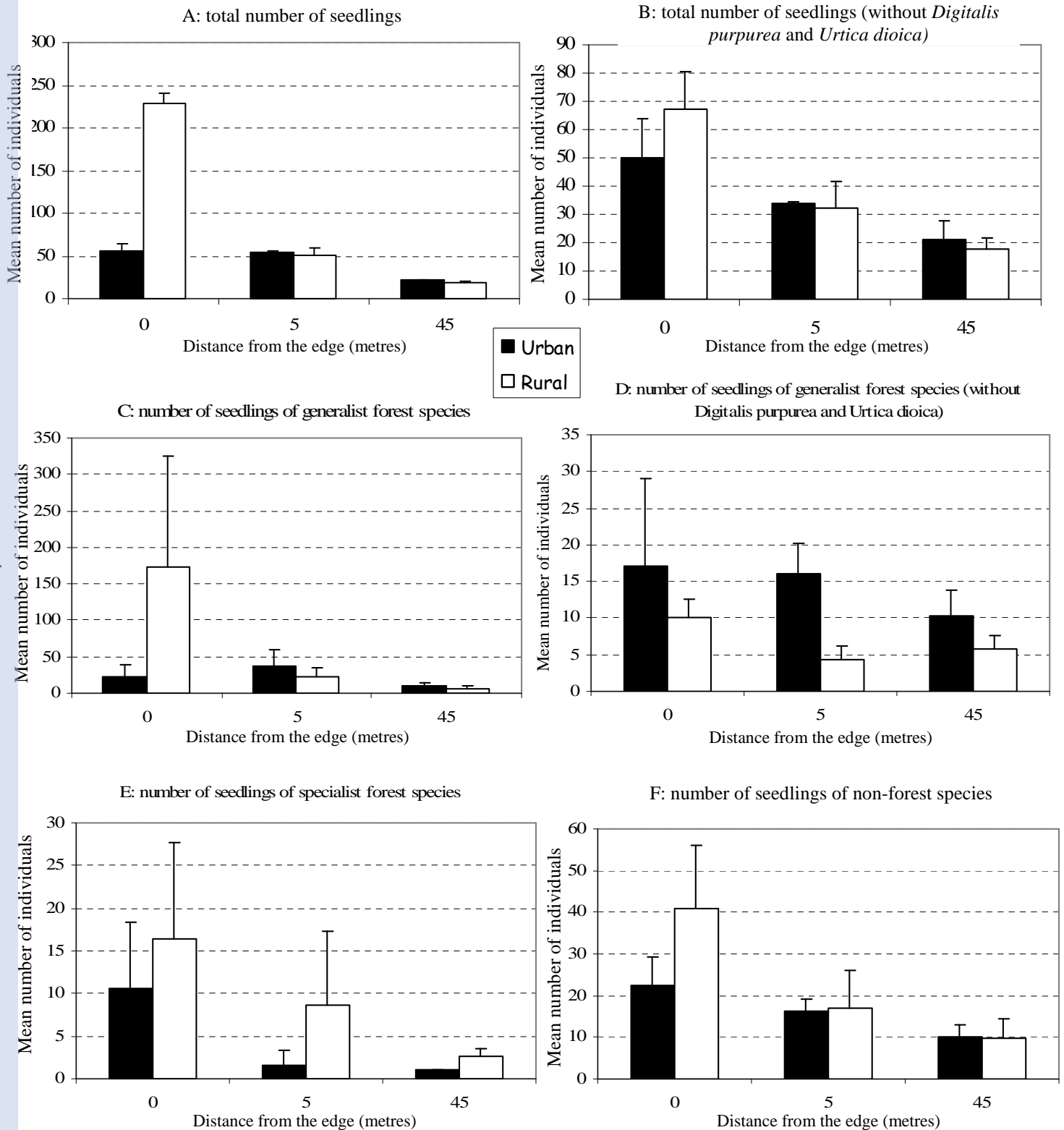


Figure 3: Changes in mean seed density of the litter seed bank with increasing distance into woodlands for urban (black) and rural (white) woodlands. Computations were carried out for different pools of species: A: all species; B: all species excluding *Digitalis purpurea* and *Urtica dioica*; C: generalist forest species; D: generalist forest species excluding *Digitalis purpurea* and *Urtica dioica*; E: specialist forest species; F: non-forest species. Error bars are one standard error of the mean.

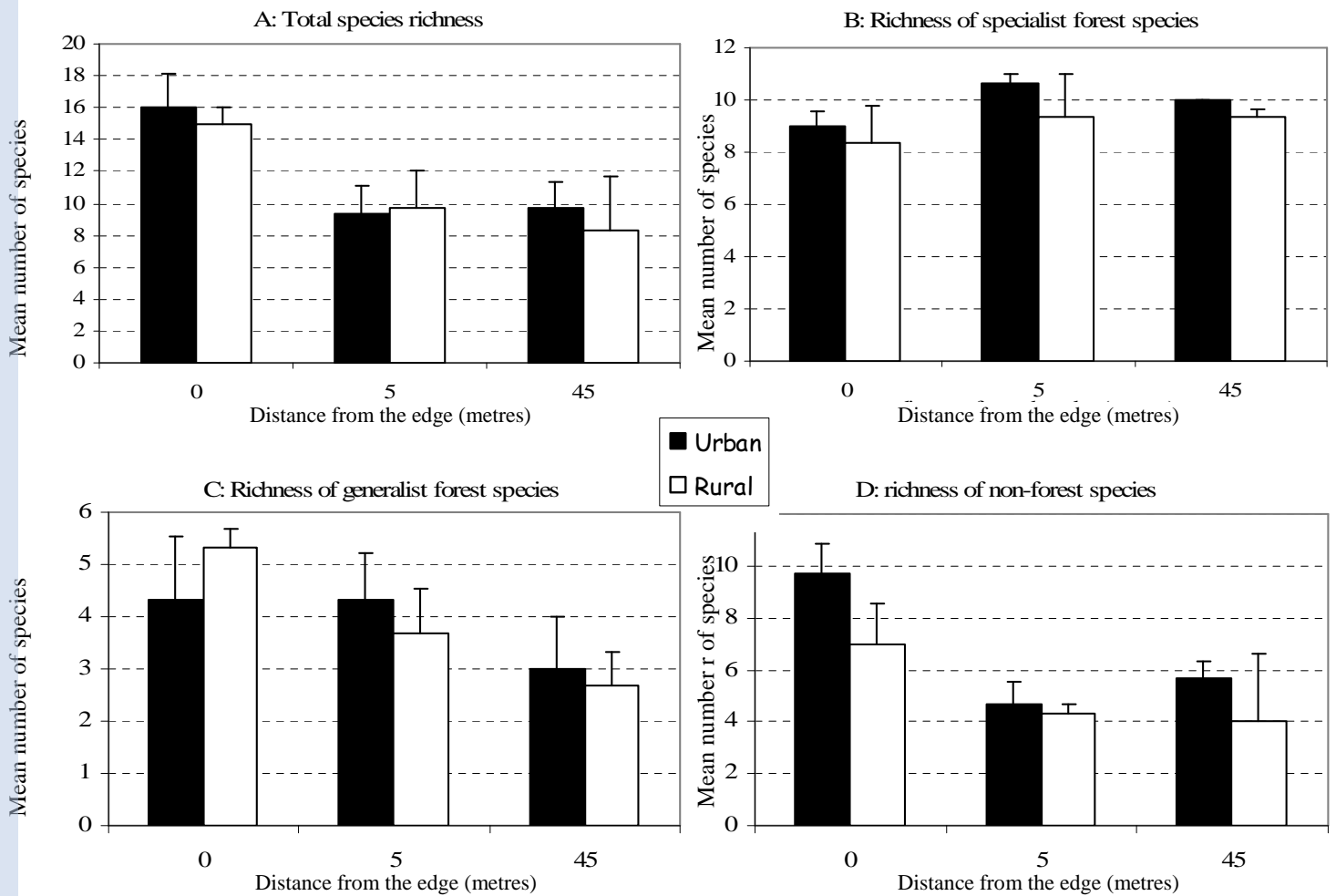


Figure 4: Changes in mean species richness of the litter seed bank with increasing distance into woodlands for urban (black) and rural (white) woodlands. Computations were carried out for different pools of species: **A:** all species; **B:** all species excluding *Digitalis purpurea* and *Urtica dioica*; **C:** generalist forest species; **D:** generalist forest species excluding *Digitalis purpurea* and *Urtica dioica*; **E:** specialist forest species; **F:** non-forest species. Error bars are one standard error of the mean.

Effects of adjacent land-use and distance from the edge on the species composition of the litter seed bank

The first axis of the between-class correspondence analysis (Figure 5) discriminated mainly urban from rural woodlands, whereas the second tended to separate distances from the edge (Table III). The position of species on the first factorial map did not coincide with the three classes of habitat affinity used to group species. Nevertheless, most of the non-forest species (*Sonchus sp.*, *Epilobium sp.*, *Senecio vulgaris*, *Poa annua*, *Cirsium arvense*, *Typha sp.*, *Conyza sp.*) were situated towards the center of the factorial map which means that they tended to be shared by the different relevés. The generalist and specialist forest species better revealed differences in urban-rural context and in distance from the edge. The relevés the closest to the edge were more different between urban and rural woodlands than the relevés at the center of the woodland. With the exception of ROI, the relevés at 45 meters contained relatively few species (which explains the important difference between ROI and the other relevés at 45 meters).

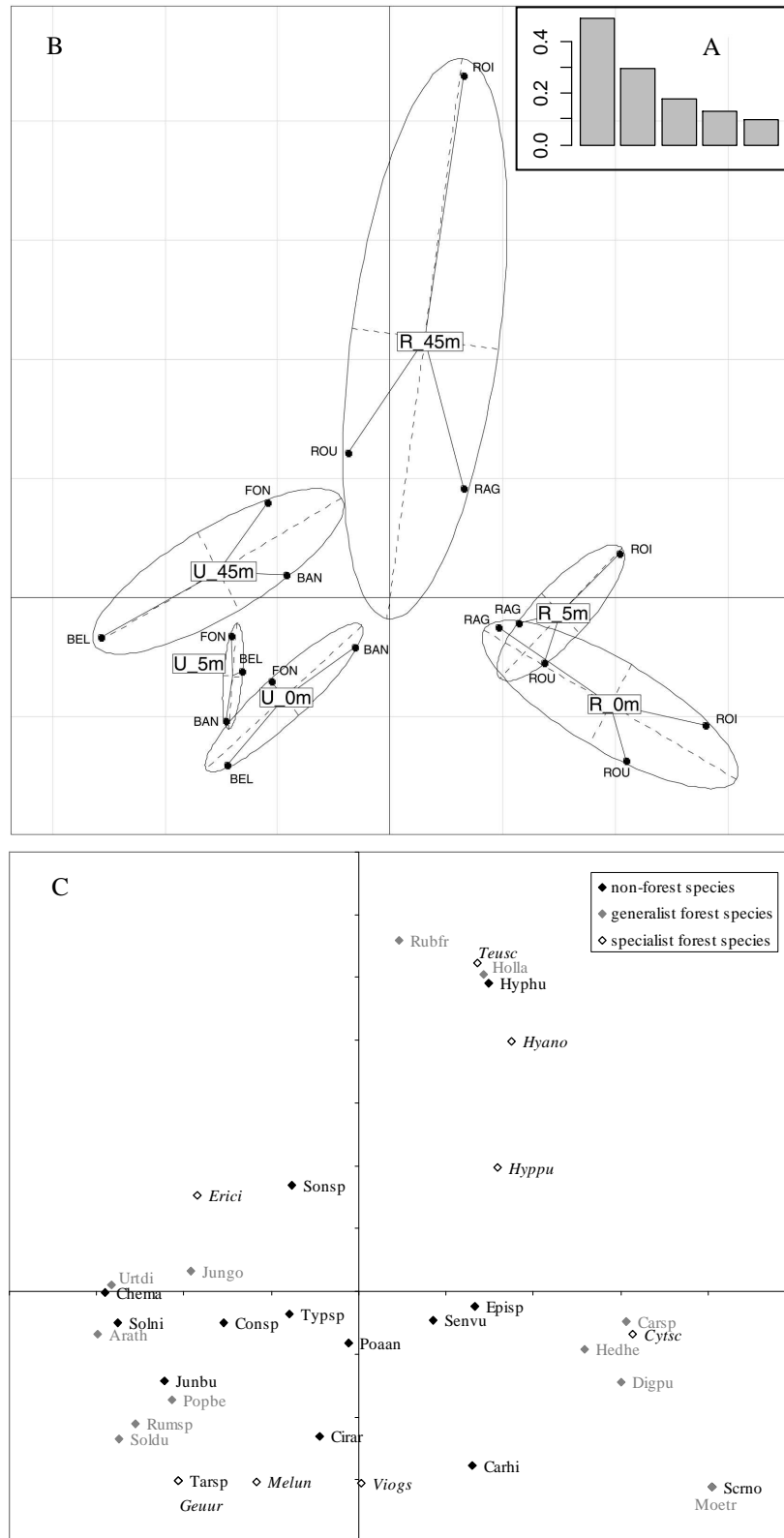


Figure 5: Results of the between-class Correspondance Analysis carried out on 34 species and 18 relevés. **A:** barplot of the eigenvalues of each axis. **B:** position of the relevés on the first factorial map. The dots are the positions of the 18 relevés; the labels U or R and a number correspond to the position of the centre of gravity of the various distances to the edge inside urban and rural woodlands respectively. **C:** position of the species on the first factorial map: the color black was used to indicate the position and name of non-forest species; generalist forest species are indicated in grey and specialist forest species in white with their names in italic. The abbreviations of species names are given in Appendix 1.

Table III: Results of ANOVA tests (p-values and levels of significance) indicating the effect of adjacent land use, distance from the edge and their interaction on the first three axes coordinates of a between-class correspondence analysis carried out on litter seed bank relevés. Levels of significance were: ***: <0.001; **<0.01; *: <0.05; (*): <0.1 and ns: non significant. When tests were not significant, exact p-values were not reported.

	Adjacent land use	Distance to the edge	Adjacent land use*distance to the edge
First axis	0.003**	0.035 *	ns
Second axis	ns	0.03*	0.021*
Third axis	ns	ns	ns

Effects of adjacent land-use and distance to the edge on the potential origin of the seeds of the litter seed bank

The distribution of species richness and seed abundance of the different habitat affinity groups in the litter seed bank differed significantly with respect to seed origin, which was determined for each woodland (woodland; woodland and surrounding; surrounding; neither woodland nor surrounding): χ^2 tests on both seed abundance and species richness were all significant. The non-forest species of the litter seed bank occurred mostly in the surrounding relevés (59% of the number of individuals; 39% of the number of species); 54% of the number of individuals of generalist forest species (41% of species richness) of the litter seed bank were also found both in the woodland and the surrounding relevés; 73% of the number of individuals of specialist forest species (50% of species richness) of the litter seed bank were found in the woodland relevés (Table IV).

The number of species from different origins did not differ between urban and rural woodlands ($\chi^2=0.36$; $df=3$; $p\text{-value}=0.948$) but the number of individuals differed strongly ($\chi^2=59.11$; $df=3$; $p<0.001$). Individuals of species found only in surrounding relevés were more numerous in rural woodlands (43% of the total number of individuals found in the litter seed bank of the rural woodlands); in urban woodlands, the majority of seeds came from species sampled both in woodland and surrounding relevés (Table IV).

The number of species from different origins did not differ between the three distances from the edge ($\chi^2=5.76$; $df=6$; $p\text{-value}=0.451$) whereas the number of individuals changed significantly ($\chi^2=45.19$; $df=6$; $p\text{-value}<0.001$). The abundance of species found only in the woodland relevés tended to decrease from 0 to 45 meters whereas the abundance of species found neither in the woodland relevé nor in the surrounding relevé increased (Table V).

The similarity between the litter seed bank and both the woodland and the surrounding vegetation was higher at edges than in interiors (Table V ; Table VI). The similarities did not differ between urban and rural woodlands except the Raup similarity index between the litter seed bank and the surrounding vegetation, which was slightly higher in rural woodlands than in urban woodlands.

Table IV: Cumulative numbers of the different habitat groups, for urban and rural woodlands and for the different distances from the edge found in the woodland relevés, both in the woodland and surrounding vegetation relevés, in the surrounding relevés and neither in the woodland nor in the surrounding relevés. Cumulative numbers are the sums of species richness or seed number calculated for each woodland. 'ind' indicates number of individual seeds; 'sp', number of species. *Digitalis purpurea* and *Urtica dioica* were excluded from this analysis.

	woodland		woodland+surrounding		surrounding		neither woodland nor surrounding	
	ind	sp	ind	sp	ind	sp	ind	sp
all species	158	41	205	38	213	40	84	39
non-forest species	20	18	79	14	205	36	44	25
generalist forest species	48	11	103	17	7	3	31	10
specialist forest species	90	12	23	7	1	1	9	4
Urban woodlands	68	21	129	19	63	21	55	22
Rural woodlands	90	20	76	19	150	19	29	17
0 meters	110	20	104	18	114	19	22	12
5 meters	35	9	57	12	62	8	38	14
45 meters	13	12	44	8	37	13	24	13

Table V: Mean similarities between the composition of the litter seed bank and the woodland vegetation as well as between the composition of the litter seed bank and the surrounding vegetation. First calculated using Raup similarity index and then using Jaccard similarity index.

		means		
		0 meter	5 meters	45 meters
Litter seed bank and woodland vegetation	Sim _{Raup} in urban woodlands	0.76	0.67	0.33
	Sim _{Raup} in rural woodlands	0.81	0.53	0.44
	Sim _{Jaccard} in urban woodlands	0.27	0.17	0.11
	Sim _{Jaccard} in rural woodlands	0.28	0.15	0.11
Litter seed bank and surrounding vegetation	Sim _{Raup} in urban woodlands	0.5	0.13	0.08
	Sim _{Raup} in rural woodlands	0.64	0.50	0.38
	Sim _{Jaccard} in urban woodlands	0.2	0.08	0.07
	Sim _{Jaccard} in rural woodlands	0.21	0.14	0.11

Table VI: Effect of adjacent land-use and distance from the edge (ANOVAS) on Jaccard and Raup mean similarity indices, first between the composition of the litter seed bank and the woodland vegetation and then between the composition of the litter seed bank and the surrounding vegetation. Levels of significance were: ***: <0.001; **<0.01; *:<0.05 and (*): <0.1 and ns: non significant.

		Adjacent land use	Distance to the edge
Litter seed bank and woodland vegetation	Sim _{Raup}	ns	0.063(*)
	Sim _{Jaccard}	ns	0.022*
Litter seed bank and surrounding vegetation	Sim _{Raup}	0.094(*)	0.033*
	Sim _{Jaccard}	ns	0.006**

DISCUSSION

Characteristics of the litter seed bank composition

Digitalis purpurea dominated both the soil and litter seed banks. This species is known to dominate seed banks because of its abundant seed production and extremely long-lived seeds (Olano, et al., 2002). In our study, high densities were only found where the species already occurred in the woodland or surrounding vegetation. The second most frequent taxa, *Epilobium sp.*, is sometimes found in forest soil seed banks (Bossuyt, et al., 2002; Devlaeminck, et al., 2005; Godefroid, et al., 2006) but its abundance is surprising: this may be a characteristic of the litter seed bank because it represents only 1% of the number of individuals in the soil seed bank. *Urtica dioica* can be highly abundant in the shallow seed bank: its abundance is explained by a constant replenishment of the seed bank from the vegetation (Bossuyt, et al., 2002). Indeed, in this study, *Urtica dioica* was only found (with the exception of one seedling) in plots already containing the species occurred in the vegetation.

As expected, the litter seed bank contained more transient seeds and less persistent seeds than the soil seed bank. This supports the argument that the litter seed bank is the result of recent seed deposition even if some species such as *Erica cinerea* and *Juncus spp.* probably came from persistent seed bank. Complementary analyses may be carried out to compare the composition of the litter seed bank and seed rain. In comparison with different seed traps (funnel traps, sticky traps, pots exposed in the field), litter seed bank studies have the advantage of not requiring permanent structures which can be damaged (by humans or animals) especially in populated areas. In addition, larger areas can be covered which is often a limiting factor in seed rain studies, particularly in forest habitat (Chabrerie, Alard, 2005).

