HAL
open science

Contribution of riparian areas to urban vegetation dynamics

Eugénie Schwoertzig

To cite this version:

Eugénie Schwoertzig. Contribution of riparian areas to urban vegetation dynamics. Architecture, space management. Université de Strasbourg, 2016. English. NNT : 2016STRAH005 . tel-01564677

HAL Id: tel-01564677

https://theses.hal.science/tel-01564677v1

Submitted on 19 Jul 2017

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.

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

ÉCOLE DOCTORALE 413

« Sciences de la Terre et de l'Environnement »

Laboratoire Image Ville Environnement

UMR 7362

THÈSE

présentée par :

Eugénie SCHWOERTZIG

soutenue le : **15 juin 2016**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université de Strasbourg**

Discipline/ Spécialité : Écologie - Éthologie

Contribution des corridors fluviaux à la dynamique de la biodiversité végétale urbaine

THÈSE dirigée par :

Mme TRÉMOLIÈRES Michèle	Professeur émérite, Université de Strasbourg

RAPPORTEURS :

M. CHEPTOU Pierre-Olivier	Directeur de recherche, Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (Montpellier)
Mme MACHON Nathalie	Professeur, Museum Nationale d'Histoire Naturelle (Paris)

AUTRES MEMBRES DU JURY :

Mme BROLLY Suzanne	Chef de mission, Eurométropole de Strasbourg
M. DANIEL Hervé	Maître de conférences, Agrocampus Ouest d'Angers
Mme WEBER Christiane	Directrice de recherche, Laboratoire Image Ville Environnement (Strasbourg)
M. WILLM Thierry	Chef de service, Eurométropole de Strasbourg

Université de Strasbourg

École doctorale 413 « Sciences de la Terre et de l'Environnement »

THÈSE

présentée pour l'obtention du grade de

Docteur de l'Université de Strasbourg

Contribution des corridors fluviaux à la dynamique de la biodiversité végétale urbaine

Eugénie SCHWOERTZIG

Soutenance prévue le 15 Juin 2016 devant le jury composé de

Pierre-Olivier CHEPTOU	Directeur de recherche Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (Montpellier)	Rapporteur
Nathalie MACHON	Professeur Muséum Nationale d'Histoire Naturelle (Paris)	Rapporteur
Suzanne BROLLY	Chef de mission Eurométropole de Strasbourg	Examinatrice
Hervé DANIEL	Maître de conférences, Agrocampus Ouest d'Angers	Examinateur
Christiane WEBER	Directrice de recherche, Laboratoire Image Ville Environnement (Strasbourg)	Examinatrice
Michèle TRÉMOLIÈRES	Professeur émérite Université de Strasbourg	Directrice de thèse
Thierry WILLM	Chef de service Eurométropole de Strasbourg	Invité

Thèse préparée dans le cadre d'une Convention Industrielle de Formation par la Recherche n° 2013/0025 entre le laboratoire Image Ville Environnement et l'Eurométropole de Strasbourg – service Environnement et Transition Énergétique

À ma maman.

À Fred,

la fille !

Remerciements

Qui aurait-pu croire qu'un jour, je me passionnerais pour les zones humides les plus anthropisées des fonds de vallée ? Pas mécontente d'avoir trempé les pieds dans les marais du Grésivaudan (entre autres), j'ai finalement eu l'opportunité d'aller voir de plus près ce qu'il se passe en milieu urbanisé. De Grenoble à Strasbourg, je remercie chaleureusement tous ceux qui, de près ou de loin, m'auront mis l'eau à la bouche !

Je remercie ma Directrice de thèse, Michèle Trémolières, d'avoir cru en ce projet, de l'avoir porté pour qu'il puisse s'amorcer et pour la liberté accordée pour le mener.
Je remercie ma Responsable scientifique, Suzanne Brolly, d'avoir accepté de me co-encadrer et de faire partie intégrante de ce projet. Ton grand soutien, ta volonté féroce de lier recherche et application, m'auront permis de me dépasser et d'élargir la visée de ce projet.
Merci à toutes les deux pour votre confiance !

Je tiens tout naturellement à remercier le Laboratoire Image Ville Environnement, son directeur Dominique Badariotti, le service Environnement Écologie Urbaine, renommé entre temps Environnement et Transition Énergétique, ses chefs de service Arnaud Bontemps et Thierry Willm.
Merci de m'avoir accueilli !

Je remercie vivement les membres de mon jury, Pierre-Olivier Cheptou, Nathalie Machon, Hervé Daniel et Christiane Weber.
Merci d'avoir accepté de lire et d'évaluer ce travail !

Cette thèse a bénéficié du soutien financier de l'Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (ANRT) et de l'Eurométropole de Strasbourg. Sous la tutelle vigilante de l'École Doctorale 413, elle a démarré au Laboratoire d'Hydrologie et de Géochimie de Strasbourg (LHYGES), s'est poursuivie au Laboratoire Image Ville Environnement (LIVE), tout en faisant partie intégrante de la Zone Atelier Environnementale Urbaine (ZAEU).
Mais l'action de tous ces partenaires n'aurait pas été possible sans ces « travailleurs de l'ombre », parfois pris de court mais toujours bienveillants : Estelle, Adrien, Aurélie, Francine et Francine, Leyla, Jacky, Yasmina, Caroline…
Merci d'avoir contribué au fonctionnement quotidien et à la réalisation de l'ensemble de ce projet !

Les membres de mon comité de thèse, avec notamment Hervé Daniel, Lotfi Mehdi et Arnaud Bontemps, et les différents membres des auditions des doctorants m'ont permis de présenter mon travail, pour lequel ils se sont montrés exigeants.
Merci pour votre écoute et vos conseils avisés !

La réalisation d'une thèse est bien souvent le fruit de la mobilisation généreuse de nombreux acteurs. Le Service des espaces verts, le Services des sports, la commune d'Eckbolsheim, MM. Collin, Huck (merci pour le tour en moissonneuse-batteuse !), Ossenbrunner, Wagner mais aussi Catherine, et Mme Wincker m'ont laissé envahir un peu de leur espace afin d'installer mes pièges à graines. Une fois les graines récoltées, il a fallu veiller sur mes barquettes ; j'ai pu alors compter sur toute l'équipe du jardin botanique et Christian et Bernard ont réparé mes outils, mon vélo aussi.
Merci pour votre soutien !

Ce travail s'est également enrichi avec le passage de Maxime, qui m'a ouvert la voie le long du Rhin Tortu, de Mina, jamais à court d'idées et à l'enthousiasme si communicatif (!), et d'Aurélie, la force tranquille. Mathieu, Amélie et Oriana m'ont aidée, tant bien que mal, à y voir plus clair dans mon jeu de données « graines ». Marion, Aline et Guillaume ont sacrifié une partie de leur week-end pour collecter des graines, quelle fine équipe ! Je pense également à Anne, Antoine, Nicolas, Mélanie et Marylène. J'espère que vous en avez pris de la graine !
Merci pour votre bonne humeur et pour avoir apporté votre pierre à l'édifice !

Une thèse, c'est aussi une formation continue... En statistique d'abord. Julie, tu as su me traduire les choses en langage courant (!) et depuis mon appétit a grandi. Nicolas s'en est rendu compte (d'ailleurs, il reste encore pas mal de chapitres de Zuur qu'on n'a pas exploité !), je crois. En pédologie ensuite. Martine et Damien m'en ont appris les rudiments. En SIG, enfin. Je partais de loin, n'est-ce pas Grzegorz ?
Merci pour vos enseignements, j'espère en avoir fait bon usage !

Parce qu'il s'agit d'une thèse Cifre, ces trois années m'auront également initiée à la vie au sein d'une collectivité territoriale. J'ai eu le plaisir de goûter aux réunions de service (!), de contribuer à diverses thématiques, de prendre part au groupe de travail « biodiversité » mais surtout de participer pleinement à un projet stratégique. Cette démarche collective m'a appris l'importance de renforcer les collaborations, notamment avec les acteurs locaux. Je retiendrai aussi tous ces petits moments précieux à échanger avec chacun sur les tenants et aboutissants de vos missions.
Merci pour cette aventure !

La préparation de cette thèse s'est aussi nourrie, pêle-mêle, d'échanges, de rencontres et d'amitiés… Isabelle, ta créativité m'épatera toujours ! Tu as su me distiller des conseils, de-ci, de-là et n'as pas hésité à me confier des heures d'enseignement (et en SIG en plus, qui l'eut cru !). Jean-Nicolas, c'est l'effet Orangina ! Je ne peux rien dire de plus, je sais que tu comprendras ! Je me souviendrai aussi de Gisèle, et de toutes ses délicates petites attentions… allez, courage ! Adine, nostalgie, nostalgie, ta patience et ton incroyable sérénité m'ont toujours impressionnée… Benjamin, véritable meneur de troupes, je serai ravie de continuer à compléter ta collection de crayons ! Laurent, ton arrivée est tombée à point, m'a donné de l'assurance…c'est difficile à résumer alors je me contenterai d'un mot : so Jianguo ! Julianne, ton oreille bienveillante ces derniers mois m'a vraiment touchée. Lucie, je crois qu'on partage un peu la même philosophie toutes les deux ; j'attendrai que tu soutiennes ta thèse mais ensuite, ne l'oublie pas, nous avons un spectacle de tige à préparer ! À ce propos, merci à Jean-Mathieu et Paul, d'avoir su rendre la fin de cette thèse plus confortable ! Stéphanie, tu m'as ouvert les portes d'ODONAT, et bien plus je crois. Cybill, Sarah, qu'il est difficile de résumer en quelques mots ces trois années (et plus !) que l'on a partagées… Merci à toutes les deux d'avoir fait vivre ce bureau, merci pour votre soutien, merci pour les fous rires, pour les histoires de chat… J'adresse mes pensées également à Stéphanie, Fabien et Jean-Christophe, pour m'avoir donné les armes, à Laurent et LAurent (oui, avec un grand A), Rémy, Isabelle, Laurence, Audrey, Michèle, Thibault, Pierre-Marie, Mickaël, Mishaal, Philippe, Martine, Catherine, Diane, Jean-Paul, Éric, Lucille, Élisabeth (merci pour le thé), Daniel, Manon, Béatrice, Corinne, Simon, David, Franck, Sophie…
Enfin, Monsieur Mark McDonnell, vous rencontrer m'a donné des ailes !
Merci, j'ai vraiment l'impression d'avoir grandi !

Mais, une thèse prend toute sa saveur quand on la partage un peu, beaucoup, passionnément ou pas du tout avec ses copains… Laure, the fantastically awesome Tauma, Jo', Margo', Sylvain, Rachel, Caroline, Céline, Anneliese, Julie, Babast, Damien, Astrid, Clément, Joanny, Merko, Arto, Jean, Anne, Guillaume, Thibault, Tiphaine, Sylvain, Amélie, Ludo, Nikola, Nicolas, Élise, David, Maryline, Fred, Christelle, Pierre, Victoria, Nicolas, Julie, les Craquettes…
Merci !

Enfin, j'ai pu compter sur le soutien sans failles de Patrick & Patricia, Catherine & Anne (merci pour les sardines !), Sylvain, ma maman et Valère. J'ai promis de faire court, alors…
Si si la famille, Merci !

Sommaire

Remerciements I
Sommaire V
Liste des figures X
Liste des tableaux XIV
INTRODUCTION 1
I.1 Contexte général et objectifs 2
I.1.1 De l'écologie en ville à l'écologie des villes 2
I.1.2 Objectifs de la thèse et organisation 3
I.2 Qu'est-ce que l'écologie urbaine ? 7
I.2.1 De l'investigation de la flore en ville à l'émergence de l'écologie urbaine 7
I.2.2 Une définition à ajuster 7
I.2.3 Écologie urbaine et disciplines reliées 10
I.2.3.a Application des principes de l'écologie du paysage en milieu urbain 10
I.2.3.b Écologie des communautés 12
I.3 Pourquoi les écosystèmes urbains sont-ils originaux ? 14
I.3.1 Gradient d'urbanisation 14
1.3.1.a Développement du concept 14
1.3.1.b Évaluation de l'urbanisation 15
I.3.2 Conséquences écologiques de l'urbanisation 17
I.3.3 Qu'est-ce qu'un corridor fluvial urbain? 18
I.3.3.a Les corridors, des systèmes fonctionnels 18
I.3.3.b Les corridors fluviaux, des écosystèmes complexes 19
I.3.3.c Les corridors fluviaux urbains, des écosystèmes perturbés 20
I.4. Caractéristiques des sites d'étude : la Bruche et l'hydrosystème Rhin Tortu - Ziegelwasser 21
1.4.1 Une armature végétale indissociable de la présence de l'eau 21
1.4.2 Contexte physique et fonctionnement climatique 22
1.4.3 Caractéristiques écologiques des sites d'étude 24
1.4.3.a La Bruche 26
1.4.3.b L'hydrosystème Rhin Tortu – Ziegelwasser 26
La Bruche et le Rhin Tortu, des éléments structurants de la trame verte et bleue 27
I.5 Conclusion 29
L'Eurométropole de Strasbourg vue comme un modèle de recherche 29

CHAPITRE 1 31
Plant ecological traits highlight the effects of landscape on riparian plant communities along an urban-rural gradient 31
1.1 Contexte 32
1.2 Résumé 33
1.3 Introduction 34
1.4 Materials and methods 36
1.4.1 Study site 36
1.4.2 Sampling and floristic data 37
1.4.3 Landscape analysis 38
1.4.4 Statistical analysis 40
1.5 Results 41
1.5.1 Urbanization gradient and species traits 41
1.5.2 Corridor versus matrix effects on species traits 44
1.6 Discussion 46
1.6.1 Effects of the urbanization gradient on plant ecological type 46
1.6.2 Impact of corridor versus matrix features 47
1.7 Conclusion 49
1.8 Acknowledgments 49
CHAPITRE 2 50
Are plant communities mainly determined by anthropogenic land cover along urban riparian corridors? 50
2.1 Contexte 51
2.2 Résumé 52
2.3 Introduction 53
2.4 Materials and methods 54
2.4.1 Study area and study sites 54
2.4.2 Floristic data 56
2.4.3 Soil data 56
2.4.5 Landscape data 56
2.4.6 Data analysis 57
2.5 Results 58
2.5.1 Floristic composition according to environmental variables 58
2.5.2 Relationships between floristic composition, soil characteristics and land cover 60
2.5.2 Ecological traits of vegetation 64
2.6 Discussion 65

2.7 Conclusion 68
2.8 Acknowledgements 69
2.9 Appendix 69
CHAPITRE 3 73
How does the urban stream syndrome shape functional traits in riparian plants? 73
3.1 Contexte 74
3.2 Résumé 75
3.3 Introduction 76
3.4 Materials and methods 77
3.4.1 Study site 77
3.4.2 Vegetation sampling 78
3.4.3 Plant species traits 78
3.4.4 Landscape analysis 78
3.4.5 Statistical analysis 79
3.5 Results 80
3.5.1 Trait-environment relationships 80
3.5.2 Partition of species according to traits and environmental variables 85
3.6 Discussion 90
3.6.1 Impact of urbanisation on functional trait structure 90
3.6.2 Riparian community traits decrease but do not disappear completely 91
3.6.3 A humped diversity-disturbance relationship along the urbanisation gradient 92
3.7 Conclusion 93
3.8 Aknowledgements 94
3.9 Appendix 94
CHAPITRE 4 97
Influence of urbanization on seed dispersal along riparian corridors 97
4.1 Contexte 98
4.2 Résumé 99
4.3 Introduction 100
4.4 Materials and methods 102
4.4.1 Study area 102
4.4.2 Study sites 102
4.4.3 Sampling design and data classification 104
4.4.4 Data analysis 105
4.5 Results 106
4.5.1 Seed dispersal composition 106

4.5.2 Level of urbanization versus corridor effect....107
4.5.3 Relationship between seed dispersal and plant communities....111
4.6 Discussion....113
4.7 Conclusion....115
4.8 Acknowledgements....115
4.9 Appendix....116
4.10 Compléments de résultats....121
4.10.1. Effet de l'orientation....121
4.10.2. Effet de la distance....122
CHAPITRE 5....125
Comment concevoir des continuités écologiques en milieu urbain ?....125
5.1 Contexte....126
5.1.1 Le plan d'actions Strasbourg Grandeur Nature 2016-2020....127
5.1.2 Le Tissu Naturel Urbain....127
5.1.3 Une recherche partenariale....128
5.1.4 L'apport des graphes paysagers dans la conservation de la biodiversité en milieu urbain....128
5.2 Résumé....129
5.3 Introduction....130
5.4 Organiser en réseau l'ensemble des espaces de nature en ville....130
5.4.1 L'Écureuil roux comme espèce modèle....131
5.4.2 Elaboration des graphes paysagers....132
5.4.2.a Identification de l'habitat optimal....132
5.4.2.b Définition des préférences paysagères et de la capacité de dispersion....132
5.4.3 Évaluation de la distribution de l'Écureuil roux en fonction de la connectivité....133
5.5 Les réseaux écologiques, des outils potentiels de planification....134
5.5.1 Identifier, vérifier et évaluer l'importance des liens entre les taches d'habitat de l'écureuil....134
5.5.2 Mettre en lien les métriques de connectivité et les taches d'habitat....135
5.5.3 Comparer différents scénarios....137
5.6 Conclusion....138
5.7 Remerciements....139
DISCUSSION....140
SYNTHÈSE DES RÉSULTATS....141
S.1 Effet de l'urbanisation sur les communautés végétales riveraines....142

S.1.1 Les communautés végétales des corridors fluviaux urbains, entre vulnérabilité et résilience 142
S.1.2 Caractéristiques écologiques et biologiques des végétaux liées à l'urbanisation 143
S.1.3 Le vent, vecteur de dispersion de la végétation des corridors fluviaux vers le milieu adjacent 144
S1.4 Facteurs environnementaux de la dynamique des communautés végétales riveraines 144
S.1.5 Complémentarité des approches issues de l'écologie du paysage et de l'écologie des communautés 145
S.2 Contribution des corridors fluviaux à la dynamique de la biodiversité végétale urbaine 147
S.2.1 Vers une meilleure compréhension de la fonctionnalité des corridors fluviaux ... 147
S.2.2 Les corridors fluviaux, quels bénéfices pour la nature en ville ? 147
S.3 D'une approche « habitat » vers une approche « distribution » des espèces animales, quel intérêt à leur utilisation en parallèle ? 148
PERSPECTIVES 151
P.1. Optimisation de l'étude des corridors fluviaux en milieu urbain 151
P.1.1 Comparaison avec d'autres corridors fluviaux 151
P.1.2 Explorer d'autres vecteurs de dispersion 151
P.1.3 Perturbations naturelles versus perturbations anthropiques 151
P.1.4 L'approche par les traits fonctionnels : traits de réponse et traits d'effet 152
P.1.5 Adaptation et évolution 152
P.2. Perspectives liées à l'amélioration et à l'exploitation du Tissu Naturel Urbain 152
P.3. Coordonner et promouvoir les échanges entre la recherche et la pratique 153
Conclusion 155
RÉFÉRENCES 156
Annexe 1 : Liste des communications et des publications 170
RÉSUMÉ 172
ABSTRACT 172

Liste des figures

Figure I.1 Schéma général de l'organisation de la thèse..... 4
Figure I.2 Représentation des différentes branches de l'écologie Leur position est fonction du caractère biotique ou abiotique de leur objet d'étude. Modifié à partir de Likens (1992).. **..... 8**
Figure I.3 Conceptualisation contemporaine de l'écologie urbaine selon Wu et al., 2014. L'étude de l'écosystème ville est le résultat d'interactions entre les impacts environnementaux, les modes d'urbanisation et les caractéristiques spatio-temporelles du processus d'urbanisation, ce qui reflète le caractère inter- et transdisciplinaire de l'écologie urbain et la nécessité d'associer la recherche et la pratique. **.....10**
Figure I.4 Modèle conceptuel des conséquences de l'urbanisation sur les communautés végétales. Les boites blanches représentent le pool d'espèces globales : les espèces indigènes présentes dans la région, les espèces indigènes initialement absentes et les espèces exotiques. Les boites grises représentent les filtres qui agissent de manière simultanée : (1) transformation de l'habitat, (2) fragmentation paysagère, (3) environnement urbain et (4) préférences humaines. La boite sombre dans laquelle sont insérés les filtres représente la pression d'urbanisation globale. Les flèches noires représentent le mouvement des espèces à travers les filtres : les flèches pleines barrées par deux lignes horizontales représentent les espèces qui ne traversent pas le filtre ; les flèches pointillées représentent les espèces qui persistent ; les flèches pleines qui sortent du filtre représentent les espèces qui apparaissent. Ce modèle est adapté de Lortie et al.,(2004) et Williams et et al., (2009). **.....12**
Figure I.5 Effet de l'urbanisation et impacts écologiques le long d'un gradient d' urbanisation. Les flèches indiquent les relations de causalité entre les caractéristiques du milieu urbain, les processus écologiques et des aspects socio-économiques.**.....15**
Figure I.6 Les six rôles possibles joués par les corridors selon Forman et Godron (1986).....18
Figure I.7 Schéma conceptuel représentant une rivière et sa zone riveraine dans un contexte « naturel » et dans un contexte urbain, en coupe transversale. Conséquence de l'incision du lit de la rivière sur la profondeur du niveau de la nappe**. 21**
Figure I.8 Morphologie de la plaine du Rhin adapté de Birtler et Elsass (2006). Zoom sur le secteur autour de l'Eurométropole de Strasbourg.**.....22**
Figure I.9 Diagramme ombrothermique et distribution des vents. (a) Représentation graphique des températures moyennes estimées et des quantités de précipitations moyennes mensuelles à Strasbourg sur la période 1981-2010 (source Météo France, données obtenues via nom-des-nuages.perso.sfr.fr). (b) Distribution de la fréquence des vents : la longueur des segments est proportionnel à la fréquence des vitesses dans la direction donnée, basée sur des observations de la station météo à Strasbourg-Entzheim.**.....23**
Figure I.10 Localisation des sites d'étude au sein de l'Eurométropole de Strasbourg. 25
Figure I.11 Cartographie de la Trame Verte et Bleue de l'Eurométropole de Strasbourg et localisation de la Bruche et de l'hydrosystème Rhin Tortu – Ziegelwasser. (modifié à partir de ADEUS, 2014 : Source : fond CUS, 2012 ; Région Alsace SRCE, 2012 ; CUS BD Végétation, 2012 ; BD ZDH CUS 2012 ; DREAL Alsace ; Ecoscop ; Ecolor ; Odonat) **.....28**
Figure I.12 Schéma conceptuel pour l'intégration des systèmes écologiques et sociaux dans les milieux urbains selon Grimm et al. 2000. Les boîtes représentent les variables et les flèches représentent les interactions et rétroactions. **.....30**
Figure 1.1 Représentation du chapitre 1 dans le schéma général d'organisation de la thèse.....32
Figure 1.2 Location of the 15 sites along an urban-rural gradient on the Bruche River37

Figure 1.3 Graphical interpretation of the PCA computed on all landscape variables. Eigenvalues for the first two axes were 6.92 and 1.85, respectively. Sites are constrained by landscape composition and configuration.. 42
Figure. 1.4 Relationships between total species richness, richness of exotic species and urbanization levels according to PCA. Boxplots show median, 25 and 75% quartiles, minimum and maximum, and outliers, respectively. PU = peri-urban ; GR = grassland ; CR = cropland ; SU = suburban ; U = urban. * indicates a significant difference (* $P \leq 0.05$. ** $P \leq 0.01$. *** $P \leq 0.001$). 43
Figure 1.5 Relations between community weighted-means for moisture (CWMF), light (CWML), and soil reaction (CWMR) and richness of hygrophilous (RF), heliophilous (RL) and alcalinophilous (RR) species) and urbanization levels according to PCA. PU = peri-urban ; GR = grassland ; CR = cropland , SU = suburban, U = urban. Boxplots show median, 25 and 75% quartiles, minimum and maximum, and outliers, respectively. * indicates a significant difference (* $P \leq 0.05$. ** $P \leq 0.01$. *** $P \leq 0.001$). (Note that figures are only illustrative. The models used for the analysis (described in the Materials and Methods section) are more complex than those used for this kind of representation.) 44
Figure 2.1 Représentation du chapitre 2 dans le schéma général d'organisation de la thèse. 51
Figure 2.2 Land cover of the metropolitan area of Strasbourg and studied sites location. 55
Figure 2.3 Principal component analyses (PCA) ordination of riparian sites with significant land cover variables. First and second principal components explained 60.5% and 14.6% of the total variability, respectively. 58
Figure 2.4 Cluster dendrogram of the 30 sites (along the Bruche river (BR) and the RhinTortu (RT) - Ziegelwasser (Z) hydrosystem) based on plant assemblages and corresponding land cover according to the urbanization level: urban, suburban, peri-urban (f=dominated by forests; c=dominated by croplands; m=dominated by meadows) 61
Figure 2.5 Biplot of a between sites co-inertia analysis (BCOI) based on the ligneous stratum representing (a) the sites and (b) the species. The symbols on arrows are illustrative only and indicate both the level of urbanization and the corridor where the sites come from. Exotic species are indicated by (*). 62
Figure 2.6 Biplot of a between sites co-inertia analysis (BCOI) based on herbaceous strata representing (a) the sites and (b) the species. The symbols on arrows are illustrative only and indicate both the level of urbanization and the corridor where the sites are from. Exotic species are indicated by (*). 63
Figure 2.7 Distribution of the 30 riparian sites, according to the percentage of species related to the average light quantity received (a), the average soil moisture during the growth period (b), the content of free H-ions in the soil (c) and the nutrient content (d). 65
Figure 3.1 Représentation du chapitre 3 dans le schéma général d'organisation de la thèse. 74
Figure 3.2 Ordination of species along the first axis of the RLQ analysis. (a) Average score (black point) and standard deviation (horizontal line) for each species. (b) Normed site scores. 82
Figure 3.3 Significant species traits (at $p < 0.001$) associated with the first axis of the RLQ analysis. Each attribute is represented by a boxplot. Categorical attributes were compared pairwise with Wilcoxon U-tests. Letters indicate groups significantly different at $p < 0.05$ after Hochberg correction.

.....85
Figure 3.4 Partition of species according to the cluster analysis. Biplot representing species scores on the first two axes of the RLQ analysis. Each point represents the modelled species' position and each colour represents the group obtained from the cluster. See Table 4 for a full description of each cluster 86
Figure 3.5 Geographic representation of species clusters according to study site (a). Each colour corresponds to the group from the cluster and the size of the point corresponds to the number of species from each cluster present at each site (b). 88
Figure 3.6 Relationship between Shannon index and the urbanisation gradient characterised by the first axis of the RLQ analysis. The solid line represents the model's prediction based on a non-linear regression. ***: $p < 0.001$. 89
Figure 4.1 Représentation du chapitre 4 dans le schéma général d'organisation de la thèse.....98
Figure 4.2 Site location within the metropolitan area of Strasbourg. BP, BS1, BS2, BP = Bruche River ; RU, RS, RP1, RP2 = Rhin Tortu River.....104
Figure 4.3 Mean number of collected seeds (±SE) (per traps) in urban, suburban and peri-urban sites, according to the River in which they were connected. Letters above the bars indicate significant difference between urbanization levels (Tukey's HSD test following a Poisson GLM model, p-values < 0.05).....108
Figure 4.4 Mean number (± SE) of collected seeds belonging to (a) phanerophytes, (b) hemicryptophytes, (c) therophytes in 'urban', 'suburban' and 'peri-urban' levels along the Bruche River and the Rhin Tortu River. Letters above the bars indicate significant difference between urbanization levels (Tukey's HSD test following a Poisson GLM model, p-values < 0.05). (Note that figures are only illustrative and do not reflect the complexity of the models used for the analysis) 109
Figure 4.5 Mean number (± SE) of collected seeds belonging to (a) meteochorous dispersal (b) self-dispersal (± SE) (c) zoochorous dispersal in 'urban', 'suburban' and 'peri-urban' levels along the Bruche River and the Rhin Tortu River Letters above the bars indicate significant difference between urbanization levels (Tukey's HSD test following a Poisson GLM model, p-values < 0.05). (Note that this figure is only illustrative and do not reflect the complexity of the models used for the analysis).. 110
Figure 4.6 Mean number (± SE) of collected seeds belonging to (a) long term and (b) short term seed longevity in 'urban', 'suburban' and 'peri-urban' levels along the Bruche River and the Rhin Tortu. Letters above the bars indicate significant difference between urbanization levels (Tukey's HSD test following a Poisson GLM model, p-values < 0.05). (Note that figures are only illustrative and do not reflect the complexity of the models used for the analysis) 111
Figure 4.7 DCA ordination of all the vegetal components, based on presence/absence data. (See Appendix 2 for the list of acronyms and their meaning) 112
Figure 4.8 Piège à graines à ailettes et schéma du dispositif expérimental pour la collecte des graines disséminées par le vent en fonction de l'orientation (amont, aval, face au corridor, extérieur) et de la distance à la lisière de la ripisylve (0m, 4m, 8m, 12m, 16m, 20m) a été mis en place aux trois niveaux d'urbanisation. 121
Figure 5.1 Représentation du chapitre 5 dans le schéma général d'organisation de la thèse.....126
Figure 5.2. Catégorisation des espaces en fonction de leur caractère plus ou moins inhospitalier pour l'Écureuil roux et localisation des principaux espaces de nature de la ville de Strasbourg.....132

Figure 5.3. Vue topologique du graphe planaire seuillé à 3km (a) et du graphe complet seuillé à 3km (b). La taille des taches d'habitat est proportionnelle à leur surface**……135**
Figure 5.4 Représentation des nœuds en fonction du Flux (a), du coefficient de groupement (b), de la centralité de proximité (c) et de l'excentricité (d). La taille des taches d'habitat est proportionnelle à leur surface et la couleur montre l'importance des nœuds en fonction de la métrique considérée (les plus importants sont les plus foncés)**. 136**
Figure 5.5 Superposition du graphe planaire seuillé (3km) et du graphe planaire non seuillé en vue réaliste. 137
Figure S.1 Principaux résultats replacés dans l'organisation générale de la thèse….141
Figure S.2 Acquis des chapitres 1, 2 et 3 replacés dans le modèle conceptuel des conséquences de l'urbanisation sur les communautés végétales. Les boîtes blanches représentent les pools d'espèces avant et après de l'urbanisation. Les boîtes grises représentent les filtres qui agissent de manière simultanée : (1) transformation de l'habitat, (2) fragmentation paysagère, (3) environnement urbain et (4) préférences humaines. Les flèches noires représentent le mouvement des espèces à travers les filtres : les flèches pleines barrées par deux lignes horizontales représentent les espèces qui ne traversent pas le filtre ; les flèches pointillées représentent les espèces qui persistent ; les flèches pleines qui sortent du filtre représentent les espèces qui apparaissent. Ce modèle est adapté de Lortie et al. (2004) et Williams et al. (2009). Le cadre autour des boîtes grises représente l'effet de chaque filtre sur les communautés végétales le long d'un gradient d'urbanisation. Plus le cadre est épais, plus l'effet est important. **.....146**

Liste des tableaux

Tableau I.1 Définition des principes écologiques clés applicables en milieu urbain (adapté de (Forman 1995 ; Flores et al. 1998 ; Zipperer et al. 2000 ; Wu 2008). 11
Tableau I.2 Caractérisation des niveaux d'urbanisation selon différents critères et stratégies d'appréciation. 16
Table 1.1 Mean (± SD) landscape metrics for each level of urbanization.....39
Table 1.2 Sets of the bests models which established links between the six traits metrics and the landscape variables in the 15 sites along the Bruche River. Best models were selected using the Akaike's information criteria (AIC). Variables showing the relative importance of the corridor DIST, WIDTH and the relative importance of the matrix (SHDI, NP, TCA, COHESION, TREES, MIXED, CROP, GRASS, BUILD, HYDRO).....45
Table 1.3 Results of linear mixed models which established links between CWM metrics and variables of corridor and landscape matrix in the 15 sites along the Bruche River *ns* not significant. * indicates a significant difference (* $P \leq 0.05$. ** $P \leq 0.01$. *** $P \leq 0.001$)......45
Table 1.4 Results of linear mixed models which established links between specialists' richness metrics and variables of corridor and landscape matrix in the 15 sites along the Bruche River. ns not significant. * indicates a significant difference (* P ≤ 0.05. ** P ≤ 0.01. *** P ≤ 0.001) 46
Table 2.1 Descriptive statistics of diversity indices of riparian vegetation along the two urban corridors (mean ± SE). Two-way analysis of variance results testing the role of the urbanization level (L.) and the corridor considered (C.) and their interaction (Int.) on different indices for vascular plants. * p≤0.05, ** p≤0.01, *** p≤0.001. 60
Table 2.2 Correlation between landscape metrics, soil parameters and ordination scores of the herbaceous species and the ligneous species on between class co-inertia axis 1 and axis 2. 64
Table 3.1 Results of RLQ analysis and comparison with separate analyses of the R-, Q- and L-tables. 80
Table 3.2 Correlation between environmental variables and the RLQ axes. High and/or significant ($p < 0.05$) correlation values are highlighted in boldface type.....81
Table 3.3 Correlation between ecological and biological traits and the RLQ axes. High and/or significant ($p < 0.05$) correlation values are highlighted in boldface type. Non-significant result ($p > 0.05$): ns. Correlation coefficients are only provided for quantitative data. 84
Table 3.4 Location and species attributes characterising each cluster (significant at $p < 0.001$). 87
Table 4.1 Most abundant species (more than 3% in at least one site) of seeds collected along the two urban riparian corridors, the Bruche River (BR) and the Rhin Tortu River (RT) and according to three levels of urbanization (U: urban, S: suburban; P: peri-urban), and the frequency of species per site. * exotic species, ** species being used for horticulture 107
Tableau 4.2 Caractéristiques du flux de graines (moyenne ± SE) et ANOVA à deux facteurs pour tester l'effet de l'orientation et de la distance à la lisière pour chaque site. 123
Tableau 5.1 Métriques de connectivité dont le pouvoir explicatif est significatif dans les modèles de distribution de l'Écureuil roux sur le territoire de la ville de Strasbourg. 136