Effects of distance from the edge on seed abundance and species richness and composition of the litter seed bank

Distance from the edge was the main factor influencing seed abundance and species richness of the litter seed bank. All groups of species are richer and more numerous at the edge than in the interior except numbers of individuals of generalist forest species and the number of specialist forest species. The greater plant species richness and higher vegetation density at edges may explain this pattern. In the woodlands studied, species groups present in the herb layer have greater cover and higher species richness at edges than in interiors. Also seeds produced by these species may enrich the litter seed bank in edges. We observed that both specialist and generalist forest species have a higher seed abundance at edges than in interiors. Moreover, plants in edge positions may have greater rate of seed production though this assumption is controversial (Burgess, et al., 2006). In addition, edges are likely to receive more seeds from adjacent habitats than interiors (Cadenasso, Pickett, 2001; Devlaeminck, et al., 2005; Lin, Cao, 2009). We indeed observed that edges contain more species observed in the surroundings than interiors and that the similarity between the litter seed bank and the surrounding vegetation decreased from the edge to the interior. Forest edges thus act as a filter for seeds of species from the surrounding landscape.

With the exception of woodland ROI, the litter seed bank of the interiors of woodlands more closely resembled the vegetation than at edges.

Effects of urban-rural context on seed abundance and species richness and composition of the litter seed bank

Seed abundance and species richness of the litter seed bank did not differ between urban and rural woodlands. The cumulative number of seeds of species observed in the surrounding areas was greater in rural than in urban woodlands and these species were mainly non-forest

species. Pellissier (2006) also observed lower seed densities in urban areas than rural areas. In urban areas, habitat availability for plant species in the surrounding areas was reduced by comparison with rural areas because of large built-up areas. In rural areas crop fields offer surfaces for weeds to develop, in particular during periods between crops. These differences in land cover may explain why more seeds probably originating from surrounding areas were present in rural than in urban woodlands. It would be interesting to compare the influence of different kinds of adjacent land cover (for example grasslands which include few anemochorous weeds in rural areas; wastelands in urban areas which on the contrary include many weeds) to confirm this hypothesis.

In terms of species composition, urban and rural litter seed banks mainly differ because their generalist and specialist forest species are different whereas the majority of non-forest species are found in more woodlands and in both urban and rural woodlands.

Implications of litter seed bank patterns for plant communities composition

Both in urban and rural woodlands and at any distance from the edge, seeds of non-forest species were dominant; then generalist forest species followed and finally, specialist forest species were the least abundant. In the growing vegetation, the pattern was very different: generalist forest species were dominant, then were specialist forest species and finally, non-forest species were extremely scarce (Vallet, et al., in preparation-a). Also the scarcity of non-forest species in the vegetation is probably more linked to lack of habitat than to limited seed dispersal. In forest habitat, the importance of environmental conditions for preventing the establishment of non-forest species in the vegetation has been already highlighted (Lin, Cao, 2009). Shade levels or presence of leaf litter (Deconchat, 2008; Eriksson, 1995) may prevent such species from establishing. Consequently, it is important to avoid canopy openness and soil disturbance to prevent their installation in the forest vegetation.

Only two specialist forest species were not found in the woodland vegetation. *Hypericum pulchrum* was observed in the surrounding vegetation, on a bank surrounding a woodland. The other, *Erica cinerea*, probably came from the long-term persistent seed bank. Twenty-six percent of species were neither observed in the woodland nor in the surrounding vegetation: they were probably deposited several years ago and the corresponding species have since disappeared from woodlands or their surrounding vegetation. They may also be derived from areas beyond the surrounding areas studied.

The great disparity observed between the litter seed bank and woodland vegetation is well-known (Hopfensperger, 2007) and may be attributed to a number of factors. As previously stated, some non-forest species probably do not find suitable conditions to develop in woodlands. In addition, many long-lived forest species are clonal and have a low rate of sexual reproduction. Also they are present in the vegetation but rarely found in seed rain or in seed banks. Indeed, in total, 161 taxa were observed in woodland vegetation but never in the litter seed bank. Results showing a high frequency in aboveground vegetation but a low frequency, or absence, in the seed bank may also arise from methodological problems, e.g. sampling for only one year, small sampling area, unsatisfactory experimental conditions for breakage of dormancy and germination (Bossuyt, Hermy, 2001; Rydgren, Hestmark, 1997).

In conclusion, it would seem that the possibilities for regeneration of forest species from the litter seed bank are rather low if the species has disappeared from the vegetation layer, both in urban and rural woodlands. The inflow of seeds from adjacent urban or rural land-use seems not to be a key factor influencing woodland vegetation. Hence, forest management should minimise forest disturbances and maintain interior forest conditions to prevent germination of non-forest species that are predominant in the litter seed bank.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are very grateful to the “Conseil Général de Maine-et-Loire” for its financial support; M. Girardeau and I. Besse for their help in collecting field samples and for following seedling emergence; J. Pithon-Rivallain for checking the English and for her helpful comments.

BIBLIOGRAPHIE

- Angel, S., Sheppard, S.C., Civco, D.L., with Buckley, R., Chabaeva, A., Gitlin, L., Kraley, A., Parent, J., Perlin, M., 2005. The dynamics of global urban expansion, The World Bank, transport and urban development department, Washington, D.C.
- Angold, P.G., Sadler, J.P., Hill, M.O., Pullin, A., Rushton, S., Austin, K., Small, E., Wood, B., Wadsworth, R., Sanderson, R., Thompson, K., 2006. Biodiversity in urban habitat patches. *Science of The Total Environment* 360, 196-204.
- Bastin, L., Thomas, C.D., 1999. The distribution of plant species in urban vegetation fragments. *Landscape Ecology* 14, 493-507.
- Bekker, R.M., Bakker, J.P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., Thompson, K., Willems, J.H., 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology* 12, 834-842.
- Blair, R.B., 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications* 6, 506-519.
- Blair, R.B., Launer, A.E., 1997. Butterfly diversity and human land use: Species assemblages along an urban gradient. *Biological Conservation* 80, 113-125.
- Bossuyt, B., Hermy, M., 2001. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. *Ecography* 24, 225-238.
- Bossuyt, B., Heyn, M., Hermy, M., 2002. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. *Plant Ecology* 162, 33-48.
- Burgess, V.J., Kelly, D., Robertson, A.W., Ladley, J.J., 2006. Positive effects of forest edges on plant reproduction: literature review and a case study of bee visitation to flowers of *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae). *New Zealand Journal of Ecology* 30, 179-190.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., 2001. Effect of Edge Structure on the Flux of Species into Forest Interiors. *Conservation Biology* 15, 91-97.
- Chabrierie, O., Alard, D., 2005. Comparison of three seed trap types in a chalk grassland: toward a standardised protocol. *Plant Ecology* 176, 101-112.
- Chessel, D., Dufour, A.-B., Dray, S., Lobry, J.R., Ollier, S., Pavoine, S., Thioulouse, J., 2006. The ADE4 package: Analysis of environmental Data: Explanatory and Euclidean methods in Environmental sciences. Consulté le <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4>.
- Croci, S., Butet, A., Georges, A., Aguejdad, R., Clergeau, P., 2008. Small urban woodlands as biodiversity conservation hot-spot: a multi-taxon approach. *Landscape Ecology* 23, 1171-1186.
- Crooks, K.R., Suarez, A.V., Bolger, D.T., 2004. Avian assemblages along a gradient of urbanization in a highly fragmented landscape. *Biological Conservation* 115, 451-462.
- Czech, B., Krausman, P.R., Devers, P.K., 2000. Economic associations among causes of species endangerment in the United States. *Bioscience* 50, 593-601.
- de Melo, F.P.L., Dirzo, R., Tabarelli, M., 2006. Biased seed rain in forest edges: Evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 132, 50-60.
- Deconchat, M., 2008. La biodiversité dans les petites forêts privées fragmentées. HDR Dissertation Thesis, Institut national polytechnique de Toulouse, Toulouse (France), 135 pp.

- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A., Jiguet, F., 2007. Functional Homogenization Effect of Urbanization on Bird Communities. *Conservation Biology* 21, 741-751.
- Devlaeminck, R., Bossuyt, B., Hermy, M., 2005. Inflow of seeds through the forest edge: evidence from seed bank and vegetation patterns. *Plant Ecology* 176, 1-17.
- Eriksson, O., 1995. Seedlings recruitment in deciduous forest herbs: the effects of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora* 190, 65-70.
- Florgård, C., 2000. Long-term changes in indigenous vegetation preserved in urban areas. *Landscape and Urban Planning* 52, 101-116.
- Fournier, P., 1947. Les quatre Flores de France (Corse comprise) : Générale, Alpine, Méditerranéenne, Littorale. Le Chevallier, Mouscron (Belgium), pp. 1093.
- Godefroid, S., Koedam, N., 2003. Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city-forest ecotone. *Landscape and Urban Planning* 65, 169-185.
- Godefroid, S., Phartyal, S.S., Koedam, N., 2006. Depth distribution and composition of seed banks under different tree layers in a managed temperate forest ecosystem. *Acta Oecologica* 29, 283-292.
- Guirado, M., Pino, J., Rodà, F., 2006. Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge. *Global Ecology & Biogeography* 15, 50-62.
- Hamberg, L., Lehvävirta, S., Kotze, D.J., 2009. Forest edge structure as a shaping factor of understorey vegetation in urban forests in Finland. *Forest Ecology and Management* 257, 712-722.
- Hersperger, A., Forman, R.T.T., 2003. Adjacency arrangement effects on plant diversity and composition in woodland patches. *Oikos* 101, 279-290.
- Hopfersperger, K.N., 2007. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos* 116, 1438-1448.
- Kostel-Hughes, F., Young, T.P., McDonnell, M.J., 1998. The soil seed bank and its relationship to the aboveground vegetation in deciduous forests in New York City. *Urban Ecosystems* 2, 43-59.
- Kowarik, I., 1990. Some responses of flora and vegetation to urbanization in Central Europe. In *Urban Ecology : Plants and plant communities in urban environments*, eds. H. Sukkop, S. Hejny, I. Kowarik, pp. 45-74. SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- Lambinon, J., Delvosalle, L., Duvigneaud, J., 1992. Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché du Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermaphytes), 4ème edn. Jardin Botanique national de Belgique, Meise, pp. 1167.
- Lin, L., Cao, M., 2009. Edge effects on soil seed banks and understory vegetation in subtropical and tropical forests in Yunnan, SW China. *Forest Ecology and Management* 257, 1344-1352.
- Malmivaara, M., Löfström, I., Vahna-majamaa, I., 2002. Anthropogenic Effects on Understorey Vegetation in Myrtillus Type Urban Forests in Southern Finland. *Silva Fennica* 36, 367-381.
- McDonnell, M.J., Pickett, S.T.A., Groffman, P., Bohlen, P., Pouyat, R.V., Zipperer, W.C., Parmelee, R.W., Carreiro, M.M., Medley, K., 1997. Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. *Urban Ecosystems* 1, 21-36.
- Météo France, 2008. INFOCLIMAT. Consulté le 04/08/2008
<http://www.infoclimat.fr/climatologie/index.php?s=&d=>.
- Millard, A., 2004. Indigenous and spontaneous vegetation: their relationship to urban development in the city of Leeds, UK. *Urban Forestry & Urban Greening* 3, 39-47.
- Niemelä, J., 1999. Ecology and urban planning. *Biodiversity and Conservation* 8, 119-131.

- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., L., G., Simpson, M., Stevens, H.H., Wagner, H., 2008. *vegan: Community Ecology Package*. R package.
- Olano, J.M., Caballero, I., Laskurain, N.A., Loidi, J., Escudero, A., 2002. Seed bank spatial pattern in a temperate secondary forest. *Journal of Vegetation Science* 13, 775-784.
- Pellissier, V., 2006. *Conséquences de l'urbanisation sur la dynamique de la végétation*, Rennes, Rennes, 174 pp.
- Pellissier, V., 2008. Relationships between soil seed bank, vegetation and soil fertility along an urbanisation gradient. *Applied Vegetation Science* 11, 325-334.
- Pouyat, R.V., Yesilonis, I.D., Szlavecz, K., Csuzdi, C., Hornung, E., Korsós, Z., Russell-Anelli, J., Giorgio, V., 2008. Response of forest soil properties to urbanization gradients in three metropolitan areas. *Landscape Ecology* 23, 1187-1203.
- R Development Core Team, 2008. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., 1994. *Flore forestière française : guide écologique illustré*. Institut pour le développement forestier, Dijon-Quetigny, pp. 1785.
- Roy, D.B., Hill, M.O., Rothery, P., 1999. Effects of urban land cover on the local species pool in Britain. *Ecography* 22, 507-517.
- Rydgren, K., Hestmark, G., 1997. The soil propagule bank in a boreal old-growth spruce forest: changes with depth and relationship to aboveground vegetation. *Canadian Journal of Botany* 75, 121-128.
- Sadler, J.P., Small, E.C., Fiszpan, H., Telfer, M.G., Niemela, J., 2006. Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban-rural gradient using woodland carabid assemblages. *Journal of Biogeography* 33, 1126-1138.
- Ter Heerdt, G.N.J., Verweij, G.L., Bekker, R.M., Bekker, J.P., 1996. An improved method for seed-bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology* 10, 144-151.
- Thompson, K., Bakker, J., Bekker, R., 1997. *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 276.
- Thompson, K., Grime, J.P., 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67, 893-921.
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F., in preparation-a. Distribution of forest plant species in response to edges: comparison between urban and rural areas.
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F., 2008. Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France. *Landscape Ecology* 23, 1205-1217.
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F., in preparation-b. Using plant species richness and compositional similarity to assess biodiversity in woodlands along a rural-urban gradient. *Diversity & Distributions*.
- VSN International Ltd, 2008. *GenStat Eleventh Edition*.
- Williams, N.S.G., Morgan, J.W., McDonnell, M.J., McCarthy, M.A., 2005. Plant traits and local extinctions in natural grasslands along an urban-rural gradient. *Journal of Ecology* 93, 1203-1213.
- Williams, N.S.G., Schwartz, M.W., Vesk, P.A., McCarthy, M.A., Hahs, A.K., Clemants, S.E., Corlett, R.T., Duncan, R.P., Norton, B.A., Thompson, K., McDonnell, M.J., 2009. A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology* 97, 4-9.

Appendix 1: Species encountered in soil or litter seed banks. Their abbreviations, their habitat affinity groups and their abundance in the soil and litter seed banks are shown.

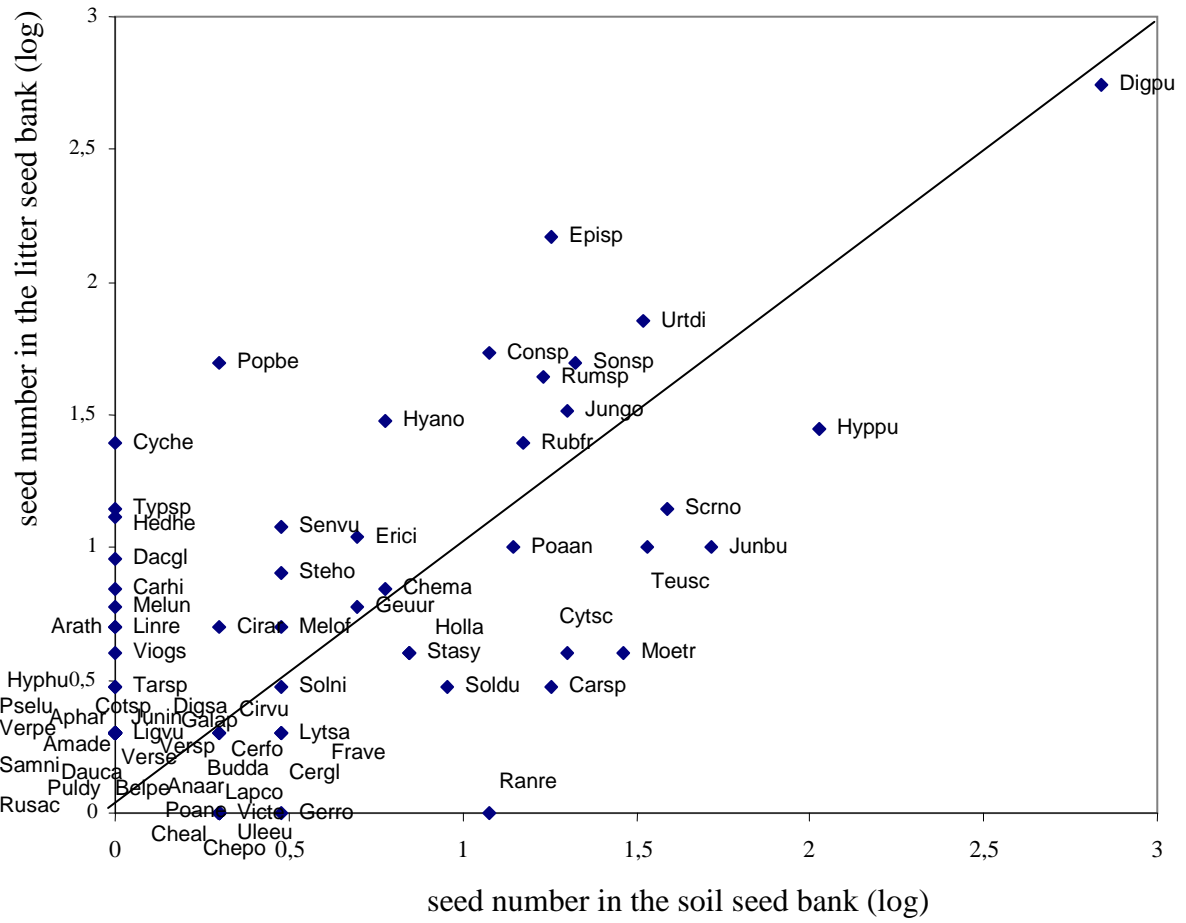
abbreviates	Species names	specialist forest species	generalist forest species	non-forest species	abundance in soil seed bank	abundance in litter seed bank
Amade	<i>Amaranthus deflexus</i> L.	0	0	1	0	1
Anaar	<i>Anagallis arvensis</i> L.	0	0	1	1	0
Aphar	<i>Aphanes arvensis</i> L.	0	0	1	0	1
Arath	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	0	1	0	0	4
Belpe	<i>Bellis perennis</i> L.	0	0	1	0	1
Budda	<i>Buddleja davidii</i> Franch.	0	0	1	1	0
Carhi	<i>Cardamine hirsuta</i> L.	0	0	1	0	6
Carsp	<i>Carex pilulifera</i> L.	0	1	0	17	2
Cerfo	<i>Cerastium fontanum</i> Baumg	0	0	1	1	1
Cerogl	<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	0	0	1	1	0
Cheal	<i>Chenopodium album</i> L.	0	0	1	1	0
Chema	<i>Chelidonium majus</i> L.	0	0	1	5	6
Chepo	<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	0	0	1	1	0
Cirar	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop	0	0	1	1	4
Cirvu	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi.) Ten.	0	1	0	1	1
Consp	<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	0	0	1	11	53
Cotsp	<i>Cotoneaster horizontalis</i> Decaisne	0	0	1	0	1
Cyche	<i>Cyclamen hederifolium</i> Ait.	1	0	0	0	24
Cytsc	<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	1	0	0	19	3
Dacgl	<i>Dactylis glomerata</i> L.	0	1	0	0	8
Dauca	<i>Daucus carota</i> L.	0	0	1	0	1
Digpu	<i>Digitalis purpurea</i> L.	0	1	0	691	558
Digsa	<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	0	0	1	0	1
Episp	<i>Epilobium angustifolium</i> L.	0	0	1	17	147
Erici	<i>Erica cinerea</i> L.	1	0	0	4	10
Frave	<i>Fragaria vesca</i> L.	0	1	0	2	1
Galap	<i>Galium aparine</i> L.	0	1	0	0	1
Gerro	<i>Geranium robertianum</i> L.	0	1	0	2	0
Geuur	<i>Geum urbanum</i> L.	1	0	0	4	5
Hedhe	<i>Hedera helix</i> L.	0	1	0	0	12
Holla	<i>Holcus lanatus</i> L.	0	1	0	6	3
Hyano	<i>Hyacinthoides non-scripta</i> (L.) Chouardex.Rothm	1	0	0	5	29
Hyphu	<i>Hypericum humifusum</i> L.	0	0	1	0	2
Hyppu	<i>Hypericum pulchrum</i> L.	1	0	0	105	27
Junbu	<i>Juncus bufonius</i> L.	0	0	1	51	9
Jungo	<i>Juncus conglomeratus</i> L.	0	1	0	19	32
Junin	<i>Juncus inflexus</i> L.	0	0	1	0	1
Lapco	<i>Lapsana communis</i> L.	0	0	1	1	0
Ligvu	<i>Ligustrum vulgare</i> L.	0	1	0	0	1
Linre	<i>Linaria repens</i> (L.) Mill	0	0	1	0	4
Lytsa	<i>Lythrum salicaria</i> L.	0	0	1	2	1
Melof	<i>Melissa officinalis</i> L.	0	0	1	2	4
Melun	<i>Melica uniflora</i> Retz.	1	0	0	0	5
Moetr	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	0	1	0	28	3
Poaan	<i>Poa annua</i> L.	0	0	1	13	9
Poane	<i>Poa nemoralis</i> L.	0	1	0	1	0
Popbe	<i>Betula pendula</i> Roth	0	1	0	1	49
Pselu	<i>Pseudognaphalium luteoalbum</i> (L.) Hilliard &	0	0	1	0	1

tel-00409694, version 2 - 2 Sep 2009

ARTICLES

	Burt					
Puldy	<i>Pulicaria dysenterica</i> (L.) Bernh.	0	0	1	0	1
Ranre	<i>Ranunculus repens</i> L.	0	0	1	11	0
Rubfr	<i>Rubus fruticosus</i> L.	0	1	0	14	24
Rumsp	<i>Rumex acetosa</i> L.	0	1	0	16	43
Rusac	<i>Ruscus aculeatus</i> L.	1	0	0	0	1
Samni	<i>Sambucus nigra</i> L.	0	1	0	0	1
Scrno	<i>Scrofularia nodosa</i> L.	0	0	1	38	13
Senvu	<i>Senecio vulgaris</i> L.	0	0	1	2	11
Soldu	<i>Solanum dulcamara</i> L.	0	1	0	8	2
Solni	<i>Solanum nigrum</i> L.	0	0	1	2	2
Sonsp	<i>Sonchus sp.</i>	0	0	1	20	49
Stasy	<i>Stachys sylvatica</i> L.	0	1	0	6	3
Steho	<i>Stellaria holostea</i> L.	1	0	0	2	7
Tarsp	<i>Taraxacum sp.</i>	0	0	1	0	2
Teusc	<i>Teucrium scorodonia</i> L.	1	0	0	33	9
Typsp	<i>Typha sp.</i>	0	0	1	0	13
Uleeu	<i>Ulex europaeus</i> L.	0	1	0	1	0
Urtdi	<i>Urtica dioica</i> L.	0	1	0	32	71
Verpe	<i>Veronica persica</i> Poir.	0	0	1	0	1
Verse	<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	0	0	1	0	1
Versp	<i>Verbascum sp.</i>	0	0	1	0	1
Victe	<i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreb.	0	0	1	1	0
Viogs	<i>Viola gr. sylvestris</i>	1	0	0	0	3

Appendix 2: Respective abundance of each species in the litter and soil seed banks. The abbreviations of species names are given in Appendix 1.



ANNEXES

Annexe I : Récapitulatif des sites d'étude

Sont présentés le code de chacun des bois, sa localisation et ses coordonnées géographiques. Ensuite, est indiqué de quel type de relevés a fait l'objet chacun des bois et dans quels articles les relevés effectués ont été inclus.

tel:00409694, version 2_2_Sep-2009

BOIS	Ville	Position sur le gradient	X (Lambert 2 étendu)	Y (Lambert 2 étendu)	station	quadrat	quadrat lisière	banque de graines	article 2	article 3	article 4	article 5	article 6	article 7	remarque
AER	Angers	Urbain	380313	2282152	x	x			x	x	x	x			
BAN	Angers	Urbain	385556	2279913	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
BBG	Angers	Urbain	376052	2278774	x				x		x				
BEL	Angers	Urbain	378731	2279497	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
DEZ	Angers	Urbain	377783	2282583	x	x			x		x	x			
FON	Angers	Urbain	376905	2278849	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
MPL	Angers	Urbain	384668	2280478	x	x			x		x	x			
SAN	Angers	Urbain	383747	2275307	x	x			x	x	x	x			
GPI	Angers	Rural	375030	2278630	x				x		x				
HBO	Angers	Rural	378968	2281061	x	x			x	x	x	x			
JUB	Angers	Rural	373184	2282056	x	x			x	x	x	x			
MAZ	Angers	Rural	376885	2283185	x	x			x	x	x	x			
RAG	Angers	Rural	376141	2280455	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
ROI	Angers	Rural	375760	2278714	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
ROU	Angers	Rural	375766	2280102	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
SNF	Angers	Urbain	379115	2279864	x				x						Saint-Nicolas
SNH	Angers	Urbain	379852	2279919	x				x						Saint-Nicolas
SNI	Angers	Urbain	380086	2279470	x				x						Saint-Nicolas
SNJ	Angers	Urbain	380363	2279533	x				x						Saint-Nicolas
SNK	Angers	Urbain	379990	2279232	x				x						Saint-Nicolas
SNL	Angers	Urbain	380208	2279247	x				x						Saint-Nicolas
SNA	Angers	Rural	377616	2280532	x				x						Saint-Nicolas
SNB	Angers	Rural	377984	2280594	x				x						Saint-Nicolas
SNC	Angers	Rural	378641	2280375	x				x						Saint-Nicolas
SND	Angers	Rural	378728	2280493	x				x						Saint-Nicolas
SNE	Angers	Rural	378563	2280042	x				x						Saint-Nicolas
SNG	Angers	Rural	379238	2280134	x				x						Saint-Nicolas
ERA	Nantes	Urbain	306744	2256747	x	x			x			x			
JUM	Nantes	Urbain	311341	2261860	x	x			x			x			
REI	Nantes	Urbain	310299	2258259	x	x			x			x			
POR	Nantes	Urbain	307527	2251628	x	x			x			x			
PRA	Nantes	Urbain	304943	2248439	x	x	x		x			x	x		
GER	Nantes	Urbain	305305	2258616	x	x	x		x			x	x		
MAL	Nantes	Rural	299209	2261478	x	x	x		x			x	x		
LOR	Nantes	Rural	301550	2260369	x	x			x			x			
HAR	Nantes	Rural	304232	2265468	x	x			x			x			
BRO	Nantes	Rural	305016	2266206	x	x			x			x			
STJ	Nantes	Rural	311746	2266714	x	x			x			x			
POU	Nantes	Rural	312702	2266599	x	x			x			x			
CHE	Nantes	Rural	312464	2243465			x						x		
RB2	Rennes	Urbain	302501	2352488	x	x			x	x		x			
RB4	Rennes	Urbain	304389	2353694	x	x			x	x		x			
RB5	Rennes	Urbain	303759	2355090	x	x			x	x		x			
HAU	Rennes	Urbain	303378	2351026	x	x			x	x		x			
RB3	Rennes	Urbain	304169	2350722	x	x			x	x		x			
RB7	Rennes	Rural	305788	2357740	x	x			x	x		x			
RN8	Rennes	Rural	306151	2359135	x	x			x	x		x			
R11	Rennes	Rural	303604	2358575	x	x			x	x		x			
RB9	Rennes	Rural	303398	2359192	x	x			x	x		x			
RN1	Rennes	Rural	306743	2360531	x	x			x	x		x			
RN6	Rennes	Rural	304604	2357070	x	x			x	x		x			

Annexe II : Difficultés taxonomiques

Certains taxons n'ont pu être déterminé jusqu'au niveau spécifique car ils nécessitaient la présence de caractères reproductifs pas toujours présents lors des inventaires floristiques. C'est le cas de *Juncus conglomeratus*, *effusus*, *acutiflorus* et *acutiformis* qui n'ont ainsi pu être distingués et ont été regroupés en *Juncus sp.* (abréviation : *Jungo*).

D'autres espèces n'ont pas été distinguées car, en raison de l'existence d'individus intermédiaires entre elles, il était plus raisonnable de les regrouper.

œ *Viola riviniana* et *V. reichenbachiana* n'ont pu être distinguées car un intermédiaire (*V. x bavarica*) existe entre ces deux espèces et ne peut être distingué en l'absence de critères floraux (Stace 1997). Comme cet intermédiaire est assez fréquent dans le Massif armoricain (com. pers., D. Chicouène), il nous a semblé plus prudent de regrouper ces deux espèces même si les individus rencontrés correspondaient plutôt à *V. riviniana*. Ces taxons regroupés ont été nommés *Viola gr. sylvestris* (abréviation : *Viogs*).

œ *Betula pendula* et *B. alba* ont été regroupés en raison de l'existence d'individus aux caractéristiques intermédiaires entre ces deux espèces et de la difficulté d'observer les critères (branches hautes...). De plus, ces espèces étant des arbres elles n'ont été considérées que dans le chapitre III (article 2).

œ *Pyrus cordata* et *P. pyraster* ne portaient souvent pas de fruits ce qui rendait leur détermination délicate car un certain nombre d'individus présentaient des feuilles ayant des caractéristiques de chacune des espèces. Le taxon le plus fréquent était *Pyrus cordata* mais la présence d'individus douteux nous a amenée à réunir les deux taxons.

œ Nous avons été confronté à la présence d'individus intermédiaires entre *Rumex conglomeratus* et *sanguineus* (présence notamment d'une callosité de taille normale et de deux plus petites sur les fruits). Les deux espèces et l'intermédiaire ayant parfois été trouvés en mélange dans un même quadrat, nous avons fait le choix de les traiter ensemble (taxon nommé *Rumex gr. nemerosus – Rumgn*) en raison notamment de la difficulté d'attribuer des coefficients d'abondance-dominance distincts pour chacun des taxons.

œ Pour les *Rubus*, nous avons distingué seulement les groupes de *Rubus fruticosus* L. et *Rubus caesius* L. qui sont des groupes de taxons distinguables sans ambiguïté

œ Nous avons repéré des individus des groupes de *Salix atrocinerea* et *Salix caprea* et des individus autres. En raison des difficultés taxonomiques inhérentes à ce groupe et au peu d'intérêt que présentait la détermination au niveau spécifique pour l'étude (faible fréquence des taxons, espèces arborées), nous les avons réunis en un seul taxon : *Salix sp.*

Bibliographie

Stace C., 1997. *New Flora of the British Isles*. Cambridge University Press, pp. 1130.

Annexe III : Chimie du sol

Les prélèvements de sol ont été réalisés en tout début d'été. Une vingtaine de prélèvements ont été effectués sur les cinq premiers centimètres de l'horizon A dans chacun des bois (uniquement dans l'intérieur c'est-à-dire à plus de six mètres de la limite du bois). Deux échantillons composites rassemblant une dizaine de prélèvements ont été faits ; l'un des deux a été mis dans une glacière réfrigérée puis au congélateur au retour du terrain afin de bloquer les processus de minéralisation de l'azote. Cet échantillon a été utilisé pour l'analyse des résidus azotés. L'autre échantillon a été séché pendant une semaine au retour du terrain. Tous les échantillons ont été envoyés à analyser. Les analyses faites sont indiquées sur la figure 1 présentant la copie d'une feuille d'analyse.

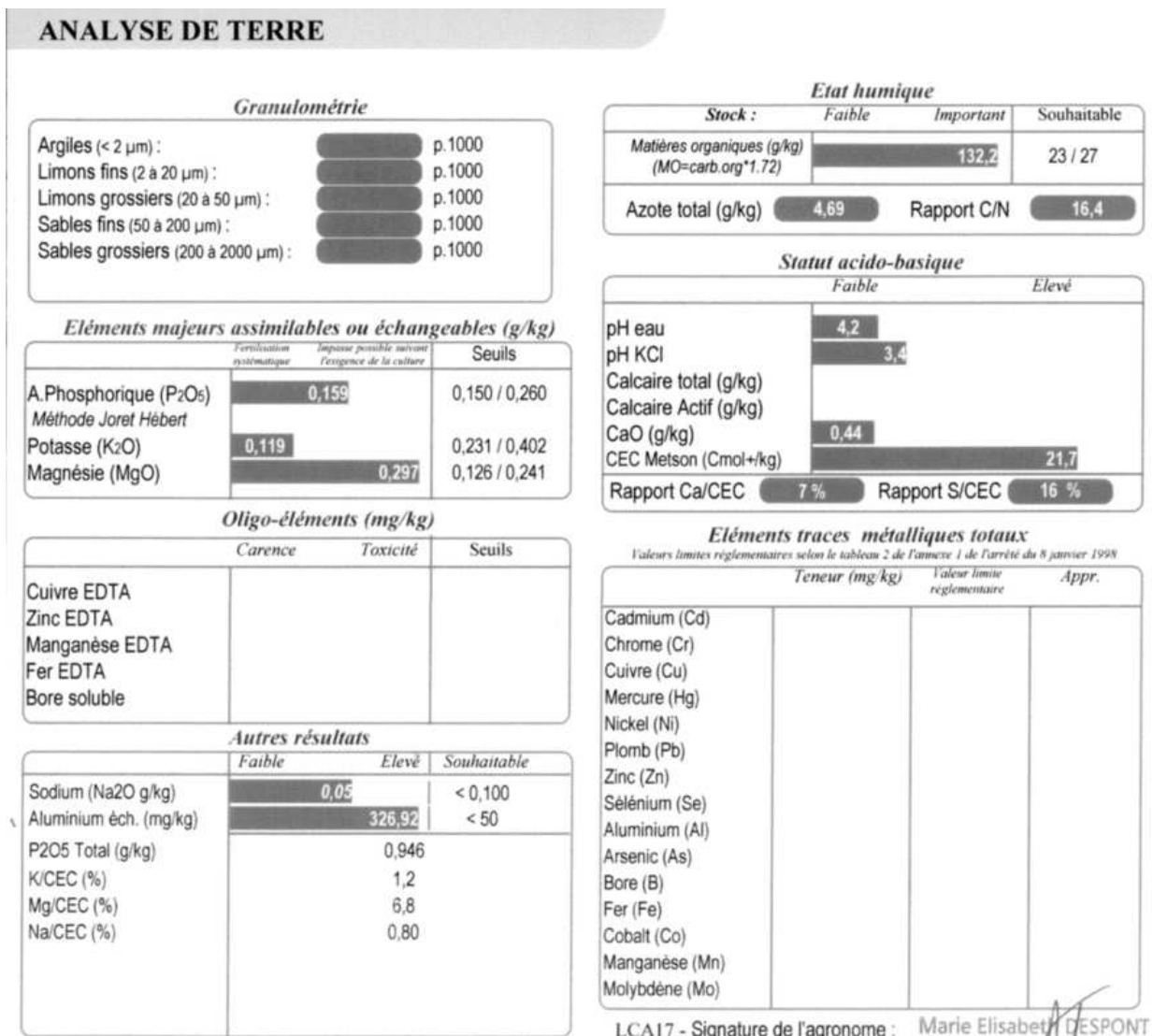


Figure 1 : Feuilles d'analyse de sol

Une analyse en composantes principales a été effectuée sur les principales de ces variables et les individus ont été projetés sur le premier plan factoriel selon leur position le long du gradient et leur âge (cadastre napoléonien) (figure 2).

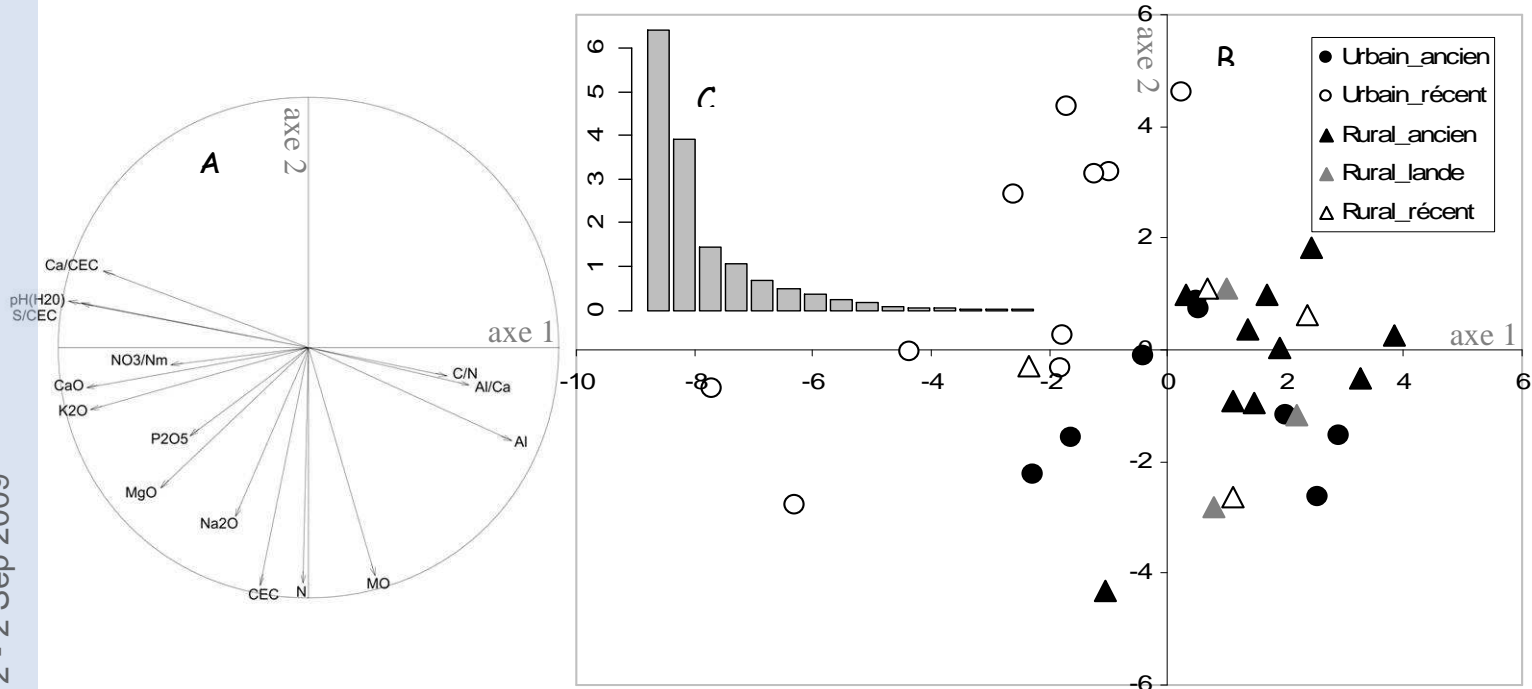


Figure 2 : Analyse en Composantes Principales sur la chimie du sol. A : cercle des corrélations des variables avec les deux premiers axes de l'analyse ; B : Premier plan factoriel avec la position des bois. C : diagramme des valeurs propres.

Le premier axe de l'ACP (figure 1A) apparaît structuré par un gradient de pH : les sites plus acides ont des taux d'aluminium plus élevés ainsi qu'un rapport C/N plus fort. Au contraire, dans les bois ayant un pH plus basique, la CEC est plus saturée et l'azote minéral se trouve préférentiellement sous forme de nitrates plutôt que d'ammonium. Le second axe traduit plutôt la quantité de matière organique qui est corrélée avec la quantité d'azote total (95% de l'azote total est organique) et la CEC. Concernant le plan factoriel des individus, le premier axe distingue clairement les bois urbains récents des autres bois. Les autres groupes de bois ne sont pas très bien distingués.