Tableau S.1 Messages clés de la thèse en écologie urbaine et pour la conservation de la nature en ville. 150

INTRODUCTION

I.1 Contexte général et objectifs

I.1.1 De l'écologie en ville à l'écologie des villes

La population mondiale est toujours plus concentrée dans les agglomérations urbaines. Pour la première fois de l'histoire, la population urbaine serait, en 2008, devenue majoritaire (UNFPA 2007). Cette vague d'urbanisation historique, qui va se poursuivre sur les années à venir, présente à la fois des défis et des opportunités de développement durable. En effet, si l'urbanisation offre de nombreuses perspectives, telles qu'un accès plus facile à l'emploi, à l'éducation ou à la culture, elle modifie profondément les paysages et les processus écologiques à travers son extension constante et un développement croissant des infrastructures comme les routes, les voies ferrées, les bâtiments, etc. Les socio-écosystèmes urbains sont ainsi caractérisés par la grande hétérogénéité des éléments qui les composent ; aussi la biodiversité urbaine est-elle le résultat d'une mosaïque complexe de milieux naturels résiduels, de paysages urbains et industriels et de territoires agricoles situés en périphérie des aires urbaines. Les milieux naturels sont progressivement détruits, fragmentés et dégradés et les espèces moins résistantes aux conditions urbaines disparaissent ou sont déplacées (Alberti 2005). Afin de veiller à ce que les zones urbaines maintiennent le bien-être des habitants de la ville et soutiennent une certaine biodiversité, il est primordial de bien comprendre les réponses de l'écosystème urbain aux effets de l'urbanisation (McDonnell et Pickett 1990). Au cours des 20 dernières années, un nombre croissant d'études en écologie urbaine ont été menées, cependant les connaissances apportées n'ont pas encore permis de fournir à la fois les informations suffisamment pratiques et les grands principes requis par les politiques de gestion et d'aménagement (McDonnell and Pickett 1990 ; Sukopp et al. 1990). L'état de nos connaissances actuelles repose essentiellement sur des comparaisons dualistes entre un phénomène étudié en ville et le même phénomène étudié en dehors de la ville. De plus, cette écologie étudiée « en ville » a d'abord été abordée à l'aide de théories et de concepts élaborés pour des environnements dit « naturels ». Par exemple, la théorie de la biogéographie des îles élaborée par MacArthur and Wilson (1963), qui présage que la biodiversité au sein d'une tache d'habitat est proportionnelle à la taille des taches, a été appliquée pour expliquer la présence de mammifères dans certains habitats de la ville d'Oxford (Dickman et Doncaster 1987). Or, la relation entre la taille de l'habitat et le nombre d'espèces existe seulement en prenant en compte les taches d'habitats non perturbées par l'urbanisation. Ce constat montre que l'urbanisation brouille les patrons de diversité communément utilisés en dehors de la ville, ce qui complique l'utilisation des théories de distribution des espèces. Cette divergence entre ce qui peut être attendu en milieu naturel et la réalité des milieux urbains a progressivement incité les chercheurs à s'interroger sur la nécessité de traduire ces théories

en milieu urbain (Trepl 1994). Bien que les différences entre écosystèmes urbains et ruraux soient avérées, certains processus écologiques sont similaires, la différence majeure résidant, plus que dans la présence de l'homme et l'impact de l'urbanisation sur le paysage (phénomènes que l'on retrouve également hors ville), dans la force et l'importance prises par ces facteurs. L'utilisation des théories écologiques existantes en milieu urbain est donc possible à condition de les adapter. En 1997, McDonnell et al. ont proposé l'approche dite du gradient urbain-rural qui suppose que les variations environnementales le long d'un gradient d'urbanisation soient d'une part ordonnées dans l'espace et d'autre part dépendantes des variations locales de l'occupation du sol. À travers ce gradient, l'idée est de pouvoir comparer des sites appartenant tous au même habitat (p.e. un habitat forestier) à l'aide de mesures quantifiables du centre urbain jusqu'à la périphérie.

Ainsi, la ville d'aujourd'hui, soumise à une forte pression de développement, ne forme plus une unité géographique propre séparée de l'environnement rural mais interagit avec lui. Les corridors fluviaux qui assurent la connexion avec les zones rurales, représentent un objet d'étude pertinent, tant pour l'évaluation de l'état de la biodiversité que pour la compréhension de certaines fonctions écologiques.

Dans ce contexte, cette thèse se propose de combiner la connaissance d'un processus inhérent au fonctionnement d'un milieu naturel en particulier avec les caractéristiques liées à l'urbanisation, pour analyser la végétation riveraine des cours d'eau le long d'un gradient urbain-rural.

I.1.2 Objectifs de la thèse et organisation

L'objectif de ce travail est de mettre en évidence l'effet du gradient d'urbanisation sur la composition et la structure des communautés végétales le long d'un cours d'eau et de vérifier si l'existence en ville de corridors fluviaux contribue efficacement à la dynamique de la biodiversité végétale urbaine, notamment à la dispersion et à la rapidité de colonisation de nouveaux milieux (**Figure I.1**). Les principales questions abordées dans cette étude seront :

Quels sont les principaux facteurs qui expliquent la présence des communautés végétales installées le long des corridors fluviaux urbains ? (chapitre 1)
Comment les communautés végétales évoluent-elles spatialement le long d'un gradient d'urbanisation ? (chapitre 2)
La structure fonctionnelle des communautés riveraines dépend-t-elle uniquement du gradient d'urbanisation ? (chapitre 3)
Les corridors fluviaux urbains sont-ils des couloirs de dispersion efficaces ? (chapitre 4)
Comment rétablir une continuité écologique fonctionnelle en milieu urbain ? (chapitre 5)

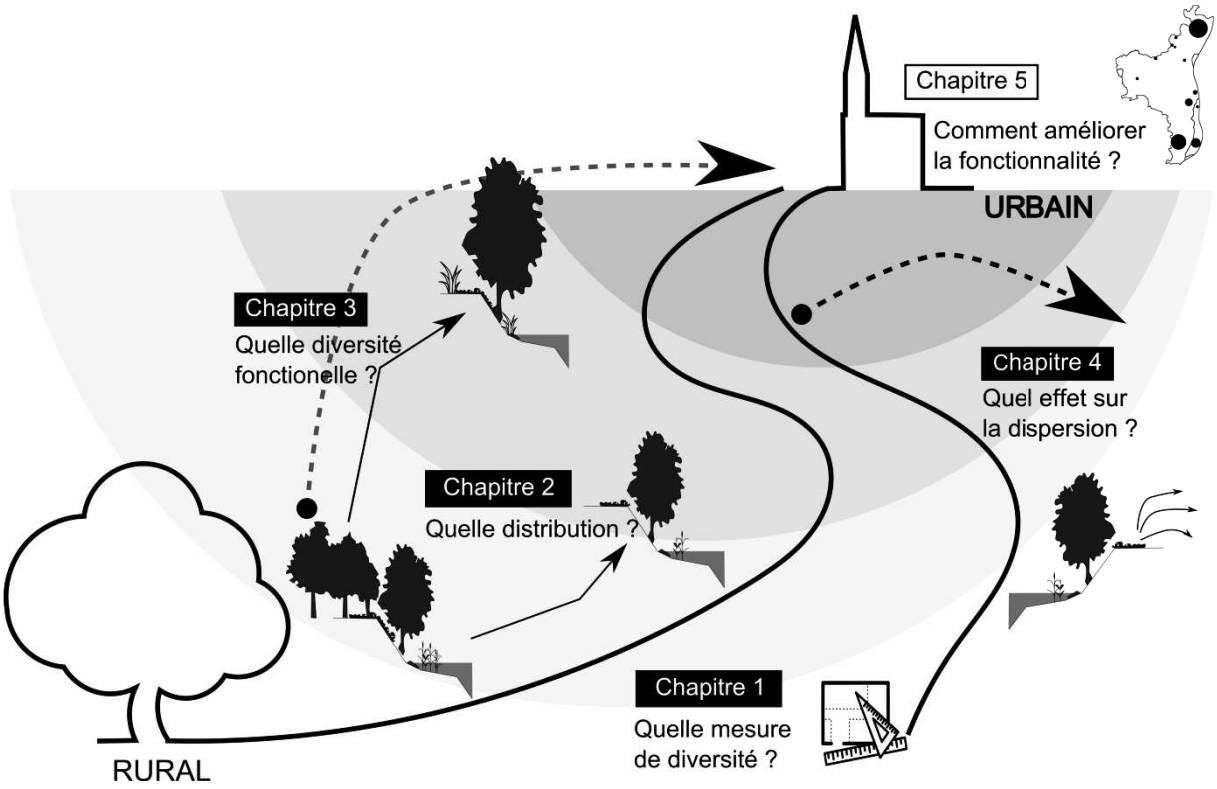

Figure I.1 Schéma général de l'organisation de la thèse

Les corridors fluviaux offrent des voies de circulation et des lieux de vie pour bon nombre d'espèces végétales et animales et assurent la connexion structurelle entre la ville et la campagne. Si certains processus écologiques sont les mêmes dans un environnement naturel et dans un environnement anthropisé, d'autres sont directement liés aux changements dus aux activités humaines (Groffman et al. 2003). Ainsi, en milieu urbain, les corridors fluviaux sont perturbés par des aménagements ponctuels (seuils immergés, rampes en enrochement) ou linéaires (remblais, enrochements, rectification du tracé, canalisation) (Van Looy et al. 2014). Les zones riveraines sont également menacées par l'urbanisation qui conduira à la suppression de certaines formations végétales.

L'approche du gradient urbain-rural fournit un cadre approprié pour examiner les changements liés aux activités humaines et pour les relier aux modifications des processus écologiques, et notamment aux changements au sein des communautés végétales (Hahs et McDonnell 2006 ; McDonnell et Hahs 2008).

Ce travail de thèse s'appuie sur la définition précise de trois niveaux d'urbanisation - urbain, périurbain, suburbain - déterminés par le rapport surface végétalisée/surface imperméabilisée dans un rayon de 500m autour de chaque site d'étude.

Deux cours d'eau, la Bruche et l'hydrosystème Rhin Tortu – Ziegelwasser, ont été étudiés dans leur partie aval la plus urbaine au sein de l'Eurométropole de Strasbourg. L'étude s'appuie sur 30 sites sur lesquels 180 relevés floristiques ont été réalisés, complétés par des relevés pédologiques et par des analyses paysagères, et sur 8 sites expérimentaux équipés de 168 pièges à diaspores.

Le premier chapitre de la thèse illustre les effets des deux principales composantes du paysage sur la structure de la végétation : la matrice paysagère, qui englobe les corridors fluviaux, et le corridor fluvial lui-même, en termes de largeur et de distance au centre urbain. Ces effets ont été appréhendés en mesurant les traits écologiques d'une communauté d'espèces. L'accent a été mis sur la sélection de deux méthodes : l'une mesure la diversité fonctionnelle à l'aide d'un indice de richesse en ne prenant en compte que les espèces ayant une préférence écologique forte pour le trait considéré, l'autre calcule l'indice « community weighted mean » (CWM), c'est à dire la moyenne des valeurs de traits pondérée par les abondances de chaque espèce au sein de la communauté. Pour répondre aux principales contraintes écologiques des zones riveraines, les traits choisis se rapportent à l'humidité, à la disponibilité en lumière et à l'acidité du sol. Cette partie révèle aussi sur un plan méthodologique l'importance du choix de la méthode pour comprendre l'effet de l'urbanisation.

Des théories sur la mise en place de communautés végétales à partir d'un pool régional d'espèces se basent sur un processus de sélection par plusieurs filtres comme la dispersion, les pressions biotiques et abiotiques (Lortie et al. 2004). En intégrant cette notion de filtres, (Williams et al. 2009) a proposé un cadre conceptuel pour étudier les changements floristiques en ville. Ces filtres, qui agissent comme une pression de sélection, sont principalement liés à la qualité du paysage environnant : la transformation de l'habitat, la fragmentation de l'habitat, l'environnement urbain et la « préférence » des humains liée au choix pour un mode d'aménagement ou de gestion, par exemple. Ces filtres interagissent de manière continue tout au long d'un gradient d'urbanisation. Dans ce cadre conceptuel, le but du **deuxième chapitre** est de vérifier la possibilité de prédire les changements floristiques en fonction du niveau d'urbanisation. Les compositions floristiques le long de la Bruche et de l'hydrosystème Rhin Tortu – Ziegelwasser ont été comparées et les relations entre la végétation, l'occupation du sol alentour et les paramètres physico-chimiques du sol (pH, teneur en azote et en carbone, humidité) ont été explorés.

La persistance, l'apparition et la disparition des espèces en milieu urbain dépendent de leur tolérance au milieu environnant. L'analyse des traits fonctionnels qui caractérisent les espèces permet d'identifier les caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques impliquées dans la réponse des organismes à l'environnement (Lavorel et Garnier 2002 ; McGill et al. 2006). L'approche par trait fonctionnel permet une représentation simplifiée par fonction et non par espèce et ainsi aboutit à une approche généralisable entre écosystèmes de diversité spécifique différente. Les études se basant sur des caractères fonctionnels ont progressivement émergé en milieu urbain (Hahs et Evans 2015), mais il est souvent difficile de faire le lien précis entre la réponse mesurée à l'aide de plusieurs traits et des effets abiotiques, biotiques et des perturbations souvent multiples (Williams et al. 2015). Le **troisième chapitre** est donc consacré à l'effet filtre de l'urbanisation, vue sous l'angle d'un gradient de perturbation, sur la diversité fonctionnelle et le lien direct entre diversité fonctionnelle et diversité spécifique.

Les corridors fluviaux s'ils sont des éléments linéaires du paysage reliant des habitats et favorisant les échanges entre ces habitats (Beier et Noss 1998), servent également à la dispersion des espèces. L'enjeu du **quatrième chapitre** est de déterminer si les corridors fluviaux urbains contribuent à la dynamique de dispersion vers le milieu environnant et de vérifier l'impact de l'urbanisation sur cette dynamique. Un dispositif expérimental composé de huit unités a été placé le long des deux corridors étudiés selon les trois niveaux d'urbanisation précités afin d'intercepter le flux de graines. Celui-ci a été appréhendé en termes de composition et de nombre de graines collectées.

Découlant des concepts de l'écologie du paysage, le **cinquième chapitre** décrit une démarche originale pour modéliser une connectivité fonctionnelle du paysage en tirant partie de tous les éléments végétalisés d'un paysage urbain, dont les corridors fluviaux font partie. Ce travail, basé sur la conception de graphes paysagers, met en relation la configuration spatiale et la connectivité du paysage. Dans ce cas, l'enjeu est de caractériser une continuité fonctionnelle et de proposer un outil de planification urbaine novateur et pertinent.

I.2 Qu'est-ce que l'écologie urbaine ?

I.2.1 De l'investigation de la flore en ville à l'émergence de l'écologie urbaine

Les premières investigations dans une ville entière incluant des inventaires d'espèces se sont d'abord concentrées sur la flore des jardins (Sukopp 2008). C'est en 1648 avec les travaux de Pauli, puis en 1663 avec ceux d'Escholz, que les premiers recueils intègrent la flore native et cultivée, mais il faut attendre les années 1956 avec les travaux de Scholz à Berlin (Sukopp 2008), pour voir se développer des études de grande ampleur et qui englobent toute la « végétation urbaine », c'est-à-dire toute la végétation spontanée et cultivée en ville (Sukopp and Werner 1983). Un peu plus tard apparaitront des études qui s'intéressent aux différences entre la richesse spécifique en ville et en dehors (Walters 1970 ; Haeupler 1974). Parallèlement, les premières synthèses en écologie urbaine sont publiées par des biologistes, des géographes ou des médecins (Sukopp 2008) mais celles-ci restent déconnectées des études sur la végétation. Il faudra attendre les années 1970 pour que les liens entre les effets de la ville sur, notamment, la qualité de l'air et des sols, et la présence de la végétation soient établis (Sukopp 2008).

En écologie, l'écologie urbaine a été formellement reconnue comme une discipline à part entière dans les années 1970 (Sukopp 1998 ; McDonnell 2011). Néanmoins, le terme fut introduit dès les années 1920 par le département de sociologie de l'université de Chicago et le terme « écologie urbaine » est depuis utilisé dans différents domaines.

I.2.2 Une définition à ajuster

Pour comprendre le concept d'écologie urbaine, il faut s'intéresser à ce que les termes « écologie » et « urbain » signifient. Le terme « écologie » fut proposé en 1866 par Ernst Haeckel pour désigner « la science globale des relations des organismes avec le monde extérieur environnant, dans lequel nous incluons, au sens large, toutes les formes d'existence ». Cette définition reste valable aujourd'hui ; l'écologie est la science qui étudie les conditions d'existence des êtres vivants et les interactions de toutes sortes qui existent entre ces êtres vivants d'une part, et entre ces êtres vivants et leur milieu d'autre part. Cependant, définie ainsi, l'écologie est une science vaste dont il est difficile de cerner les limites (Dajoz 2006). Si l'écologie moderne est devenue une science beaucoup plus rigoureuse à la fin du 19ème siècle et a su s'imposer comme une véritable discipline (McIntosh 1986), la signification du mot « écologie » a été élargie au cours des dernières décennies. En effet, les sciences humaines et sociales se sont appropriées le terme d'« écologie » avec de nombreuses applications en planification urbaine, en économie et en politique.

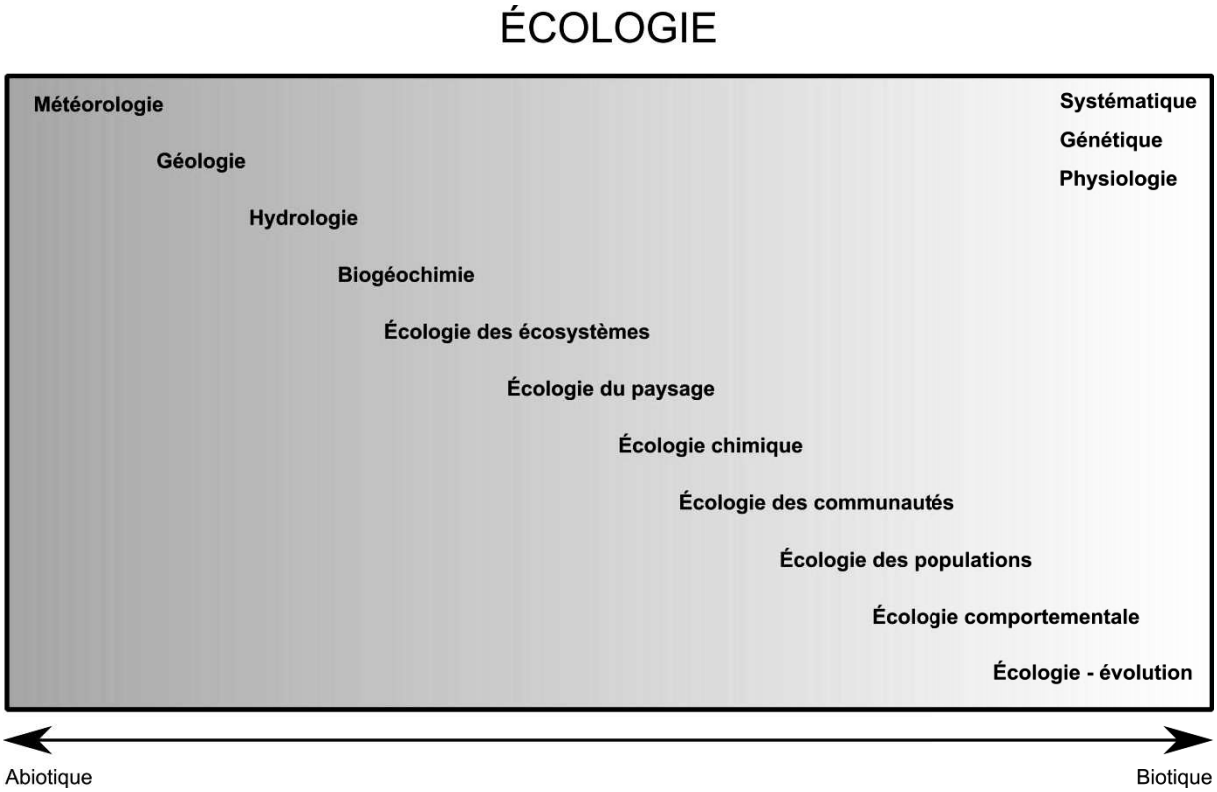

Figure I.2 Représentation des différentes branches de l'écologie. Leur position est fonction du caractère biotique ou abiotique de leur objet d'étude. Modifié à partir de Likens (1992).

Le milieu urbain est, d'une manière générale, rarement défini explicitement (McIntyre et al. 2000). Les villes sont souvent traitées comme un autre biome, c'est-à-dire un analogue anthropique d'un désert ou d'une forêt tempérée (Botkin et Beveridge 1997). Cependant, alors que les biomes « naturels » sont définis sur la base de variables comme la température, les précipitations, les caractéristiques du sol ou la végétation dominante, l'environnement urbain semble être déterminé uniquement sur la base de la présence humaine. Souvent c'est une approche qualitative qui est utilisée, généralement basée sur la simple présence de constructions humaines. Par exemple, le terme « urbanisation » fait référence à la construction de routes ou à la transformation des zones rurales en zones résidentielles et industrielles, qui entrainent l'augmentation des surfaces imperméables, l'accumulation de substances toxiques, etc. (McIntyre et al. 2000). Parfois, le terme « urbain » renvoie uniquement à « bâti » (McIntyre et al. 2000).

Les études menées en milieu urbain supposent globalement qu'un tel environnement est suffisamment reconnu sans avoir besoin d'être clairement défini et c'est pourquoi les caractéristiques de l'environnement urbain sont généralement peu quantifiées. Malheureusement, ce manque de précision empêche tout simplement de comparer les

études entre elles. Mais ce constat reflète aussi le fait que les plantes ou les animaux en ville ont longtemps été étudiés de manière descriptive. Forman et Godron (1986) ont été les premiers à distinguer les milieux urbains des autres paysages en les divisant en 5 grands types en fonction de l'intensité de l'influence humaine, allant des milieux naturels « vierges » vers les centres urbains. Ce constat a progressivement conduit à l'émergence du concept de « gradient d'urbanisation » (McDonnell and Pickett 1990). Si les mesures utilisées pour quantifier ces gradients peuvent être de différents types (en prenant en compte des composantes physiques ou démographiques par exemple) et à différents niveaux de précision, cette démarche va progressivement permettre de caractériser l'urbanisation d'une manière plus standardisée.

Les écosystèmes urbains sont progressivement devenus des sujets légitimes d'études en écologie. Cependant, l'écologie urbaine reste une sous-discipline de l'écologie relativement complexe. Ici, nous définissons l'écologie urbaine du point de vue des sciences naturelles, mais il faut garder à l'esprit qu'elle réunit d'autres sciences, comme les sciences sociales et l'aménagement du territoire (Niemala et al. 2009), qui utilisent d'autres terminologies, d'autres méthodologies et qui englobent d'autres objectifs (McDonnell 2011). Par exemple, les scientifiques « naturalistes » définissent l'écologie urbaine d'une manière similaire à celle de l'écologie générale, mais limitent leurs études au paysage urbain et urbanisé (Grimm et al. 2000 ; Pickett et al. 2008; Niemala et al. 2009). Ainsi, les écologues se focalisent sur la distribution des organismes (i.e la biodiversité) et sur les flux de nutriments et d'énergie (i.e les services écosystémiques) (McDonnell 2011). De la même manière, toutes les disciplines associées à l'Écologie présentées en **Figure I.2** peuvent être appliquées pour étudier les écosystèmes urbains. Enfin, si l'écologie urbaine est une discipline en pleine évolution et qui est en passe de devenir une science véritablement inter- et transdisciplinaire (McDonnell 2011), elle pourrait être définie comme « l'étude des modèles spatio-temporels, de l'impact de l'environnement, de l'urbanisation durable en mettant l'accent sur l'étude de la biodiversité, du fonctionnement des écosystèmes et des services écosystémiques. Les processus socio-économiques et la planification urbaine influencent profondément et contribuent au développement de l'urbanisation mais ne peuvent constituer seuls, le noyau scientifique de l'écologie urbaine» (**Figure I.3**) (Wu 2014).

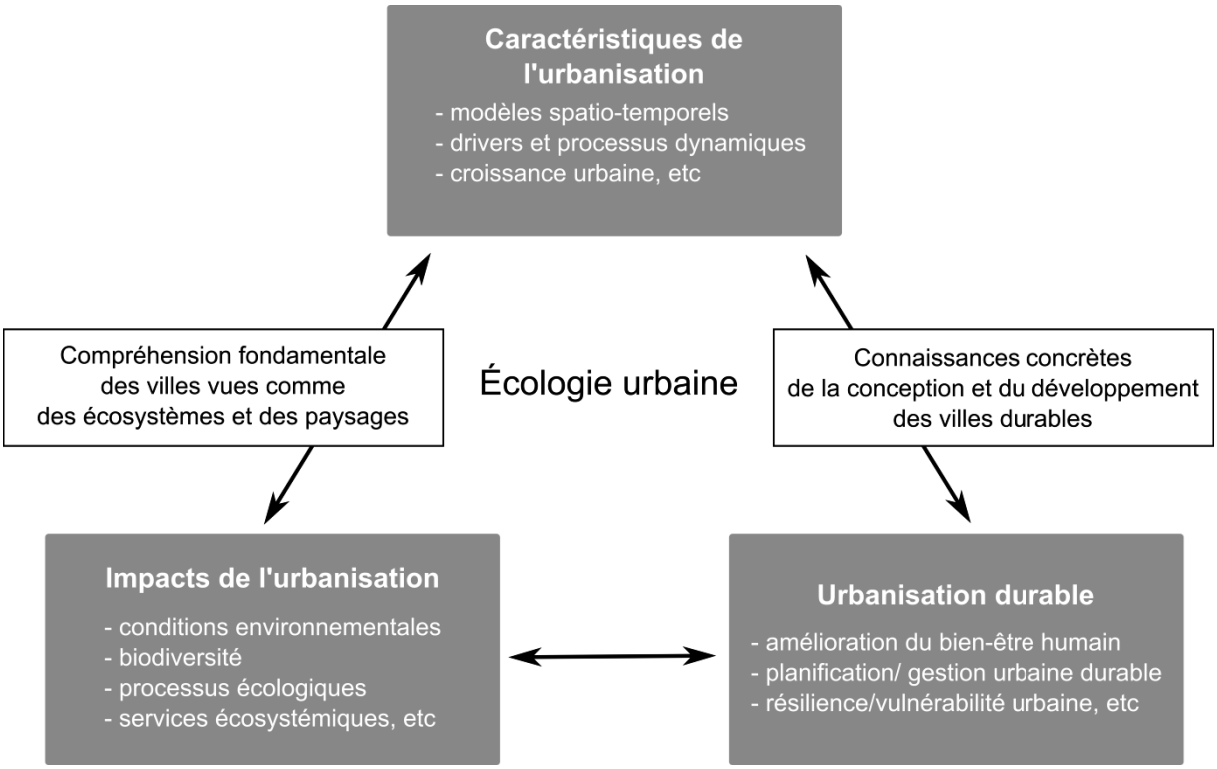

Figure I.3 Conceptualisation contemporaine de l'écologie urbaine selon Wu et al., 2014. L'étude de l'écosystème ville est le résultat d'interactions entre les impacts environnementaux, les modes d'urbanisation et les caractéristiques spatio-temporelles du processus d'urbanisation, ce qui reflète le caractère inter- et transdisciplinaire de l'écologie urbain et la nécessité d'associer la recherche et la pratique.

I.2.3 Écologie urbaine et disciplines reliées

I.2.3.a Application des principes de l'écologie du paysage en milieu urbain

D'un point de vue écologique, les villes sont des mosaïques composées de zones bâties, résidentielles, commerciales ou industrielles, d'infrastructures diverses comme les routes, les voies ferrées, les ponts ou les tunnels, de surfaces imperméabilisées tels que les trottoirs et les parkings, entrecoupées d'espaces végétalisées (Breuste et al. 2008). Ceux-ci sont variés et comprennent les espaces verts gérés comme les parcs, les lieux de loisirs, les cimetières mais également les jardins privés, les jardins familiaux, les forêts, les ripisylves et tous les espaces de nature relictuels. Cette mosaïque d'habitats peut donc être justement étudiée sous l'angle de l'écologie du paysage (Wu 2008). En effet, l'écologie du paysage, définie comme l'étude de la variation spatiale des habitats dans les paysages à différentes échelles (IALE, association internationale d'écologie du paysage), s'intéresse à l'évolution des paysages sous l'effet d'interactions complexes entre processus écologiques et organisation des structures spatiales, qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique.

Ainsi, les espaces végétalisés peuvent être assimilés à de petites taches d'habitats isolées les unes des autres par une matrice de milieux bâtis et imperméabilisés. Pour comprendre comment les changements de composition et de configuration engendrés par le paysage urbain transforment les composantes écologiques, (Flores et al. 1998 ; Zipperer et al. 2000) ont proposé de se baser sur six principes écologiques (**Tableau I.1).**

Tableau I.1 Définition des principes écologiques clés applicables en milieu urbain (adapté de (Forman 1995 ; Flores et al. 1998 ; Zipperer et al. 2000 ; Wu 2008).

Principe	Définition
Contenu	les attributs structurels et fonctionnels d'une tache d'habitat
Contexte	la position de la tache d'habitat dans le paysage, les unités paysagères adjacentes ou à proximité et leur interaction
Connectivité	la connexion structurelle, fonctionnelle et effective d'un habitat, d'un réseau d'habitat ou d'une matrice
Hétérogénéité	la distribution spatiale et temporelle des taches d'habitat dans un paysage
Dynamique	les changements structurels et fonctionnels d'une tache d'habitat à travers le temps
Hiérarchie	l'organisation d'unités fonctionnelles distinctes qui sont liées mais fonctionnent à deux ou plusieurs échelles.

Ainsi, on considère les taches d'habitat comme des écosystèmes à part entière, formés par une communauté d'êtres vivants et un environnement physique avec lequel les êtres vivants interagissent (**le contenu)**. Ces écosystèmes sont inclus dans une matrice paysagère plus ou moins défavorable qui influe sur le mouvement des espèces vers et en dehors d'un habitat (**le contexte**). En fonction de la capacité de mouvement d'une espèce donnée et du degré d'espacement entre les taches d'habitat, on peut définir une connectivité spatiale ou fonctionnelle (qui lie ou relie des éléments du paysage physiquement connectés ou non). Cette connectivité est cruciale pour le maintien des populations, en particulier dans un paysage fragmenté, tout comme l'est **l'hétérogénéité** au sein des taches d'habitats et entre les différentes taches d'habitats. De plus, un écosystème est un système **dynamique**, qui tend à évoluer (et à s'adapter) sous l'impulsion de successions qui structurent les communautés d'espèces dans le temps, et de perturbations, produites naturellement ou non, qui ont la capacité de modifier ou accélérer les processus de succession. Les principes

d'hétérogénéité et de dynamique peuvent être appréhendés à différentes échelles en fonction du processus que l'on étudie (**la hiérarchie**). Par exemple, l'hétérogénéité peut être considérée à l'échelle de l'habitat ou du contexte paysager avec des conséquences différentes : l'hétérogénéité des strates au sein d'un habitat peut favoriser la richesse spécifique, tandis que l'hétérogénéité de la matrice urbaine autour de ce même habitat aura un effet inverse en limitant les processus de colonisation-recolonisation.

I.2.3.b Écologie des communautés

L'un des principaux modèles utilisés pour décrire l'assemblage des communautés végétales est le modèle de filtres, dans lequel un pool global d'espèces est limité par différents filtres biotiques ou abiotiques (Lortie et al. 2004). Sur la base de quatre filtres sélectifs, Williams et al. (2009) ont développé un cadre conceptuel pour les changements floristiques en milieu urbain (**Figure I.4**).

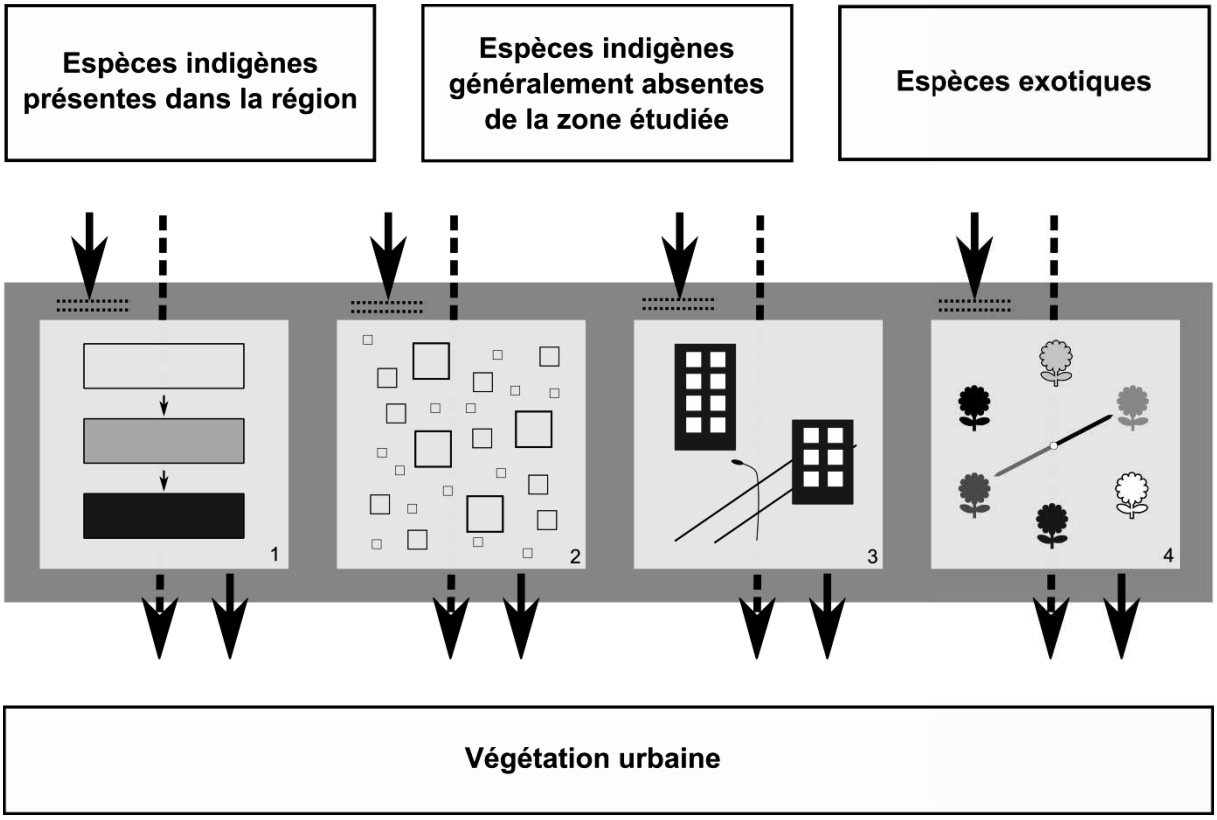

Figure I.4 Modèle conceptuel des conséquences de l'urbanisation sur les communautés végétales. Les boites blanches représentent le pool d'espèces globales : les espèces indigènes présentes dans la région, les espèces indigènes initialement absentes et les espèces exotiques. Les boites grises représentent les filtres qui agissent de manière simultanée : (1) transformation de l'habitat, (2) fragmentation paysagère, (3) environnement urbain et (4) préférences humaines. La boite sombre dans laquelle sont insérés les filtres représente la pression d'urbanisation globale. Les flèches noires représentent le mouvement des espèces à travers les filtres : les flèches pleines barrées par

deux lignes horizontales représentent les espèces qui ne traversent pas le filtre ; les flèches pointillées représentent les espèces qui persistent ; les flèches pleines qui sortent du filtre représentent les espèces qui apparaissent. Ce modèle est adapté de Lortie et al.,(2004) et Williams et et al., (2009).

Les espèces végétales dans les zones urbaines proviennent de trois sources : les espèces indigènes présentes dans la région, les espèces indigènes initialement absentes de la zone étudiée et qui colonisent de nouveaux habitats créés par l'urbanisation et les espèces exotiques introduites par l'homme. La végétation urbaine est donc un sous-ensemble de ces trois sources d'espèces après l'effet de quatre filtres: la transformation de l'habitat, la fragmentation de l'habitat, l'environnement urbain et la préférence des humains. La transformation et la fragmentation de l'habitat sont des filtres anthropiques présents dans la plupart des écosystèmes urbains tandis que l'environnement urbain et la préférence des humains sont inhérents aux conditions particulières de chaque ville. Chacun de ces filtres agit comme une pression de sélection (Cheptou et al. 2008) qui conduit à la perte, à la persistance ou au gain des espèces.

Les quatre filtres d'urbanisation fonctionnent de manière simultanée :

- la transformation de l'habitat : celle-ci peut se traduire par une perte nette de certaines espèces et l'apparition de communautés végétales complètement nouvelles, dotées de caractéristiques écologiques et fonctionnelles différentes. Néanmoins, la vulnérabilité des espèces dépend de la sélectivité de l'habitat, qui varie entre les villes et dépend de leur contexte biogéographique.
- la fragmentation de l'habitat : avec la fragmentation paysagère, les taches d'habitats deviennent plus petites et plus isolées. Si des espèces survivent à ces modifications structurelles, la fragmentation s'accompagne en général d'une disparition progressive de liens fonctionnels entres les habitats. En l'absence de liens, les espèces deviennent alors sensibles à des extinctions locales. Par exemple, les espèces avec des capacités limitées de dispersion, une faible production de graines, ou sans banque de graines, tout comme les espèces fortement tributaires du mutualisme, deviennent plus vulnérables (Pauw 2007). Si ces espèces ne sont pas en mesure de persister, leur disparition entrainera alors une simplification progressive des communautés via un appauvrissement en espèces, et l'apparition d'espèces non indigènes.
- l'environnement urbain : les caractéristiques particulières des milieux urbains (comme la pollution atmosphérique, le stress hydrique) peuvent avoir un impact sur l'apparition d'espèces aux caractéristiques écologiques et fonctionnelles adaptées à

ces nouvelles conditions dans de nouveaux habitats créés par l'urbanisation mais également sur l'apparition et la disparition d'espèces dans des habitats semi-naturels.

- la « préférence » des humains liée au choix pour un mode d'aménagement ou de gestion, par exemple : à travers l'urbanisation, un cortège de nouveaux habitats est apparu comme les parcs, les chaussées, les jardins, les pelouses, les terrains vagues ou les toits végétalisés. Les espèces qui s'y développent forment un ensemble d'espèces horticoles, parfois exotiques, et d'espèces indigènes. La préférence humaine exerce une pression sélective forte en favorisant certaines espèces au détriment d'autres. Globalement cet effet engendrera l'apparition d'espèces avec des caractéristiques écologiques différentes du pool d'espèces initiales.

Les quatre filtres d'urbanisation fonctionnant simultanément, il est difficile d'isoler les facteurs responsables de l'apparition ou de la disparition d'une espèce en particulier. Néanmoins, il est important de comprendre comment ces filtres agissent pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes urbains (McDonnell et Hahs 2009).

I.3 Pourquoi les écosystèmes urbains sont-ils originaux ?

I.3.1 Gradient d'urbanisation

1.3.1.a Développement du concept

Le concept de gradient a été développé par Gleason en 1917 pour expliquer la distribution de la végétation en fonction des changements des conditions environnementales. Les gradients environnementaux peuvent être liés à des facteurs tels que l'altitude, la profondeur, la température, etc. Ils se réfèrent soit à un transect linéaire dans l'espace ou dans le temps, soit à un ordre conceptuel fondé sur le rang des facteurs environnementaux.

Petit à petit, les chercheurs ont appliqué la méthodologie d'analyse des gradients au milieu urbain (Zipperer et Guntenspergen 2009). Mais dans les années 1990, McDonnell et Pickett vont plus loin et proposent de s'intéresser non seulement aux effets de l'urbanisation sur les espèces mais également sur les écosystèmes ainsi que, rétroactivement, aux conséquences de leurs modifications sur la société. Ils définissent ainsi le concept de gradient d'urbanisation fondé sur un modèle (**Figure I.5**) qui contient trois éléments : 1) les aspects de l'urbanisation, 2) les effets de l'urbanisation sur l'environnement biotique et abiotique, 3) les effets sur l'écosystème.

A l'inverse de nombreux gradients environnementaux (la température, l'humidité p.e.), l'urbanisation ne change pas de manière linéaire au sein d'une agglomération (McDonnell et

al. 1993). En effet, le développement des villes dépend à la fois de changements physiques, biologiques et sociaux qui sont responsables des modifications du paysage. Ces facteurs environnementaux peuvent interagir entre eux, formant ainsi un gradient complexe que l'on représente le plus souvent de manière indirecte (McDonnell et al. 1993).

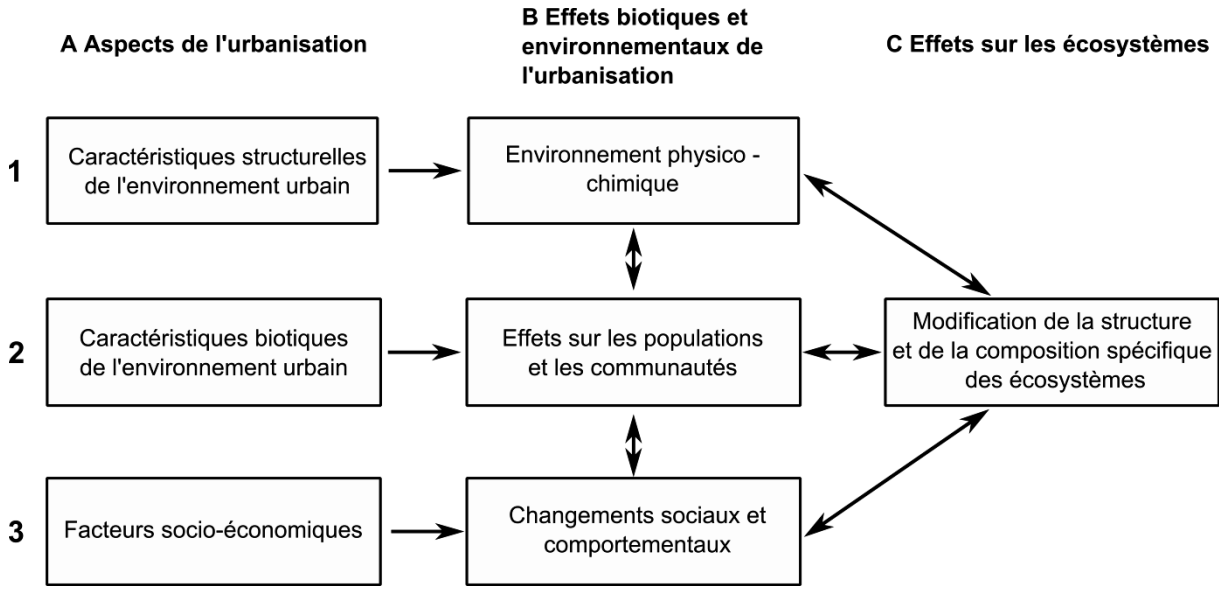

Figure I.5 Effet de l'urbanisation et impacts écologiques le long d'un gradient d'urbanisation. Les flèches indiquent les relations de causalité entre les caractéristiques du milieu urbain, les processus écologiques et des aspects socio-économiques.

1.3.1.b Évaluation de l'urbanisation

Un gradient d'urbanisation est défini par des changements chimiques ou physiques comme le climat, l'occupation du sol ou la pollution, qui affectent les réponses biotiques et abiotiques des écosystèmes (Pickett et al. 2009). Il est donc important de définir explicitement le gradient étudié à l'aide de mesures quantitatives. Ainsi en reproduisant des approches descriptives comparables il est plus aisé de confronter différents projets de manière équivalente (McDonnell and Hahs 2008).

Forman et Godron (1986) divisent le paysage urbain en 5 classes en fonction de l'intensité de l'influence anthropique. Ils décrivent ainsi l'occupation du sol le long d'un continuum reliant les espaces naturels exempts de toute activité humaine aux espaces urbains où l'influence anthropique est la plus forte. Ils conçoivent néanmoins que ces classes peuvent intégrer de petits patchs d'influence différente. En 1996, Breuste définit le niveau suburbain comme une zone tampon d'environ 10km de large autour de la ville. Pour McKinney (2002) le gradient d'urbanisation peut se traduire en gradient de « perte d'habitat » Cette perte nette

d'habitats naturels est détaillée en 4 types d'habitats dont le plus altéré (l'habitat bâti) est celui dont la présence est de plus en plus forte vers le centre urbain :

Habitat bâti : bâti, surfaces imperméabilisées (routes,etc.)
Végétation gérée : espaces verts des zones résidentielles et commerciales
Végétation rudérale : terrains vagues, terres agricoles abandonnées et espaces non gérés
Végétation naturelle : végétation « d'origine » (ni exotiques, ni invasives)

De manière encore plus précise, Clergeau et al. (2011) décrivent 4 secteurs de pression d'urbanisation regroupés en deux trois secteurs (centre, suburbain, périurbain) en se basant sur une valeur seuil de surface de végétation. Il précise également que la distinction entre urbain et périurbain est généralement déterminée par une distance moyenne entre les habitations inférieures à 200 m. McKinney (2002) propose une classification basée sur la proportion de surface imperméabilisée (**Tableau I.2**).

Tableau I.2 Caractérisation des niveaux d'urbanisation selon différents critères et stratégies d'appréciation.

Citation	Urbanisation →				
Mc Kinney (2002)	Rural surf. imperméabilisées < 20%		Suburbain 20% < surf. Imperméabilisée < 50%	Urbain surface imperméabilisée > 50%	
Clergeau et al. (2011)	Périurbain désigne l'environnement de la ville		Suburbain Surface végétalisée < 70%	Péricentre surface végétalisée < 40%	Centre-ville surface végétalisée < 15 %
Forman and Godron (1986)	Zone naturelle	Zone gérée ou cultivée	Suburbain densité de bâti faible à modérée	Urbain densité de bâti forte	

Les données utilisées pour quantifier un gradient d'urbanisation peuvent être définies à différents niveaux de précision. Certaines données, comme la proportion de surfaces bâties ou la densité de population, peuvent être relativement simples à mesurer et sont souvent facilement disponibles (McIntyre et al. 2000). Ces données démographiques, géographiques ou spatiales fournissent des précisions sur le contexte urbain d'une manière générale mais permettent également de comparer des études menées sur des lieux ou à des moments différents (McIntyre et al. 2000).

I.3.2 Conséquences écologiques de l'urbanisation

L'environnement urbain diffère des milieux naturels sous plusieurs aspects qui peuvent être regroupés en quatre catégories (McDonnell et Hahs 2009) : le changement d'occupation du sol, l'altération des caractéristiques physico-chimiques, la création de nouveaux assemblages biotiques et les modifications des régimes de perturbations (Sukopp 1998).

Les nouvelles formes d'occupation du sol apparaissent lorsque des zones auparavant végétalisées sont remplacées par de l'agriculture, des zones bâties ou imperméabilisées, des parcs ou des jardins, et que les zones relictuelles dont dépend la végétation indigène sont modifiées. Ces modifications peuvent entrainer des pertes complètes de l'habitat naturel, remplacé par des structures construites dans le centre-ville. Ces modifications peuvent également conduire à l'apparition de nouveaux habitats qui peuvent être utilisés directement par certains biotes. La plupart du temps, la composition paysagère des milieux urbains se diversifie (Alberti et al. 2001). Néanmoins, cette augmentation de la diversité paysagère entraine une diminution de la taille des taches d'habitat et une augmentation de la densité de toutes les formes d'occupation du sol, ce qui rend l'environnement urbain très hétérogène.

L'urbanisation altère également l'environnement abiotique et plus particulièrement le climat, le sol, l'air et l'eau qui répondent aux impacts anthropiques de manière beaucoup plus forte que dans les régions rurales. Par exemple, les conditions climatiques au sein d'une ville peuvent varier considérablement selon le type de construction, l'importance de l'imperméabilisation et la distance à des grandes zones végétalisées (Sukopp 2004). L'usage de véhicules et la proximité de zones industrielles sont aussi responsables de nombreuses sources de pollution comme des concentrations élevées de CO_2, de NOx, de métaux lourds et d'hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) dans l'air et dans les sols. De plus, outre des effets indirects des changements liés à l'habitat sur les espèces, l'urbanisation affecte directement les espèces avec l'introduction d'espèces nouvelles, animales ou végétales, qui contribuent à la formation de nouvelles interactions (Atkinson et Cameron 1993).

D'une manière générale, la tendance est au déclin des espèces indigènes et à l'essor des espèces non indigènes, ce qui a tendance à favoriser une richesse spécifique relativement élevée en milieu urbain (Kowarik 2011) et à engendrer un évolution vers une progressive homogénéisation biotique (similitude accrue de la composition des espèces entre des sites distincts) (McKinney et Lockwood 1999). Néanmoins, des études ont montré, au contraire, une plus grande hétérogénéité des espèces indigènes dans les zones urbaines que dans les

sites ruraux (Kühn et Klotz 2006), ce qui indique que l'homogénéisation biotique semble d'avantage être associée à des conditions locales (Elmqvist et al. 2013) et ne peut pas être généralisée (Hahs et McDonnell 2016). L'environnement urbain n'affecte pas uniquement les gains et les pertes d'espèces (Williams et al. 2009) mais agit également comme un filtre pour les traits écologiques et fonctionnels des végétaux, ce qui affecte directement la survie des espèces en milieu urbain. Sur le même principe que l'homogénéisation biotique, Olden et al. (2004) ont émis l'hypothèse d'une homogénéisation fonctionnelle selon laquelle l'augmentation de la similitude fonctionnelle serait due à la simplification des communautés par la perte d'espèces spécialistes et le gain d'espèces généralistes. Par exemple, les perturbations régulières des habitats en milieu urbain (compactage des sols avec le piétinement, remaniement des sols, eutrophisation, élévation du pH) auraient tendance à favoriser des espèces bisannuelles à stratégie C (compétitive) ou vivace, pollinisées par le vent, dont la dispersion est réalisée de manière végétative ou par des graines principalement dispersées par le vent (Lososová et al. 2006). De plus, ces espèces ont une forte demande pour la lumière et les nutriments (Lososová et al. 2006).

I.3.3 Qu'est-ce qu'un corridor fluvial urbain?

I.3.3.a Les corridors, des systèmes fonctionnels

Le terme « corridor » est utilisé souvent sans définition explicite dans la littérature (Hess et Fischer 2001). La précision de la définition dérive d'un certain nombre de fonctions écologiques : l'habitat (permanent ou temporaire), conduit ou couloir pour la dissémination des espèces, filtre, barrière, source (des individus émanent du corridor) ou puits (les organismes pénètrent dans le corridor, mais n'y survivent ou n'y restent pas) (**Figure I.6**).

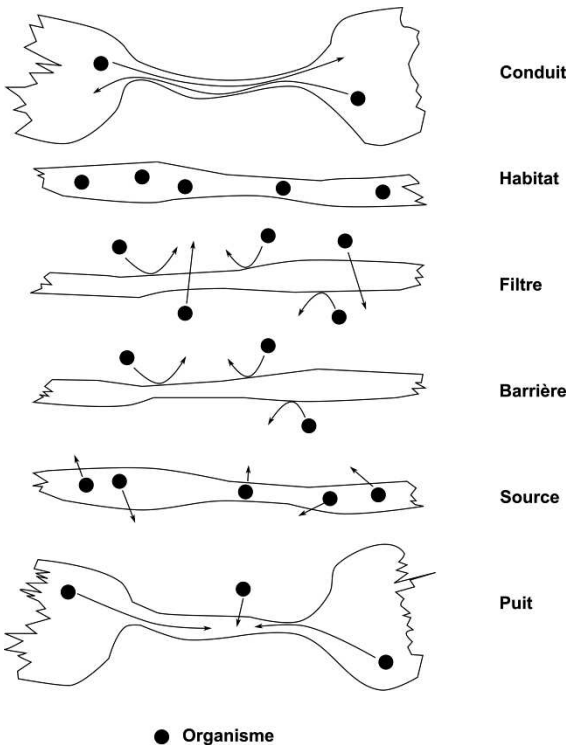

Figure I.6 Les six rôles possibles joués par les corridors selon Forman et Godron (1986).

Dans un contexte d'urbanisation croissante, où la ville ne forme plus une unité géographique propre séparée de l'environnement rural mais interagit avec lui, les corridors fluviaux qui

traversent les villes assurent la seule connexion structurale avec les zones rurales. Les fonctions d'habitat et de conduit, souvent associées (Hess et Fischer 2001), sont donc primordiales et le maintien de l'intégrité du corridor fluvial est une condition nécessaire pour préserver le fonctionnement de cet écosystème et la biodiversité qu'il abrite. Certaines études ont montré que, si un corridor fournit un habitat adapté pour une espèce donnée, alors il en facilite également la dispersion (Bennett et al. 1994 ; Downes et al. 1997) ; d'autres que la fonction du corridor est de fournir au moins un passage, sinon un habitat et un passage (Hess et Fischer 2001). Le continuum formé par les habitats des corridors fluviaux offre ainsi des voies de circulation et des lieux de vie pour bon nombre d'espèces aquatiques et terrestres.

I.3.3.b Les corridors fluviaux, des écosystèmes complexes

A la frontière entre terre et eau, les corridors fluviaux ne sont pas toujours faciles à définir précisément parce que les phénomènes qui s'y déroulent se traduisent par une hétérogénéité plus ou moins marquée (Girel 1991). Les corridors fluviaux englobent le cours d'eau et une partie du paysage terrestre jusqu'à la ligne des hautes eaux où la végétation peut être influencée par des inondations ou des remontées de nappe phréatique (Naiman et al. 1993 ; Naiman et Decamps 1997). La largeur de la zone riveraine, le fonctionnement de l'écosystème « rivière » et la biodiversité qu'il abrite (Van Looy et al. 2014) sont liés à la taille du cours d'eau, à sa position dans le bassin versant, au régime hydrologique, aux caractéristiques géologiques et géomorphologiques. La zone riveraine peut être intégrée dans la forêt adjacente, par exemple dans les ruisseaux de tête, ou elle peut être formée d'une bande distincte de végétation dont la largeur dépend du contexte paysager et du régime de perturbation naturelle. La diversité écologique des milieux riverains est maintenue par un régime de perturbations naturelles (érosion, transport de sédiments, inondation) qui a lieu à des échelles spatiales et temporelles variées (Naiman et al. 1993). Ce régime de perturbation détermine une forte hétérogénéité spatiale qui, à son tour, détermine des stratégies fonctionnelles diverses des organismes vivants.

Les rivières sont donc des milieux hétérogènes, dynamiques et mobiles dans l'espace et dans le temps. La végétation est soumise à des inondations plus ou moins régulières, à l'érosion, à l'abrasion, et à des périodes de sécheresse, c'est pourquoi les communautés végétales riveraines sont composées d'espèces spécialisées et adaptées à des conditions écologiques parfois extrêmes. Une succession végétale se met en place, où les espèces qui se remplacent dans le temps présentent des stratégies particulières liées à la fréquence et/ou à l'intensité des crues. Ainsi, Naiman et Decamps (1997) regroupent les plantes en grandes catégories d'adaptations fonctionnelles essentiellement liées au succès de

reproduction : les *invader*, qui produisent un grand nombre de propagules pour coloniser les substrats alluviaux ; les *endurer*, qui repoussent après enfouissement ou inondation et dont la multiplication est principalement végétative ; les *resister*, qui résistent aux inondations pendant leur période de croissance ; et les *avoider*, qui ne survivent pas. En effet, les caractéristiques de reproduction des plantes riveraines sont un compromis entre la reproduction sexuée et asexuée, la taille des graines, le calendrier de la dormance, le moment de la dispersion des graines, les mécanismes de dispersion des graines et la longévité (Naiman et Decamps 1997). Par exemple, certaines espèces comme celles des genres *Populus* ou *Salix*, dispersent leurs graines au moment du retrait des eaux de crue, s'assurant ainsi une pépinière humide pour la germination et la colonisation. De nombreuses espèces utilisent également le transport par l'eau (hydrochorie) et la dispersion à l'aide de fragments végétatifs (Nilsson et al. 1991 ; Johansson et al. 1996 ; Nilsson et al. 2010). Ces espèces qui colonisent les sédiments fraichement déposés par les inondations sont principalement des espèces pionnières, dites à bois tendre appartenant surtout à la famille des Salicacées (*Salix*, *Populus*), voire des Betulacées (*Alnus*, *Betula*) (Piégay et al. 2003). Leur longévité dépend étroitement de l'intensité et de la fréquence des inondations. Si elles ne sont pas détruites par une inondation, ces communautés évoluent vers de nouvelles communautés à bois dur, associant Chêne, Orme et Frêne (Piégay et al. 2003). Cette succession végétale se superpose à une zonation spatiale : on observe alors en bord des cours d'eau des communautés d'espèces pionnières, puis en s'éloignant du cours d'eau le stade intermédiaire, et enfin, en marge de la plaine d'inondation, des communautés à bois dur.

I.3.3.c Les corridors fluviaux urbains, des écosystèmes perturbés

Si certains processus écologiques sont les mêmes dans un environnement naturel et dans un environnement anthropisé, d'autres sont directement liés aux changements induits par des activités humaines. Ainsi, en milieu urbain, les corridors fluviaux sont perturbés par des aménagements ponctuels ou linéaires. Ces aménagements restreignent la fluctuation de la largeur du lit du cours d'eau et suppriment les possibilités de débordement des eaux et donc les surfaces inondées, toutes conditions nécessaires pour le maintien de la biodiversité des systèmes riverains.

Les conditions hydrologiques sont donc modifiées ce qui a pour conséquence notamment d'inciser (érosion verticale) le lit des cours d'eau et d'entrainer un abaissement du niveau de la nappe souterraine (**Figure I.7**). Les échanges rivière-nappe disparaissent alors, ce qui diminue l'humidité du sol, diminution encore accentuée par l'imperméabilisation des sols le

long des berges. Ces modifications entrainent inévitablement des changements dans la composition de la communauté végétale riveraine.

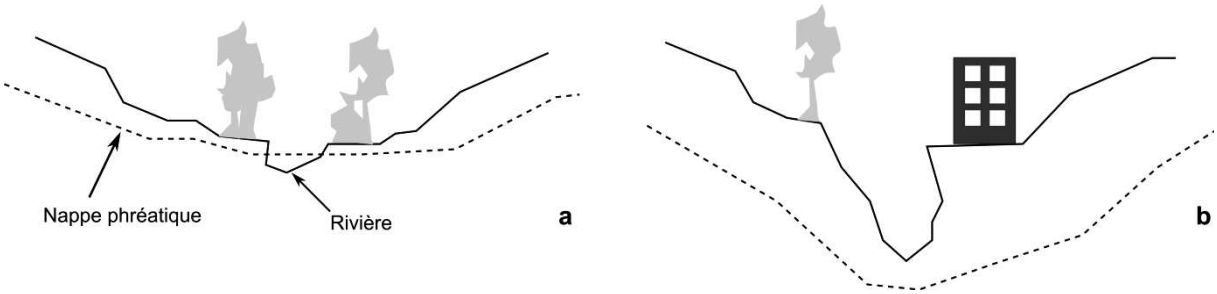

Figure I.7 Schéma conceptuel représentant une rivière et sa zone riveraine dans un contexte « naturel » et dans un contexte urbain, en coupe transversale. Conséquence de l'incision du lit de la rivière sur la profondeur du niveau de la nappe.

I.4. Caractéristiques des sites d'étude : la Bruche et l'hydrosystème Rhin Tortu - Ziegelwasser

1.4.1 Une armature végétale indissociable de la présence de l'eau

Adossée au Rhin, l'Eurométropole de Strasbourg est façonnée par de nombreuses rivières (l'Ill, la Bruche, le Rhin Tortu, etc.), d'anciens bras du Rhin et des canaux artificiels. Cette structuration dominée par l'omniprésence de l'eau infuse la presque totalité des quartiers et des communes, leur conférant à la fois un lien commun et des identités spécifiques. En dépit des nombreux aménagements des rivières (aménagements ponctuels ou linéaires), de la réalisation de canaux et du développement du bâti, ce réseau hydrographique dense et structurant est le support d'une armature végétale importante. Plusieurs de ces cours d'eau ou tronçons de rivières présentent une bonne qualité écologique. Les berges aménagées par l'homme ou conservées en l'état s'étalent sur environ 26 km le long de l'Ill, du Rhin Tortu, de la Bruche, notamment.

Des massifs forestiers importants liés aux cours d'eau occupent la partie amont (les forêts du Neuhof et d'Illkirch-Graffenstaden) et aval (la forêt de la Robertsau) du territoire de l'Eurométropole de Strasbourg. Sur cet héritage naturel se sont greffés des espaces végétalisés façonnés par l'homme comme les parcs, les jardins urbains et les jardins familiaux. Les lieux les plus connus sont les parcs qui représentent environ 110 ha mais

l'espace vert se niche également au pied des arbres sur quelques mètres carrés. A ces espaces de végétation marquée s'ajoutent également la végétation linéaire (haies, ripisylve) et la végétation discontinue des bosquets, des arbres isolés, des parterres et des terrasses végétalisées. Depuis 2008, les produits phytosanitaires ne sont plus utilisés pour l'entretien courant de l'espace public dont les espaces verts ; cette évolution des pratiques de gestion a modifié l'aspect de la ville et depuis, la flore spontanée se développe dans tous les interstices.

1.4.2 Contexte physique et fonctionnement climatique

Le territoire de l'Eurométropole de Strasbourg présente un modèle de plaine avec un faible dénivelé. Les altitudes varient en moyenne de 140 mètres à l'Est à 180 mètres à l'Ouest. En effet, ce territoire se situe dans l'espace géologique de la basse plaine alluviale du Rhin qui correspond à l'ancien champ d'inondation du fleuve avant la correction de son cours au milieu du 19ème siècle (**Figure I.8**). Il est composé d'une forte épaisseur d'alluvions grossières (galets, cailloux, sables) déposées par le Rhin, par la Bruche et l'Ill mais aussi de limons de débordements. Tout au long de l'ère Quaternaire, le Rhin et ses affluents ont accumulé des alluvions sur des épaisseurs allant jusqu'à 80 mètres au niveau de l'Eurométropole. Les alluvions rhénanes (galets, sables riches en calcaire) renferment une nappe phréatique d'une puissance considérable qui s'écoule vers le Nord et qui se situe à une profondeur n'atteignant parfois pas deux mètres.

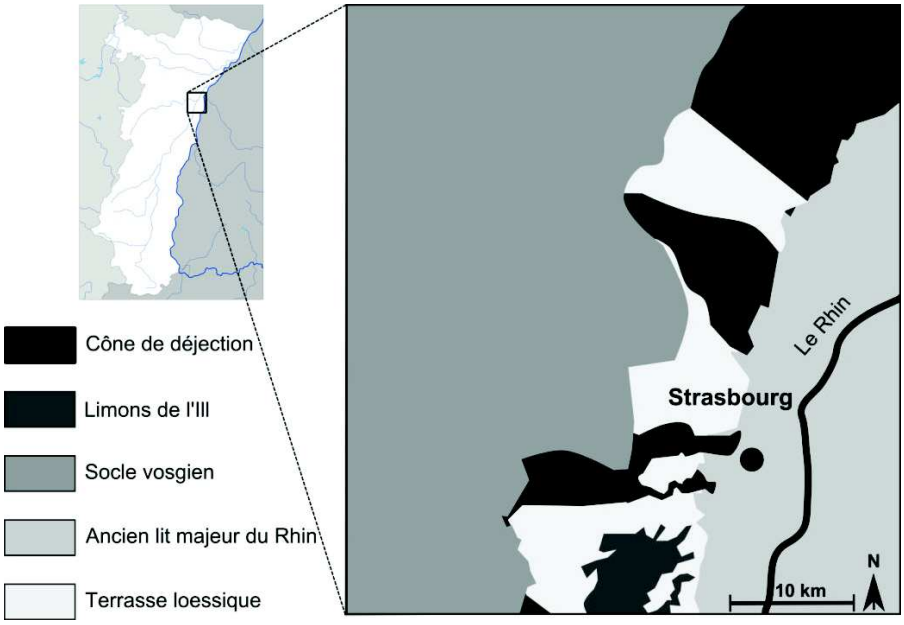

Figure I.8 Morphologie de la plaine du Rhin adapté de Birtler et Elsass (2006). Zoom sur le secteur autour de l'Eurométropole de Strasbourg.