Annexe IV : Classification des espèces

La liste de l'ensemble des taxons rencontrés dans cette thèse (végétation du bois, banques de graines du sol et de la litière) est présentée. S'y trouvent les noms des espèces et l'abréviation correspondante, le statut de l'espèce (exotique ou non), si c'est un arbre (hauteur moyenne supérieure à 10 mètres selon Rameau *et al.* (1994)) et ensuite la classification des espèces selon leur affinité à l'habitat forestier déterminée à l'aide de la flore de Fournier (1947). Enfin, le nombre de bois où l'espèce a été observée est indiquée en considérant les inventaires stations (relevés exhaustifs de la végétation) des 36 bois principaux de l'étude. Les espèces observées dans aucun bois correspondent ou bien à des espèces observées dans les stations du parc Saint-Nicolas à Angers ou dans l'une des banques de graines.

- : espèce non classée

x : espèce appartenant à la classe

Bibliographie

- Fournier P., 1947. *Les quatre Flores de France (Corse comprise) : Générale, Alpine, Méditerranéenne, Littorale*. Le Chevallier, Mouscron (Belgium), pp. 1093.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., 1994. *Flore forestière française : guide écologique illustré*. Tome 1 : plaines et collines. Institut pour le développement forestier, Dijon-Quetigny.

Ab.	Noms espèce	exotique	arbres	forestières spécialistes	forestières généralistes	non forestières	nb bois/(36)
Arbun	<i>Arbutus unedo</i> L.	x		-	-	-	1
Aucja	<i>Aucuba japonica</i> Thunb	x		-	-	-	1
Bersp	<i>Berberis</i> sp.	x		-	-	-	1
Budda	<i>Buddleja davidii</i> Franch.	x		-	-	-	3
Buxse	<i>Buxus sempervirens</i> 'rotundifolia' L.	x		-	-	-	2
Cersi	<i>Cercis siliquastrum</i> L.	x		-	-	-	0
Chasp	<i>Chaenomeles</i> sp.	x		-	-	-	1
Coral	<i>Cornus alba</i> L.	x		-	-	-	1
Cotsp	<i>Cotoneaster horizontalis</i> Decaisne	x		-	-	-	3
Cyche	<i>Cyclamen hederifolium</i> Ait.	x		-	-	-	1
Deusp	<i>Deutzia</i> sp.	x		-	-	-	1
Ducin	<i>Duchesnea indica</i> (Andrews) Focke	x		-	-	-	0
Escsp	<i>Escalonia</i> sp.	x		-	-	-	1
Evoja	<i>Evonymus japonicus</i> L.	x		-	-	-	0
Evola	<i>Euonymus latifolius</i> (L.) Mill.	x		-	-	-	3
Ficca	<i>Ficus carica</i> L.	x		-	-	-	0
Forx	<i>Forsythia</i> sp.	x		-	-	-	0
Galof	<i>Galega officinalis</i> L.	x		-	-	-	1
Gerx	<i>Geranium x oxonianum</i> Yeo	x		-	-	-	0
Hyahi	<i>Hyacinthoides hispanica</i> (Mill.) Rothm	x		-	-	-	2
Hydsp	<i>Hydrangea</i> sp.	x		-	-	-	1
Ileab	<i>Ilex aquifolium</i> 'Albomarginata' L.	x		-	-	-	1
Ilexa	<i>Ilex x altaclerensis</i> (Loudon) Dallim.	x		-	-	-	1
Labsp	<i>Laburnum</i> sp.	x		-	-	-	1
Launo	<i>Laurus nobilis</i> L.	x		-	-	-	6
Liglu	<i>Ligustrum lucidum</i> Ait. F.	x		-	-	-	0
Ligov	<i>Ligustrum ovalifolium</i> Hassk.	x		-	-	-	1
Ligsi	<i>Ligustrum sinense</i> Lour.	x		-	-	-	1
Lonfr	<i>Lonicera fragrantissima</i> Lindl. & Paxt.	x		-	-	-	1
Lonja	<i>Lonicera japonica</i>	x		-	-	-	1
Lonni	<i>Lonicera nitida</i> Wils.	x		-	-	-	1
Mahaq	<i>Mahonia aquifolium</i> (Pursh) Nutt.	x		-	-	-	2
Maldo	<i>Malus domestica</i> Borckh	x		-	-	-	2
Parin	<i>Parthenocissus inserta</i> (A.Kerner) Fritsch	x		-	-	-	1
Petsp	<i>Petasites</i> sp.	x		-	-	-	1
Phisp	<i>Philadelphus</i> sp.	x		-	-	-	1
Phyam	<i>Phytolacca americana</i> L.	x		-	-	-	1
Physp	<i>Phyllirea</i> sp.	x		-	-	-	1
Pruce	<i>Prunus cerasifera</i> Ehrh.	x		-	-	-	1
Prudo	<i>Prunus domestica</i> L.	x		-	-	-	3
Pruin	<i>Prunus insititia</i> L.	x		-	-	-	3
Prula	<i>Prunus laurocerasus</i> L.	x		-	-	-	18
Prulu	<i>Prunus lusitanica</i> L.	x		-	-	-	3
Pyrro	<i>Pyracantha rogersiana</i> (A.B.Jackson) Coltman-Rogers	x		-	-	-	4

Ab.	Noms espèce	exotique	arbres	forestières spécialistes	forestières généralistes	non forestières	nb bois(/36)
Pruse	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	x		-	-	-	1
Rhosp	<i>Rhododendron</i> sp.	x		-	-	-	0
Samla	<i>Sambucus nigra</i> 'laciniata' L.	x		-	-	-	0
Symsp	<i>Symphoricarpos</i> sp.	x		-	-	-	4
Syrvu	<i>Syringa vulgaris</i> L.	x		-	-	-	0
Vibt	<i>Viburnum tinus</i> L.	x		-	-	-	6
Vinma	<i>Vinca major</i> L.	x		-	-	-	2
Vitvi	<i>Vitis vinifera</i> L.	x		-	-	-	2
Zanae	<i>Zantedeschia aethiopica</i> Spreng.	x		-	-	-	1
Reysp	<i>Reynoutria</i> sp.	x		-	-	-	1
Rosho	<i>Rosa horticole</i>	x		-	-	-	2
Sarsp	<i>Sarcococca</i> sp.	x		-	-	-	1
Sassp	<i>Sasa</i> sp.	x		-	-	-	1
Acepl	<i>Acer platanooides</i> L.	x	x	-	-	-	7
Aceps	<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	x	x	-	-	-	7
Acesa	<i>Acer saccharinum</i> L.	x	x	-	-	-	0
Aeshi	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	x	x	-	-	-	8
Ailal	<i>Ailanthus altissima</i> (MILL) Swingle	x	x	-	-	-	1
Cedde	<i>Cedrus deodara</i> (Roxb.Ex D.Don) G. Don	x	x	-	-	-	0
Cedsp	<i>Cedrus deodara</i> (Roxb.Ex D.Don) G. Don	x	x	-	-	-	1
Cupar	<i>Cupressus arizonica</i> Greene	x	x	-	-	-	0
Cuplu	<i>Cupressus lusitanica</i>	x	x	-	-	-	1
Picsp	<i>Picea</i> sp.	x	x	-	-	-	1
Pinni	<i>Pinus nigra</i> Arn.	x	x	-	-	-	2
Pinra	<i>Pinus radiata</i> D. Don	x	x	-	-	-	0
Pinsy	<i>Pinus sylvestris</i> L.	x	x	-	-	-	4
Pinwa	<i>Pinus wallichiana</i> A. B. Jack.	x	x	-	-	-	1
Plahi	<i>Platanus hispanica</i> Mill. ex Muenchh	x	x	-	-	-	1
Quece	<i>Quercus cerris</i> L.	x	x	-	-	-	4
Quefr	<i>Quercus frainetto</i> Ten.	x	x	-	-	-	1
Queru	<i>Quercus rubra</i> L.	x	x	-	-	-	3
Tilpl	<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	x	x	-	-	-	9
Tilto	<i>Tilia tomentosa</i> Moench	x	x	-	-	-	1
Tilx	<i>Tilia x vulgaris</i> Hayne	x	x	-	-	-	2
Abial	<i>Abies alba</i> Mill.	x	x	x			3
Pinsp	<i>Pinus</i> sp.	x	x	-	-	-	1
Popsp	<i>Populus</i> sp.	x	x	-	-	-	1
Queil	<i>Quercus ilex</i> L.	x	x	-	-	-	3
Robps	<i>Robinia pseudacacia</i> L.	x	x	-	-	-	5
Seqse	<i>Sequoia sempervirens</i> (Lamb.) Lamb. (Endl.)	x	x	-	-	-	1
Sorau	<i>Sorbus aucuparia</i> L.	x	x	x			1
Aceca	<i>Acer campestre</i> L.		x	x			11
Betsp	<i>Betula alba</i> L.		x		x		9
Carbe	<i>Carpinus betulus</i> L.		x	x			14
Cassa	<i>Castanea sativa</i> Mill.		x	x			20
Fagsy	<i>Fagus sylvatica</i> L.		x	x			9

Ab.	Noms espèce	exotique	arbres	forestières spécialistes	forestières généralistes	non forestières	nb bois(/36)
Fraan	<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl		x		x		0
Frasp	<i>Fraxinus excelsior</i> L.		x		x		11
Jugre	<i>Juglans regia</i> L.		x		x		0
Poptr	<i>Populus tremula</i> L.		x	x			7
Pruav	<i>Prunus avium</i> (L.) L.		x	x			20
Quehy	<i>Quercus</i> sp. (hybride)		x	x			0
Quepe	<i>Quercus petraea</i> (Mattuschka) Liebl.		x	x			9
Quepy	<i>Quercus pyrenaica</i> Willd.		x	x			5
Quero	<i>Quercus robur</i> L.		x	x			22
Quexr	<i>Quercus rosacea</i> Bechst.		x	x			1
Salsp	<i>Salix atrocinerea</i> Brot.		x		x		10
Sordo	<i>Sorbus domestica</i> L.		x	x			7
Sorto	<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz		x	x			16
Ulmsp	<i>Ulmus minor</i> Mill.		x	x			11
Taxba	<i>Taxus baccata</i> L.		x		x		14
Agrca	<i>Agrostis capillaris</i> L.				x		15
Agrst	<i>Agrostis stolonifera</i> L.				x		2
Ajure	<i>Ajuga reptans</i> L.				x		4
Allol	<i>Allium oleraceum</i> L.					x	2
Allpe	<i>Alliaria petiolata</i> (Bied) Cavara et Grande				x		15
Allvi	<i>Allium vineale</i> L.					x	3
Amade	<i>Amaranthus deflexus</i> L.			x			0
Anaar	<i>Anagallis arvensis</i> L.					x	0
Andin	<i>Andryala integrifolia</i> L.					x	0
Anene	<i>Anemone nemorosa</i> L.			x			6
Angsy	<i>Angelica sylvestris</i> L.					x	0
Antod	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.				x		10
Antsy	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.				x		1
Aphar	<i>Aphanes arvensis</i> L.			x			0
Arath	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heyn.			x			0
Arcmi	<i>Arctium minus</i> (Hill) Bernh.					x	4
Arrel	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.B.ex J.S. et K.B. Presl				x		11
Artvu	<i>Artemisia vulgaris</i> L.					x	2
Aruma	<i>Arum maculatum</i> L.			x			0
Aspad	<i>Asplenium adiantum-nigrum</i> L.					x	2
Aspal	<i>Asphodelus albus</i> L.				x		1
Atrpa	<i>Atriplex patula</i> L.					x	0
Belpe	<i>Bellis perennis</i> L.				x		0
Blesp	<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth			x			1
Brapi	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.					x	1
Brasy	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) Beauv			x			11
Brost	<i>Bromus sterilis</i> L.					x	9
Brydi	<i>Bryonia dioica</i> Jacq.				x		6
Calse	<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Brown				x		3
Calvu	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull			x			1
Cardi	<i>Carex divulsa</i> Good			x			6

Ab.	Noms espèce	exotique	arbres	forestières spécialistes	forestières généralistes	non forestières	nb bois(/36)
Carhi	<i>Carex hirta</i> L.					x	1
Carle	<i>Carex lepidocarpa</i> Tausch					x	1
Carpe	<i>Carex pendula</i> Huds.			x			1
Carpi	<i>Carex pilulifera</i> L.				x		0
Carre	<i>Carex remota</i> Jusl. ex. L.				x		2
Carsi	<i>Carex spicata</i> Huds.				x		0
Carsy	<i>Carex sylvatica</i> Huds			x			4
Cener	<i>Centaurea erythraea</i> Rafn.				x		1
Censp	<i>Centaurea gr. jacea</i>				x		8
Cercl	<i>Ceratocarpus claviculata</i> (L.) Liden			x			1
Cerfo	<i>Cerastium fontanum</i> Baumg.			x			0
Cerse	<i>Cerastium semidecandrum</i> L.					x	0
Cersp	<i>Cerastium sp.</i>					x	0
Chate	<i>Chaerophyllum temulum</i> L.				x		1
Cheal	<i>Chenopodium album</i> L.					x	2
Chema	<i>Chelidonium majus</i> L.					x	3
Chesp	<i>Chenopodium sp.</i>					x	0
Cirar	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop					x	6
Cirlu	<i>Circaea lutetiana</i> L.			x			2
Cirpa	<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.					x	1
Cirvu	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi.) Ten.				x		5
Clivu	<i>Clinopodium vulgare</i> L.				x		1
Conma	<i>Conium maculatum</i> L.				x		2
Conmj	<i>Conopodium majus</i> (Gouan) Loret				x		6
Consp	<i>Conyza sp.</i>					x	2
Consu	<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) E. Walker					x	2
Corav	<i>Corylus avellana</i> L.			x			20
Cordi	<i>Coronopus didymus</i> (L.) Smith			x			0
Corsa	<i>Cornus sanguinea</i> L.			x			7
Crala	<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC.			x			2
Cramo	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.			x			19
Creca	<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.				x		1
Crula	<i>Cruciata laevipes</i> Opiz.					x	1
Cucba	<i>Cucubalus baccifer</i> L.				x		6
Cymmu	<i>Cymbalaria muralis</i> Gaertn, B. Mey et Scherb					x	1
Cytsc	<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link				x		14
Dacgl	<i>Dactylis glomerata</i> L.				x		20
Dande	<i>Danthonia decumbens</i> (L.) DC			x			1
Dapla	<i>Daphne laureola</i> L.			x			5
Dauca	<i>Daucus carota</i> L.					x	3
Desce	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.				x		2
Desfl	<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.				x		3
Diaar	<i>Dianthus armeria</i> L.				x		2
Digpu	<i>Digitalis purpurea</i> L.				x		11
Digsa	<i>Digitalia sanguinalis</i> (L.) Scop			x			0
Dipfu	<i>Dipsacus fullonum</i> L.					x	0

Ab.	Noms espèce	exotique	arbres	forestières spécialistes	forestières généralistes	non forestières	nb bois(/36)
Dryca	<i>Dryopteris carthusiana</i> (VILL) H. P. Fuchs			x			1
Dryfi	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott			x			11
Elyca	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.					x	0
Elyre	<i>Elymus repens</i> (L.) Gould					x	4
Epihe	<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz				x		1
Epihi	<i>Epilobium hirsutum</i> L.					x	1
Epila	<i>Epilobium lanceolatum</i> Seb. et Mauri				x		4
Epipa	<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb					x	0
Episp	<i>Epilobium sp.</i>			-	-	-	7
Epite	<i>Epilobium tetragonum</i> L.				x		0
Erici	<i>Erica cinerea</i> L.			x			5
Eupam	<i>Euphorbia amygdaloides</i> L.			x			13
Eupdu	<i>Euphorbia dulcis</i> L.			x			1
Euppe	<i>Euphorbia peplus</i> L.					x	1
Evoeu	<i>Evonymus europaeus</i> L.			x			8
Falco	<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Löve					x	1
Fesfi	<i>Festuca filiformis</i> Pourret				x		1
Fraal	<i>Frangula alnus</i> Mill.			x			10
Frave	<i>Fragaria vesca</i> L.				x		3
Fummu	<i>Fumaria muralis</i> Sond.ex Koch					x	0
Galap	<i>Galium aparine</i> L.				x		18
Galmo	<i>Galium mollugo</i> L.					x	10
Galpa	<i>Galium palustre</i> L.					x	1
Galte	<i>Galeopsis tetrahit</i> L.				x		3
Gerlu	<i>Geranium lucidum</i> L.					x	2
Gerro	<i>Geranium robertianum</i> L.				x		18
Gerrt	<i>Geranium rotundifolium</i> L.					x	1
Geuur	<i>Geum urbanum</i> L.			x			12
Glehe	<i>Glechoma hederacea</i> L.				x		6
Hedhe	<i>Hedera helix</i> L.				x		23
Hersp	<i>Heracleum sphondylium</i> L.				x		10
Hiela	<i>Hieracium laevigatum</i> Willd.				x		0
Holla	<i>Holcus lanatus</i> L.				x		11
Holmo	<i>Holcus mollis</i> L.				x		17
Hormu	<i>Hordeum murinum</i> (Link.) Arcangeli					x	1
Hyano	<i>Hyacinthoides non-scripta</i> (L.) Chouardex.Rothm			x			7
Hyphi	<i>Hypericum hirsutum</i> L.				x		2
Hyphu	<i>Hypericum humifusum</i> L.					x	1
Hyppe	<i>Hypericum perforatum</i> L.				x		5
Hyppu	<i>Hypericum pulchrum</i> L.			x			11
Hypra	<i>Hypochaeris radicata</i> L.					x	1
Ileaq	<i>Ilex aquifolium</i> L.			x			22
Irifo	<i>Iris foetidissima</i> L.				x		2
Irips	<i>Iris pseudacorus</i> L.					x	1
Jasmo	<i>Jasione montana</i> L.					x	2
Junbu	<i>Juncus bufonius</i> L.			x			0

Ab.	Noms espèce	exotique	arbres	forestières spécialistes	forestières généralistes	non forestières	nb bois(/36)
Jungo	<i>Juncus conglomeratus</i> L.				x		7
Junin	<i>Juncus inflexus</i> L.			x			0
Junsp	<i>Juncus</i> sp.			x			0
Junte	<i>Juncus tenuis</i> Willd.				x		0
Lacse	<i>Lactuca serriola</i> L.					x	4
Lacvi	<i>Lactuca virosa</i> L.					x	2
Lapco	<i>Lapsana communis</i> L.					x	11
Latli	<i>Lathyrus linifolius</i> (Reichard) Bässler				x		0
Leuvu	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.					x	2
Ligvu	<i>Ligustrum vulgare</i> L.				x		12
Linre	<i>Linaria repens</i> (L.) Mill					x	8
Lobur	<i>Lobelia urens</i> L.				x		1
Lolpe	<i>Lolium perenne</i> L.					x	2
Lonpe	<i>Lonicera periclymenum</i> L.			x			19
Lotpe	<i>Lotus pedunculatus</i> Cav.					x	0
Luzfo	<i>Luzula forsteri</i> (Sm.) DC.				x		2
Luzmu	<i>Luzula multiflora</i> (Retz.) Lej.			x			3
Luzpi	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd			x			0
Lyceu	<i>Lycopus europaeus</i> L.					x	1
Lycfl	<i>Lychnis flo-cuculi</i> L.					x	1
Lysnu	<i>Lysimachia nummularia</i> L.					x	1
Lysvu	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.					x	1
Lytsa	<i>Lythrum salicaria</i> L.					x	3
Malal	<i>Malva alcea</i> L.				x		1
Malmo	<i>Malva moschata</i> L.				x		0
Malsy	<i>Malus sylvestris</i> Mill			x			7
Medlu	<i>Medicago lupulina</i> L.					x	2
Melof	<i>Melissa officinalis</i> L.					x	1
Melpr	<i>Melampyrum pratense</i> L.				x		5
Melun	<i>Melica uniflora</i> Retz.			x			7
Menaq	<i>Mentha aquatica</i> L.					x	2
Meran	<i>Mercurialis annua</i> L.					x	1
Mesge	<i>Mespilus germanica</i> L.				x		5
Milef	<i>Milium effusum</i> L.			x			1
Moetr	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.				x		6
Molca	<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench				x		7
Mycmu	<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dum.				x		1
Myoar	<i>Myosotis arvensis</i> (L.) HILL					x	1
Myosp	<i>Myosotis</i> sp.			-	-	-	0
Oencr	<i>Oenanthe crocata</i> L.					x	5
Orcma	<i>Orchis mascula</i> (L.) L.				x		0
Ornpy	<i>Ornithogalum pyrenaicum</i> L.				x		0
Orohe	<i>Orobanche hederæ</i> Duby				x		1
Orora	<i>Orobanche rapum-genistæ</i> Thuil.				x		1
Paprh	<i>Papaver rhoeas</i> L.					x	0
Phaar	<i>Phalaris arundinacea</i> L.					x	0

Ab.	Noms espèce	exotique	arbres	forestières spécialistes	forestières généralistes	non forestières	nb bois(/36)
Phlpr	<i>Phleum pratense</i> L.					x	7
Picec	<i>Picris echioides</i> L.					x	0
Pichi	<i>Picris hieracioides</i> L.					x	4
Plala	<i>Plantago lanceolata</i> L.					x	2
Plama	<i>Plantago major</i> L.					x	0
Poaan	<i>Poa annua</i> L.					x	4
Poane	<i>Poa nemoralis</i> L.				x		8
Poapr	<i>Poa pratensis</i> L.					x	2
Poatr	<i>Poa trivialis</i> L.					x	12
Polac	<i>Polystichum aculeatum</i> (L.) Roth			x			1
Polav	<i>Polygonum aviculare</i> L.					x	2
Polca	<i>Polypodium cambricum</i> L.					x	2
Polhy	<i>Polygonum hydropiper</i> L.				x		0
Polin	<i>Polypodium interjectum</i> Shivas				x		1
Polmu	<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.			x			11
Polpe	<i>Polygonum persicaria</i> L.					x	1
Polse	<i>Polystichum setiferum</i> (Forssk.) Woyнар			x			4
Polsp	<i>Polypodium sp.</i>			x			1
Polvu	<i>Polypodium vulgare</i> L.			x			6
Popbe	<i>Populus ou Betula</i>			x			0
Poter	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Räusch				x		5
Potre	<i>Potentilla reptans</i> L.					x	8
Potst	<i>Potentilla sterilis</i> (L.) Garcke					x	4
Prive	<i>Primula veris</i> L.				x		3
Privu	<i>Primula acaulis</i> (L.) L.				x		5
Prusi	<i>Prunus spinosa</i> L.					x	16
Pruvu	<i>Prunella vulgaris</i> L.				x		2
Pselu	<i>Pseudognaphalium luteoalbum</i> (L.) Hilliard & Burtt			x			0
Pteaq	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn				x		15
Puldy	<i>Pulicaria dysenterica</i> (L.) Bernh.					x	1
Pulof	<i>Pulmonaria officinalis</i> L.			x			2
Pyrsp	<i>Pyrus cordata</i> Desv.			x			12
Ranac	<i>Ranunculus acris</i> L.				x		1
Ranfl	<i>Ranunculus flammula</i> L.					x	1
Ranre	<i>Ranunculus repens</i> L.					x	5
Ransa	<i>Ranunculus sardous</i> Crantz					x	0
Reslu	<i>Reseda lutea</i> L.					x	0
Rhaca	<i>Rhamnus cathartica</i> L.			x			1
Ribru	<i>Ribes rubrum</i> L.			x			5
Rosar	<i>Rosa arvensis</i> Hudson			x			16
Rosca	<i>Rosa canina</i> L.				x		8
Rosto	<i>Rosa tomentosa</i> Smith				x		1
Rubca	<i>Rubus caesius</i> L.				x		4
Rubfr	<i>Rubus fruticosus</i> L.				x		23
Rubpe	<i>Rubia peregrina</i> L.			x			11
Rumac	<i>Rumex acetosa</i> L.				x		7

Ab.	Noms espèce	exotique	arbres	forestières spécialistes	forestières généralistes	non forestières	nb bois/(36)
Rumcr	<i>Rumex crispus</i> L.					x	2
Rumgn	<i>Rumex conglomeratus</i> Murray				x		17
Rumob	<i>Rumex obtusifolius</i> L.				x		1
Rusac	<i>Ruscus aculeatus</i> L.			x			11
Samni	<i>Sambucus nigra</i> L.				x		18
Scohu	<i>Scorzonera humilis</i> L.					x	2
Scrno	<i>Scrophularia nodosa</i> L.					x	4
Scumi	<i>Scutellaria minor</i> Huds.				x		2
Sedce	<i>Sedum cepaea</i> L.				x		2
Sedte	<i>Sedum telephium</i> L.					x	2
Senja	<i>Senecio jacobaea</i> L.					x	6
Senvi	<i>Senecio viscosus</i> L.					x	0
Senvu	<i>Senecio vulgaris</i> L.					x	1
Serti	<i>Serratula tinctoria</i> L.				x		3
Silla	<i>Silene latifolia alba</i> (Miller) Greuter & Burdet					x	4
Silnu	<i>Silene nutans</i> L.					x	0
Silvu	<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke					x	0
Sisam	<i>Sison amomum</i> L.				x		2
Soldu	<i>Solanum dulcamara</i> L.				x		11
Solni	<i>Solanum nigrum</i> L.			x			0
Solvi	<i>Solidago vigaurea</i> L.			x			2
Sonar	<i>Sonchus arvensis</i> L.					x	0
Sonas	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill					x	2
Sonol	<i>Sonchus oleraceus</i> L.					x	9
Sonsp	<i>Sonchus sp.</i>			x			0
Staof	<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trev.				x		7
Stasy	<i>Stachys sylvatica</i> L.				x		3
Steho	<i>Stellaria holostea</i> L.			x			14
Steme	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.					x	1
Tamco	<i>Tamus communis</i> L.			x			14
Tarsp	<i>Taraxacum sp.</i>					x	4
Teusc	<i>Teucrium scorodonia</i> L.			x			17
Torar	<i>Torilis arvensis</i> (Huds.) Link				x		3
Torja	<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.				x		0
Trias	<i>Triticum aestivum</i> L.			x			4
Tripr	<i>Trifolium pratense</i> L.					x	1
Trire	<i>Trifolium repens</i> L.					x	2
Trisu	<i>Trifolium subterraneum</i> L.					x	0
Typsp	<i>Typha sp.</i>			x			0
Uleeu	<i>Ulex europaeus</i> L.				x		6
Ulemi	<i>Ulex minor</i> Roth				x		2
Umbru	<i>Umbilicus rupestris</i> (Salisbury) Dandy					x	2
Urtidi	<i>Urtica dioica</i> L.				x		14
Valre	<i>Valeriana repens</i> Host				x		0
Vebof	<i>Verbena officinalis</i> L.					x	2
Verar	<i>Veronica arvensis</i> L.					x	0

Ab.	Noms espèce	exotique	arbres	forestières spécialistes	forestières généralistes	non forestières	nb bois(/36)
Verch	<i>Veronica chamaedrys</i> L.				x		2
Verof	<i>Veronica officinalis</i> L.				x		1
Verpe	<i>Veronica persica</i> Poir.					x	0
Verse	<i>Veronica serpyllifolia</i> L.			x			0
Versp	<i>Verbascum</i> sp.			x			0
Vibop	<i>Viburnum opulus</i> L.			x			3
Vichi	<i>Vicia hirsuta</i> (L.) S.F. Gray					x	0
Vicsa	<i>Vicia sativa</i> L.				x		0
Vicse	<i>Vicia sepium</i> L.				x		6
Vinmi	<i>Vinca minor</i> L.			x			4
Viogs	<i>Viola gr. sylvestris</i>			x			11
Viohi	<i>Viola hirta</i> L.				x		0
Viodd	<i>Viola odorata</i> L.					x	5
Visal	<i>Viscum album</i> L.				x		5

Annexe V : Analyse de la classification des espèces en fonction de leur affinité à l'habitat forestier

Introduction

Cette annexe précise la méthode utilisée pour établir la classification des espèces en fonction de leur affinité à l'habitat forestier (espèces forestières spécialistes : n=68, généralistes : n=104 et espèces non forestières : n=104) réalisée à l'aide de la Flore de Fournier (Fournier 1947) et la compare à d'autres classifications ou indicateurs liés au caractère forestier des espèces. La première comparaison a été faite avec :

- la liste des espèces forestières anciennes (Hermy *et al.* 1999)
- la distribution des espèces dans les trois groupes d'affinité à l'habitat forestier a été mise en relation avec les valeurs d'Ellenberg pour la lumière (Hill *et al.* 1999).
- une classification des espèces réalisées à partir des habitats préférentiels des espèces indiqués dans baseflor (Julve 1998).
- l'affinité pour l'habitat forestier indiqué par Grime *et al.* (Grime *et al.* 1988).

Enfin, pour mieux évaluer la différence entre les espèces forestières spécialistes et généralistes, nous avons mis en relation la distribution de ces trois groupes d'espèces avec le nombre d'habitats (nombre maximal = 7 habitats primaires) où les espèces peuvent être trouvées : cette donnée est aussi fournie par Grime *et al.* (Grime *et al.* 1988).

Les données sont représentées par des histogrammes. Les barres des histogrammes sont noires pour les espèces forestières spécialistes, grises pour les espèces forestières généralistes et blanches pour les non forestières. Les effectifs sur les histogrammes sont représentés en proportion (%) mais l'étiquette au-dessus de chaque barre d'histogramme indique l'effectif absolu.

Liste des habitats considérés comme forestiers et ouverts

Les espèces considérées forestières spécialistes sont celles qui ne se développent qu'en habitat forestier (liste A), les espèces non forestières qu'en habitats ouverts (liste B) et les espèces forestières généralistes en habitat forestier et en habitat ouvert. Les habitats intermédiaires (broussailles, landes etc.) n'ont été considérés ni comme habitat forestier ni comme habitat ouvert (liste C).

A : Liste des habitats considérés comme forestiers (n=21) :

Bois, Bois arides, Bois frais, Bois humides, Bois marécageux, Bois rocailleux, Bois secs, Bois siliceux humides, Boqueteaux, Boqueteaux humides, Bords des bois, Chemins bois, Forêts, Forêts claires, Forêts fraîches, Forêts siliceuses, Forêts riches, humides, Sous-bois, sous-bois clairs, Taillis

B : Liste des habitats considérés comme non forestiers (n=61) :

Alluvions, Berges, Bords des champs, Bords des cultures, Bords des eaux, Bords des ruisseaux, Champs, Champs frais, Champs humides, Champs incultes, Champs maigres,

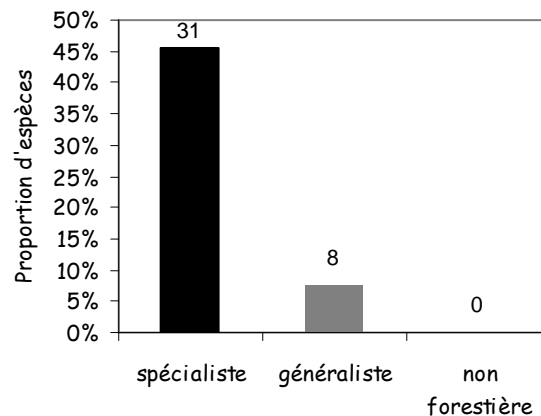
Champs sablonneux, Champs siliceux, Chemins, Chemins prés, Cultures, Eaux tranquilles, Eboulis calcaires, Etangs, Grèves, Jardins, Lieux humides, Marécages, Marais, Mares, Murs, Murs humides, murs ombragés, Pâturages, Pelouses, Pelouses ombragées, Pelouse rocailleuse, Pelouses sèches, Places, Ponts, Prairies, Prairies humides, Prairies marécageuses, Prairies ombragées, Prairies sèches, Prés, Prés arrosés, Prés fumés, Prés humides, Prés secs, Prés maigres, Rives, Rivières, Rues, Ruisseaux, Talus, Talus voies fer, Terres fumées, Terres remuées, Tourbières, Vieux murs, Villages, Vignes, Voies ferrées

C : Liste des habitats n'apportant pas d'information sur le caractère forestier des espèces (n=76) :

Base des troncs, Bois clairs, Broussailles, Bruyères, Buissons, Buissons des rives, charbonnière, Chemins creux, Cimetières, Clairières, Clairières humides, Côteaux, Côteaux arides, côteaux ensoleillés, Côteaux secs, Coupes, Coupes des bois, Décombres, Dunes, Endroits humides, Fossés, Friches, Garrigues, Gorges, gravières, Haies, Humus calcaire, Landes, Lieux arides, Lieux cultivés et incultes, Lieux frais et ombragés, Lieux frais de la plaine, Lieux humides ombragés, Lieux incultes, Lieux incultes arides, Lieux ombragés, Lieux sablonneux, Lieux vagues, Maquis, Milieux frais, Milieux ombragés, Pentec rocailleuses, Préf alluvions, Préf ammoniacque, Préf argile, Préf argilo-silice, Préf calcaire, Préf humus, Préf silice, Préf nitrates, Ravins, Ravin des bois, Rocailles, Rocailles humides, Rocailles ombragées, Rochers, Rochers maritimes, Rochers ombragés, Rudérale (espèce), Sables, Sables humides, Sables maritimes, Saules têtards, Sols calcaires, Sols nitrates, Sols pauvres, Sols peu humides, Sols secs, Sols siliceux, Sols surtout siliceux, Sources, Sources salées, Terrains humides, Terrains incultes, Terrains salés, Terrains vagues, Terres prim, Vergers

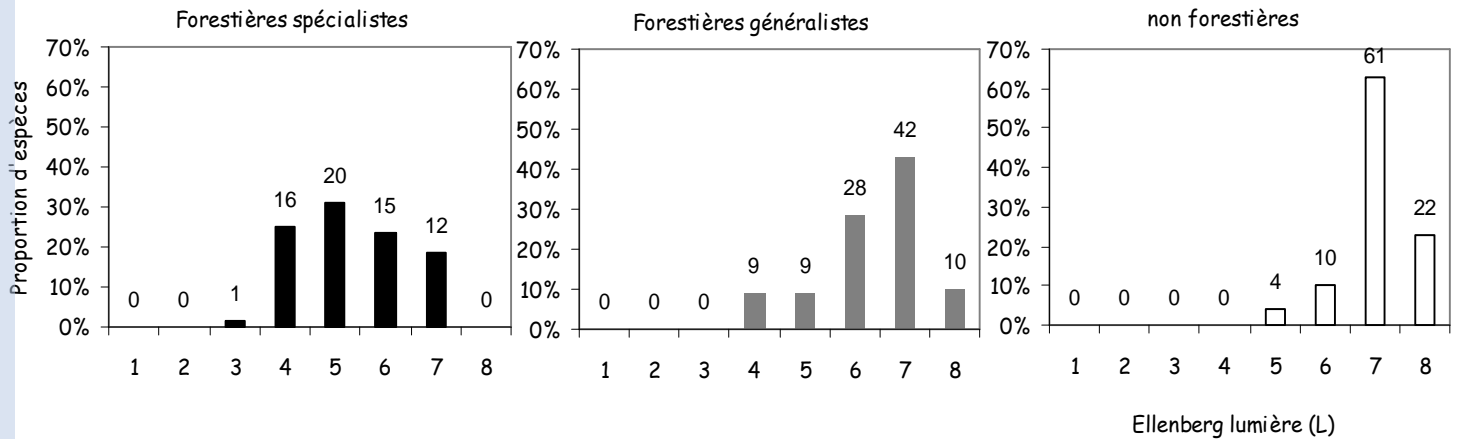
Comparaison avec la liste des espèces forestières anciennes (Hermy *et al.* 1999)

La très grande majorité des espèces forestières anciennes sont des espèces forestières spécialistes. Les huit exceptions sont : *Hypericum hirsutum*, *Conopodium majus*, *Lathyrus linifolius*, *Melampyrum pratense*, *Mespilus germanica*, *Poa nemoralis* et *Pteridium aquilinum*. Ces espèces n'ont pas été mentionnées dans plus de cinq études reprises par Hermy *et al.* (1999) comme indicatrices de forêts anciennes ce qui relativise leur classement. De plus, cette liste européenne peut ne pas être applicable dans toutes les régions (Hermy *et al.* 1999). Cela est probable que ce soit le cas pour la fougère aigle par exemple qui, dans le domaine atlantique, se rencontre souvent en dehors des milieux forestiers.



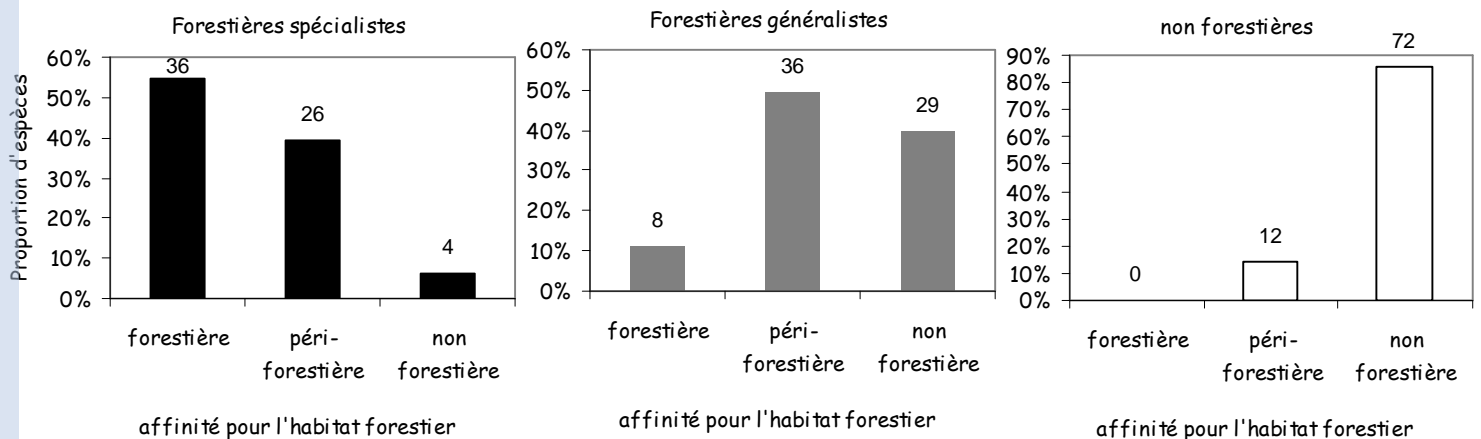
Comparaison avec les valeurs d'Ellenberg pour la lumière (Hill *et al.* 1999)

Il apparaît des différences dans la distribution des trois groupes d'espèces. Les espèces forestières spécialistes appartiennent majoritairement aux classes 4, 5 et 6 (ombre à mi-ombre) ; la majorité des espèces forestières généralistes sont en classes 6 et 7. Plus de 4/5^{ème} des espèces non forestières sont en classes 7 et 8 (mi-ombre ou héliophile). Aucune espèce n'appartient à la classe 9 (pleine lumière). Les tendances de ces résultats vont donc dans le sens attendu de l'affinité au milieu forestier.