Le territoire de l'Eurométropole de Strasbourg bénéficie d'un climat semi continental sec (Jongman 1990) fortement marqué par la topographie. D'une part, le fossé rhénan est situé plus bas en altitude que les régions environnantes et d'autre part, il est ouvert vers la mer Méditerranée par la Trouée de Belfort. Les masses d'air humide et chaud peuvent ainsi circuler jusque dans le fossé rhénan. La pluviométrie annuelle est relativement faible (comprise entre 600 et 800 mm par an) avec des précipitations maximales d'avril à juin et des précipitations minimales de janvier à avril (**Figure I.9**). Les hivers sont froids et les étés secs et chauds : l'amplitude thermique moyenne annuelle est importante (environ 18°C) et s'accentue en milieu urbain. La plaine d'Alsace est peu ventilée du fait de la présence des massifs des Vosges et de la Forêt Noire de part et d'autre du Rhin, qui protègent la vallée rhénane des flux d'air froid provenant d'autres directions. Les vents dominants de Sud et du Nord sont en lien avec l'orientation du fossé rhénan. La vitesse moyenne annuelle du vent est d'environ 2,2 m/s.

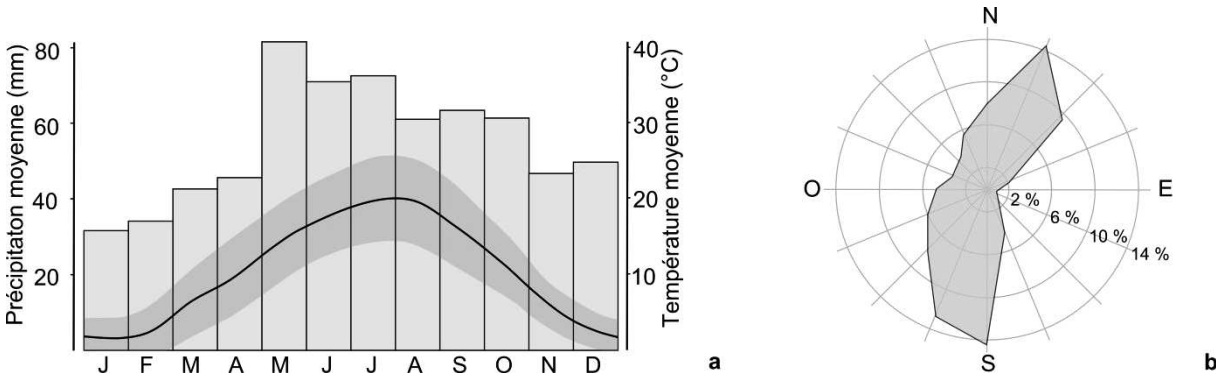

Figure I.9 Diagramme ombrothermique et distribution des vents. (a) Représentation graphique des températures moyennes estimées et des quantités de précipitations moyennes mensuelles à Strasbourg sur la période 1981-2010 (source Météo France, données obtenues via nom-des-nuages.perso.sfr.fr). (b) Distribution de la fréquence des vents : la longueur des segments est proportionnel à la fréquence des vitesses dans la direction donnée, basée sur des observations de la station météo à Strasbourg-Entzheim.

1.4.3 Caractéristiques écologiques des sites d'étude

Deux cours d'eau, la Bruche et l'hydrosystème Rhin Tortu – Ziegelwasser, ont été étudiés dans leur partie aval la plus urbaine au sein de l'Eurométropole de Strasbourg (**Figure I.10**). Ces deux tronçons de cours d'eau, aux conditions géographiques contrastées, traversent des zones très diversifiés (jardins familiaux, parcs, voies de communication, voies ferrées, zones fortement urbanisées, zones industrielles et de loisirs, zones agricoles, etc.).

La Bruche met en relation Strasbourg avec les contreforts vosgiens et le Ried de la Bruche et l'hydrosystème Rhin Tortu – Ziegelwasser relie Strasbourg aux forêts et prairies de la plaine rhénane. Sur le territoire de l'Eurométropole, le lit majeur et les milieux humides associés de la Bruche sont délimités en ZNIEFF (Zones Naturelles d'Intérêt Écologique Faunistique et Floristique) de type 1. En complément, des ZNIEFF de type 2 désignent des ensembles plus vastes comme la vallée du Rhin Tortu et celle de la Bruche.

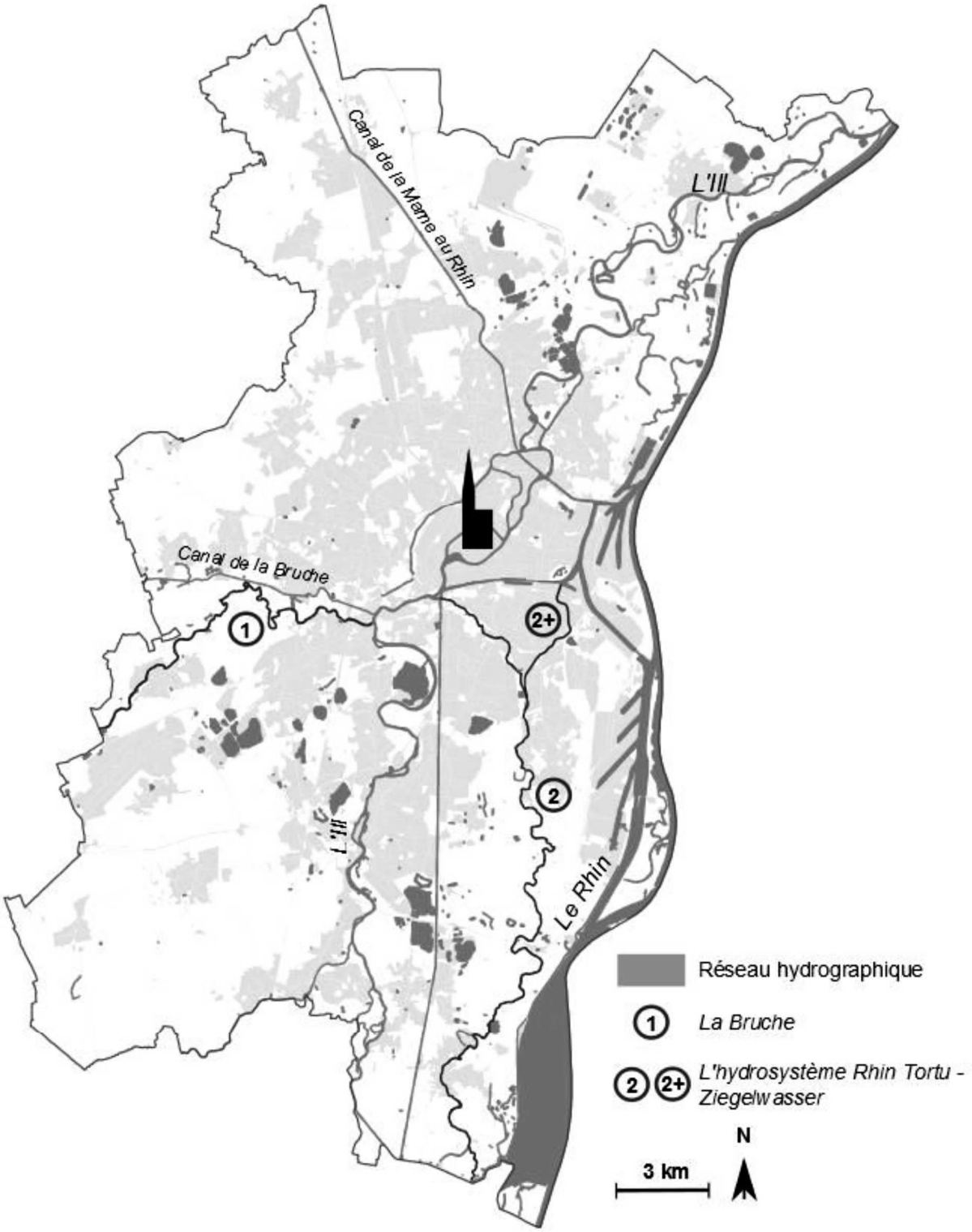

Figure I.10 Localisation des sites d'étude au sein de l'Eurométropole de Strasbourg.

1.4.3.a La Bruche

La Bruche prend sa source dans le massif du Climont (Vosges). Après un parcours de 75 km, elle se jette dans l'Ill à Strasbourg. Le tracé de la Bruche a évolué ces derniers siècles, en particulier avec la construction du canal de la Bruche en 1681. La Bruche avait alors deux bras principaux : le bras le plus au nord a été canalisé tandis que le cours principal a été reporté plus au sud. La Bruche se caractérise par une dynamique active de rivière à méandres mobiles à la faveur d'une diminution très marquée de la pente du profil en long avec des débits compris entre 5 et 12 m^3 / sec. Le modelé des berges est variable : pentes douces dans les parties concaves et abruptes avec une hauteur allant jusqu'à 5 à 6 mètres dans les parties convexes. Les ripisylves linéaires sont fortement soumises aux effets d'écotone avec des juxtapositions des différents stades des séries alluviales. Par exemple, le stade pionnier est représenté par le Saule fragile, le Saule blanc, et leurs hybrides, le Peuplier noir (parfois avec l'Aulne glutineux). Ce stade accueille également des néophytes comme le Sumac de Virginie, le Robinier faux-acacia et l'Érable negundo. Dans cette formation pionnière, la pression sélective est encore faible et la végétation exotique peut s'exprimer : ainsi, les draperies lianescentes sont représentées moins par la Clématite indigène que par la Vigne vierge et la Renouée du Japon forment de larges fourrés. Les communautés pionnières des bancs alluviaux encore existants dans le lit de la Bruche sont riches en espèces, alors que les mégaphorbiaies plus évoluées sont plus pauvres avec des espèces dominantes très abondantes comme la Balsamine de l'Himalaya et l'Ortie. Les terrasses hautes moins souvent inondées accueillent des formations à bois dur (Aulne glutineux, Charme, Cerisier à grappes, Merisier, Érable champêtre, Orme).

1.4.3.b L'hydrosystème Rhin Tortu – Ziegelwasser

Le nom de « Rhin tortu » ou « Krumme Rhein » en dialecte alsacien, tient aux nombreux méandres de cette rivière au cours très sinueux, « tortu » signifiant tortueux. Le réseau du Rhin Tortu est complexe : alimenté au Sud par deux anciens bras du Rhin, l'Altrhein et le Thumenrhein, il s'écoule vers le Nord puis se subdivise en deux bras, le Schwarzwasser et le Fortsrhein, qui se rejoignent pour former le Rhin Tortu. Dans Strasbourg, il se subdivise donnant le Ziegelwasser à l'Est et le cours principal à l'Ouest, qui se jette dans l'Ill. Son parcours très sinueux, de plus de 22 km, reste à peu près identique à celui d'autrefois. La dynamique fluviale de la rivière est faible et les débits entièrement contrôlés sur l'ensemble du réseau sont au maximum de 7 à 9 m^3/s. (Plan Local d'Urbanisme de l'Eurométropole de Strasbourg 2016). Sur la plus grande partie du linéaire, les berges sont basses, stables et en matériaux naturels. La ripisylve est généralement peu fournie et de structure arborescente simplifiée, en particulier en secteur urbain où sont mélangées des espèces de stades plus ou moins âgés (Aulnes, Peupliers, Frênes, Chêne). Dans certains secteurs, la ripisylve est

directement liée à des massifs forestiers de types forêts alluviales, caractérisés par la présence d'Aulnes, d'Ormes et de Frênes, parfois de Saules blanc ou fragiles.

La Bruche et le Rhin Tortu, des éléments structurants de la trame verte et bleue

La Bruche constitue (avec la Souffel) un des rares axes transversaux du département du Bas-Rhin permettant des liaisons Ouest-Est, des Vosges jusqu'au centre de l'agglomération strasbourgeoise. Le Rhin Tortu est quant à lui un bon élément de corridors linéaires : la ripisylve est le plus souvent peu large mais continue, associée à des bandes enherbées et en lien avec d'autres milieux comme des prairies. Ces deux rivières contournent généralement les villages et rencontrent ainsi relativement peu d'obstacles interrompant leur cours ou leur végétation rivulaire. Ces deux corridors participent à la structure globale du territoire et permettent une mise en réseau des territoires. En effet, ils traversent des zones identifiés comme réservoirs majeurs de biodiversité à enjeu national (le massif forestier de Strasbourg-Neuhof/Illkirch-Graffenstaden reconnue comme Réserve Naturelle Nationale, RNN) et régional (la plaine inondable de la Bruche est inscrite dans le Schéma Régional de Cohérence Ecologique, SRCE). Dans ce contexte, la Bruche a été reconnue corridor écologique majeur en milieu urbain et le Rhin Tortu est identifié comme corridor écologique à enjeu régional. A ce titre, ils sont inscrits dans la Trame Verte et Bleue de l'Eurométropole de Strasbourg (**Figure I.11**). En effet, la loi « Grenelle 2 » portant engagement national pour l'environnement, (1) rappelle que les corridors fluviaux en tant que structures linéaires participent à la préservation de la biodiversité en facilitant la circulation des espèces, et (2) intègre l'objectif de continuité écologique dans les plans locaux d'urbanisme. La conservation des corridors fluviaux implique donc que l'espace rural, les cours d'eau et les zones urbaines demeurent ou redeviennent lorsque c'est possible des espaces de nature fonctionnels.

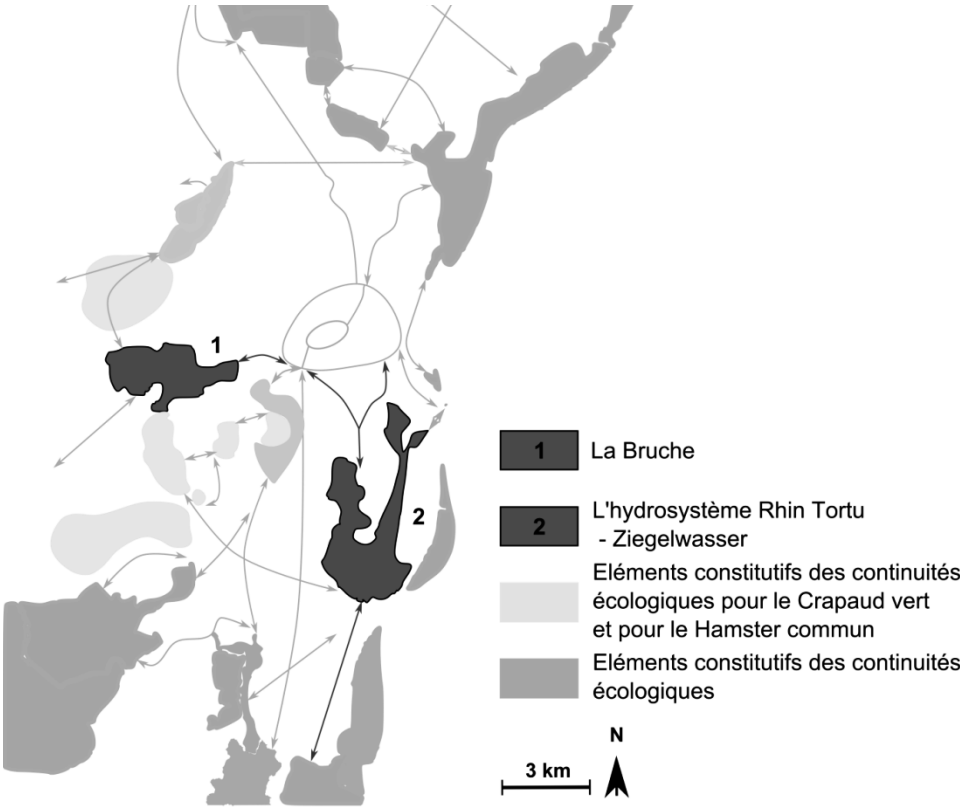

Figure I.11 Cartographie de la Trame Verte et Bleue de l'Eurométropole de Strasbourg et localisation de la Bruche et de l'hydrosystème Rhin Tortu – Ziegelwasser. (modifié à partir de ADEUS, 2014 : Source : fond CUS, 2012 ; Région Alsace SRCE, 2012 ; CUS BD Végétation, 2012 ; BD ZDH CUS 2012 ; DREAL Alsace ; Ecoscop ; Ecolor ; Odonat)

I.5 Conclusion

À partir des différents concepts et perspectives développées en écologie urbaine, l'enjeu de cette thèse est d'étudier les liens entre les caractéristiques de l'urbanisation et les processus écologiques, en se concentrant sur la végétation riveraine des cours d'eau. La comparaison de deux corridors fluviaux avec des paysages ayant une composition et une configuration similaires, la mise en place de dispositifs d'évaluation à court (chapitre 1, 2 et 3) et à moyen terme (chapitre 4, 5), ainsi que des approches statistiques (exploratoire et inférentielle) et de modélisation spatiale ont contribué à examiner les effets de l'urbanisation sur la biodiversité et à dresser un état des lieux dynamique sur le territoire de l'Eurométropole de Strasbourg.

L'Eurométropole de Strasbourg vue comme un modèle de recherche

Ce travail s'insère dans la thématique « Biodiversité Urbaine » de la Zone Atelier Environnementale Urbaine de Strasbourg (ZAEU). Une "zone atelier " est un dispositif de recherche interdisciplinaire à dimension régionale. Elle a pour objet l'étude et la compréhension des relations entre une société et son environnement, en lien avec les questions sociétales d'intérêt national. Les objectifs de la ZAEU sont d'approfondir les connaissances recueillies sur le territoire alsacien et de développer des actions renforçant leur acquisition, analyse, modélisation et représentation afin de comprendre quels sont les effets de l'urbanisation sur les éléments des systèmes biotiques et abiotiques. Le site de la ZAEU s'étend sur le territoire de l'Eurométropole de Strasbourg (aujourd'hui prolongé à l'ensemble des zones urbaines du territoire alsacien). Son fonctionnement tourne autour d'actions de recherche menées par divers groupes interdisciplinaires. En effet, la compréhension du système urbain ne peut pas se faire sans prendre en compte le facteur humain. Il est donc essentiel que les sciences sociales, comportementales et économiques participent à l'effort de compréhension de cet écosystème (**Figure I.12**). L'étude des villes en tant que système écologique présente des opportunités pour les avancées théoriques en écologie, mais ces avancées ne peuvent être

réalisées sans l'intégration des sciences sociales (Grimm et al. 2000). L'enjeu de la zone atelier environnementale urbaine est de comprendre comment les humains influencent l'écosystème urbain afin de développer un modèle socio-écologique que les décideurs, les urbanistes et les gestionnaires peuvent utiliser pour accompagner les politiques publique vers une ville durable.

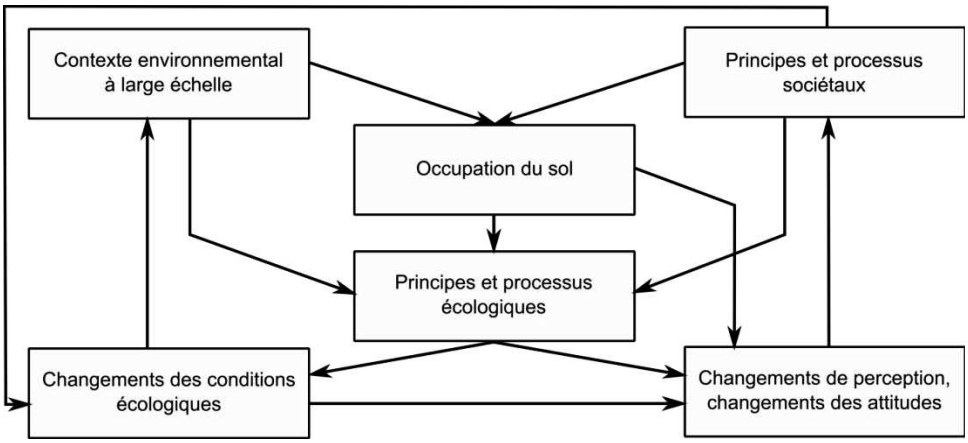

Figure I.12 Schéma conceptuel pour l'intégration des systèmes écologiques et sociaux dans les milieux urbains selon Grimm et al. 2000. Les boîtes représentent les variables et les flèches représentent les interactions et rétroactions.

CHAPITRE 1

Plant ecological traits highlight the effects of landscape on riparian plant communities along an urban-rural gradient

Eugénie SCHWOERTZIG, Nicolas POULIN, Laurent HARDION, Michèle TRÉMOLIÈRES

(publié en 2016 dans *Ecological Indicators* 61:568-576 DOI 10.1016/j.ecolind.2015.10.008)

1.1 Contexte

L'urbanisation crée un environnement particulier où les conditions abiotiques et les ressources indispensables à la végétation (intensité de la lumière, disponibilité en eau, pH du sol...) sont modifiées par rapport aux zones environnantes. Pour une communauté végétale donnée, ces effets peuvent être appréhendés à l'aide de traits écologiques. Se pose alors la question cruciale de la mesure des effets observés en réponse au fonctionnement des écosystèmes (Ricotta et Moretti 2011).

Pour comprendre l'effet du paysage urbain sur la structure de la végétation riveraine, les communautés végétales le long de la Bruche ont été analysées à l'aide de deux indices (Figure T1.1) : ces deux indices sont-ils complémentaires pour décrire les changements de fonctionnalité le long d'un gradient d'urbanisation ?

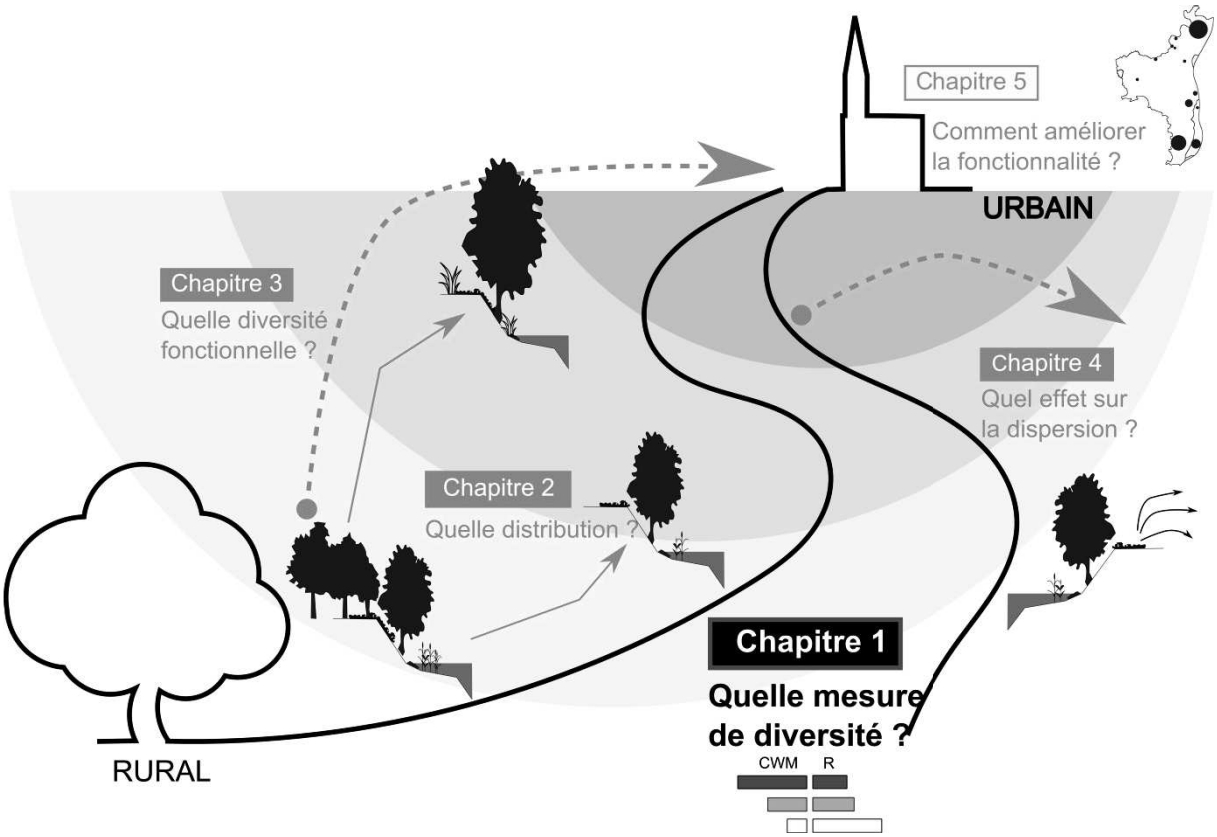

Figure 1.1 Représentation du chapitre 1 dans le schéma général d'organisation de la thèse.

1.2 Résumé

Pour comprendre les effets des deux principales composantes du paysage (la matrice paysagère et le corridor fluvial lui-même) sur la structure de la végétation, on a mesuré les traits écologiques d'une communauté d'espèces. Deux indices ont été testés : l'un mesure la diversité fonctionnelle à l'aide d'un indice de richesse en ne prenant en compte que les espèces ayant une préférence écologique forte pour le trait considéré, l'autre calcule l'indice « community weighted mean » (CWM), c'est à dire la moyenne des valeurs de traits pondérée par les abondances de chaque espèce au sein de la communauté. Pour répondre aux principales contraintes écologiques des zones riveraines, les traits choisis se rapportent à l'humidité, à la disponibilité en lumière et à l'acidité du sol.

Cette partie révèle l'importance du choix de l'indice pour comprendre l'effet de l'urbanisation. Si l'indice de richesse augmente globalement avec l'urbanisation quel que soit le trait écologique considéré, on constate que, pour ces mêmes traits, le CWM diminue. Ce ne sont pas non plus les mêmes composantes paysagères qui permettent d'expliquer leur variation. Cette comparaison met en lumière l'importance de la configuration du corridor sur la composition des communautés et celle de la matrice sur la sélection de nouvelles espèces.

1.3 Introduction

The expansion of cities leads to a complex mosaic of biological and physical patches in a matrix of massive and extensive infrastructures (Zipperer et al. 2000).This “created by man” environment spreads across natural areas (McDonnell and Pickett 1990), often without a clear boundary between urban and natural or semi-natural areas (Clergeau et al. 2006). Consequently, small vegetated patches including remnant natural areas and novel urban environments such as parks and gardens have replaced the large agricultural and semi-natural areas. These patches are often isolated from each other and are under the influence of a set of selective pressures (Williams et al. 2009). In this context, corridors, such as riparian corridors, become an interesting tool to mitigate landscape fragmentation and preserve biodiversity by enhancing flora and fauna dispersals from one area to another (Hess and Fischer 2001).

Riparian corridors are recognized as biological-ways or greenways (Bryant 2006) for maintaining and restoring connectivity within urban and peri-urban landscape in conservation plans. It led to the integration of criteria for landscape connectivity into land use planning. However, integrating green and blue ways requires a better understanding of urban ecological processes from the rural to the urban center area. Riparian areas have been recognized for their high level of biodiversity related to flood regimes and to geomorphic channel processes (Naiman et al. 1993), but urbanization has led to significant changes in diversity and species richness of riparian plant communities (Meek et al. 2010). Indeed, urban riparian corridors are commonly characterized by narrow strips of vegetation alongside watercourses creating a spatially homogeneous environment. However some species specific to riparian areas are present at least in at least 50% of the studied urban sites(Oneal and Rotenberry 2008a) (Oneal and Rotenberry 2008). Urban development can promote an increase in species richness, most often through the addition of non-native species that benefit from urban disturbances (Burton et al. 2005; Pennington et al. 2010). This addition also slows down the establishment of native species (Moffatt et al., 2004).

The study of species communities along riparian corridors firstly focused on the physical features of corridors such as their width (Spackman and Hughes 1995; Rodewald and Bakermans 2006) or their soil type (Ives et al. 2011). In addition, urban impacts are usually studied applying the “gradient paradigm” which supposes that environmental variations are ordered in space and dependent on land cover changes (McDonnell and Pickett 1990; McKinney 2002). Landscape parameters then often focus on the matrix’s composition (e.g., land-use classes, distance to nearest road), soil properties or demographic data (Moffatt et al. 2004; Burton et al. 2005; Hahs and McDonnell 2006; Oneal and Rotenberry 2008;

Pennington et al. 2010). Indeed, previous experiments showed how landscape linkage depends on the landscape surrounding (Baum et al. 2004) and how habitat configuration and matrix structure could interact to facilitate species movement (Fletcher Jr et al. 2014).

To study the impact of urbanized landscape on riparian plant communities, previous studies standardly used species richness, Shannon diversity index or evenness as testing variables, revealing taxonomic modifications rather than real functional changes. In fact the range and the distribution of values within single traits frequently provide the most appropriate information to analyze the relationships between community structure and ecosystem processes (Lavorel and Garnier 2002; Lizée et al., 2011). Indeed, the distribution of traits will better describe the community's functional composition and diversity than any other index based solely on species richness or on species abundance distributions (Norberg 2004; Ricotta and Moretti 2011). The concept of plant functional type suggests that species can be grouped according to common responses to the environment (Lavorel and Garnier 2002). It also helps to understand how plant species are sorted according to the nature of environmental gradient (Garnier and Navas 2012). In the present study, changes in plant functional type were assessed using an indicator value related to moisture change, soil alteration and light requirement (Landolt et al. 2010), indirectly providing information about environmental variables (Schaffers and Sỳkora 2000; Diekmann 2003; Douda 2010).

Many studies focused on broad-scales (Moffatt et al. 2004; Oneal and Rotenberry 2008), whereas we chose to study the impact of the urban landscape on plant communities along a riparian corridor on a local scale in order to examine the environmental effect of the urban dynamic. Based on structural and functional aspects of the corridor, one can assume that riparian species and their ecological traits distribution is both affected by the structural features of the corridor, such as width and distance to the nearest natural area, and by the surrounding landscape, *i.e.*, the neighboring matrix's composition and configuration (Hess and Fischer 2001).To test this hypothesis, the emphasis was put on the riparian area along the Bruche River, within the metropolitan area of Strasbourg (North Eastern France). Specific objectives were to: (1) test if the function of habitat of the corridor for the riparian species would rather be affected by the surrounding matrix or by structural features of the corridor, (2) determine the effects of corridor *vs.* matrix's features on community-level traits, and (3) evaluate the effective contribution of plant ecological types in the understanding of changes of riparian plant communities in response to urbanization.

1.4 Materials and methods

1.4.1 Study site

The study was carried out in the metropolitan area of Strasbourg (48°35'N, 7°45'E) in the North Eastern region of France. Strasbourg and its conurbation occupy an area of 78.26 km² in the floodplain of the Rhine River delimited by the Vosges Mountains on the East and by the Black Forest Mountains, Germany, on the West. The climate is characterized by annual precipitation between 600mm and 800mm per year, cold and dry winters and hot summers. Recent urbanization has developed around an important hydrographical network composed of the main tributary of the Rhine River, the Ill River and its secondary tributary the Bruche River and numerous artificial channels. This situation offers a large number of potential habitats but also potential ways of dispersal.

The study was conducted at a local-scale, focusing on15 sites located along the Bruche River in Eastern Strasbourg (**Figure 1.2**). The Bruche River connects the Vosges Mountains to Strasbourg along a functional flooding area with geomorphological dynamics. However the bed of the Bruche River has undergone many adjustments in recent decades as it gets closer to the city. Its hydrological regime is pluvio-oceanic, *i.e* high water in winter and low water in summer, and flooding generally occurs from March to April. The soil is composed of cobbled to sandy alluvial deposits with siliceous trend. The riparian area is narrow and offers a continuous forested strip associated to lateral meadows or cultivated areas. The riparian forested habitat is composed of a post-pioneer vegetation with willows, poplars and alders under which grows an often exuberant nitrophilous herbaceous flora (Schnitzler et al. 2003). Study sites were identified along an urban-rural land use gradient using aerial photos taken in 2007 (IGN 2007). Selected sites are located between the river confluence (near the urban center) and the limits of the Strasbourg conurbation. In order to keep reproducible hydrogeomorphological conditions, the sites were selected out of still mobile meanders.