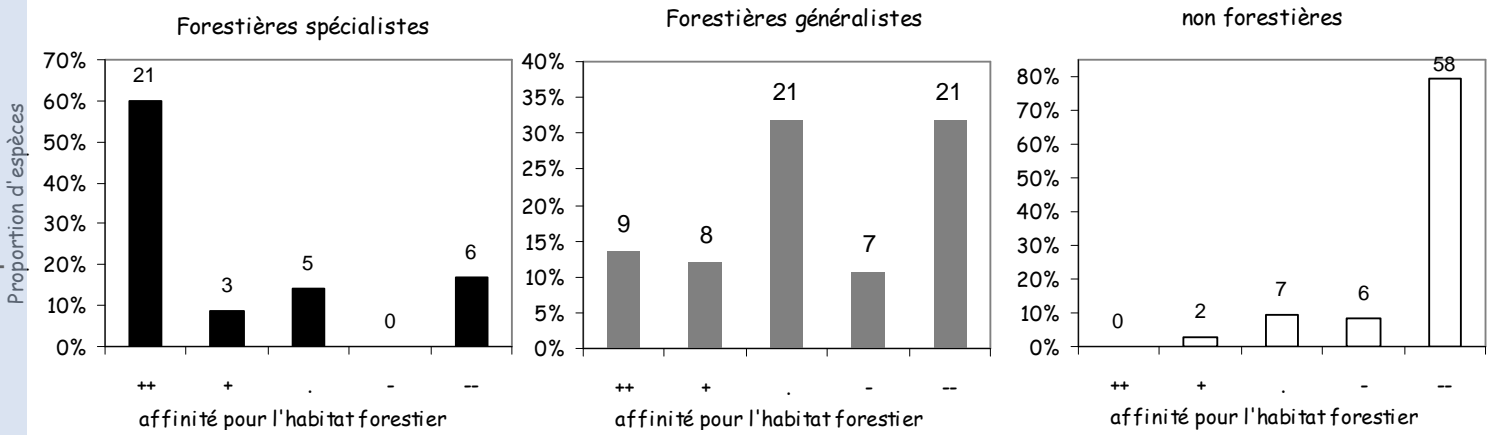
Comparaison avec l'habitat optimal de baseflor (Julve 1998)

A partir des "habitats optimaux" définis dans baseflor, il était possible de réaliser une classification en trois groupes : les forestières (sous-bois et bois caducifoliés), les péri-forestières (espèces des clairières, des fourrés et des ourlets forestiers) et des espèces non forestières (tous les autres habitats). Là encore, les données corroborent assez bien la classification en trois groupes. Les exceptions sont souvent liées à des descriptions qui se focalisent sur un aspect de l'écologie des espèces dans baseflor (ex : les polypodes sont associés aux affleurements). Une des difficultés associée à l'utilisation de cette base de données est le nombre important de sous-espèces présentant souvent des habitats optimaux différents ; comme nos déterminations n'ont pas été réalisées à ce niveau taxonomique, les données pour ces espèces (n=53) n'ont pu être prises en compte.



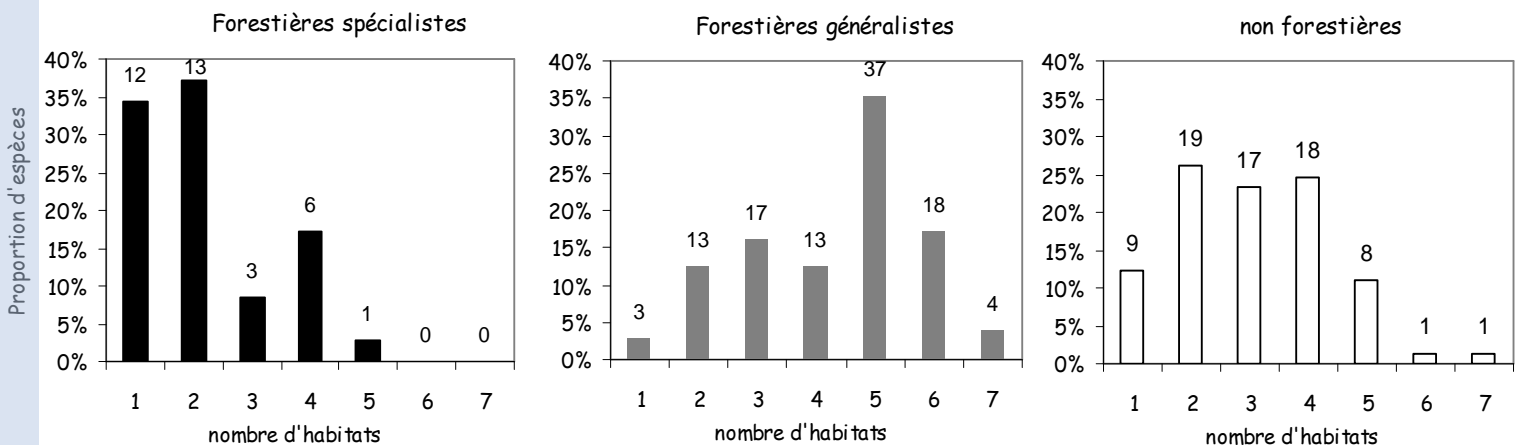
Comparaison avec l'affinité des espèces pour l'habitat forestier de Grime *et al.* (1988)

A partir d'inventaires réalisés dans la région de Sheffield, Grime *et al.* (1988) ont calculé l'affinité des espèces pour différents habitats dont l'habitat boisé. L'échelle de fréquence va de '++' (très fréquente et caractéristique), '+' (commune), '.' (largement répandue), '-' (peu fréquente et non caractéristique), '--' (largement absente). La classification de Grime *et al.* correspond assez bien avec les trois groupes d'affinité à l'habitat forestier. Les six espèces forestières spécialistes ayant une affinité '--' pour l'habitat forestier correspondent à des espèces de landes ou de milieux pré-forestier (*Calluna vulgaris*, *Danthonia decumbens*, *Erica cinerea*, *Luzula multiflora*, *Polypodium vulgare*, *Solidago vigaurea*). Les deux espèces non forestières mais classées '+' sont *Scrophularia nodosa* et *Elymus caninus*.



Comparaison avec le nombre d'habitats où l'espèce peut être trouvée de Grime *et al.* (1988)

A partir d'inventaires réalisés dans la région de Sheffield, Grime *et al.* (1988) ont calculé pour chaque espèce dans combien d'habitats elle était trouvée (classification de l'ensemble des habitats en sept habitats primaires en fonction d'un certain nombre de facteurs environnementaux). Les espèces forestières spécialistes sont en majorité trouvées dans un ou deux habitats ; une majorité des espèces forestières généralistes sont trouvées dans cinq habitats ; la majorité des espèces non forestières sont trouvées dans deux, trois et quatre habitats. Les espèces forestières généralistes apparaissent donc être effectivement répandues dans un plus grand nombre d'habitats que les espèces des autres groupes.



Conclusion

La classification utilisée dans ce travail se veut avant tout pragmatique ; elle a l'intérêt d'avoir permis de classer l'ensemble des espèces échantillonnées grâce à la quasi-exhaustivité de la flore de Fournier. De plus, la classification en trois groupes est un bon compromis entre une classification avec plus de groupes qui comporterait du coup peu d'espèces et risquerait de poser des problèmes dans les analyses de données et une classification avec simplement deux groupes qui serait plus artificielle. Dans nombre des analyses menées, le groupe des espèces généralistes montre une réponse intermédiaire entre les deux autres groupes et permet probablement d'avoir aussi une réponse plus contrastée des deux groupes extrêmes. Ces comparaisons semblent montrer en effet que beaucoup des espèces de ce groupe ont réellement des préférences intermédiaires et ne sont pas un simple mélange d'espèces spécialistes et généralistes. Même si la classification de certaines espèces peut porter à discussion, il apparaît néanmoins que ces groupes ont dans leur ensemble un sens biologique.

Bibliographie

- Fournier P., 1947. *Les quatre Flores de France (Corse comprise) : Générale, Alpine, Méditerranéenne, Littorale*. Le Chevallier, Mouscron (Belgium), pp. 1093.
- Grime J.P., Hodgson J.G. & Hunt R., 1988. *Comparative plant ecology : a functional approach to common British species*. Kluwer Academic Publishers.
- Hermy M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C. & Lawesson J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91, 9-22.
- Hill M.O., Mountford J.O., Roy D.B. & Bunce R.G.H., 1999. *Ellenberg's Indicator Values for British Plants*. Technical Annex., Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon, UK.
- Julve P., 1998. *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*, version Mars 2009. Consulté le <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>.

Annexe VI : Analyse des facteurs influençant la composition et la richesse de la végétation – Complément de méthodes et de résultats (chap. V, partie 5.2)

∞ Influence des différentes variables environnementales sur la richesse spécifique

L'effet de chacune des variables (Tableau I du chapitre II) sur la richesse spécifique a été déterminée à l'aide d'ANOVA pour les variables qualitatives et de régressions linéaires simples pour les variables quantitatives. Un effet bloc a été ajouté aux modèles pour prendre en compte la structure emboîtée de l'échantillonnage (10 quadrats par bois). La figure 1 présente l'effet de chacune des variables ayant un effet significatif sur la richesse spécifique.

∞ Influence des différentes variables environnementales sur la composition floristique

La fraction de variance du jeu de données floristique expliquée par chacune des variables a été déterminée. Pour ces analyses de composition floristique, seules les espèces présentes dans plus d'un bois ont été considérées. Nous avons pour cela réalisé des analyses de redondance (RDA) plutôt que des Analyses canoniques de correspondance (CCA). La RDA permettait de réaliser des tests de permutation pour tester la significativité du modèle (cf. ci-dessous) avec des quadrats ne comportant pas d'espèces (Leps & Smilauer 2003) ce qui était le cas dans notre jeu de données (2 quadrats concernés). De plus, les estimations de la longueur des gradients du taux de remplacement des espèces déterminées à l'aide d'une analyse de correspondance détendancée (DCA) étaient de 4.2 unités d'erreurs standard ce qui signifie que la distribution des espèces n'était pas trop éloignée d'un modèle linéaire (Ter Braak & Smilauer 2002). Une analyse de redondance (RDA) a ainsi été réalisée avec chaque variable utilisée tout à tour comme variable contraignante (pas de covariables). La part de variance expliquée par chacune des variables correspond au ratio de la somme des valeurs propres de l'analyse contrainte (valeurs propres canoniques) sur la somme des valeurs propres de l'analyse non contrainte. Cette part de variance expliquée a été testée par un test de permutation de Monte Carlo (999 permutations) en prenant en compte un effet bloc (quadrats emboîtés dans les bois). Pour examiner l'effet des différentes variables sur la structuration des quadrats et la distribution des espèces, un modèle avec l'ensemble des variables qui, considérées individuellement, expliquent une fraction significative de variance du jeu de données floristiques a été réalisé. L'ensemble de ces plans factoriels est présenté sur la figure 3. Ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel CANOCO (Ter Braak & Smilauer 2004).

∞ Partitions des variances expliquées entre les différentes variables

Dans un second temps, nous avons réalisé des analyses de régression partielles (pour la richesse spécifique) et des analyses de redondances partielles (pour la composition floristique) (Brocard *et al.* 1992; Campagne *et al.* 2006; Croci *et al.* 2008b; Deckers *et al.* 2004a; Le Coeur *et al.* 1997) afin de déterminer la part de variance expliquée par trois groupes différents de variables puis quatre sous-groupe d'un des groupes précédents. Ces deux méthodes prennent explicitement en compte l'existence de corrélations entre les variables de différents groupes de facteurs ce qui permet de connaître la variance partagée entre les variables de différents groupes. Cette partition de variance a été réalisée pour l'ensemble des bois puis seulement pour les bois urbains puis ruraux. Les analyses ont été réalisées à l'aide de

la fonction varpart proposée dans la librairie vegan (Oksanen *et al.* 2008) du logiciel R (R Development Core Team 2008). Les diagrammes de Venn obtenus pour l'analyse de la composition floristique sont présentés sur la figure 4 et ceux obtenus pour la richesse spécifique sur la figure 2.

Figure 1 : Analyse de la richesse spécifique

Représentation de l'effet de chaque variable environnementale sur la richesse spécifique. Seules les variables ayant un effet significatif sur la richesse spécifique (cf. tableau VII du chapitre V) sont représentées. Consulter le tableau I du chapitre II pour les abréviations des variables.

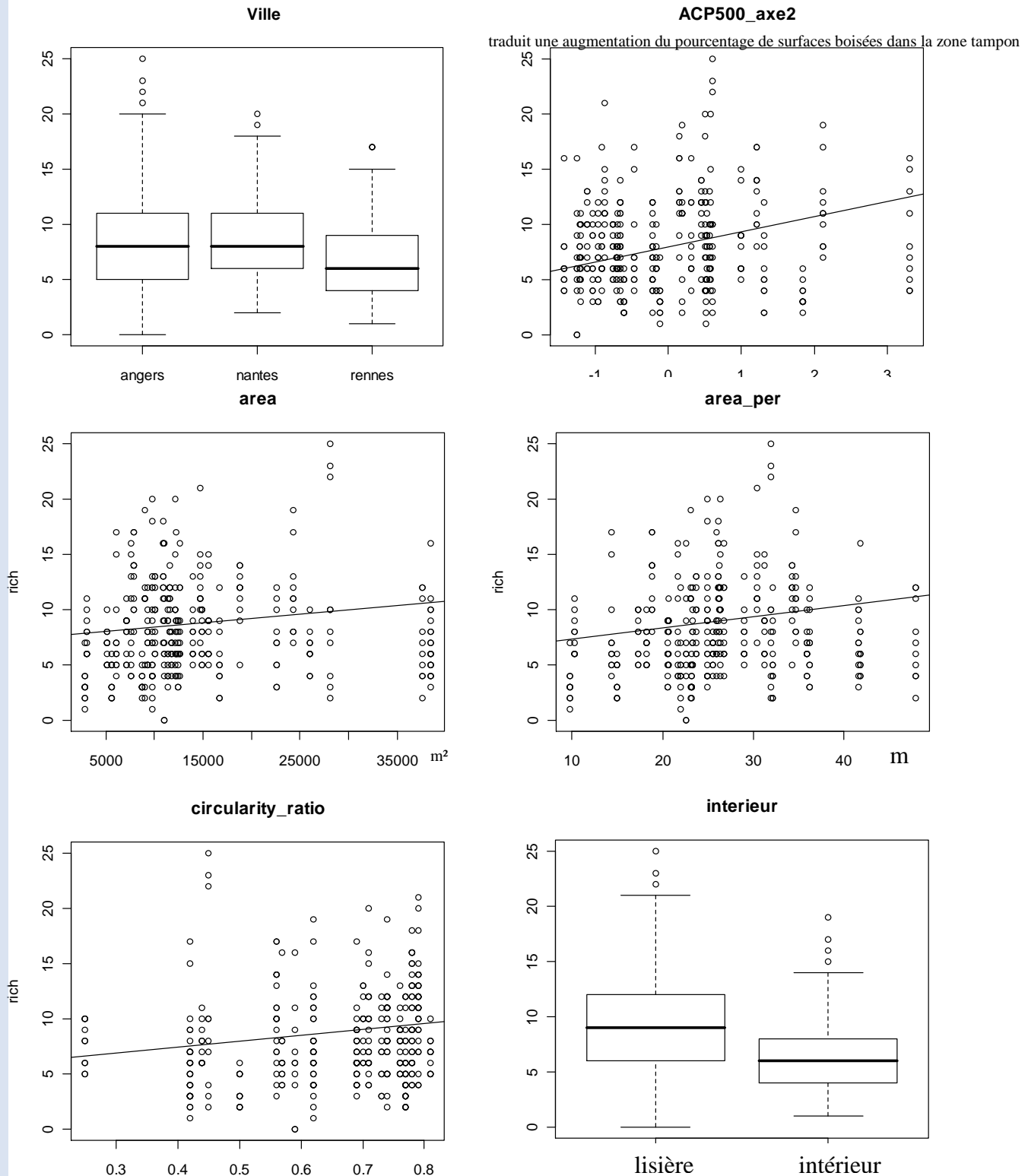
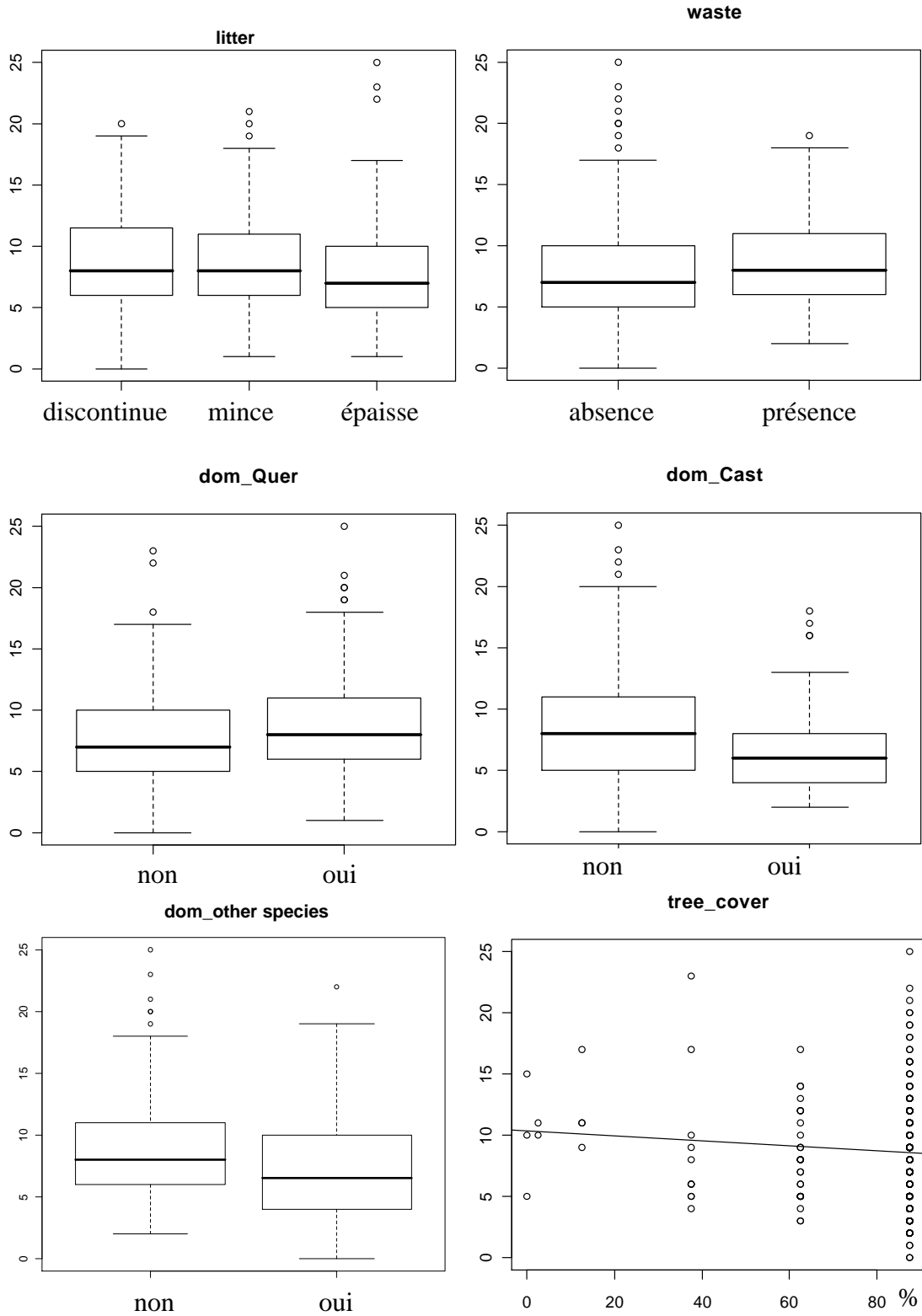


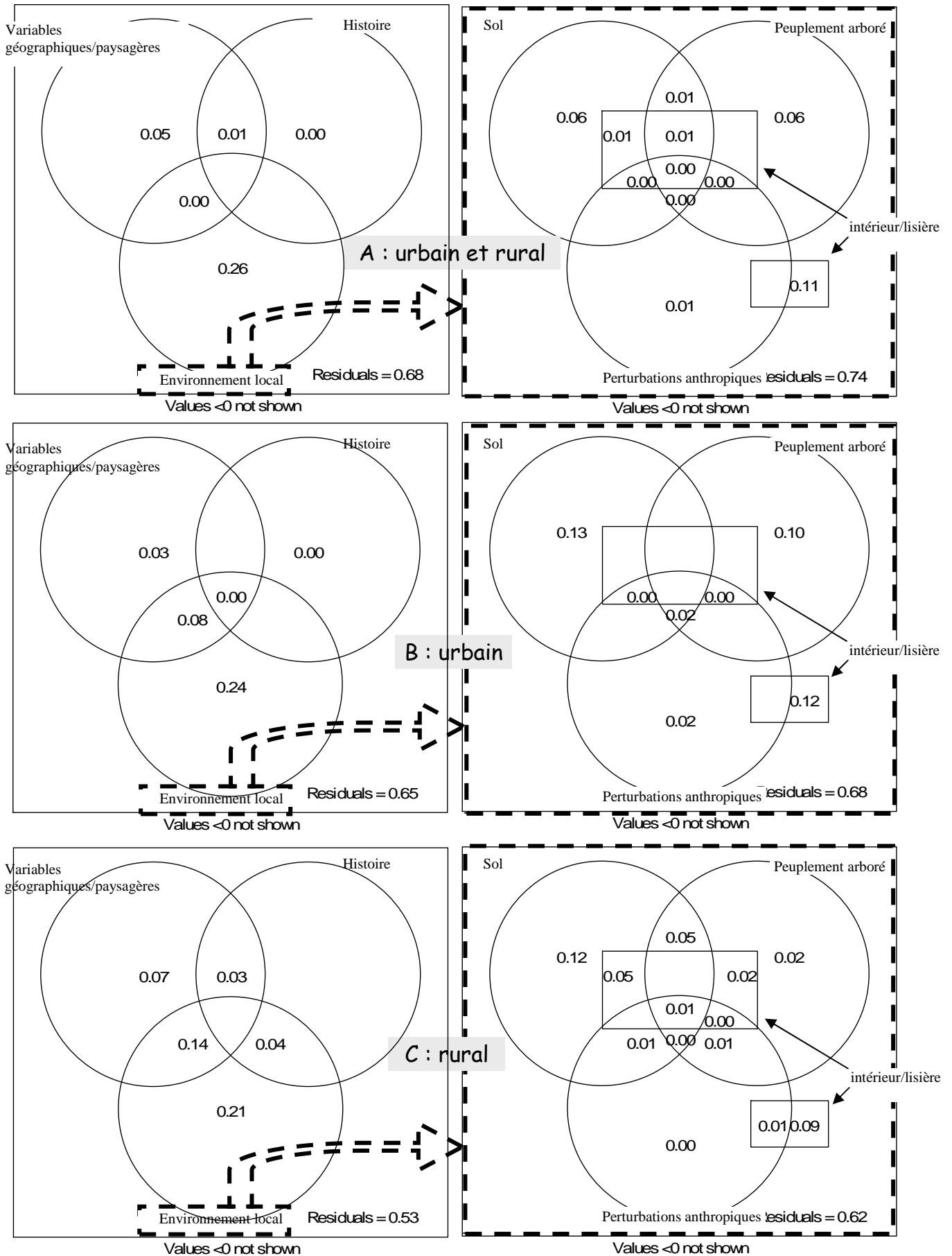
Figure 1 (suite)



tel-00409694, version 2 - 2 Sep 2009

Figure 2 : Analyse de la richesse spécifique

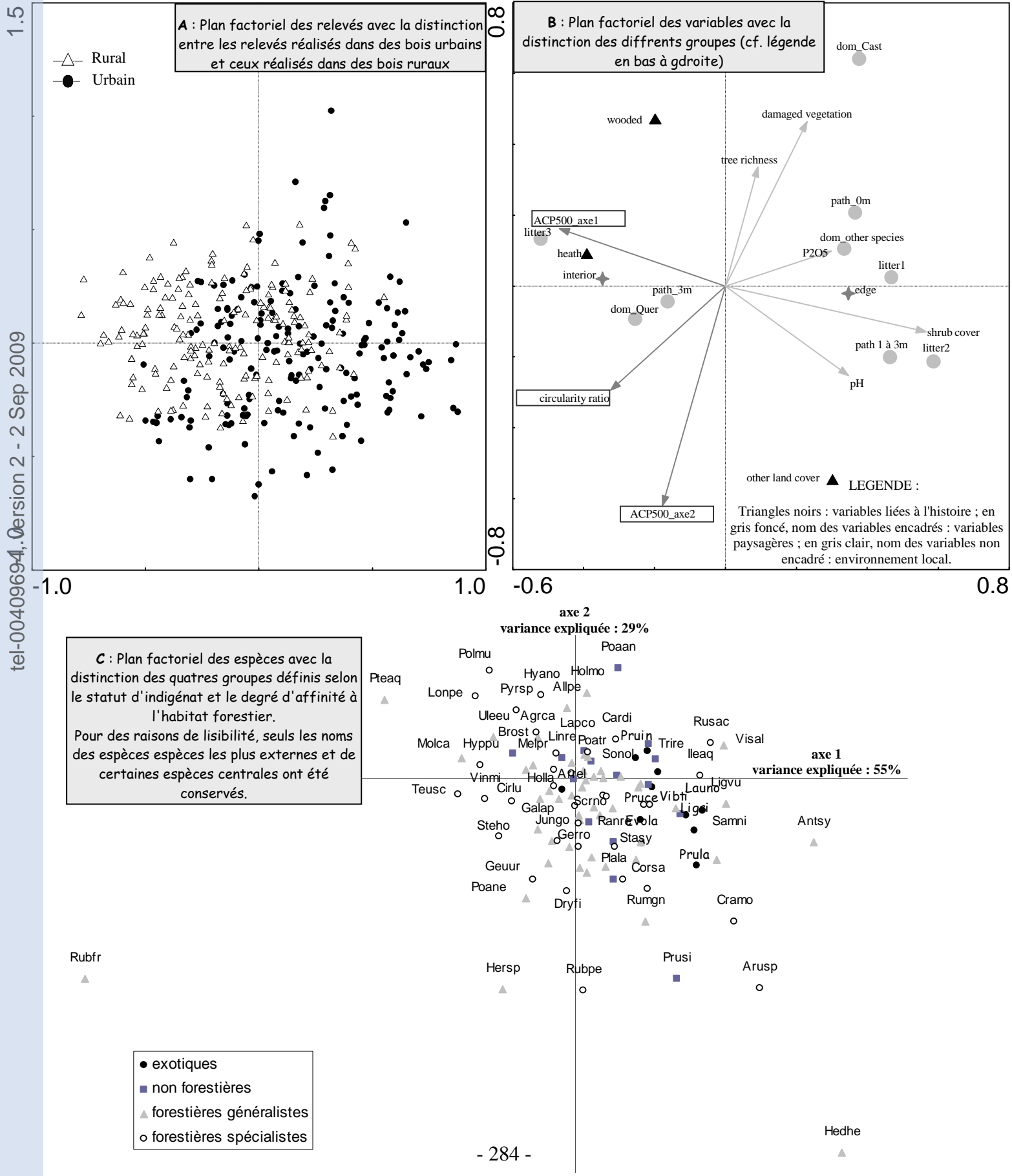
Partition de la variance (régression linéaire) entre différents groupes de variables. A : analyse avec les bois urbains et ruraux, B, que les bois urbains, C, que les bois ruraux. Sur la gauche de la figure, analyse avec l'ensemble des variables, sur la droite, seulement les variables concernant l'environnement local.



tel-00409694, version 2 - 2 Sep 2009

Figure 3 : Analyse de la composition spécifique

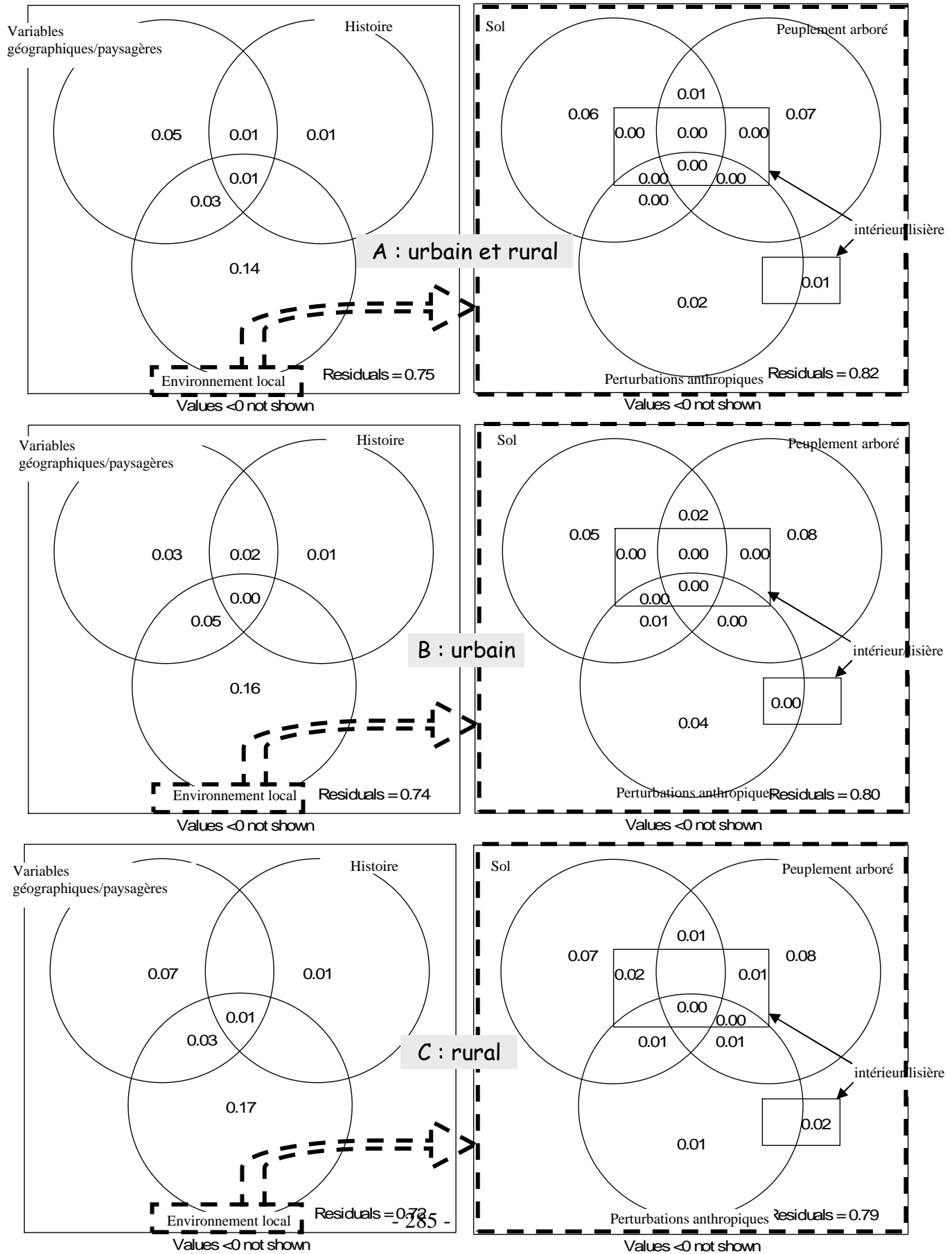
Premier plan factoriel de l'analyse de redondance (RDA) où seules les variables prises une à une ayant un effet sur la composition floristique ont été incluses dans le modèle



tel-00409694, version 2 - 2 Sep 2009

Figure 4 : Analyse de la composition spécifique

Partition de la variance (pRDA) entre différents groupes de variables. A : analyse avec les bois urbains et ruraux, B, que les bois urbains, C, que les bois ruraux. Sur la gauche de la figure, analyse avec l'ensemble des variables, sur la droite, seulement les variables concernant l'environnement local.



Bibliographie

- Brocard D., Legendre P. & Drapeau P., 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73, 1045-1055.
- Campagne P., Roche P. & Tatoni T., 2006. Factors explaining shrub species distribution in hedgerows of a mountain landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116, 244-250.
- Croci S., Butet A., Georges A., Aguejdad R. & Clergeau P., 2008. Small urban woodlands as biodiversity conservation hot-spot: a multi-taxon approach. *Landscape Ecology* 23, 1171-1186.
- Deckers B., Hermy M. & Muys B., 2004. Factors affecting plant species composition of hedgerows: relative importance and hierarchy. *Acta Oecologica* 26, 23-37.
- Le Coeur D., Baudry J. & Burel F., 1997. Field margins plant assemblages: variation partitioning between local and landscape factors. *Landscape and Urban Planning* 37, 57-71.
- Leps J. & Smilauer P., 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 267.
- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., L. G., Simpson M., Stevens H.H. & Wagner H., 2008. vegan: Community Ecology Package. R package.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ter Braak C.J.F. & Smilauer P., 2002. *CANOCO Reference Manual and CANODRAW for Windows User's Guide version 4.5*. Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- Ter Braak C.J.F. & Smilauer P., 2004. Canoco for Windows 4.53. Biometris, Wageningen, The Netherlands.

Annexe VII : Analyse factorielle des correspondances des communautés végétales – compléments d'information (chapitre III, partie 3.2)

Présentation du premier plan factoriel d'une analyse factorielle de correspondance réalisée sur les données en présence-absence (figure 1) et en abondance moyenne (figure 2).

Figure 1 : AFC sur les données en présence-absence. Position des espèces (A) et des relevés (B) sur le premier plan factoriel de l'analyse factorielle des correspondances menées sur les fréquences des espèces. C : histogramme des valeurs propres de chacun des axes.

tel-00409694, version 2 - 2 Sep 2009



- ◆ Urbain-Angers
- Urbain-Nantes
- ▲ Urbain-Rennes
- ◇ Rural-Angers
- Rural-Nantes
- △ Rural-Rennes

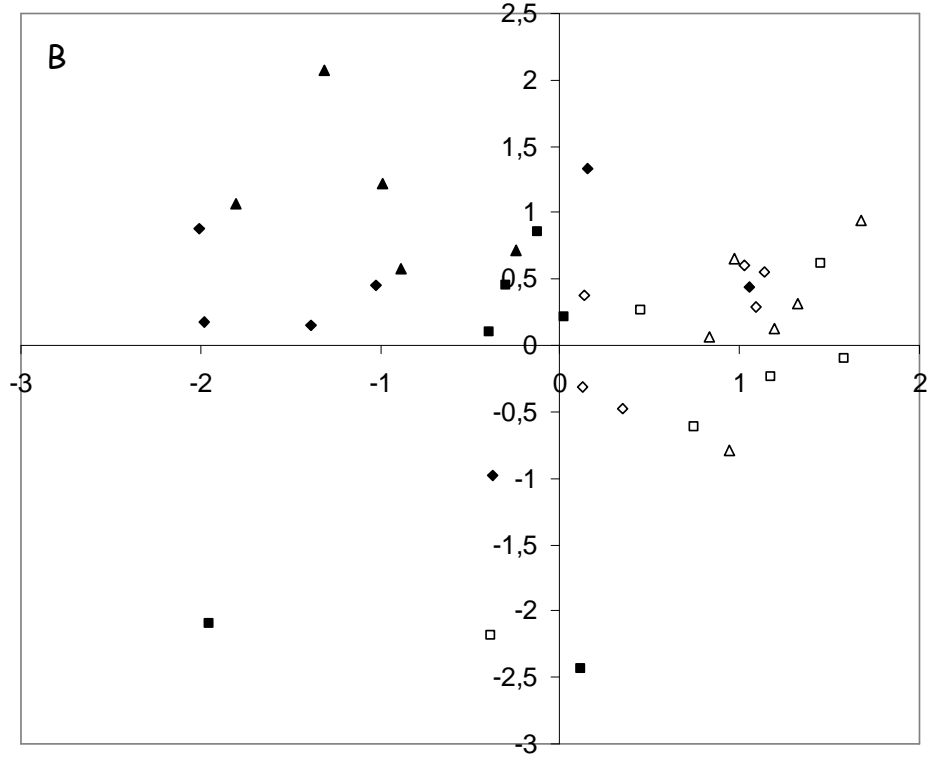
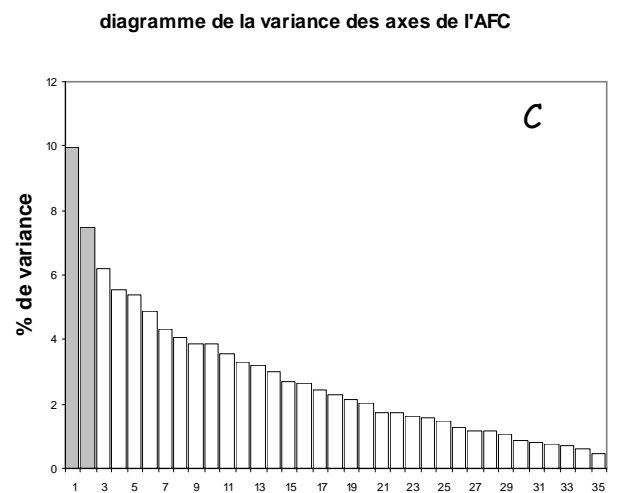


Figure 2 : AFC sur les données en abondances moyennes. Position des espèces (A) et des relevés (B) sur le premier plan factoriel de l'analyse factorielle des correspondances menées sur les fréquences des espèces. C : histogramme des valeurs propres de chacun des axes.