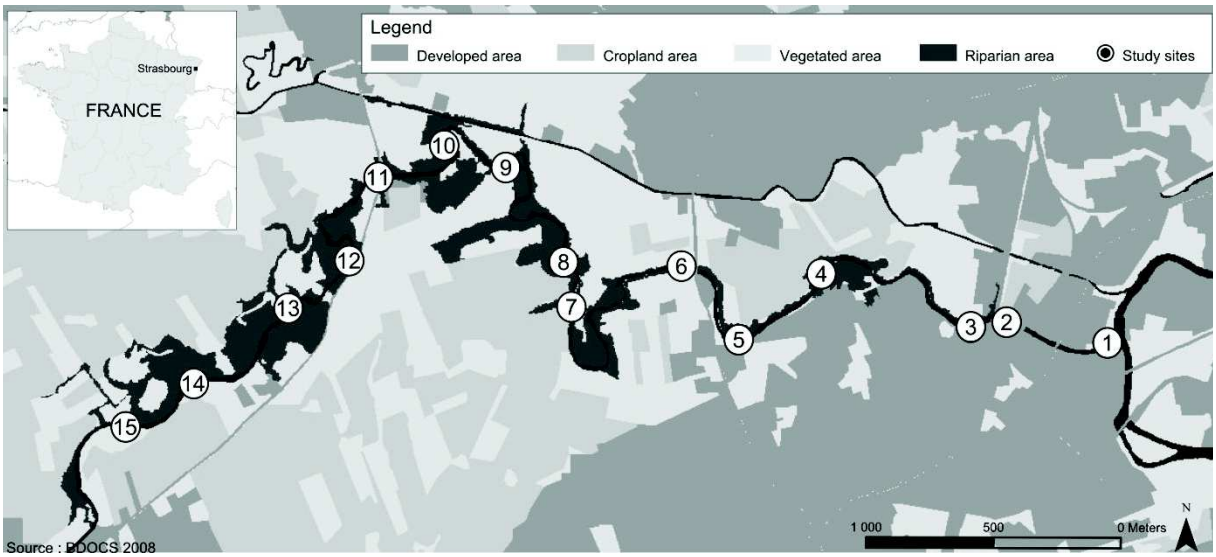

Figure 1.2 Location of the 15 sites along an urban-rural gradient on the Bruche River

1.4.2 Sampling and floristic data

At each site, three 50m² (5 × 10m) quadrats were sampled on each riverbank, *i.e.* a total of 90 quadrats, in order to strengthen the sampling. Each quadrat was established at the limit of high waters, separated from each other by six meters. The entire spontaneous flora was collected from mid-June to mid-July 2012. Juvenile trees, shrubs and herbaceous species were taken into account as well as exotics according to Schnitzler et al., (2007). Each species was assigned a cover abundance. Total species richness and the richness of exotic species were calculated. As ecological scales provide a valuable tool for habitat calibration, indicator values of moisture, soil feature and light for each species were gathered from (Landolt et al. 2010). Indicator value was assigned to species with respect to several environmental characteristics on the following scale: light requirement (scale 1: deep shade, to 5: full light), moisture (scale 1: very dry, to 5: flooded, i.e. submerged) and soil reaction (scale 1: extremely acid, to 5: alkaline, high pH). For each indicator value, two kinds of community-level trait metrics were measured: the first one was a richness value, the indicator value of which was equal or higher to 4 (on a scale of 5). Thus, the number of hygrophilous (RF), alcalinophilous (RR) and heliophilous (RL) species was obtained. The second one took into account the abundance of the species calculating the average of trait values weighted by the relative abundance of each species, according to (Garnier and Navas 2012) as followed:

$$CWM = \sum_{i=1}^{S} p_i x_i$$

where here CWM is the community-weighted mean value of a given ecological trait, p_i is the relative abundance of species i (i = 1, 2, …, S) and x_i is the trait value for species i (Ricotta

and Moretti 2011). This permitted to summarize the distribution of trait values within a single ecological trait of a given species assemblage (Kleyer et al. 2012). Three CWM metrics were thus obtained for each indicator value: CWMF (for moisture value), CWMR (for soil reaction) and CWML (for light requirement). CWM metrics (CWMF, CWMR and CWML) and richness metrics (RF, RR and RL) are called trait metrics in the text.

1.4.3 Landscape analysis

Landscape variables were generated using a remote sensing approach. We used layers from a topographic database (IGN 2008) and a land cover database (CIGAL 2008) in order to produce a land-cover map around the urbanized section of the Bruche River. Using ArcGIS® software by ESRI, we extracted existing data of buildings, crops, meadows, forests, and surface water. All particular green spaces were digitalized by visual interpretation using orthophotomap (IGN 2007). The remaining areas were finally gathered into a layer of other areas.

The landscape surrounding (the matrix) of each site was evaluated by landscape variables calculated in a 500m buffer around each site (Vallet et al. 2008a). Matrix composition was characterized by measuring land cover areas. All vegetated areas were regrouped into a vegetation class and were interpreted using FRAGSTAT software v.3 (McGarigal et al. 2002) in order to extract variables of matrix configuration. Three metrics were first calculated at class-level: number of patches (density metric), total core area (core area metric) and cohesion (connectivity metric) (respectively abbreviated NP, TCA and COHESION). At the landscape-level the Shannon diversity index (SHDI) was secondly calculated integrating all land-use class. Patches were defined using the “eight cell” neighbor rule of the FRAGSTAT software.

In order to characterize the structure of the corridor, the width of the riparian corridor (WIDTH) and the distance from a natural area (DIST *i.e.*, site furthest from the city center is the reference site) were measured at each site. All the characteristics are summarized in **Table 1.1**.

Table 1.1 Mean (± SD) landscape metrics for each level of urbanization.

Levels of urbanization			Urban	Suburban	Peri-urban : grassland	Peri-urban : cropland
Variable	Common name	Units	*(n=3)*	*(n=3)*	*(n=5)*	*(n=4)*
Corridor features						
DIST	Distance	meter	7581.6±344.9	5876.7±524.4	1392.3±1589.4	2879.8±1589.4
WIDTH	Meanwidth	meter	10.0±4.9	39.0±19.2	85.4±45.5	47.1±45.5
Matrix'sconfiguration						
SHDI	Shannon'sdiversity index	information	1.0±0.0	1.2±0.0	0.9±0.1	0.7±0.1
NP	Number of patches	none	399.3±34.2	197.7±78.9	16.6±14.9	26.8±14.9
TCA	Total core area	hectares	16.2±3.5	26.9±8.0	39.3±8.2	55.7±8.2
COHESION	Patch cohesion index	none	96.2±0.3	98.1±0.6	99.5±0.2	99.6±0.2
Matrix's composition						
TREES	Trees	percent	13.0±2.4	12.7±2.0	26.1±4.6	25.8±4.6
MIXED	Mixed vegetation	percent	17.2±4.4	10.8±2.9	2.2±1.2	2.9±1.2
GRASS	Grassland	percent	6.4±4.7	24.1±12.3	28.4±10.6	51.1±10.6
CROP	Cropland	percent	5.9±2.3	23.4±7.0	36.6±10.4	12.1±10.4
BUILD	Buildings	percent	12.1±1.8	5.9±1.9	0.2±0.3	0.5±0.3
HYDRO	Water area	percent	5.8±1.6	4.7±1.4	3.4±0.4	4.2±0.4
Other	Other land uses	percent	39.5±6.8	18.4±5.3	3.2±1.9	3.5±1.9

1.4.4 Statistical analysis

Prior to analysis, each landscape explanatory quantitative variable was standardized. Firstly a principal component analysis (PCA) on the landscape variables was performed to assess the urban-rural gradient along the Bruche River. This analysis rearranges the data within an ordination space in order to characterize explicitly the urban environment and to define the location of this study within the landscape (McDonnell et al. 2009). Then, a hierarchical ascendant classification based on aggregation criteria was performed to group all the sites by level of urbanization. To determine the effect of the level of urbanization on total species richness (R) and trait metrics distribution, mean differences were examined using one-way analysis of variance (ANOVA) and generalized linear model (GLM) on count data. However, measurements were taken on 15 sites and on each site 6 quadrats were sampled. As trait metrics at quadrats on the same site are likely to be more similar to each other than to values from different sites, the correlation between each quadrat was taken into account by performing mixed models to take pseudoreplication among data in to consideration. Then total species richness was compared with the two types of trait metrics and for each indicator value along the urbanization gradient.

Secondly a model selection procedure was used applying the same landscape variables as for the PCA in order to identify explanatory variables (*i.e.*, the landscape variables) which explain trait metrics distribution. As was done previously, a random effect was applied to take into account the nested structure of the sampling effort (several quadrats per site). Different kinds of linear mixed effect models (LME) and generalized linear mixed modeling (GLMM) were fitted, depending on the nature of the variable to explain, in order to identify explanatory variables which most likely influence variation in each trait' s metric (Zuur et al. 2009). For count data, GLMMs with a Poisson distribution were considered. Post-hoc pairwise comparison tests were performed to check whether there was a bank effect, looking at a significant (or not) difference between quadrats located on opposing riverbanks. The Akaike information criterion (AIC) was used to select the optimal random model. All models were fitted with restricted maximum likelihood estimation (REML).

Normality and homoscedasticity of the residual were assessed using graphical tools. For generalized linear mixed modeling, overdispersion was detected and improved by correcting the standard errors with a quasi-GLM model where the variance is given by $\varphi * \mu$ where μ is the mean and φ the dispersion parameter (Zuur et al. 2009).

The packages 'RVAideMemoire', 'MASS', 'multcomp", 'lme4' and 'nlme' were used to carry out mixed models with the statistical language R v.2.15.3 (R Development Core Team, 2013).

1.5 Results

1.5.1 Urbanization gradient and species traits

The PCA (**Figure 1.3**) performed on the landscape variables revealed two distinct components which explained 87.8 % of the total inertia among the data. The first component which explained 69.2 % of the variance dissociated urban and rural components. Number of patches, built area and landscape heterogeneity were positively associated with the first component while total core area, cohesion and vegetated area (e.g. TREES, GRASS) had a negative relationship. The second component explained 18.6 % of the variance and differentiated crops and grasslands. The PCA summarized information about the position of sites along the urban-rural gradient and allowed us to distinguish three levels of urbanization based on landscape characteristics, respectively the urban, the suburban and the peri-urban level. The urban level was characterized by a significantly higher built surface, more heterogeneity and lower vegetated area (less than 40%; Table 1). These characteristics according to the percentage of impervious area (according to McKinney 2002) and the percentage of vegetation area enabled to distinguish the urban (> 50% impervious; < 40% vegetation) and the suburban levels (20-50% impervious; 40%-70% vegetation). The peri-urban level (<20% impervious; >50% vegetation) was characterized by an increase of the rate of residential development but also either by a high grass cover (>60%) or a high crop cover (>60%).

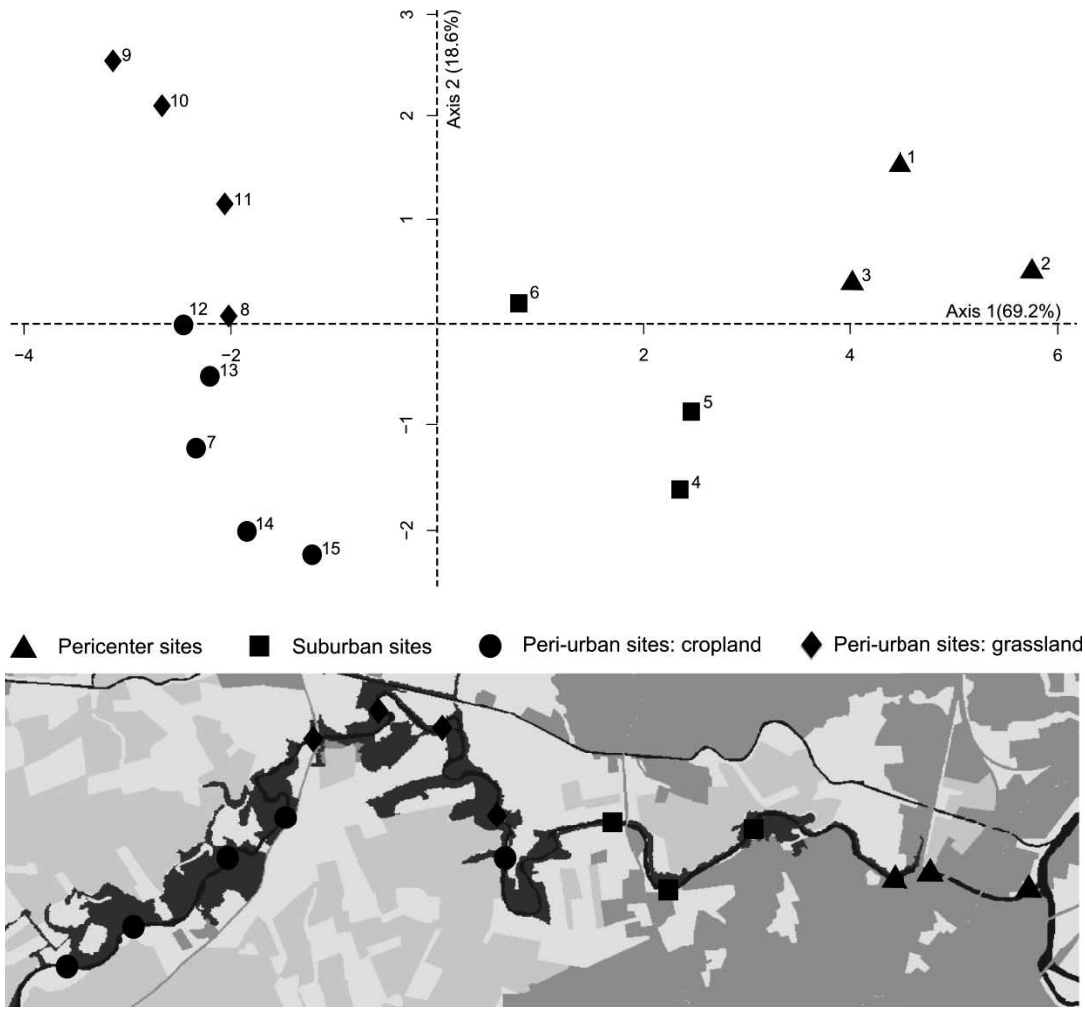

Figure 1.3 Graphical interpretation of the PCA computed on all landscape variables. Eigenvalues for the first two axes were 6.92 and 1.85, respectively. Sites are constrained by landscape composition and configuration.

The adjoining land cover affected the total species richness but had no effect on the richness of invasive species (**Figure 1.4**). Urban level had significantly more species than peri-urban and suburban sites did, while no difference among these two latter levels was found (**Figure 1.4**). There was also no significant difference in community weighted mean (CWM) metrics whatever ecological indicator was considered along the urbanization gradient up to the urban level (**Figure 1.5**). Indeed all CWM metrics were significantly lower at the urban level than at the suburban and peri-urban levels. CWM metrics were more homogeneous at the urban level. Peri-urban and suburban levels had a similar number of alcalinophilous (RR) and heliophilous (RL) species (**Figure 1.5**). However, the urban level had a significantly higher richness for both soil feature and light requirement indicators. In contrast, there was no significant difference in the number of hygrophilous species (RF) between the three levels (**Figure 1.5**).

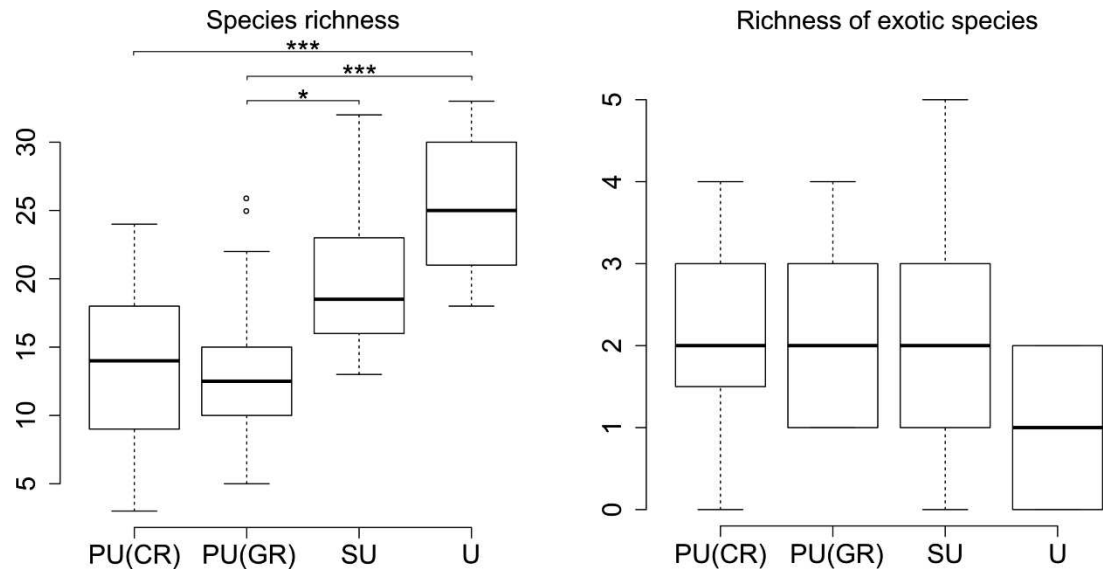

Figure. 1.4 Relationships between total species richness, richness of exotic species and urbanization levels according to PCA. Boxplots show median, 25 and 75% quartiles, minimum and maximum, and outliers, respectively. PU = peri-urban ; GR = grassland ; CR = cropland ; SU = suburban ; U = urban. * indicates a significant difference (* $P \leq 0.05$. ** $P \leq 0.01$. *** $P \leq 0.001$).

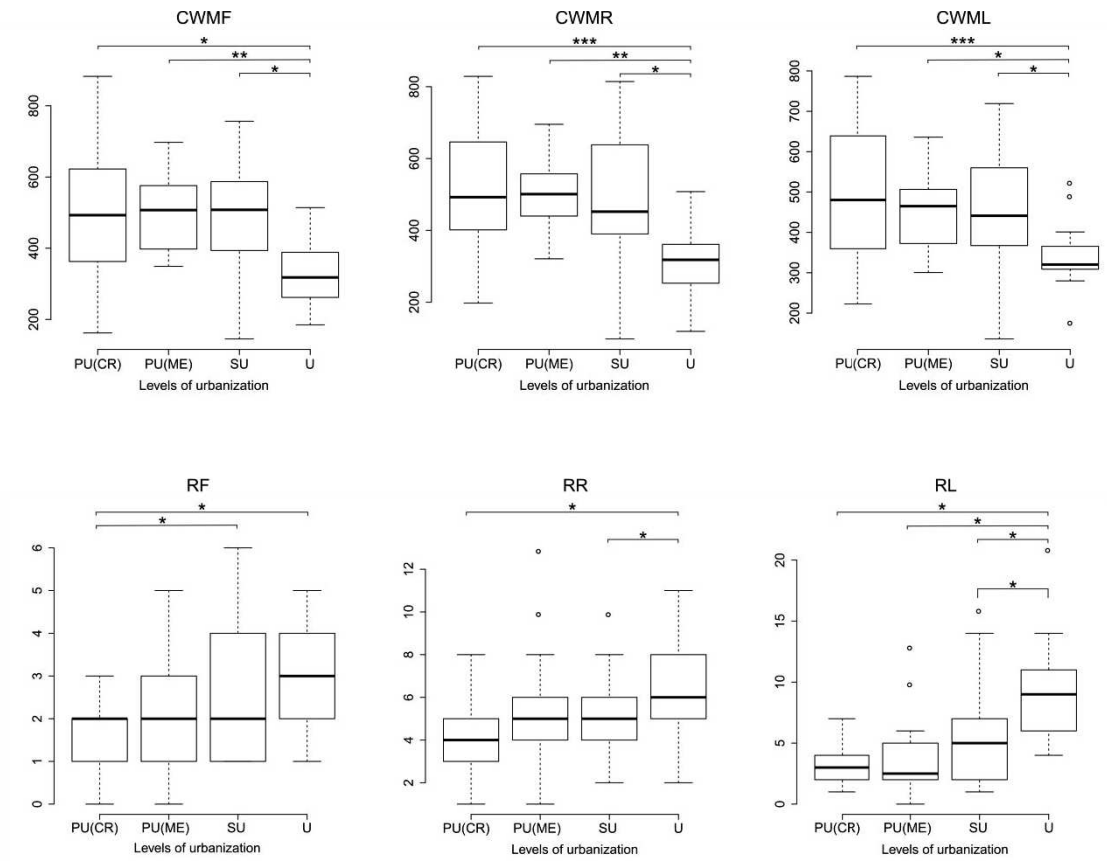

Figure 1.5 Relations between community weighted-means for moisture (CWMF), light (CWML), and soil reaction (CWMR) and richness of hygrophilous (RF), heliophilous (RL) and alcalinophilous (RR) species) and urbanization levels according to PCA. PU = peri-urban ; GR = grassland ; CR = cropland , SU = suburban, U = urban. Boxplots show median, 25 and 75% quartiles, minimum and maximum, and outliers, respectively. * indicates a significant difference (* $P \leq 0.05$. ** $P \leq 0.01$. *** $P \leq 0.001$). (Note that figures are only illustrative. The models used for the analysis (described in the Materials and Methods section) are more complex than those used for this kind of representation.)

1.5.2 Corridor versus matrix effects on species traits

The residuals of the regressions between the CWM metrics and each of the explanatory variables used for the “best” landscape model were graphically investigated and did not reveal any pattern to reject normal distribution or homogeneity of the variance.

Based on the pairwise comparison tests, the bank effect was rejected for each model (P> 0,05). For each trait metric, and based on the lowest AIC, **Table 1.2** indicates the most parsimonious model. Each model shows the relative importance of corridor and landscape feature on the variation of the trait metrics. Except for RL, all models include the link with tree cover. In a general way, models explaining CWM metrics shared some variables characterizing grass cover and distance to the nearest natural area while no relationship between richness metrics and landscape variables was observed.

Distance to the nearest natural area and tree cover were the most important variables in models describing CWM metrics (**Table 1.3**). Although landscape heterogeneity did not contribute to variation of all metrics, models showed a significant relationship with CWMF, CWMR and the number of alcalinophilous species. However none of the models, LME and GLMM, revealed any significant relationship with land-use variables like grass cover, crop cover, built areas and hydrological areas. There are fewer landscape variables explaining richness metrics than was the case with community weighted means (**Table 1.4**). Nevertheless, models revealed a strong and significant influence of the built component on the variation in the number of heliophilous species while only trees had a significant effect on the number of hygrophilous species (**Table 1.4**). A significant relationship was found between the number of alcalinophilous species and landscape heterogeneity and tree cover. Neither the width of the corridor nor the number of vegetation patches surrounding the sites explained the variation of any metric.

Table 1.2 Sets of the bests models which established links between the six traits metrics and the landscape variables in the 15 sites along the Bruche River. Best models were selected using the Akaike's information criteria (AIC). Variables showing the relative importance of the corridor DIST, WIDTH and the relative importance of the matrix (SHDI, NP, TCA, COHESION, TREES, MIXED, CROP, GRASS, BUILD, HYDRO).

	DIST	WIDTH	SHDI	NP	TCA	COHESION	TREES	MIXED	CROP	GRASS	BUILD	HYDRO
CWMF	√		√		√		√			√		
CWMR	√		√		√		√			√		√
CWML	√					√	√		√	√	√	
RF							√		√			
RR			√				√					√
RL										√	√	

Table 1.3.Results of linear mixed models which established links between CWM metrics and variables of corridor and landscape matrix in the 15 sites along the Bruche River. *ns* not significant. * indicates a significant difference (* $P \leq 0.05$. ** $P \leq 0.01$. *** $P \leq 0.001$).

	Intercept	DIST	SHDI	TCA	COHESION	TREES	GRASS	CROP	BUILD	HYDRO
CWMF										
Parameter	470.25	-103.98	105.87	597.11	.	-194.70	-391.39	.	.	.
SE	14.17	31.64	40.13	275.64	.	85.55	201.92	.	.	.
t-value	33.18	-3.29	2.64	2.17	.	-2.28	-1.94	.	.	.
p-value	0.00***	0.01**	0.03*	0.06ns	.	0.05*	0.08ns	.	.	.
CWML										
Parameter	443.80	-88.70	.	.	186.52	-168.61	-217.54	-161.56	-172.67	.
SE	12.96	36.11	.	.	117.25	52.22	103.23	76.60	89.03	.
t-value	34.25	-2.46	.	.	1.59	-3.23	-2.11	-2.11	-1.94	.
p-value	0.00***	0.04*	.	.	0.15ns	0.01*	0.07ns	0.07ns	0.09ns	.
CWMR										
Parameter	470.25	-150.63	98.60	645.16	.	-237.46	-430.64	.	.	35.91
SE	14.04	42.69	40.01	274.70	.	88.82	201.52	.	.	22.32
t-value	33.49	-3.53	2.46	2.35	.	-2.67	-2.14	.	.	1.61
p-value	0.00***	0.01**	0.04*	0.05*	.	0.03*	0.07ns	.	.	0.15ns

Table 1.4 Results of linear mixed models which established links between specialists' richness metrics and variables of corridor and landscape matrix in the 15 sites along the Bruche River. *ns* not significant. *$P \leq 0.05$. ** $P \leq 0.01$. *** $P \leq 0.001$

	Intercept	SHDI	TREES	CROP	GRASS	BUILD	HYDRO
RF							
Paramete							
r	2.18	.	-0.39	-0.25	.	.	.
SE	0.13	.	0.13	0.13	.	.	.
t-value	17.08	.	-2.96	-1.86	.	.	.
p-value	0.00***	.	0.01*	0.09ns	.	.	.
RL							
Paramete							
r	5.12	.	.	.	1.15	2.92	.
SE	0.56	.	.	.	0.82	0.82	.
t-value	9.10	.	.	.	1.40	3.55	.
p-value	0.00***	.	.	.	0.19ns	0.00**	.
RR							
Paramete							
r	5.11	-0.94	-1.05	.	.	.	0.44
SE	0.22	0.34	0.37	.	.	.	0.25
t-value	23.30	-2.76	-2.82	.	.	.	1.75
p-value	0.00***	0.02*	0.02*	.	.	.	0.11ns

1.6 Discussion

1.6.1 Effects of the urbanization gradient on plant ecological type

The urbanization gradient along the Bruche River led to a modification of the riparian forest which is progressively replaced by small vegetated strips like private or public gardens. However, their proximity with some sampling sites did not reveal a significant increase of ornamental, cultivar or exotic species. These modifications are connected to the increase of total species richness along the gradient and particularly when approaching the urban center. According to the literature, such an increase of total richness should be related to an increase of non-native species (Burton et al. 2005; Meek et al. 2010). However, the number of exotic taxa along the Bruche River remains weak and constant. This unusual characteristic was already evidenced by Oneal and Rotenberry (2008), which showed that non-native species were not particularly associated with an increase in human land use around the survey point.

Whatever indicator was considered, all metrics remain relatively unchanged in peri-urban and suburban levels. In the urban level CWM metrics decrease whereas the number of

alcalinophilous (RR) and heliophilous (RL) species increase. As shown by (Ricotta and Moretti 2011), functional shifts in mean trait values are mainly associated with a dominant species with particular traits that was replaced by numerous species with the same dominant trait. Thus shifts in mean trait values for moisture (CWMF) typically reflect the disappearance of the most abundant hygrophilous species. This trend is a logical consequence of changes in hydrology associated with urbanization that create 'hydrologic drought" by lowering water tables, which alters the vegetation but also soil processes (Groffman et al. 2003). Urban soils become generally more alkaline than in rural areas (Doichinova et al. 2006), which could explain the abundance of alcalinophilous species. A high increase in alcalinophilous and heliophilous species with urban development is linked with a larger amount of species with a specific trait rather than to "only one" dominant species. New species were added to those already in place, which enriched the community, and these new species had different ecological preferences. The urbanization gradient creates environmental filters that mainly affect water requirement, soil feature and light availability.

Urbanization gradient–may operate simultaneously on the abundance of local species and impose the recruitment of new co-existing species. In urban areas, riparian plant communities still remain but no longer dominate, leaving room for species with preferences for less acidic soil and greater light requirements.

Studying the response of plant ecological type along an urban gradient showed that these two metrics, including richness and abundance in community, offered two complementary aspects to understand riparian plant distribution. While CWM metrics summarize shifts in mean trait values within communities due to environmental selection for ecological traits (Ricotta and Moretti 2011), the richness metrics can be applied as a key tool to understand these shifts and analyze the presence of "specialists" species.

1.6.2 Impact of corridor versus matrix features

Studies on the movement of organisms like insects (Fletcher Jr et al. 2014), spiders (Gallé et al. 2011) or plant species (Araujo Calçada et al. 2013) emphasized the importance of the structure of the matrix. However, knowing the precise effect of each component remains a delicate task, particularly when dealing with transformed landscapes such as urban environments. Modeling plant trait distribution helps us to determine the key factor between corridor features and matrix nature, in the presence or in the abundance of riparian vegetation. We found strong evidence that the distance from natural areas was negatively related to CWM metrics. For example, the greater the distance from natural forested areas is, the more light-demanding species or alcalinophilous species are present. At the same time, the latter will be less abundant in the community. This is consistent with other studies

suggesting that the overall plant community seemed relatively unaffected by land use development and reflected larger scale environmental conditions such as stream order (Oneal and Rotenberry 2008). Moreover, the significant effect of the distance from natural areas suggested that plant ecological type in a riparian area is linked with potential source areas external to the city (Lizée et al. 2012). We also found that CWM metrics were positively related to forested areas, which were more important than vegetated core area and grass cover. This result is directly related to the feature of the corridor, as wooded areas are dominant in riparian corridor of the Bruche River. This is also consistent with the fact that the habitat is the guarantee of maintaining species which are characteristic of riparian areas and partly explain why overall plant community composition may remain relatively unchanged (Oneal and Rotenberry 2008).

Interestingly, matrix variables override the influence of corridor features on a number of species according to a particular trait. The analyses suggest that built areas tended to be the best descriptor of the number of heliophilous species. The effect of built areas could be linked to an increase of the edge influence of the urban landscape on the vegetation of the riparian corridor, as has been shown on plant composition in Brussels by Godefroid and Koedam (2007). Indeed, corridor core area declined and the proportion of edge habitats increased in urban areas. Many studies indicate that the number of exotic and ruderal species is highest at the edges and tends to decrease inward (Guirado et al., 2006; Ives et al., 2011). Moreover, edge effects would be more influential in a narrow corridor than in a wide corridor (Ives et al. 2011). No relationship between any trait metric and corridor width was observed. The heterogeneity of the landscape along the corridor was identified as being an important predictor of the number of alcalinophilous species. No direct evidence on this relationship can be made, however this can be put in relation to atmospheric deposition. Surprisingly, no relationship between any trait metric and corridor width was observed. This can reflect an interaction between edge influence and habitat feature (forest cover) that might have inhibited a significant relationship between trait metrics and corridor width (Ewers et al. 2007). These results highlighted the preponderant effect of corridor features on ecological diversity and the importance of the matrix on the selection and/or implantation of novel species.

Thus, this study underlines the importance of riparian corridors as a habitat for plant communities, which shows the effect of both the fragmentation of the matrix and urbanization (through building densification).

1.7 Conclusion

In conclusion, the urban-rural gradient regulates riparian plant community composition through a species sorting process. The latter is determined by the indicator value of species in the community. Studying fluvial corridor versus matrix effects on riparian plant communities along an urban-rural gradient implies that the presence of a vegetated corridor preserves the characteristic species abundance while the matrix determines the occurrence of new species. Moreover, the effect of the corridor being wooded seems to prevail over the effect of its width. In turn, changes in composition and vegetation structure and traits distribution may vary in response to the structure of the ecosystem (Norberg 2004). Trait distribution in riparian communities both provides information on the current status as well as information on their ability to respond to further environmental changes.

Finally, in terms of implications for riparian conservation and management, this study highlighted that the role of the corridor depends not only on its existence but also on its location within the landscape, i.e. the size and quality of habitat patches in the corridor (Dunning et al. 1995). The importance of the proximity of natural areas demonstrates a real need to preserve a physical connection. However these results suggest also that conservation priorities should not only focus on corridors as a physical link but should also take into account that corridor features (*i.e.*, the habitat) and the matrix structure can interact.

1.8 Acknowledgments

We would like to thank the Environment and Urban Ecology authorities of Strasbourg Eurométropole, the national association for research and technology (ANRT – CIFRE grant n°2013/0025) and the network REALISE (REseau Alsace de Laboratoires en Ingénierie et Sciences pour l'Environnement) for funding this research. We would like to thank Grzegorz Skupinski for GIS (Geographic Information System) assistance. This study was carried out as part of the Long-Term Ecological Research-France network and more particularly within the Urban Environmental Area workshop (Zone Atelier Environnementale Urbaine Strasbourg). We are grateful to Thomas Wittmann and Daniel Cahen for revising the English of the text. We also wish to thank the reviewers for their helpful advices. Additional thanks are given to the LHYGES (Laboratoire d'HYdrologie et de GÉochimie de Strasbourg).

CHAPITRE 2

Are plant communities mainly determined by anthropogenic land cover along urban riparian corridors?

Eugénie SCHWOERTZIG, Damien ERTLEN, Michèle TRÉMOLIÈRES

(publié dans *Urban Ecosytems* en 2016 DOI 10.1007 / s11252-016-0567-8)

2.1 Contexte

Les mesures de composition et de diversité écologique le long d'un gradient d'urbanisation varient selon les niveaux d'urbanisation (chapitre 1). Ce constat amène assurément de nouvelles questions (**Figure 2.1**) : quelles sont les espèces concernées par ces changements ? comment ces espèces sont-elles distribuées le long du gradient ? Pour y répondre, la composition floristique des rives de la Bruche et celle des rives du Rhin Tortu ont été comparées, en prenant en compte la composition du paysage et certains paramètres physico-chimiques du sol.