- ◆ Urbain-Angers
- Urbain-Nantes
- ▲ Urbain-Rennes
- ◇ Rural-Angers
- Rural-Nantes
- △ Rural-Rennes

diagramme de la variance des axes de l'AFC

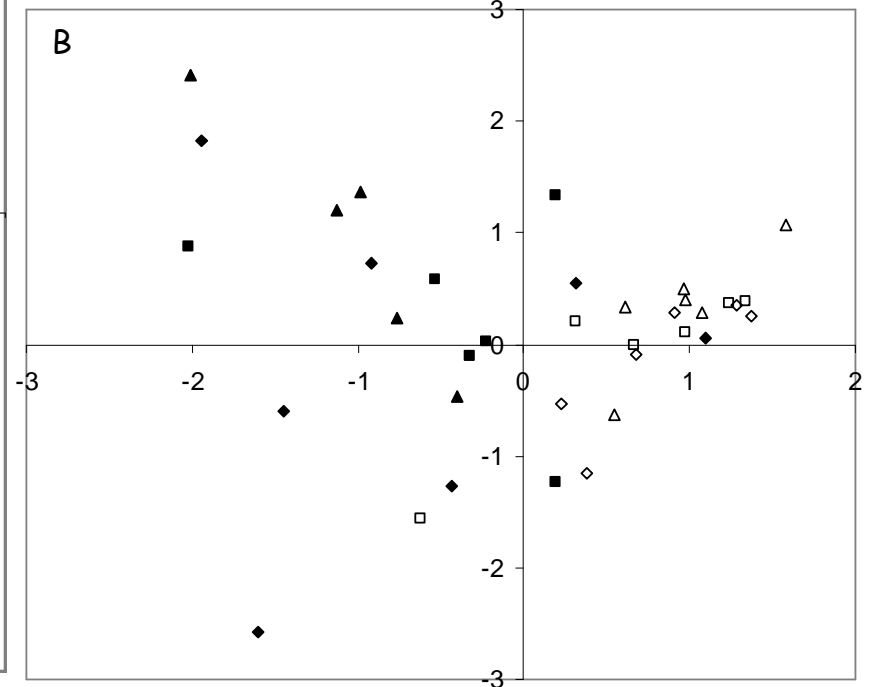
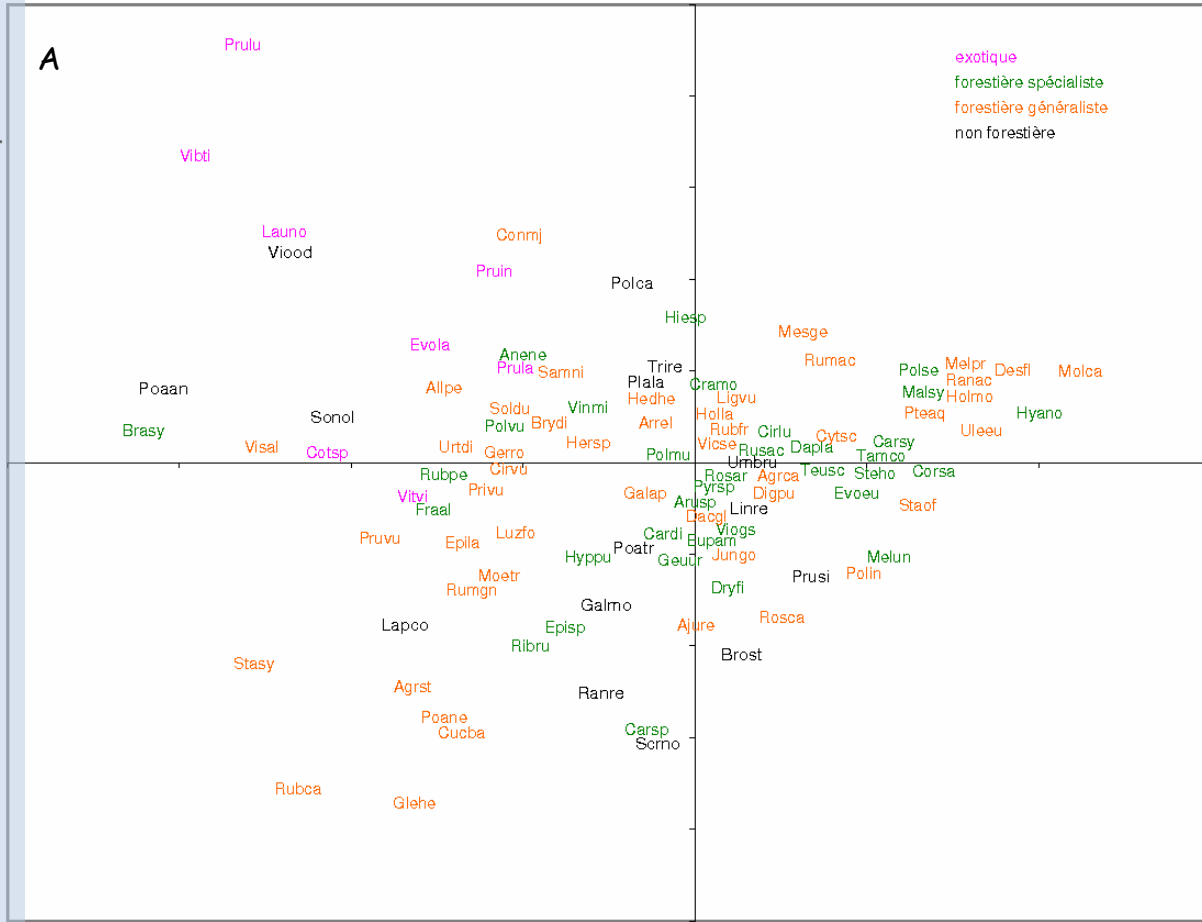
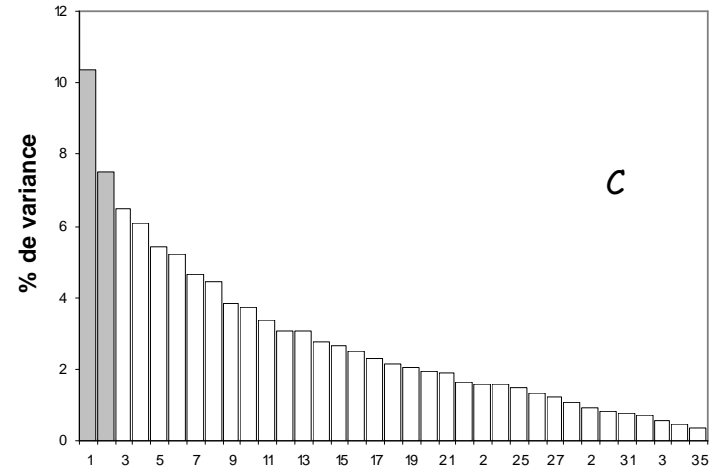


TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Trois stratégies possibles pour établir de nouveaux bois (d'après Kirby (2008))...	12
Figure 2 : Principaux processus et filtres qui conditionnent la composition d'une communauté végétale (inspiré des schémas de Lortie et al. (2004) et Bestelmeyer et al. (2003)). Les interactions entre les différents niveaux ne sont pas représentées pour ne pas surcharger le schéma.	15
Figure 3 : Illustration des mécanismes par lesquels des extinctions et des introductions d'espèces peuvent produire une homogénéisation (A) ou une différenciation biotique (B) Dans le scénario A, une espèce originale de l'habitat 1 disparaît et la même espèce est introduite dans les deux habitats. Dans le scénario B, les extinctions concernent des espèces communes aux deux habitats et les espèces introduites sont différentes entre les deux habitats.....	19
Figure 4 : Distribution théorique de cinq espèces végétales dans deux types d'habitat (HabA vs. HabB). Chaque habitat est distribué sous forme de deux taches, A, A' et B, B' respectivement. La diversité γ (en ce qui concerne la composante richesse spécifique) de HabA est de 4 espèces, celle de HabB de 5 espèces. La diversité α (en ce qui concerne la composante richesse spécifique) de la tache A est de 2 espèces ainsi que celle de A' ; celles de B et B' sont de 4 espèces. La diversité β est plus importante entre les taches de HabA (aucune espèce en commun) qu'entre les taches de HabB (une espèce propre à chacune des taches, trois espèces en commun).	21
Figure 5 : Schéma d'organisation de la thèse	27
Figure 6 : Localisation des fenêtres étudiées dans l'agglomération angevine. Les noms des communes de la première couronne d'Angers sont indiqués. Les points noirs au centre des fenêtres indiquent celles qui ont servi à la comparaison de l'évolution des surfaces arborées entre 1958 et 2001	30
Figure 8 : Comparaison du recouvrement des surfaces arborées totales, des espaces boisés, des haies et des arbres isolés et d'alignement. Les recouvrements sont calculés sur des zones de 250 000 m ² . Les barres d'erreurs sont les erreurs standard calculées à partir de cinq réplicats de chacun des types de quartier. Les niveaux de significativité correspondent aux résultats de tests de Kruskal-Wallis.....	32
Figure 7 : Etapes de segmentation (A et B) et classification (C) d'une image. Sur A et B, les contours rouges représentent les limites des objets, sur C les limites des objets classés en espaces arborés.....	33
Figure 9 : Plans factoriels de l'analyse triadique partielle. (A) position des fenêtres en 1958 ; (B) : position en 2001. Sur les deux plans, sont reportées les positions des variables utilisées dans l'analyse. Les abréviations utilisées pour ces variables sont les suivantes : S : surface ; Smoy : surface moyenne ; Nb : nombre de polygones ; arbres : arbres isolés ou d'alignement.	35
Figure 10 : A : Illustration de l'aménagement d'un sous-bois : le sous-bois a été labouré et engazonné ; B : Arbres têtards conservés en milieu urbain mais sous lesquelles les strates basses ont été entièrement plantées.....	36
Figure 11 : Position des villes d'Angers, Rennes et Nantes en France.....	39
Figure 12 : Critères pris en compte dans l'échantillonnage stratifié des bois. les situations encadrées sont celles qui ont été retenues dans l'échantillonnage	40
Figure 13 : Comparaison de la surface moyenne des bois en contexte urbain ou rural	42
Figure 14 : Illustration des caractéristiques et de la diversité des bois échantillonnés. A : Vue de la diversité des strates de végétation (arbres, arbustes, chaméphytes) ; B : idem, autre exemple ; C : diversité d'une strate herbacée en lisière ; D : illustration de la distribution	

en tache de la végétation (<i>Glechoma hederacea</i>) ; E : présence d'un individu de <i>Prunus laurocerasus</i> bien développé ; F : chemin non remblayé.....	44
Figure 15 : Localisation des bois étudiés dans les trois agglomérations. Le code couleur indique quel type de relevés a été effectué. Les codes des bois sont indiqués à droite de chaque bois et repris dans l'annexe I.....	46
Figure 16 : Description des trois stratégies d'échantillonnage de la végétation. A : inventaires stations, B : Inventaires quadrats, C : Inventaires quadrats-lisière	49
Figure 17 : Schéma du protocole d'échantillonnage de la banque de graines de la litière, du sol et des relevés de végétation associés.....	50
Figure 18 : Exemple d'occupation du sol autour d'un bois urbain (MPL) et d'un bois rural (MAZ) à Angers	52
Figure 19 : Classification des bois en bois urbains et ruraux à partir des surfaces de cultures et de bâti dans une zone tampon de 500 mètres autour de chaque bois	53
Figure 20 : Illustration d'un plan cadastral superposé sur la carte topographique par SIG (A) et d'un état de section	55
Figure 21 : Schéma s'une analyse factorielle simple (cas d'une ACP).....	61
Figure 22 : Schémas d'une analyse triadique partielle (A) ; d'une analyse RLQ (B). ACP : Analyse en composantes principales ; AFC : analyse factorielle de Correspondance ; PCoA : Analyse en composantes principales ; (C) d'une analyse de redondance ; (D) d'une partition de variance.....	62
Figure 23 : Variations de la richesse spécifique totale et de la richesse spécifique des espèces exotiques des bois le long du gradient d'urbanisation. Les droites sont des droites de régression linéaire. Les R ² et les p-values sont issus de modèles de régressions linéaires basés sur les résidus de la régression linéaire entre la richesse et la surface des bois.	69
Figure 24 : Relation entre la similarité moyenne de la flore des bois et leur position le long du gradient d'urbanisation ; A : ensemble du pool d'espèces, B : pool des espèces forestières généralistes, C : pool des espèces forestières spécialistes. Les droites, R ² et p-values sont issus de modèles de régression linéaire.....	70
Figure 25 : Position des espèces (A) et des relevés (B) sur le premier plan factoriel de l'analyse factorielle des correspondances menées sur les fréquences des espèces. C : histogramme des valeurs propres de chacun des axes. Cf. annexe IV pour les abréviations des noms d'espèces.	73
Figure 26 : corrélations des scores des bois sur le premier axe de l'Analyse Factorielle de Correspondance calculés sur les relevés établis à partir des relevés quadrats (Q) ou des relevés exhaustifs (E). De plus, les résultats sont comparés selon que soit considérés la présence-absence des espèces, leur fréquence ou leur recouvrement moyen. Les résultats du test de corrélation sont indiqués.	74
Figure 27 : Corrélation entre la richesse spécifique estimée à l'aide des quadrats (surface totale échantillonnée de 300m ²) et des relevés exhaustifs.....	75
Figure 28 : Photographies des espèces indicatrices des bois en contexte urbain.....	78
Figure 29 : Photographies des espèces indicatrices des bois en contexte rural.....	79
Figure 30 : Conséquences de la fragmentation sur l'effet lisière.....	81
Figure 31 : Variations de la richesse spécifique moyenne des quadrats en fonction de la distance à la lisière pour les bois urbains (cercles noirs) et ruraux (triangles blancs). Les barres d'erreurs sont les erreurs standard de la moyenne. Les résultats du modèle linéaire mixte testant les effets de la position urbain-rural, de la distance à la lisière et de l'interaction entre les deux sont reportés sous chacun des histogrammes.	84
Figure 32 : Illustrations des caractéristiques des lisières. A : haie sur talus bordant souvent les bois ruraux. B et C : dégradation d'une lisière suite à l'extension d'une grande surface (parking) (Saint-Barthélémy-d'Anjou, BAN).....	85

- Figure 33 : Variations du pH du sol et de la luminosité dans les bois urbains et ruraux en fonction de la distance à la lisière. Les barres d'erreurs sont les erreurs standard de la moyenne. Les résultats du modèle linéaire mixte testant les effets de la position urbain-rural, de la distance à la lisière et de l'interaction entre les deux sont reportés sous chacun des histogrammes. 87
- Figure 34 : Variations de la richesse spécifique (à gauche) et de l'abondance des espèces (à droite) de la banque de graines ; résultats reportés pour l'ensemble du pool d'espèces (en excluant *Digitalis purpurea* et *Urtica dioica* pour les abondances), pour les espèces non forestières, les espèces forestières généralistes (en excluant *Digitalis purpurea* et *Urtica dioica* pour les abondances) et les espèces forestières spécialistes. Les barres d'erreurs sont les erreurs standard de la moyenne. Les résultats de l'analyse de variance (ANOVA) testant l'effet de la position urbain-rural et la distance à la lisière sont reportés sous chacun des histogrammes. 88
- Figure 35 : Comparaison des longévités de banque de graines entre le sol et la litière. Les barres représentent la proportion du nombre total de graines (n=639 pour la litière et n=471 pour le sol) appartenant à chacune des cinq classes de longévité de la banque de graines. *Digitalis purpurea* et *Urtica dioica* ont été exclus de l'analyse. 91
- Figure 36 : Comparaison de la distribution des espèces indicatrices des bois urbains (cercles noirs, n=9) et des espèces indicatrices des bois ruraux (triangles blancs, n=11) en fonction de leur affinité pour le pH du sol (R) et la fertilité du sol (N). 95
- Figure 37 : Lien entre la position des espèces sur le premier axe de l'analyse RLQ et leurs traits biologiques. Seuls les traits significativement associé au premier axe de la RLQ sont présentés. Les coordonnées négatives de l'axe des abscisses (gauche) correspondent aux situations urbaines, les coordonnées positives (droite) aux situations rurales. Les abréviations des traits biologiques sont présentées dans le tableau II du chapitre II. 97
- Figure 38 : Premier plan factoriel de l'analyse de redondance (RDA). Seules les variables prises une à une ayant un effet sur la composition floristique ont été incluses dans le modèle. Triangles noirs : variables liées à l'histoire ; en gris foncé, nom des variables encadrés : variables paysagères ; en gris clair, nom des variables non encadré : environnement local. 101
- Figure 39 : Partition de la variance de la composition floristique (A) et de la richesse spécifique (B) entre différents groupes de variables. A gauche, partition entre trois échelles ; à droite, partition entre quatre groupes de variables décrivant l'environnement local. 102
- Figure 40 : Lien entre les filtres du modèle de Williams *et al.* (2009) qui présente les causes de modifications de la flore par le milieu urbain et un modèle hiérarchique de composition des communautés végétales (Lortie *et al.* 2004) où les filtres sont les processus filtrant un pool régional d'espèces. Les implications pour les bois urbains (1, 2, 3 et 4) sont détaillées sur la page suivante. Ce schéma ne vise pas à présenter l'exhaustivité des interactions possibles entre les filtres mais présente les plus évidentes. Toute modification dans un filtre supérieur peut avoir un effet sur les filtres des niveaux inférieurs du fait de la hiérarchie des processus. 110

TABLE DES TABLEAUX

Tableau I : Synthèse des différentes variables environnementales utilisées dans le travail	54
Tableau II : Traits biologiques dont la réponse au gradient d'urbanisation a été testée.....	59
Tableau III : synthèse des données utilisées dans chacun des chapitres et des analyses mises en œuvre. Est indiqué aussi sur quels articles (ou annexes) se basent chacun des chapitres	65
Tableau IV : Similarité moyenne des bois pour chacun des pools d'espèces étudiés et fréquence moyenne des espèces au sein de ces pools	71
Tableau V : Valeurs indicatrices et niveau de significativité de la valeur indicatrice calculés sur les données en présence-absence, les données en fréquence et les données en recouvrement moyen. Les espèces retenues sont les espèces indicatrices au seuil de 5%. Le nombre de bois (colonne de droite) indique dans combien de bois sur les 36 étudiés l'espèce était présente.....	76
Tableau VI : Proportion des espèces indicatrices des bois urbains ou ruraux (cf. Tableau V) considérées comme forestières anciennes (Hermy, et al., 1999), ayant une préférence pour les haies ou les bois (McCollin, et al., 2000) et ayant été considérée comme forestières spécialistes, généralistes ou non forestières selon notre typologie (cf. partie méthodes)	94
Tableau VII : Variables expliquant une fraction significative (test de Monte-Carlo) de la variance de la composition floristique et de la richesse spécifique. La proportion de variance expliquée est indiquée entre parenthèses. Pour la richesse, le sens des variations est précisé par du texte ; pour les variables quantitatives, les symboles ↑ et ↓ indiquent respectivement une augmentation et une diminution de la richesse.	100

TABLE DES ENCADRES

Encadré 1 : Diversités α , β et γ	21
Encadré 2 : Principes de la classification automatique orientée objet	33
Encadré 3 : Retracer l'histoire des espaces boisés	55
Encadré 4 : réflexions sur les méthodes d'échantillonnage de la végétation utilisées.....	74
Encadré 5 : Evaluation de la pluie de graines via une étude de la banque de graines de la litière : une piste à creuser.....	91

Résumé

L'urbanisation croissante de ces dernières décennies amène aujourd'hui à considérer la place de la biodiversité dans les territoires urbains. Ce travail est centré sur l'étude des modifications de communautés végétales de petits espaces boisés (1.5 ha en moyenne) le long d'un gradient d'urbanisation dans trois agglomérations du Massif armoricain : Angers, Nantes et Rennes. Les communautés végétales sont fortement modifiées par l'urbanisation. Les bois urbains sont plus riches en espèces exotiques mais restent dominés par des espèces indigènes et forestières. Cependant, la distribution des espèces indigènes est modifiée le long du gradient d'urbanisation et certains traits biologiques semblent associés à cette distribution. L'environnement local et en particulier le pH et la fertilité des sols semblent être les facteurs les plus importants en lien avec les modifications des communautés végétales. L'histoire des espaces boisés semble avoir une importance moindre. De plus, les caractéristiques de dispersion des espèces ne semblent pas être impliquées dans la distribution des espèces le long du gradient d'urbanisation. Au niveau de l'espace boisé, l'effet lisière est un déterminant important de la richesse spécifique, les lisières étant les plus riches en espèces aussi bien dans les bois urbains que ruraux. La banque de graines de la litière est affectée par la distance à la lisière mais elle est peu différente entre les bois urbains et ruraux. La composition de la banque de graines de la litière diffère largement de la composition de la végétation du bois. Les caractéristiques du milieu forestier empêchent probablement la germination d'un grand nombre d'espèces non forestières venant des habitats adjacents aux espaces boisés et sont donc importantes pour le maintien d'une végétation dominée par des espèces forestières. Ce travail permet d'ouvrir des perspectives pour une meilleure compréhension des mécanismes écologiques impliqués dans la réponse des espèces à l'urbanisation et pourrait contribuer à une meilleure intégration de ces espaces boisés dans l'aménagement des villes.

Mots-clé : forêts fragmentées, périurbanisation, espèces forestières, espèces exotiques, homogénéisation biotique, lisière, banque de graines de la litière, traits biologiques, filtres urbains

Abstract

The increase of urbanization during the last decades (and the related losses of biodiversity) has resulted in a need to consider biodiversity conservation in urban areas. The present study focuses on the changes in plant communities of small woodlands (about 1.5ha) along an urban-rural gradient in three urban areas of the *Massif armoricain* in north-western France. Plant communities are strongly affected by the degree of urbanization. Urban woodlands are richer in exotic species but indigenous and forest species are dominant in all woodlands. However, the abundance of some indigenous species changes along the urban-rural gradient which may be related to their biological attributes. The local environment, in particular soil pH and soil fertility, seems to be the most important factor determining community differences along the gradient. Forest history and the dispersal ability of species are of minor importance in explaining these differences. At the scale of individual woodlands, the edge effect is an important factor influencing species richness: edges are richer in species in urban as well as in rural woodlands. The species richness of the litter seed bank changes with distance from the edge but is not much different between urban and rural woodlands. Species composition differs largely between litter seed bank and established vegetation. Non-forest species are more frequent in the litter seed bank than in the established vegetation indicating reduced seedling recruitment compared with forest species (that are dominant in the established vegetation). This work contributes to a better understanding of ecological mechanisms involved in the response of plant species to urbanization and could improve the integration of woodlands in urban planning and management.

Keywords: fragmented forest, suburbanization, forest species, exotic species, biotic homogenization, edge effect, litter seed bank, biological traits, urban filters