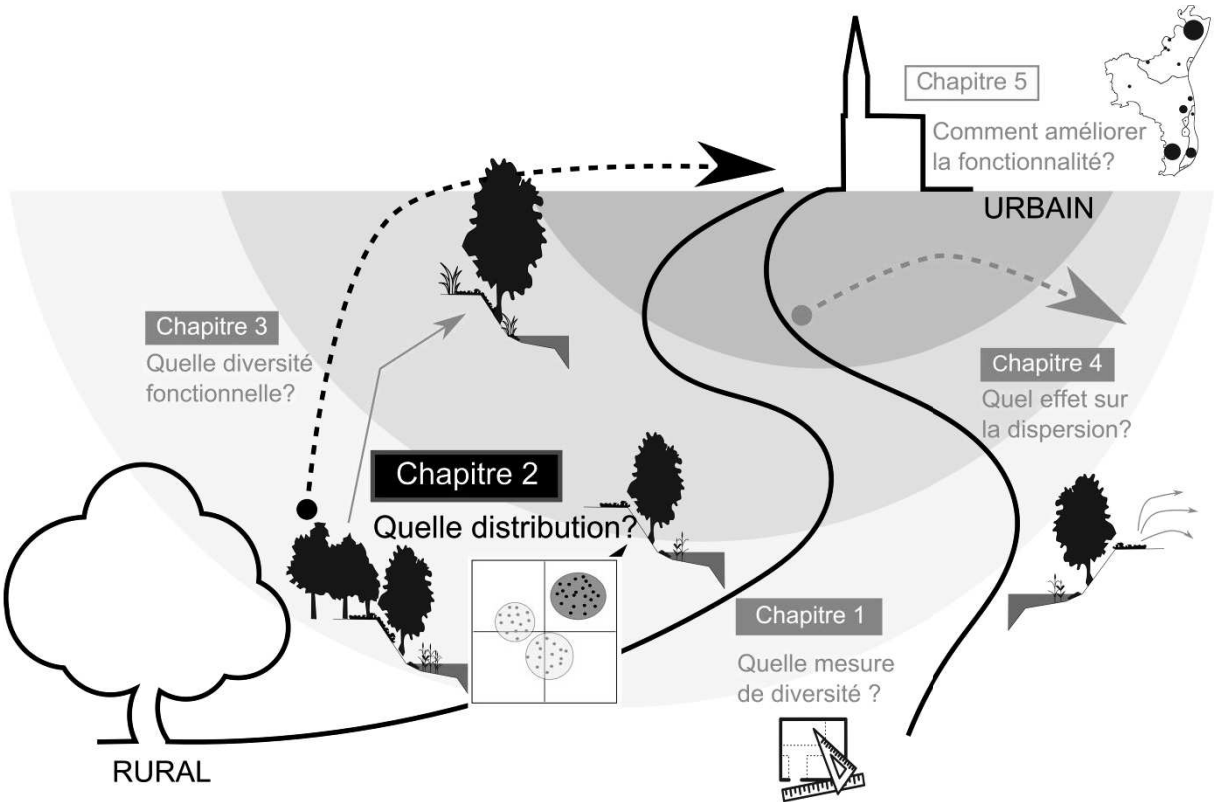

Figure 2.1 Représentation du chapitre 2 dans le schéma général d'organisation de la thèse.

2.2 Résumé

Les changements floristiques sont analysés et comparés le long des deux corridors étudiés. Les relations entre la végétation et le taux d'occupation du sol d'une part et certains paramètres physico-chimiques du sol (pH, teneur en azote et en carbone, humidité) d'autre part, ont été explorées en identifiant plusieurs niveaux d'urbanisation. Cette étude montre que la distribution des espèces, surtout celles de la strate herbacée, est globalement corrélée avec l'occupation du sol tandis que les paramètres du sol dissocient les sites du Rhin Tortu – Ziegelwasser des sites de la Bruche. Le long du gradient d'urbanisation, les communautés végétales forment tout d'abord deux groupes distincts qui séparent les espèces issues de la Bruche des espèces du Rhin Tortu - Ziegelwasser. Au fur et à mesure que l'on s'approche du centre urbain, les espèces ne forment plus qu'une seule communauté relativement homogène quel que soit leur corridor d'appartenance. Ces modifications sont progressives : les espèces spécifiques des zones riveraines et caractéristiques de chaque corridor disparaissent sous l'effet des changements du niveau d'urbanisation, laissant la place à des communautés végétales homogènes principalement composées d'espèces rudérales et ubiquistes.

2.3 Introduction

Urban planning, governance and globalization forces are driving the new patterns of contemporary urbanization, shaping the relationship between the urban growth and the natural environment (Seto et al. 2010). This challenging context requires integrating some ecological aspects in order to combine sustainable consideration with the effects of the urban sprawl (Breuste 2004; Cadenasso and Pickett 2008). Indeed, the expansion of urban areas leads to several changes in the characteristics of a landscape like an increase of patch fragmentation and diversity and a decrease of patch size (Grimm et al. 2008).

Historically, cities have been preferably located along rivers, which made them naturally rich in species (e.g. in Baltimore, MD, USA; in Paris, France; most German cities; Groffman et al. 2003a; Kühn et al. 2004). Stream-side riparian areas form a natural network which could serve as a framework for mitigating fragmentation and maintaining biodiversity up to the urban center (Bryant 2006), as also demonstrated across agricultural landscapes by Araujo Calçada et al. (2013). As riparian corridors are in some cases the only physical link with the surrounding countryside, they usually serve as important components of ecological networks within urban and peri-urban landscapes (Parker et al. 2008; Dallimer et al. 2012).

Riparian corridor functioning depends on the nature of disturbances (e.g. flood, channel migration) and on the ability of the geomorphological processes to adjust to changing hydrology (Kalliola et al. 1991; Piégay et al. 2003). Riparian areas act also as buffer zones (Naiman and Decamps 1997) between terrestrial and aquatic systems and also undergo sharp environmental effects, including the variable flood regimes, the geomorphic channel processes (Naiman et al. 1993). Corridors included in the urban development are directly suffering from the impact and the diversity of the anthropogenic land uses (Pouyat et al. 2008; Čepelová and Münzbergová 2012). By straightening riverbanks, urbanization creates hydrologic change that modifies the soil moisture content and thus the specific redoximorphic features of the soil (Groffman et al. 2003). Moreover the growth of plants, which are adapted to these alluvial soil conditions, is greatly favored by regular supplies of nutrients (nitrogen in particular; Trémolières et al. 1998).

The degradation or the loss of riparian habitats progressively leads to the disappearance of riparian species which are dependent on wet and nutrient-rich habitats along the urban-rural gradient (Knapp et al. 2009; Pennington et al. 2010). In addition, non-native species are often prevalent in riparian urban areas (Burton et al. 2005; Maskell et al. 2006; Burton and Samuelson 2008), promoting an increase in species richness (Burton et al. 2005; Pennington et al. 2010) but slowing down the establishment of native species (Moffatt et al. 2004). Sweeney et al. (2004) showed that stream narrowing reduces riparian habitats and decreases the buffering capacity to pollutants, particularly in topsoil (Doichinova et al. 2006).

The urban effects such as the decreasing of the corridor width (*i.e.* the distance between the stream and adjoining human land use, Ives et al. 2011), the change in the soil properties or the transformation of the surrounding landscape are often considered to explain the riparian plant diversity (Burton et al. 2005; Meek et al. 2010; Pennington et al. 2010; Ives et al. 2011). Although there is a degree of complementary information that can be gained using different aspects of the urban environment, these factors are often difficult to isolate. The key is identifying measures that are complementary but relatively independent and that have minimal redundant information (McDonnell and Hahs 2009). For example, Hahs and McDonnell (2006) found that the demographic and physical measures of urbanization represented a distinct aspect of urbanization that was not captured by the landscape metrics, and vice versa.

The aim of this study was to identify which of the two types of factors, *i.e.* soil properties (at a local scale) or land cover (at a larger scale), Ives et al. 2011), best control the riparian plant distribution along an urban-rural gradient. Studying ecological changes along an urban-rural interface has the potential to identify critical areas of change and multiple causal factors related to environmental changes associated with urbanization (Hahs and McDonnell 2006; McDonnell and Hahs 2008). In order to explore fine-scale environmental determinants of species assemblages (Aguiar et al. 2013), the emphasis was placed on riparian habitat of two geomorphologically homogeneous stream sections within the metropolitan area of Strasbourg (North Eastern France). We focus on one section still subjected to flood up to the suburban area (the Bruche River) and the second one deprived of flooding as a result of the control of the water flow (the Rhin Tortu- Ziegelwasser hydrosystem). Comparing these two riparian corridors would provide additional information about similar anthropogenic influences (Vallet et al. 2008b). We will address successively the following items: (1) characterizing plant species assemblages along the urbanization gradient, (2) comparing plant species responses along two contrasting riparian corridors for a similar set of environmental factors and (3) analyzing the effect of soil properties versus land cover, on plant community along the urban-rural gradient.

2.4 Materials and methods

2.4.1 Study area and study sites

The study was carried out in the metropolitan area of Strasbourg (48°35’N, 7°45’E) in the North Eastern region of France. Strasbourg and its conurbation are located in the geological space of the Rhine Graben, delimited by the Vosges Mountains on the West and by the Black Forest Mountains, Germany, on the East. This area consists of a large thickness of alluvial deposits. It is characterized by a semi-continental dry climate with annual

precipitation between 600mm and 800mm per year, cold and dry winters and hot summers. The Strasbourg conurbation occupies an area of 306 km² and has about 478000 inhabitants. Recent urbanization has developed around a large hydrographical network composed of the main tributary of the Rhine River, the Ill River and its secondary tributary the Bruche River and numerous artificial channels.

The study sites were located along stream sections of the Bruche River (BR) and the Rhin Tortu (RT)-Ziegelwasser (Z) hydrosystem (RTZ is used in the context of the whole river section) (**Figure 2.2**). The Bruche River connects the Vosges to Strasbourg and preserves a flooding area. This river is characterized by active dynamics of mobile river meander, listing flow-rates between 5 and 12 m^3/sec. Along the Bruche River, soils were sandy loam and moist and they still collected sandstone deposits brought by floods. The hydrosystem RTZ, a former side channel of the Rhine that connects Strasbourg to the Rhine, still preserved forests and wetlands but is disconnected from the Rhine River. This water course is sinuous and its flow-rate varies between 7 and 9 m^3/sec. This hydrosystem is a relic of the upper Rhine Valley system, in which limestone deposits of pebbles and sand were largely accumulated. The beds of the Bruche River and the hydrosytem RTZ have undergone many adjustments in recent decades as they get closer to the city. To allow comparison, each stream section fulfilled several conditions: firstly, they had to connect the surrounding area to the urban center, secondly, stream-side area had to be composed of at least two strata (herbaceous and ligneous) and thirdly, the sites were selected out of mobile meanders in order to fulfill the same constraints on both riverbanks. Thirty sites, 15 along each stream section, were selected and surveyed.

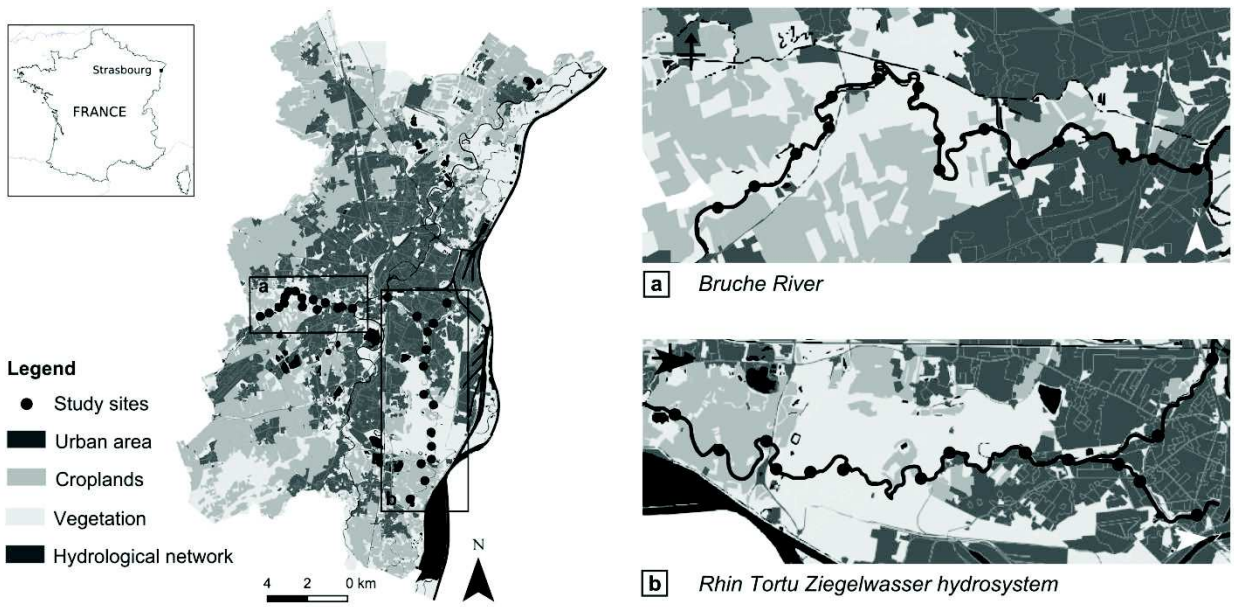

Figure 2.2 Land cover of the metropolitan area of Strasbourg and studied sites location.

2.4.2 Floristic data

Floristic data were sampled using three 50m² quadrats (5 × 10m) on each riverbank of the study sites (N_{BR} = 90; N_{RTZ} = 90). Each quadrat was established crosswise to the river, at the limit of high water and six meters separated quadrats from each other. Riparian vegetation data were collected during the summer months (June-July) of 2011-2012. Presence and abundance of each taxon were determined, abundance by a visual interpretation of percentage cover. The plant diversity in each plot was estimated using the species richness (*S*), the Shannon diversity index (*H'*) which combines species richness with their relative abundance and the Simpson's diversity index (*1-D*) which gives more weight to abundant species. The herbaceous stratum and the ligneous stratum were separated. For each taxa, specific climate indicator of the average light quantity received (*L*) and soil indicators, i.e. the average soil moisture during the growth period (*F*), the content of free H-ions in the soil (*R*), and the nutrient content (*N*) were gathered from Landolt et al. (2010). Species determined only to genus level were not classified (Appendix 2.1).

2.4.3 Soil data

Soil samples were taken at each riverbank (preferably on the middle of the seconf quadrat) at a depth of 0-10cm, 10-40cm and 40-80cm using a 6cm diameter coring device. Soil samples were air dried, and sieved using a 2-mm mesh screen to remove stones and organic debris. The coarse elements were then weighed. Soil moisture content was determined by drying samples at 40°C for 72h to determine dry soil weight. Soil active acidity was measured on a 2:1 water soil mixture. CaCO3 was measured with a Bernard-calcimeter. Half of the samples of the dried-sieved soils were ground and analyzed for total *N* and total *C* by flash combustion. The second half of the samples was investigated using a rapid and non-destructive prediction measured by near–infrared (NIR) spectrometry. Indeed, the NIR spectra enables to predict some soil chemical properties resulting from vibrations in C-H, O-H and N-H chemical bonds in the near infrared region (NIR : 780-2500nm ; Cécillon et al. 2009). Total organic carbon (TOC) was measured as the difference between total *C* and $CaCO_3$ values.

2.4.5 Landscape data

The urban-rural gradient may be defined by physical structure changes such as land cover types (McDonnell and Pickett 1990). Consequently, land cover was digitalized from a classification of all the land cover types within the Strasbourg Eurometropole area, classification developed by the SERTIT (Service de Traitement d'Image et de Télédetection). The classification was elaborated from object-oriented image processing, by image

processing from the pixel, and validated by Assisted Photo-Interpretation by Computer. The overall geometric accuracy is less than 1m. A 500m buffer around each site was mapped in a geographical information system (GIS) using ESRI's ArcInfo software (version 10.3, Redlands, CA, US). Twelve categories of land cover were identified: Built area, Road, Unvegetated area (bare soils), Hydro, Crop, Meadow, Grass strip, Wood, Grove, Isolated tree, Forest and Hedge. The distinction of the vegetated surfaces was performed according to criteria of size, shape and proximity. Thus, "Forest" are bigger than "Wood" (<50ha), "Wood" are bigger than "Grove" (<5ha) and "Grove" are larger than "Hedge" (<20m).

2.4.6 Data analysis

Prior to analysis, each landscape variable was standardized. A principal component analysis (PCA) on landscape variables and a hierarchical ascendant classification based on aggregation criteria were performed in order to group all the sites by level of urbanization using R package "ade4" in R environment (version 3.0.2, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, http://www.R-project.org/).

Species richness and indices were then analyzed using a two-way analysis of variance (ANOVA), in which the type of corridor (Bruche River or Rhin Tortu-Ziegelwasser hydrosystem), the level of urbanization and their interactions were tested. Normality and homoscedasticity of the residuals were tested using Shapiro-Wilk tests and residual plots were used to check the equal variance assumption.

In order to investigate the species-environment relationship along the urbanization gradient, two between-class co-inertia (BCOI) analyses were performed to study the spatial co-structure between species from each stratum and the environmental variables, i.e. the twelve land cover categories and the soil properties (Franquet et al. 1995; Dray et al. 2003). Co-inertia analysis is a non-symmetric approach that perform a simultaneous analysis of two tables (species × sites; environmental variables × sites) and works on a covariance matrix instead of a correlation matrix (Dolédec and Chessel 1994). The combination of a co-inertia analysis and a between-class analysis enables a better integration of the sampling units (here, three quadrats per riverbank) in order to found an agreement between the between-unit structure resulting from species and those resulting from environmental variables. Compositional similitudes among sites were examined using a hierarchical cluster analysis and a dissimilarity structure. The clustering method used unweighted pair-groups based on a Euclidian distance. Then the primary clusters were identified using an adaptive branch-pruning technique with a minimum cluster size of one. The process of cluster is based on analyzing the shape of branches of a dendrogram and offers an alternative and more flexible approach than the most common tree cut method referring to the 'static' tree cut (Langfelder

et al. 2008). The hierarchical cluster analysis was conducted using the hclust function (stats library) and the cluster identification using the “dynamicTreeCut” R package.

2.5 Results

2.5.1 Floristic composition according to environmental variables

Three levels of urbanization were identified on the basis of land cover according to the PCA (an urban level, a suburban one and a peri-urban one from urban to rural areas, as defined in (Schwoertzig et al. 2016b); **Figure 2.3**). Thus, three groups of sites were clearly distinctive along the first axis which explains 60.5% of the total inertia. Urban sites on the right of the plot were associated with impervious surface (Road, Built area, and Unvegetated area) and small vegetation patches (Grass strip, Hedge, Wood, Grove, Isolated tree). On the opposite, peri-urban sites were associated with large vegetation areas represented either by low vegetation (Meadow, Crop) or by high vegetation (Forest). Suburban sites, in a position between urban and peri-urban sites, had an intermediate position in the plot.

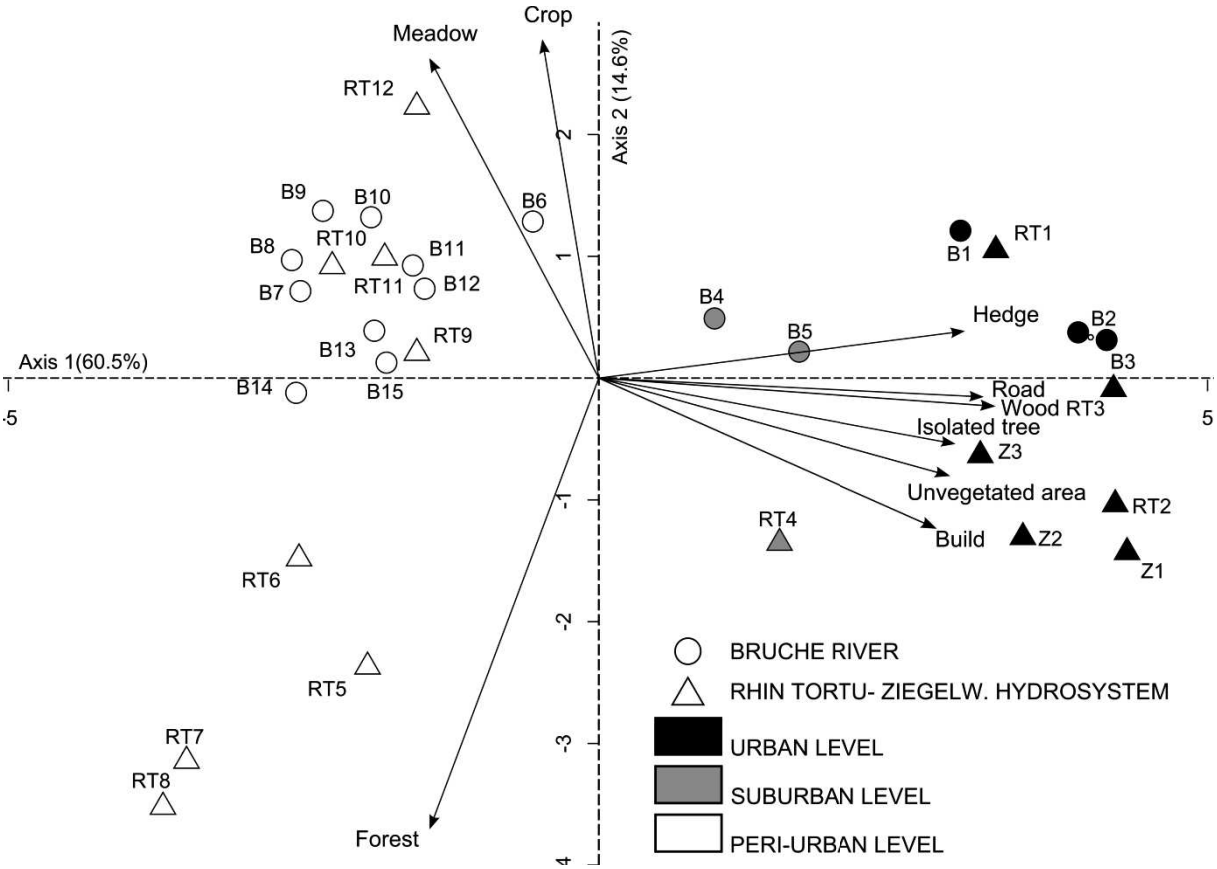

Figure 2.3 Principal component analyses (PCA) ordination of riparian sites with significant land cover variables. First and second principal components explained 60.5% and 14.6% of the total variability, respectively.

Among the 307 recorded species, 14 of them are exotics based on the list of exotics in alluvial areas proposed by Schnitzler et al. (2007). The total richness was slightly higher on the RTZ hydrosystem than on the Bruche River (221 versus 210 species, respectively). 127 species common to both corridors were recorded and 123 species had more than 3% frequency and were used in further analysis: only eight of them were exotics (**Appendix 2.1**). The total richness and the Shannon's index were significantly different between the three levels of urbanization (**Table 2.1**). They increase from rural to urban sites, with a stronger variation along the Bruche River. With regards to growth-forms (ligneous or herbaceous), the richness and Shannon's index showed the highest value at the urban level for the herbaceous species (significantly) while no clear tendency appeared for ligneous species. However the species richness of the ligneous strata differed significantly between corridors especially at the peri-urban level, while no such difference has been found at the suburban and urban levels. In a general way, Simpson indices slightly varied with the degree of urbanization and the type of corridor. Thus, urban sites had a significant higher Simpson' index for the herbaceous species. In contrast, the Simpson' index for the ligneous stratum was significantly different between corridors.

Table 2.1 Descriptive statistics of diversity indices of riparian vegetation along the two urban corridors (mean ± SE). Two-way analysis of variance results testing the role of the urbanization level (L.) and the corridor considered (C.) and their interaction (Int.) on different indices for vascular plants. * p≤0.05, ** p≤0.01, *** p≤0.001.

Property		Urban level	Suburban level	Peri-urban level	Two-way ANOVA
All species					
Richness (S)	BR	53.33±2.40	45.5±7.50	30.20±2.09	C.: F=0.01
	RTZ	43.66±2.61	34	41±1.90	L.: F=6.33**
					Int.: F=7.06**
Shannon's diversity index (H')	BR	3.80±0.05	3.66±0.19	3.22±0.06	C.: F=0.22
	RTZ	3.62±0.05	3.38	3.55±0.05	L.: F=6.07**
					Int.: F=5.54*
Simpson's diversity index (1-D)	BR	0.97±0.001	0.97±0.006	0.95±0.003	C.: F=0.71
	RTZ	0.96±0.001	0.96	0.96±0.001	L.: F=5.95**
					Int.: F=3.86*
Ligneous species					
Richness (S)	BR	16.66±0.001	17.5±0.006	7.8±0.003	C.: F=5.69*
	RTZ	16.33±0.001	21	17.25±0.001	L: F=15.05***
					Int.: F=2.92
Shannon's diversity index (H')	BR	2.96±0.33	2.73±2.50	2.62±0.90	C.: F=5.31*
	RTZ	2.60±1.45	2.93	2.70±1.77	L.: F=2.07
					Int.: F=1.92
Simpson's diversity index (1-D)	BR	0.94±0.006	0.92±0.007	0.91±0.005	C.: F=5.24*
	RTZ	0.91±0.006	0.94	0.92±0.006	L.: F=2.07
					Int.: F=1.86
Herbaceous species					
Richness (S)	BR	36.66±1.66	27±10	21.4±1.62	C.: F=2.90
	RTZ	26.33±1.83	12	22.75±2.13	L.: F=4.48**
					Int.: F=5.98**
Shannon's diversity index (H')	BR	3.44±0.05	3.09±0.40	2.89±0.077	C.: F=1.33
	RTZ	3.14±0.06	2.43	2.98±0.09	L.: F=4.25**
					Int.: F=4.72*
Simpson's diversity index (1-D)	BR	0.96±0.002	0.94±0.02	0.93±0.005	C.: F=0.73
	RTZ	0.95±0.003	0.90	0.94±0.005	L.: F=4.03*
					Int.: F=3.64*

2.5.2 Relationships between floristic composition, soil characteristics and land cover

Based on the flora composition of each site, the branch-pruning technique identified four prominent clusters and each of these clusters contained several nodes (**Figure 2.4**). The leftmost cluster (A) gathered the majority of BR sites and the second left cluster (B) contained only RTZ sites, while the two other clusters (C, D) contained both BR and RTZ sites. The distribution of plant composition matched the distribution of levels of urbanization based on land cover. The leftmost cluster gathered all BR crop and meadow peri-urban sites, except one suburban site. The second leftmost cluster got all RTZ forested peri-urban sites

into a group. The third cluster regrouped all RTZ urban sites and the last cluster gathered the remaining BR urban sites and all the RTZ crop peri-urban sites.

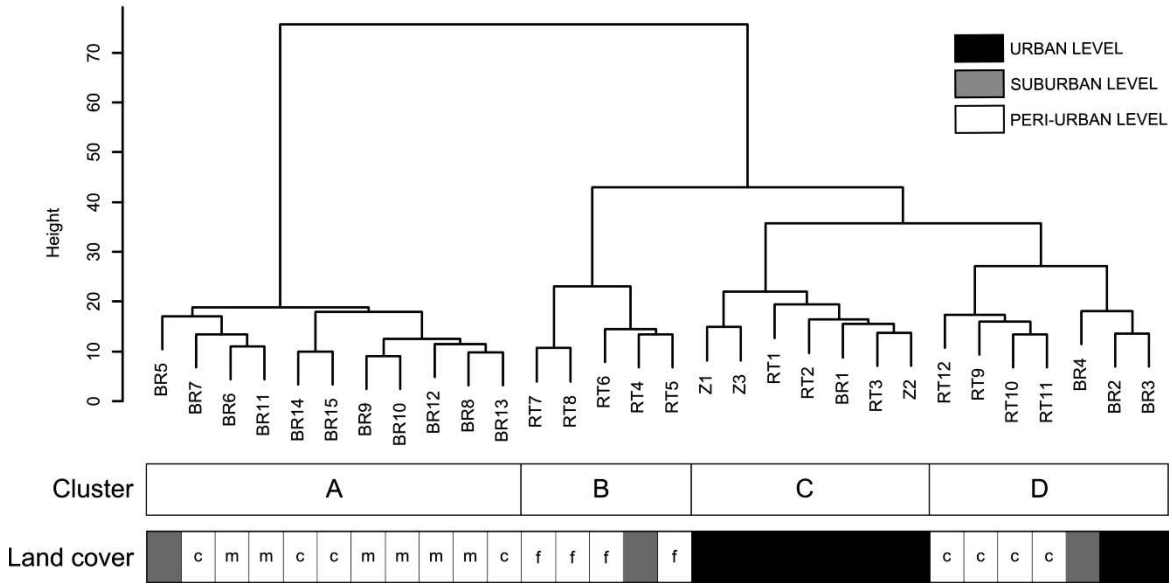

Figure 2.4 Cluster dendrogram of the 30 sites (along the Bruche river (BR) and the RhinTortu (RT) – Ziegelwasser (Z) hydrosystem) based on plant assemblages and corresponding land cover according to the urbanization level: urban, suburban, peri-urban (f=dominated by forests; c=dominated by croplands; m=dominated by meadows).

Results of between-sites co-inertia analysis are summarized in the projection of sites and species scores on the first two axes of the BCOI ordination (**Figures 2.5 and 2.6**) and by the correlation between site ordination scores and environmental variables (**Table 2.2**). For ligneous species, two BCOI analyses were separately performed on intermediate and deep soil data revealing an RV coefficient of 0.37 and 0.44, respectively. Based on this coefficient, we chose to only show results obtained with the deep soil data. Axis 1 and axis 2 accounted for 63.6% and 28.3% of the variation, respectively (**Figure 2.5**). Soil characteristics were best correlated to the 1st axis (**Table 2.2**). CaCO3 is positively correlated to the 1st axis, while Moisture was negatively (**Table 2.2**). BR and RTZ sites are clearly separated on the 1st axis. Impervious surface represented by Road, Build and Unvegetated area, but also small vegetated patches (Grass strip, Hedge, Wood, Grove, Isolated tree) are significantly and positively correlated to the 2nd axis, whereas vegetated areas, forest, crops and meadows are negatively correlated. (**Figure 2.5**). At the peri-urban sites, BR and RTZ sites are separated. However, some species such as *Cornus sanguinea* and *Crataegus monogyna* were common to all sites. Urban sites were characterized by planted species (*Acer pseudoplatanus*, *Acer platanoides*) and some riparian species like *Alnus glutinosa*, *Sambucus nigra* and *Fraxinus excelsior*. The ligneous composition of BR peri-urban sites

was characterized by indigenous pioneer species (*Salix fragilis* or *Salix alba*) and by an exotic one, *Acer negundo*. On the contrary, RT peri-urban sites were dominated by ubiquitous species such as *Corylus avellana* but also by a specific alluvial species *Prunus padus*.

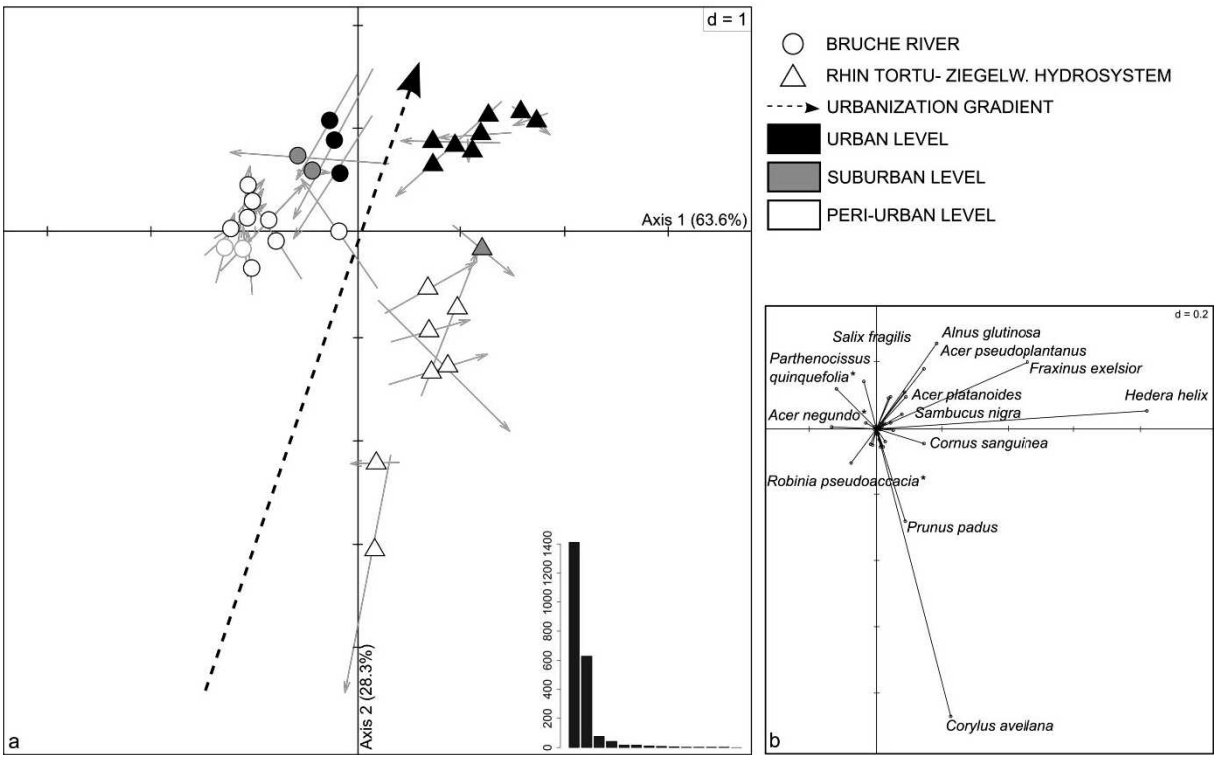

Figure 2.5 Biplot of a between sites co-inertia analysis (BCOI) based on the ligneous stratum representing (a) the sites and (b) the species. The symbols on arrows are illustrative only and indicate both the level of urbanization and the corridor where the sites come from. Exotic species are indicated by (*).

The distribution of the herbaceous species was similar to that observed for the ligneous species with a clear distinction between the Bruche corridor and RTZ sites (**Figure 2.6**). BCOI ordination axes 1 and 2 explained 88% and 7.2% of the variation, respectively. Contrary to what was observed for ligneous species, soil characteristics were not significantly correlated to any axis (**Table 2.2**). Impervious surface represented by Road and Unvegetated areas and small vegetated patches like Grove, Isolated tree and Hedge, were positively correlated with axis 1, and with axis 2 as well as Build, Grass strip, and Wood. As observed for the ligneous species, herbaceous species composition was related to landscape metrics mostly on axis 2. Landscape characteristics appear to represent the main predictors as they contribute to the both axis and overpass the effect of the soil

characteristics (**Table 2.2**). In the same way as for the ligneous stratum, BR and RTZ sites are clearly distinguishable at the peri-urban level. Ruderal species (*Rubus fruticosus*, *Lolium perenne*, *Poa annua*, *Alliara petiolata*, *Rubus caesius*) correspond to urban sites in both corridors. In contrast, a luxuriant herbaceous flora composed of nitrophilous species (*Urtica dioica, Galium aparine*) and exotics (*Impatiens glandulifera*) was found in BR peri-urban sites. RTZ peri-urban sites are characterized by *Allium ursinum.* Common forest species like *Glechoma hederacea*, *Galeopsis tetrahit*, *Carex sylvatica* are still present in the most urban sites.

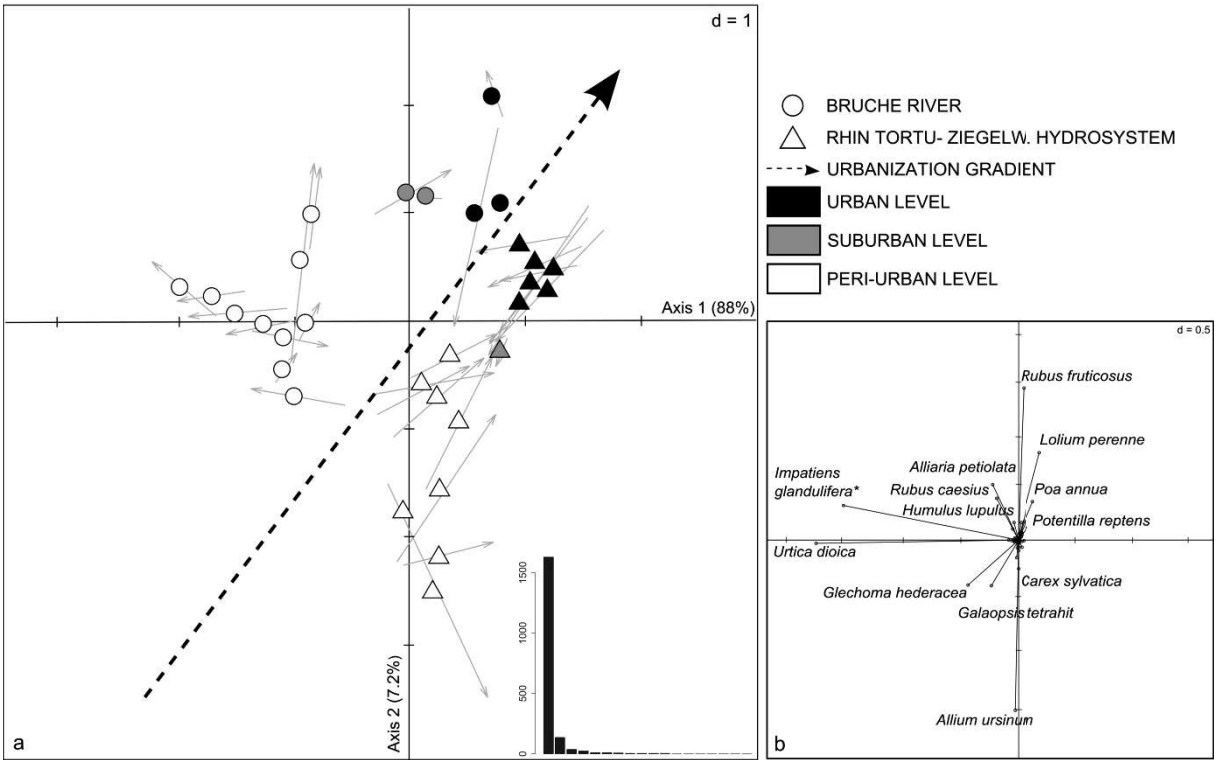

Figure 2.6 Biplot of a between sites co-inertia analysis (BCOI) based on herbaceous strata representing (a) the sites and (b) the species. The symbols on arrows are illustrative only and indicate both the level of urbanization and the corridor where the sites are from. Exotic species are indicated by (*).

Table 2.2 Correlation between landscape metrics, soil parameters and ordination scores of the herbaceous species and the ligneous species on between class co-inertia axis 1 and axis 2.

	Herbaceous stratum		Ligneous stratum	
	Axis1	Axis2	Axis1	Axis2
Coarse elements	0.20**	-0.09	-0.29***	0.44**
Moisture	-0.33***	-0.37***	-0.88***	-0.04
$CaCO_3$	0.54***	-0.37***	0.81***	-0.20**
Total *N*	0.08	-0.37***	0.12	0.02
Total *C*	0.21**	-0.40***	0.67***	-0.06
C/N	0.42**	-0.047	0.67***	-0.09
TOC	0.11	-0.27***	0.1	0.1
Built area	0.67**	0.77***	0.44***	0.83***
Road	0.72***	0.71***	0.50***	0.81***
Unvegetated area	0.74***	0.73***	0.55***	0.78***
Hydro	-0.32***	0.26***	-0.58***	0.09
Crop	-0.63***	-0.29***	-0.57***	-0.49***
Meadow	-0.42***	0.30***	-0.56***	0.29***
Grass strip	0.56***	0.82***	0.36***	0.85***
Wood	0.52***	0.77***	0.23**	0.78**
Grove	0.74***	0.71***	0.52***	0.79***
Isolated tree	0.72***	0.73***	0.52***	0.80***
Forest	-0.46***	-0.60***	-0.36***	-0.53**
Hedge	0.67***	0.82***	0.38***	0.88***

2.5.2 Ecological traits of vegetation

Except for one site, the percentage of light-demanding species (*L*) was more important in the urban sites, whereas plants that tolerate low illumination were mostly found in peri-urban sites and in particular in forested sites (**Figure 2.7**). For moisture requirement (*F*), plants that require moist to wet conditions were present in all the sites (>40%) and the peri-urban sites contained the highest proportion (>60%). Nevertheless, the peri-urban sites contained also the highest percentage of plants that tolerate dry to very dry conditions. Concerning ecological values concerning the free H-ions (*R*) in the soil and the nutrient content (*N*), results were linear meaning that sites that contained one type of plant necessarily contained less of the other type. No clear difference can be made based on the level of urbanization: thus, plants that tolerate neutral to alkaline conditions and plants that tolerate acid to neutral conditions are equally represented whatever the type of corridor, the same as for plants that grow up in medium to fertile soils and plants of fertile soils. However a clear distinction exists within peri-urban sites according to the type of corridor: indeed, the Bruche and the RTZ sites were separated, showing respectively plants that tolerate acid to neutral conditions and more fertile plants on the one hand and plants that tolerate neutral to alkaline conditions and which grow up in medium to less fertile conditions on the other hand.

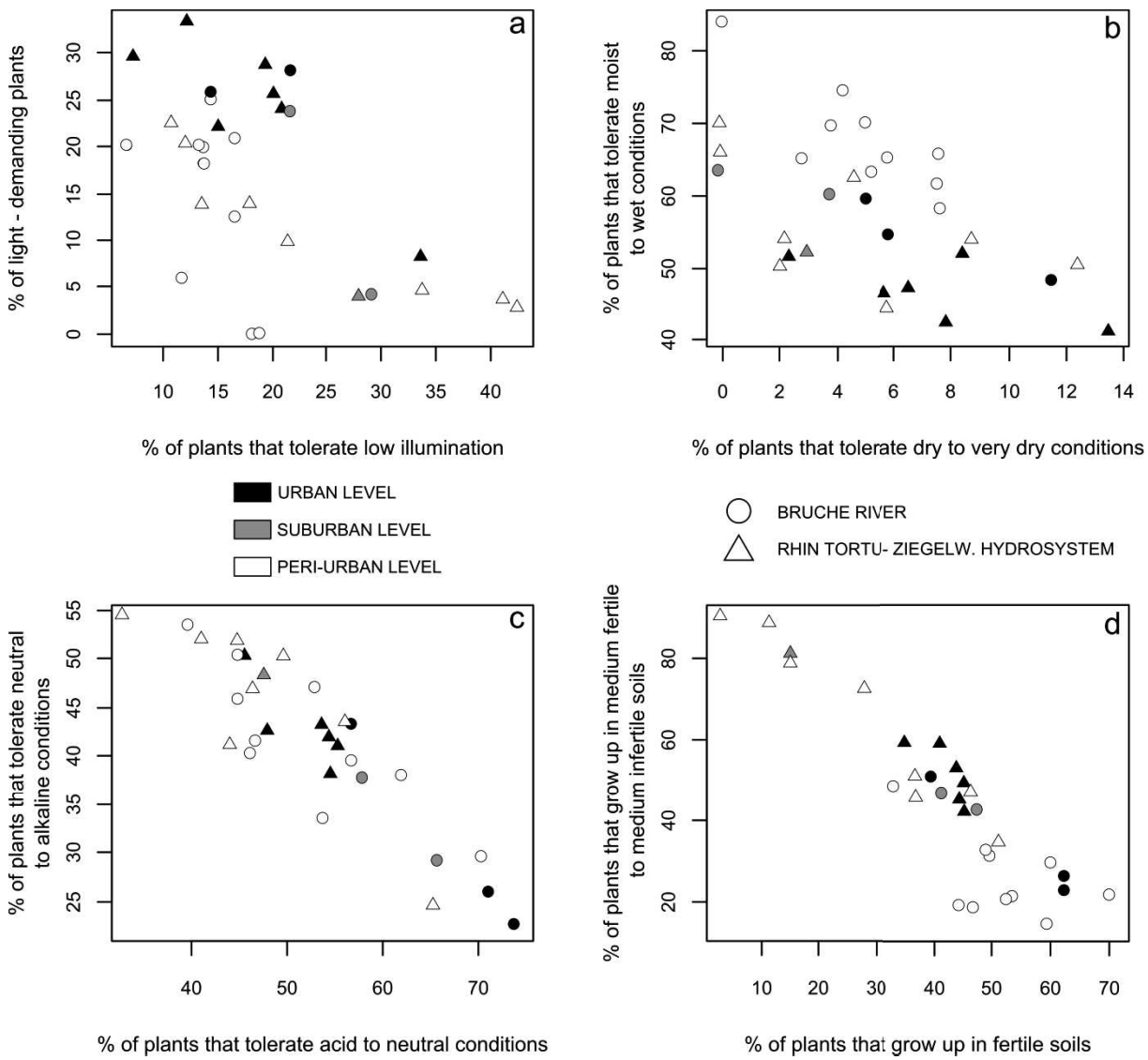

Figure 2.7 Distribution of the 30 riparian sites, according to the percentage of species related to the average light quantity received (a), the average soil moisture during the growth period (b), the content of free H-ions in the soil (c) and the nutrient content (d).

2.6 Discussion

This study provides a precise description of the distribution of the riparian vegetation according to the level of urbanization (McKinney 2002; Clergeau et al. 2006). We found distinctive vegetation patterns at a relatively fine scale, showing that species diversity and composition are ordered along a complex environmental gradient. Although some exotic species were present, their low proportion did not seem to threaten the regional species pool. This rather suggested that modifications of the species' establishment and persistence were mostly explained by the habitat availability (Williams et al. 2009). Contrary to many studies, which indicated a tendency of native species to decline with increasing urbanization (McKinney 2006), herbaceous species richness and diversity were higher in the urban

section than in the suburban and peri-urban sections. This increase could be due to the higher anthropogenic disturbance frequency and the diversity of the land uses which promotes the installation of numerous ruderal species. By contrast, the relative stability of species richness and diversity of the ligneous stratum agreed with suspicion about temporal lags in ligneous response to anthropogenic disturbances associated with present and recent land-uses (Pennington et al. 2010). In fact, each stratum formed a relatively dense habitat up to the urban center, suggesting that exotic species failed to grow.

The distribution of riparian species along the gradient of urbanization was related to their ability to collect water and to survive in low moisture conditions while being light-tolerant. This process typically operated with the "urban drought" phenomenon associated with urbanization, such as the bank stabilization and enhancement along the Bruche River and the control of the water flow along the RTZ hydrosystem, which lead to a lower water table and thus progressively disadvantage riparian species. At the same time, the pressure of land use, which contributes to reduce corridors' width, emphasized the edge effect by facilitating the establishment of novel species. At the peri-urban level, each stratum maintained its own features according to the river considered. Along the Bruche river, communities were characterized by pioneer trees that colonized mostly sedimentary deposits such as *Salix fragilis*, and the hybrid *Salix* x *rubens*, forming a simple stratum under which an exuberant herbaceous flora grew, composed of nitratophilous and heliophilous species (e.g. *Urtica dioica*, *Galium aparine*) and exotics (e.g. *Impatiens glandulifera*, *Fallopia japonica*) (Schnitzler-Lenoble and Carbiener 2007). It was likely that fluvial disturbance and deposition provide new germination sites for shade-intolerant and/or non-native species. This environment conferred low resistance, and it permitted the establishment of exotics ligneous or lianas such as *Acer negundo*, *Robinia pseudoaccacia* or *Parthenocissus quinquefolia*, linked to forest edges such as gaps formed by road bridges. On the contrary, the peri-urban level along the RTZ hydrosystem included an herbaceous stratum of typical forest shade-tolerant species such as *Allium ursinum* and *Carex sylvatica* which cohabit with more ubiquitous forest species, like *Glechoma hederacea*, *Galeopsis tetrahit,* and dominated shrubs with broad ecological amplitude to the pH (*Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*). These latter were forming a thick subcanopy indicative of disturbance reduction, which are typical of late-successional forest. At the suburban level, the canopy still included some remnant softwood (*Salix fragilis*) as a result of either the previous successional stages or the youth phase of the hardwood ecosystem (Schnitzler 1995). Towards the urban center, the non-flooded zones increased and gave way to species which do not tolerate summer floods such as mesophilic species e.g. *Cornus mas*, *Acer pseudoplatanus.* The high frequency of *Fraxinus excelsior* can be explained by the fine alluvial deposits as a result of embankment and of the stabilization of the river bed (Guénat et al. 2003). In addition, the presence of

Hedera helix reflected both the strong dependence with its attractive support, *F. excelsior*, as shown by (Schnitzler and Heuzé 2006) and with the nutrient-rich topsoil with coarse elements (Trémolieres et al. 1988; Carbiener and Schnitzler 1990). In the canopy, *F. excelsior* codominated with *Alnus glutinosa* which is spreading with the stabilization of the water level since the river has been managed (Schnitzler et al. 1992). Some liana such as *Humulus lupulus*, *Clematis vitalba* still persisted, which shows a similar pattern with former alluvial forests deprived from floods for less than 50 years (Trémolières et al. 1998). On the contrary, in the herbaceous stratum, ubiquitous species clearly succeeded hydrophilic species. Indeed, these species (*Lolium perenne*, *Poa annua*) also occurred in semi-natural grasslands that surrounded riparian areas in the peri-urban level, as well as in the suburban level. The abundance of *Rubus fruticosus* and *Rubus caesius* characterized riparian edges formed by rail bridges and river embankment.

The between-class co-inertia analyses revealed that for this study, the soil properties capture a different aspect of variability than the land cover categories. The soil properties capture information on soil patterns associated in particular to hydrologic change, while the land cover types reflect the composition of the surrounding landscape. One can assume that the major environmental variables that limit the distribution of terrestrial plants along an urbanization gradient were the soil water content and the nutrients (Tilman and Lehman 2001). However, in this study, no clear gradient of urbanization has been demonstrated about the soil's characteristics, except for the soil's moisture, and therefore no clear matching with plant distribution. Changes in soil's moisture are often associated with the increasing proportion of impervious surfaces altering the rates and pathways of water movement into, through and out of ecosystems (Groffman et al. 2003; Paul and Meyer 2008), so it is reasonable to expect a high degree of autocorrelation between land cover types, such as roads and built areas, and soil's moisture. The soil properties also reflected differences in plan communities between river corridors at the peri-uran level. These differences decreased with the degree of urbanization. Thus, the composition of the flora, especially ligneous flora, partly depended on soil characteristics like the carbonate content, whereas the herbaceous one is more homogeneous, which can be explained by the soil's properties being more homogeneous in surface than in deep horizon. The topsoil evolved by regular inputs of organic matter and was less influenced by substratum. Roots of ligneous species were more directly in contact with alluvial deposits which are much more heterogeneous due to high variation in grain size distribution. However this marked difference principally occurred at the peri-urban level.

The land cover types captured the most variability of the urban context. We observed that plant composition was best explained by land cover type, as demonstrated in several more or less urbanized areas (Godefroid and Koedam 2007; Douda 2010; Čepelová and

Münzbergová 2012), such as small vegetated patches including remnant natural areas (e.g. grass strips, woods, groves, isolated trees, hedges) but also roads and built areas. These findings, that only described the nature of the landscape around each site, indirectly depict the impacts of urbanization on the spatial arrangement of habitats and suggest the potential importance of other factors (e.g. patch size, connectivity) on the species composition. In this study, the vulnerability of species to urbanization, that may differ as a consequence of habitat selectivity (Williams et al. 2009), depended on strata. Indeed, the ligneous richness and diversity were mainly constrained by the type of river, meaning that the ligneous stratum is primarily determined by the river characteristics in terms of geomorphic characteristics or water regime. The ligneous stratum was several decades old and likely reflected the landscape conditions that existed at the time they established but also the geomorphic and hydrologic characteristics of the corridor. On the contrary, the herbaceous stratum quickly responded to the short-term effects of urbanization.

The concomitant changes in plant composition and land cover clustering underpinned the idea that the drivers of flora along an urbanization gradient are mainly related to the landscape composition. Sites of both corridors retained similar compositional patterns with the land cover at the peri-urban and the urban levels. At the peri-urban level, two different clusters gathered either Bruche sites or RTZ sites while no distinction was made between each type of site at the urban level. This clearly demonstrated that most urban sites are those with similar floristic composition, as found for other plant communities at a larger scale (across the entire city) by McKinney (2006). These findings showed that urban sites become taxonomically homogenized, and the contrasted characteristics of corridors such as soil properties are decreasing.

2.7 Conclusion

This study sought to determine what the main urbanization effects produced either by the transformation of the landscape or by the modification of the soil characteristics on riparian vegetation were. Changes in species richness, diversity and composition along the gradient of urbanization demonstrated that the riparian community may be altered. However some hydrophilic species still persisted in urban sites despite the theoretical effect of “urban drought”. The moisture requirement and some changes in soil nutrient status led to enhance the variability between each river, e.g. the presence of *Salix fragilis* which is linked to neutral deposits along the Bruche River. However, it did not necessarily constitute an effective urbanization effect. Indeed, landscape transformation (e.g. vegetated area like meadow or forest to build area) and landscape fragmentation (e.g. meadow to grass strip) explained a larger part of the flora distribution for both strata than the soil features. Pressures that

operated at the landscape level modify the ratios between riparian communities, including the disappearance of the pioneer stage along the Bruche River, disappearance of the intermediate stage along the RTZ hydrosystem and occurrence of new communities. Thus from rural to urban areas, we observed a simplification of succession processes by a decrease in alluvial, flood-tolerant species, the disappearance of the pioneer species replaced by ruderal and ubiquitous species. The urban level brought these modifications out through an array of spatial transformations. Finally, depending on the level of urbanization, floristic changes can be predicted along an urban-rural gradient. Soil properties, water stress or fluvial dynamic, which depend on the type of corridor, still remained the main factors of segregation up to the peri-urban level. Then they were progressively replaced by the pressure of the urban environment affecting the landscape composition and configuration. Thus, species, whose ecology and distribution are shaped by the river and its tributaries up to the peri-urban level progressively gave way to species with broad ecological amplitude at the urban level.

2.8 Acknowledgements

This research was supported by a CIFRE grant (no.2013/0025) from the Agence Nationale de la Recherche et de la Technologie (ANRT) and the Eurometropole de Strasbourg (Environment and Urban Ecology department). As such, we would like to thank Suzanne Brolly for its constant support. The study was carried out as a part of the Long-Term Ecological Research-France network within the Urban Environmental Area (Zone Atelier Environnementale Urbaine de Strasbourg). Many thanks to Mina Charnaux and Aurélie Scherer for their valuable contributions to the collection of soil data. We are grateful to the Analysis Laboratory of Soil and Superficial Formation (LAS) and in particular to Martine Trautmann for providing useful help and comments. Our thanks go also to Thomas Wittmann for revising the English of the text.

2.9 Appendix

Appendix Ecological indices of herbaceous and ligneous species found along the Bruche River and the Rhin Tortu Ziegelwasser hydrosystem. Native status is native (N) or exotic (E) in France according to (Schnitzler et al. 2007). Juv=juvenile. Nomenclature follows Hoff, 2015.

Taxon	Light	Moisture requirement (F)	Reaction	Nutrient	Native status
Acer campestre L.	3	2.5	3	3	N
Acer campestre juv. L.	3	2.5	3	3	N

Acer platanoides juv. L.	2	3	4	3	N
Acer negundo L.	3	3.5	3	4	E
Acer negundo juv. L.	3	3.5	3	4	E
Acer pseudoplatanus juv. L.	2	3.5	3	3	N
Acer platanoides L.	2	3	4	3	N
Acer pseudoplatanus L.	2	3.5	3	3	N
Aegopodium podagraria L.	2	3.5	3	4	N
Agrostis sp.					N
Alliaria petiolata (M.Bieb.) Cavara & Grande	2	3.5	4	5	N
Allium ursinum L.	2	4	4	3	N
Alnus glutinosa juv. (L.) Gaertn.	3	4.5	3	4	N
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	3	4.5	3	4	N
Anemone nemorosa L.	2	3	x	3	N
Arctium lappa L.	3	2.5	4	5	N
Arrhenatherum elatius (L.) P.Beauv.exJ.Presl. &C.Presl.	3	3	3	4	N
Artemisia vulgaris aggr.	4	2.5	3	4	N
Arum maculatum aggr.	2	3	3	3	N
Bellis perennis aggr.	4	x	4	3	N
Bidens tripartita L.	4	4	3	4	N
Brachypodium sylvaticum (Huds.) P.Beauv.	3	3.5	3	3	N
Bromus sterilis L.	3	2	3	4	N
Calystegia sepium (L.) R.Br.	3	3.5	4	4	N
Carex acutiformis Ehrh.	3	4.5	4	4	N
Carpinus betulus L.	2	3	3	3	N
Carex sp.					N
Carex sylvatica Huds.	2	3.5	3	3	N
Chaerophyllum sp					N
Chaerophyllum temulum L.	3	3	3	5	N
Chenopodium album L.	4	2	3	4	N
Chenopodium polyspermum L.	4	3.5	4	4	N
Circaea lutetiana L.	2	3.5	4	4	N
Cirsium sp.					N
Clematis vitalba L.	3	3	4	3	N
Corylus avellana L.	3	3	3	3	N
Cornus mas L.	3	2.5	4	3	N
Cornus sanguinea L.	3	3	4	3	N
Cornus sanguinea juv. L.	3	3	4	3	N
Crataegus laevigata (Poir.) DC.	3	3.5	3	3	N
Crataegus monogyna Jacq.	4	3	4	3	N

Dactylis glomerata L.	4	3	3	4	N
Daucus carota L.	4	2.5	4	2	N
Duchesnea indica (Andrews) Focke	3	3	3	4	N
Elymus caninus (L.) L.	3	3.5	4	4	N
Elymus repens (L.) Gould	4	3	4	4	N
Equisetum arvense L.	3	3.5	4	3	N
Euonymus europaeus L.	3	3.5	4	3	N
Eupatorium cannabinum L.	3	4	4	4	N
Fagus sylvatica juv. L.	1	3	3	3	N
Fagus sylvatica L.	1	3	3	3	N
Festuca sp.					N
Filipendula ulmaria (L.) *Maxim.*	3	4	3	4	N
Fraxinus excelsior juv.	3	3.5	4	3	N
Fraxinu sexcelsior L.	3	3.5	4	3	N
Galium aparine L.	3	3	3	5	N
Galeopsis tetrahit L.	3	3	3	5	N
Geranium robertianum L.	3	3	3	4	N
Geum urbanum L.	2	3.5	3	4	N
Glechoma hederacea L.	3	3.5	4	3	N
Hedera helix L.	2	3	3	3	N
Helianthus tuberosus L.	3	3.5	3	4	E
Humulus lupulus L.	3	4	3	4	N
Impatiens glandulifera Royle	3	3.5	4	4	E
Impatiens parviflora DC.	3	3	3	4	N
*Juglans regia juv.*L.	3	2.5	4	4	E
Juglans regia L.	3	2.5	4	4	E
Lamium maculatum (L.) L.	3	3.5	3	5	N
Lapsana communis L.	3	3.5	3	4	N
Ligustrum vulgare L.	3	2.5	4	3	N
Lolium perenne L.	4	3	3	4	N
Lonicera xylosteum L.	3	3	4	3	N
Lysimachia nummularia L.	3	3.5	3	4	N
Lysimachia vulgaris L.	3	4	2	3	N
Medicago lupulina L.	3	2	4	3	N
Oxalis fontana Bunge					N
Paris quadrifolia L.	2	3.5	4	3	N
Parthenocissus quinquefolia (L.) Planch.	3	2.5	3	3	E
Phalaris arundinacea L.	4	4	4	4	N
Plantago lanceolata L.	4	2.5	3	3	N
Plantago major L.	4	3	3	4	N
Poa annua L.	4	3	3	4	N
Poa nemoralis L.	3	2.5	3	3	N
Poa pratensis L.	4	3.5	3	4	N

Poa trivialis L.	3	3.5	4	4	N
Polygonum aviculare L.	4	3.5	3	4	N
Polygonatum multiflorum (L.) All.	2	3	4	3	N
Populus nigra L.	3	4	4	4	N
Potentilla reptans L.	4	3	4	4	N
Prunus avium (L.) L.	3	3.5	3	3	N
Prunella vulgaris L.	4	3.5	3	3	N
Prunus laurocerasus L.	2	2.5	3	3	E
Prunus padus L.	2	3.5	3	3	N
Prunus padus juv.	2	3.5	3	3	N
Prunus spinosa L.	4	2.5	3	3	N
Quercus robur juv. L.	3	3.5	3	3	N
Quercus robur L.	3	3.5	3	3	N
Ribes rubrum L.	2	3.5	3	4	N
Robinia pseudoacacia L.	3	2.5	3	4	E
Rubus caesius L.	3	3.5	4	4	N
Rubus fruticosus aggr.	3	3	x	4	N
Rumex hydrolapathum Huds.	3	4.5	4	4	N
Rumex sp.					N
Salix alba L.	3	4.5	4	4	N
Salixfragilis L.	4	4.5	3	3	N
Salix x rubens Schrank					N
*Sambucus nigra*L.	3	3.5	4	4	N
Scrophularia nodosa L.	2	3.5	3	4	N
Solidago canadensis L.	4	3	4	4	E
Stachys sylvatica L.	3	3.5	3	4	N
Stellaria holostea L.	2	3	2	3	N
Symphytum officinale L.	3	3.5	3	4	N
Taraxacum officinale F.H. Wiggers.	4	3	3	4	N
Trifolium repens L.	4	3	3	4	N
Ulmus minor Mill.	3	3.5	4	3	N
Ulmus minor juv. Mill	3	3.5	4	3	N
Urtica dioica L.	3	3.5	3	5	N
Veronica hederifolia aggr.	x	x	3	4	N
Veronica persica Poir.	4	3	4	4	N
Viburnum lantana L.	3	2	4	2	N
Viburnum opulus L.	3	3.5	3	3	N
Vicia sepium L.	3	3	3	3	N
Viola reichenbachiana Jord. Ex Boreau	2	3	3	3	N

CHAPITRE 3

How does the urban stream syndrome shape functional traits in riparian plants?

Eugénie SCHWOERTZIG, Jean-Nicolas BEISEL, Nicolas POULIN, Michèle TRÉMOLIÈRES

(soumis dans *Landscape and Urban Planning* le 30 Janvier 2016)

3.1 Contexte

Les mesures de la composition et de la diversité fonctionnelle des communautés végétales ont tendance à refléter davantage les fonctions des écosystèmes que les indices de diversité traditionnelle (Hooper et al. 2005). Pour fournir un lien direct entre les changements dans la composition des communautés végétales, les données environnementales et les traits fonctionnels d'espèces, une analyse conjointe a été menée afin de répondre aux questions (**Figure 3.1**) : comment la diversité évolue-t-elle le long d'un gradient d'urbanisation ? Peut-on la relier à la diversité spécifique ?

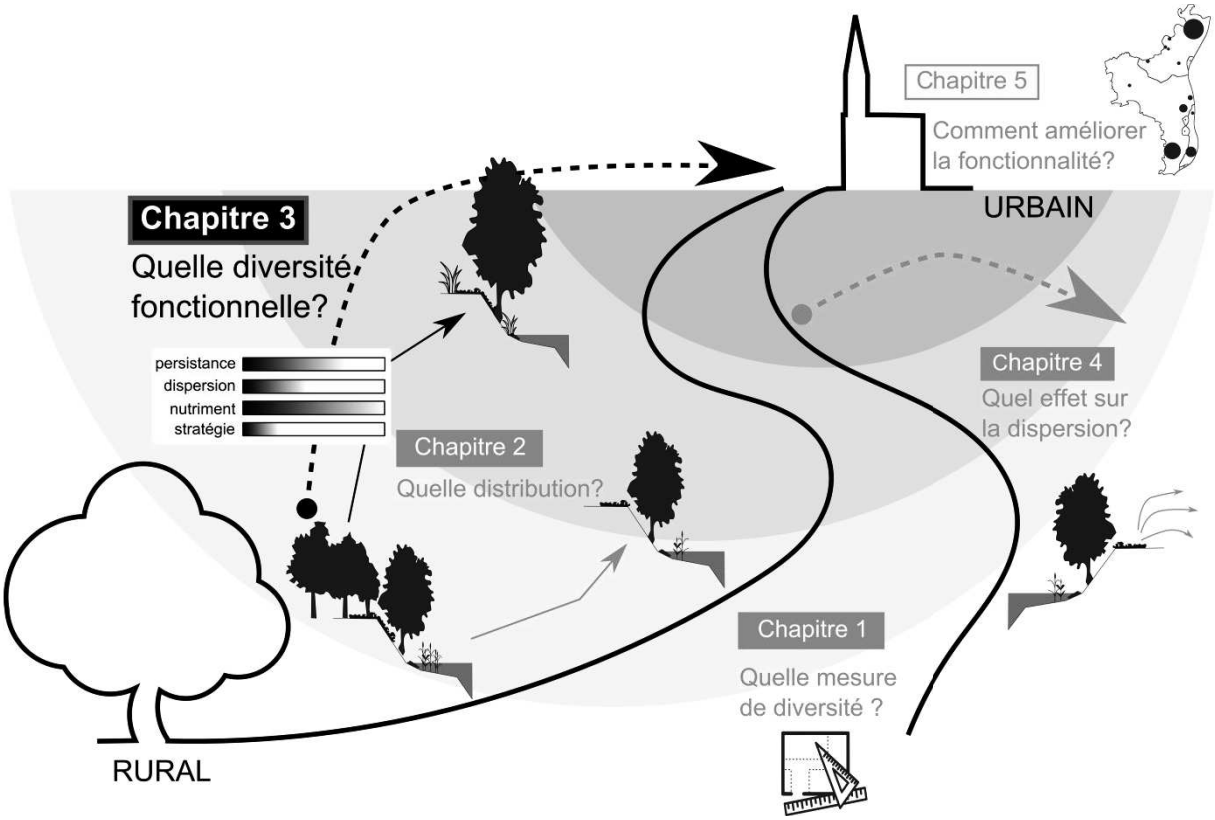

Figure 3.1 Représentation du chapitre 3 dans le schéma général d'organisation de la thèse.

3.2 Résumé

C'est l'effet du gradient d'urbanisation sur les traits fonctionnels des espèces qui a été plus précisément analysé dans la troisième partie. Les traits choisis sont liés à la dispersion, à la persistance, à la distribution, aux stratégies de développement, à la croissance des espèces et à certains indicateurs du sol. Les espèces ont ensuite été regroupées en plusieurs groupes fonctionnels le long du gradient d'urbanisation. Dans cette étude, l'urbanisation est vue comme un puissant filtre qui agit sensiblement sur la diversité fonctionnelle des communautés riveraines. Par exemple, l'urbanisation agit sur la tolérance des espèces aux conditions du sol, modifie la dispersion des graines et leur longévité dans la banque de graines, rendant les communautés plus vulnérables. Néanmoins, certains traits fonctionnels liés spécifiquement aux communautés riveraines persistent jusqu'au centre urbain. Le changement des groupes fonctionnels a ensuite été comparé avec différents indices de diversité spécifique (indices de Shannon, indices de Pielou). On a ainsi pu montrer que la forte diversité spécifique mesurée pour les sites suburbains peut être directement associée aux variations de diversité fonctionnelle.

3.3 Introduction

The impacts of anthropic activity (e.g. habitat fragmentation and/or transformation, invasion of exotic species) on biodiversity have been the subject of observational (McDonnell et al. 1993), experimental (Tewksbury et al. 2002) and theoretical (Beier and Noss 1998) studies for many years. Changes in biodiversity can have a strong influence on ecosystem processes and modify the resilience of ecosystems to environmental change (Chapin III et al. 2000; Hooper et al. 2005). Here, we focus on urban environments, an example of intense human impact that provides an excellent opportunity to study the ecological effects of anthropic activity on ecosystems (Niemala et al. 2009).

Urbanisation induces changes not only in landscape structure but also in biota, and thus can be used as an ecological gradient whereby the intensity of urbanisation is considered to vary with distance from a city centre (McDonnell and Pickett 1990). In using this approach, urbanisation is considered to be a characteristic suite of disturbances (Sukopp 2004; Walsh et al. 2005), often thought of as an accumulation of all human influences, such as air and soil pollution, landscape fragmentation, soil sealing, road density and human population density (McKinney 2002). This human impact can then be quantified to explore biological community structure (Moffatt et al. 2004; Burton et al. 2005; Pennington et al. 2010; Ives et al. 2011), for example, and compare it between studies. A recent study measured the ecological trait composition of a given riparian community to analyse patterns along an urban gradient (Schwoertzig et al. 2016b), thereby highlighting the relevance of plant-trait studies in the urban environment (Williams et al. 2015). Dziock et al. (2011) relied on multiple species and traits to detect how species composition changed across the landscape when faced with environmental constraints. As such, the trait-based approach characterises organisms in terms of multiple biological attributes that describe the organisms' functional response to the environment (Wellstein et al. 2011). Species traits may also identify the most sensitive life-history characteristics and indicate potential causative mechanisms, facilitating the development of targeted management actions (Verberk et al. 2013). Over the past 20 years, there has been a progressive emergence of methods using functional traits, including response to the urban environment (Hahs and Evans 2015). These methods have allowed a better understanding of plant responses to urbanisation and should now lead to explicit models that can be linked to biological processes (Williams et al. 2015).

In this study, we sought to assess the relationship between riparian biodiversity and urban disturbance along an urbanisation gradient. Riparian areas are key landscape components in maintaining biological connections along dynamic environmental gradients (Naiman and Decamps 1997) and we believe that they serve as a framework to mitigate urban sprawl up to the urban centre. In riparian areas, ecological processes are normally

determined by flood frequency and duration, channel migration and other geomorphological processes (Naiman et al. 1993; Poff 1997). In an urban context, however, this disturbance regime is progressively replaced by other environmental constraints (Walsh et al. 2005), a consistent suite of effects termed the 'urban stream syndrome' by Meyer et al. (2005). Among these constraints, hydrological changes (Groffman et al. 2003) and the composition and spatial configuration of the landscape matrix (Rodewald and Bakermans 2006) tend to have the main impact on riparian corridors. Such changes have been linked to shifts in riparian plant diversity and composition along the urban gradient, and include a decrease in native species richness and an increase in non-native species richness (Burton et al. 2005; Pennington et al. 2010). In general, riparian plant communities are composed of specialised and disturbance-adapted species within a matrix of less-specialised and less-frequently disturbed species (Naiman and Decamps 1997). Riparian plant community life-trait strategies can be expected to change with urbanisation (Williams et al. 2009) through the establishment of species that lack adaptation to specific disturbance types. For example, Burton et al. (2009), in a study of watersheds under various levels of land-use disturbance, showed that species adapted to flood-tolerance progressively disappeared.

Under the assumption that the environment determines performance of species according to their combination of traits, we sought to determine how species life-history traits and their spatial pattern along an urbanisation gradient could explain riparian species richness in the transition zone. The study was conducted along two riparian corridors that connect the surrounding rural area to the urban centre of Strasbourg (France). The following questions were addressed: (1) can the functional structure of riparian communities be linked to an urbanisation gradient, (2) is urban disturbance intensity strong enough to cause local extinction of species harbouring extreme trait values and (3) can relationships be identified between diversity, function and urban disturbance?

3.4 Materials and methods

3.4.1 Study site

This study was carried out in the metropolitan area of Strasbourg (48°35'N, 7°45'E, northeast France). The city has a semi-continental climate (Jongman 1990) with annual precipitation ranging from 600mm to 800mm and an average maximum temperature of 25.7°C in July and an average minimum temperature of -0.8°C in January. Strasbourg and its conurbation are characterised by a relatively flat relief. Located in the Rhine Graben geological region, the area has a thick geological layer of river-deposited gravel/sand alluvium. Recent urbanisation has developed around an important hydrographical network

composed of the River Ill, a main tributary of the River Rhine, and its secondary tributary the River Bruche, along with numerous artificial channels. This not only offers a large number of potential habitats but also provides numerous potential methods of dispersal. A large number of these watercourses have been integrated into local planning tools

The study sites were located along two stream sections that have undergone many adjustments over recent decades as they get closer to the city. To allow comparison, each stream section had to fulfil several conditions: first, they had to connect the surrounding area to the urban centre; second, the stream-side had to be formed partly of riparian forest comprising at least an herbaceous and a ligneous stratum; and third, sites had to be situated in straight stretches away from mobile meanders. The first stream section was related to the River Bruche, which connects the Vosges to Strasbourg and has a well-preserved floodplain. The river is characterised by active, mobile meander dynamics with flow-rates between 5 and 12 m^3/sec. The second stream section was in the Rhin Tortu – Ziegelwasser hydrosystem (henceforth RTZ), a former side-channel of the Rhine that still has well-preserved forests and wetlands. It has a sinuous water course with flow-rates varying between 7 and 9 m^3/sec. Thirty sites, 15 along each stream section, were selected and surveyed.

3.4.2 Vegetation sampling

Three 50 m^2 (5 × 10m) quadrats were sampled per site on each riverbank of the two stream sections, representing a total of 90 quadrats per section ($N_{BRUCHE} = 90$ and $N_{RTZ} = 90$). Each quadrat was established at the high-water limit, separated from each other by six metres. The entire spontaneous flora was collected during the summer months (June-July) of 2011-2012. Juvenile trees, shrubs and herbaceous species included both native and exotic species, as defined by Schnitzler et al. (2007). Each species was assigned a cover abundance coefficient by visual interpretation of percentage cover.

3.4.3 Plant species traits

Twenty-seven traits were collected based on the LEDA (Kleyer et al. 2008) and the Flora Indicativa (Landolt et al. 2010) databases (see **Appendix 3.1**). The traits were divided into four groups: (a) ecological (climate and soil) indicators, (b) dispersion, (c) growth and life strategy and (d) persistence. Traits were selected in order to reflect functional attributes associated with urban constraints (disturbance, environmental change, dispersion and interaction with other organisms) (Vallet et al. 2010). Aside from two trait pairs (seed length and seed width, seed length and terminal velocity), all traits were independent ($R^2 < 0.7$).

3.4.4 Landscape analysis

The landscape matrix was identified within a 500 m buffer around each of the 30 sites studied. Thus, emphasis was placed on landscape composition and on the selection of a suitable set of variables that could be linked to an urban-rural gradient (Hahs and McDonnell 2006). This set of variables was extracted from a GIS database of land-cover types for the conurbation of Strasbourg. The classification was elaborated from object-oriented image processing and validated by computer-assisted photo-interpretation. Overall geometric accuracy was less than 1 m. Twelve land-cover categories were identified: Built, Road, Unvegetated area (bare soil), Hydro, Crop, Meadow, Grass strip, Wood, Grove, Isolated tree, Forest and Hedge. Vegetated surfaces were distinguished based on size, shape and proximity criteria. Thus, “Forest” was larger than “Wood” (< 50 ha), “Wood” was larger than “Grove” (< 5 ha) and “Grove” was larger than “Hedge” (< 20 m). The proportion of different land-cover types was calculated within ESRI® ArcGIS (version 10.3).

3.4.5 Statistical analysis

Total species richness and Shannon diversity calculations were carried out on each plant community at the species level.

Relationships between species traits and environmental data were investigated using RLQ analysis. This three-table ordination method allows for the simultaneous analysis of environmental characteristics (R-table: environmental data x sites), species traits (Q-table: species x species traits) and species distribution (L-table: species x sites). RLQ analysis is an extension of the two-table method for co-inertia analysis (Dolédec et al. 2006) and aims at finding a co-structure between trait data and environmental data. This co-structure results from the product of variance of the site scores by the variance of the species scores and by the squared cross-correlation between the species and site scores mediated by Table L. Species responses to environmental data and the identification of responsive trait combinations are then projected onto ordination axes (environmental and species axes). The RLQ procedure is based on a separate ordination analysis of each table. A correspondence analysis was performed on the species distribution matrix (L-table) after removing species whose frequency was less than 3%. This step then weights species by their relative abundance and weights sites by the presence of plants. The environmental matrix (R-table) was analysed using principal components analysis. As the species traits were from different types, the Hill-Smith ordination method was applied in order to take quantitative and categorical traits into account.

The link between species traits and the normed score of the first two axes of the RLQ analysis was assessed using Spearman or Pearson rank correlation, depending on whether the trait was quantitative or qualitative. We subsequently used pairwise Wilcoxon tests to

calculate pairwise comparisons between group levels, using the Hochberg correction procedure.

RLQ analysis outputs were used to define functional species groups based on responsive traits. Euclidian distances between species were computed on the first two RLQ axes. Primary clusters were identified using an adaptive branch pruning technique based on Ward's linkage method, with a minimum cluster size of one. The cluster process is based on analysis of dendrogram branch shape and offers an alternative and more flexible approach than the most common tree-cut method, i.e. the 'static' tree cut (Langfelder et al. 2008). For each site, species were then summed according to their presence in that cluster in order to compare the geographic distribution of clusters. Finally, quadratic regression models for Shannon index were fitted with respect to the first axis of the RLQ analysis.

The packages 'ade4' and 'dynamicTreeCut' were used to carry out the RLQ analysis and the cluster identification with the statistical language R v.3.0.2 (R Core Team, 2013).

3.5 Results

3.5.1 Trait-environment relationships

Co-structure between species traits and environment data was mainly decomposed into the first two RLQ axes, which explained 75.4 and 18.9% of total variance, respectively. The first RLQ axis accounted for 87.5% of the variance explained by the first axis of the separate environmental analysis (R/RLQ) and 78.7% of the potential variation for species traits (Q/RLQ) (**Table 3.1**).

Table 3.1 Results of RLQ analysis and comparison with separate analyses of the R-, Q- and L-tables.

RLQ summary	Axis 1	Axis 2
Eigenvalues	9.81	2.45
Covariance	3.13	1.56
Correlation	0.42	0.44
Projected variance Table R	2.51	1.52
Projected variance Table Q	2.91	2.28
Total variance (%)	75.36	18.85
Comparison of separate analyses		2-D space spanned by axes 1 and 2
R/RLQ (%)	87.5	96.9
Q/RLQ (%)	78.7	74.0
L/RLQ (%)	*47.3(corr)*	*52.5(corr)*

Correlations between environmental variables and the first axis of the RLQ analysis were related to the degree of urbanisation (**Table 3.2**). The first axis clearly separated all urban

features and fragmented vegetation on the right side of the factorial plane and crop and forest on the left side. The second axis showed an ecological gradient related to the height of vegetation, clearly separating the tree layer from the herbaceous layer.

Table 3.2 Correlation between environmental variables and the RLQ axes. High and/or significant (p < 0.05) correlation values are highlighted in boldface type.

Attributes	RLQ axis 1	RLQ Axis2
Built	**-0.95**	-0.49
Road	**-0.92**	-0.54
Unvegetated area	**-0.96**	-0.53
Hydro	0.06	-0.43
Crop	**0.52**	0.06
Meadow	0.29	-0.50
Grass strip	**-0.80**	-0.73
Wood	**-0.73**	-0.65
Grove	**-0.95**	-0.56
Tree	**-0.95**	-0.57
Forest	**0.45**	0.90
Hedge	**-0.93**	-0.65

Ordination of species along the first axis segregated species along the urbanisation gradient (**Figure 3.2**). Forty-nine species were related to urban environment (right side) and 52 species to rural environment (left side). The rural sites were almost exclusively dominated by flora composed of herbaceous forested-area species (*Glechoma hederacea*, *Galeopsis tetrahit*, *Carex sylvatica, Anemone nemorosa, Arum maculatum)*, riparian or wetland species (*Phalaris arundinacea, Bidens tripartitus, Poa trivialis, Filipendula ulmaria, Populus nigra, Prunus padus*) and some nitrophilous species (*Urtica dioica, Gallium aparine*). Just a few pioneer species characteristic of riparian areas remained at the urban level, e.g. the willow species *Salix alba* and *Salix fragilis*. Urban sites were mostly dominated by ruderal weeds of lawns, fields and abandoned areas (*Daucus carota, Aegopodium podagraria, Rubus fruticosus, Veronica hederifolia, Lapsana communis, Lolium perenne, Arctium lappa, Taraxacum officinale, Bellis perennis*) and species found in woods, hedges or sometimes river banks (*Symphytum officinale, Circea lutetiana, Rumex hydrolapathum*).

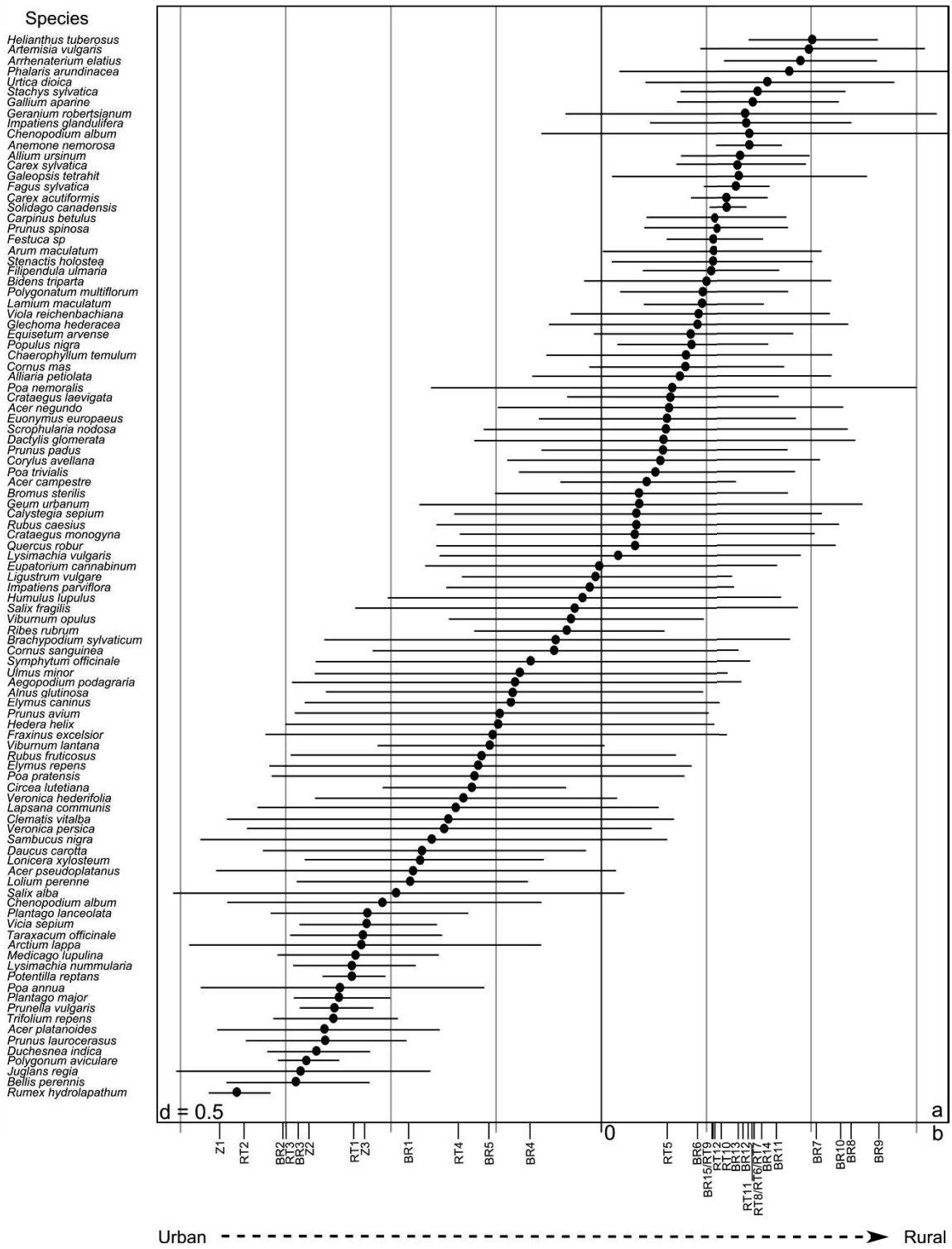

Figure 3.2 Ordination of species along the first axis of the RLQ analysis. (a) Average score (black point) and standard deviation (horizontal line) for each species. (b) Normed site scores.

Three of six ecological indicator traits, eight of nine dispersion traits, all growth and life-strategy traits and five of six persistence and distribution traits were significantly associated with the first RLQ axis (**Table 3.3**; **Figure 3.3**). Of the ecological indicators, urban species displayed a preference for medium to infertile soil (related mostly to nitrogen and phosphorous) and moderately dry soil with good aeration, i.e. loose, often gravelly or sandy soils (in contrast, poor aeration was related to compacted or wet soil; data not shown). Regarding persistence and distribution traits, species commonly found in forest zones, with lignified roots and displaying competitive strategies, were mostly found in urban areas. In contrast, rural riparian areas were characterised by wetland plants and grasses of ruderal biotopes, open woodlands and productive grasslands. Of the growth and life-strategy traits, species associated with urban sites mostly had deep roots and were mainly perennials. Degree of dominance was not constant along the urbanisation gradient and species found at urban sites were mostly scattered or in small groups. Unlike urban sites, where mainly perennials were found, rural sites supported all lifespan types. Conversely, aside from long-term persistent species, urban sites supported all seed-bank types whereas rural sites supported persistent species only. Reproduction was almost exclusively unisexual and dioiceous at urban sites, with flowers mostly pollinated by flies (myophillous) and beetles (cantharophilous). At rural sites, however, pollination was mostly realised by bees and bumble-bees (melittophilous). In contrast, wind pollination occurred equally in both urban and rural sites. Seed numbers were relatively low at urban sites (< 10 or between 1,000 and 10,000) compared to rural sites (> 10,000; data not shown). While diaspore dispersal was mainly through zoochory at urban sites, dispersion methods were more varied at rural sites. The reverse was true for vegetative dispersal, with urban species propagating with a greater variety of vegetative parts than rural species.

Table 3.3 Correlation between ecological and biological traits and the RLQ axes. High and/or significant ($p < 0.05$) correlation values are highlighted in boldface type. Non-significant result ($p > 0.05$): ns. Correlation coefficients are only provided for quantitative data.

	Axis 1		Axis 2	
Attributes	Correlation ratio	*p*-value	Correlation ratio	*p*-value
Ecological indicators				
Light	0.14	ns	-0.537	ns
Moisture	0.19	0.047	-0.045	0.047
Moisture variability	0.12	ns	0.067	ns
Reaction to pH	-0.07	ns	0.039	ns
Nutrient	0.54	< 0.001	-0.580	< 0.001
Aeration	-0.24	0.015	0.180	0.070
Dispersion				
Diaspore dispersal		< 0.001		ns
Seed length	-0.55	< 0.001	0.481	< 0.001
Seed width	-0.58	< 0.001	0.574	< 0.001
Terminal velocity	0.18	ns	0.084	ns
Seed releasing height	-0.62	< 0.001	0.562	< 0.001
Seed number	-0.25	0.009	-0.072	ns
Vegetative dispersal		< 0.001		0.004
Reproduction		0.003		0.002
Pollination agent		0.006		0.038
Growth and life strategy				
Plant lifespan		< 0.001		< 0.001
Age at first flowering	0.20	0.037	-0.206	0.037
Flowering period	0.52	< 0.001	-0.343	< 0.001
Soil seed bank		< 0.001		< 0.001
Root depth	-0.48	< 0.001	0.279	0.004
Dominance in situ		< 0.001	/	/
Persistence and distribution				
Woodiness		< 0.001		< 0.001
Reserve of storage organs		< 0.001		< 0.001
Life strategy		< 0.001		< 0.001
Canopy height	-0.62	< 0.001	0.343	< 0.001
Ecological groups	0.54	< 0.001	-0.595	< 0.001
Human influence		ns		< 0.001

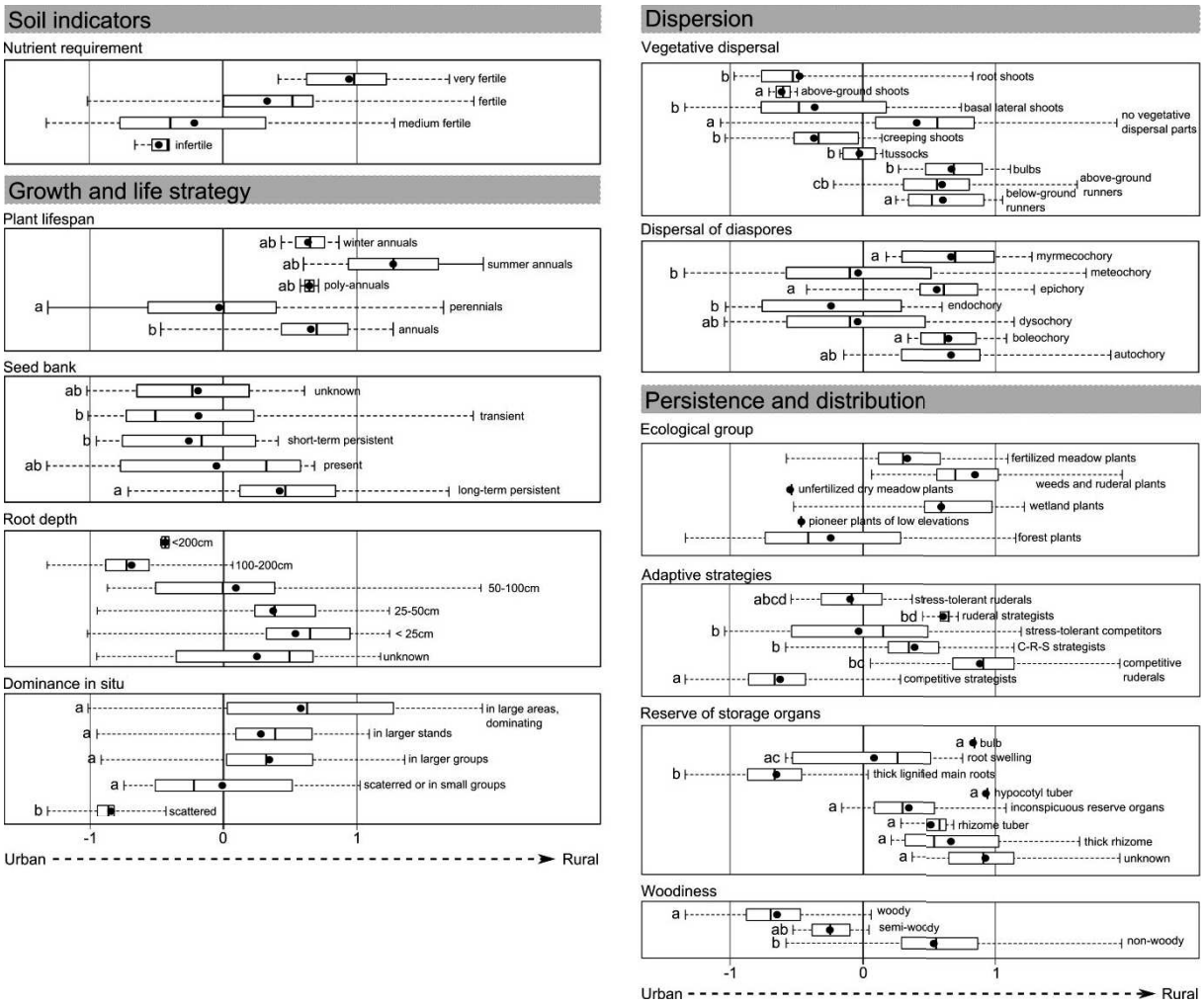

Figure 3.3 Significant species traits (at p < 0.001) associated with the first axis of the RLQ analysis. Each attribute is represented by a boxplot. Categorical attributes were compared pairwise with Wilcoxon U-tests. Letters indicate groups significantly different at $p < 0.05$ after Hochberg correction.

3.5.2 Partition of species according to traits and environmental variables

Hierarchical cluster analysis separated five clusters based on the mean position of each species on RLQ axes 1 and 2 (**Figure 3.4**). The first axis showed clear opposition between clusters 4 and 3 for positive values and cluster 1 for negative values, showing the clear effect of the urbanisation gradient. Though variance was relatively weak along the first axis, all clusters overlapped slightly at their extremities. Cluster 5 overlapped with the first axis to a large degree and was positively associated with the second axis. Cluster 2 was situated centrally with regard to the first axis and was negatively associated with the second axis.

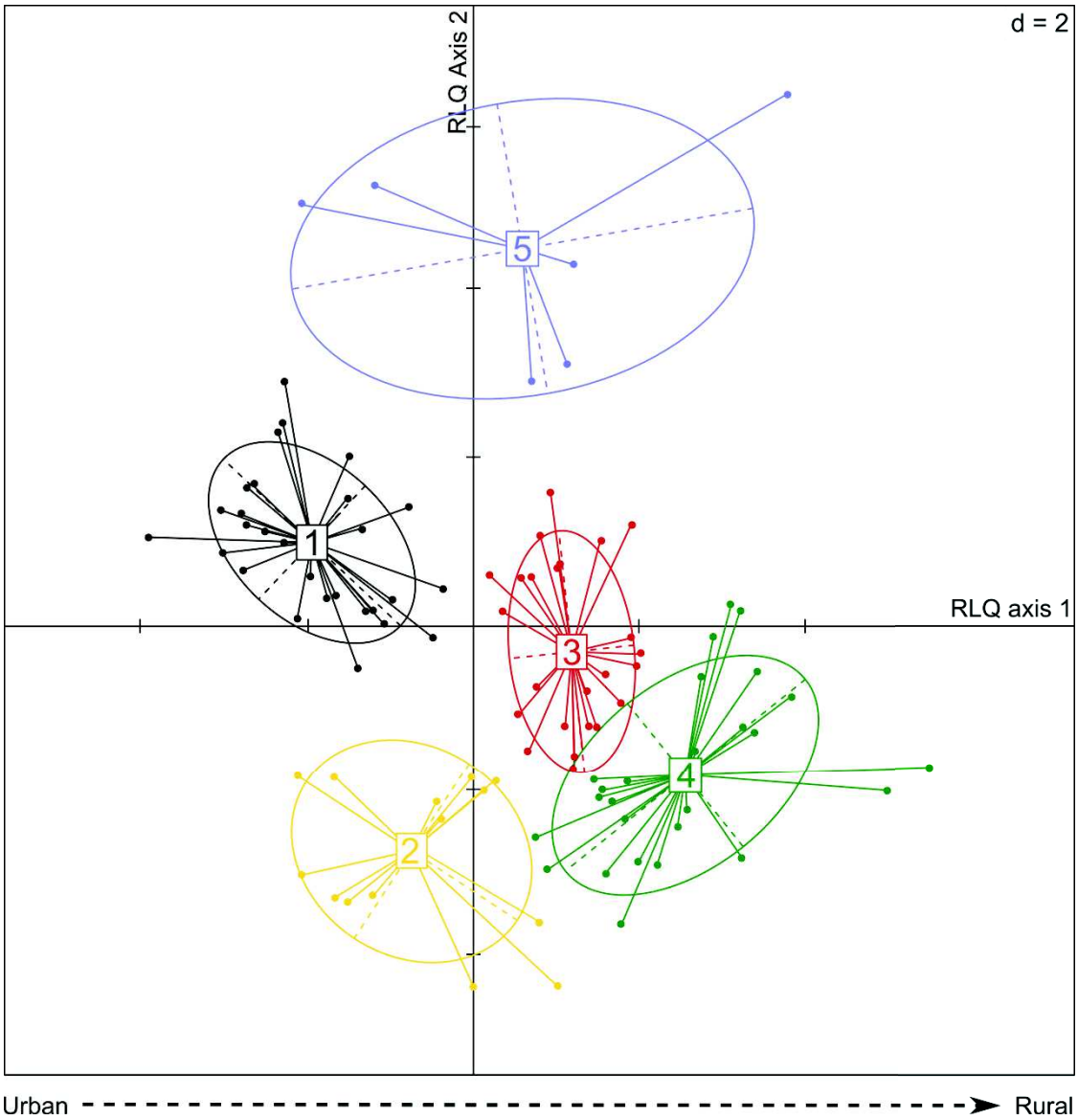

Figure 3.4 Partition of species according to the cluster analysis. Biplot representing species scores on the first two axes of the RLQ analysis. Each point represents the modelled species' position and each colour represents the group obtained from the cluster. See Table 4 for a full description of each cluster.

Each of the clusters was then mapped in order to compare their geographic distribution (**Figure 3.5**) and species attributes (**Table 3.4**). Cluster 1 comprised woody forest plants occurring at urban sites along the River Bruche and along the whole RTZ hydrosystem. Unlike cluster 2, cluster 1 species had deeper roots (up to 200 cm deep) that also contributed to their vegetative dispersion. Cluster 1 species were mainly transient and short-term persistent.

Table 3.4 Location and species attributes characterising each cluster (significant at $p < 0.001$).

Cluster	Site location	Ecological and functional traits			
		Soil indicators	Life strategy	Dispersion	Persistence
1	Urban BR and RTZ	Medium fertile to infertile	Scattered and in small groups – perennials – 100 < root depth < 200cm –transient to present to short-term persistent	Meteochory, endochory and dysochory –basal lateral or root shoots	Forest plants (woody) – competitive ruderals – rhizome tuber
2	Urban or agricultural BR and RTZ		Scattered and in small groups – perennials – root depth < 100cm	Meteochory, endochory and dysochory – tussocks, creeping or above-ground shoots	Forest plants (non-woody) – competitive ruderals – root swelling
3	All along BR, urban RTZ		In larger groups to larger stands –perennials –root depth < 100cm –long-term persistent seedbank	Autochory, boleochory, epichory and myrmecochory – above-ground, below ground runners or no vegetative dispersal parts	Fertilised meadow plants, weeds, ruderal and wetland plants (non-woody) – ruderal strategists, competitive ruderals – rhizome tuber and inconspicuous reserve organs
4	All along RTZ, urban BR	Fertile to very fertile	In larger groups to larger stands – annuals, root depth < 100cm – long-term persistent seedbank		Fertilised meadow plants, weeds, ruderal and wetland plants (non-woody) – stress tolerant ruderals and competitive ruderals – thick rhizome and inconspicuous reserve organs
5	Forest RTZ	Medium fertile	Dominating – perennials (long lived perennials) – root depth > 100cm – present seedbank	Autochory, boleochory, epichory and myrmecochory – no vegetative dispersal parts	Forest plants (woody) – competitive ruderals and stress tolerant competitors – thick rhizome and rhizome tuber

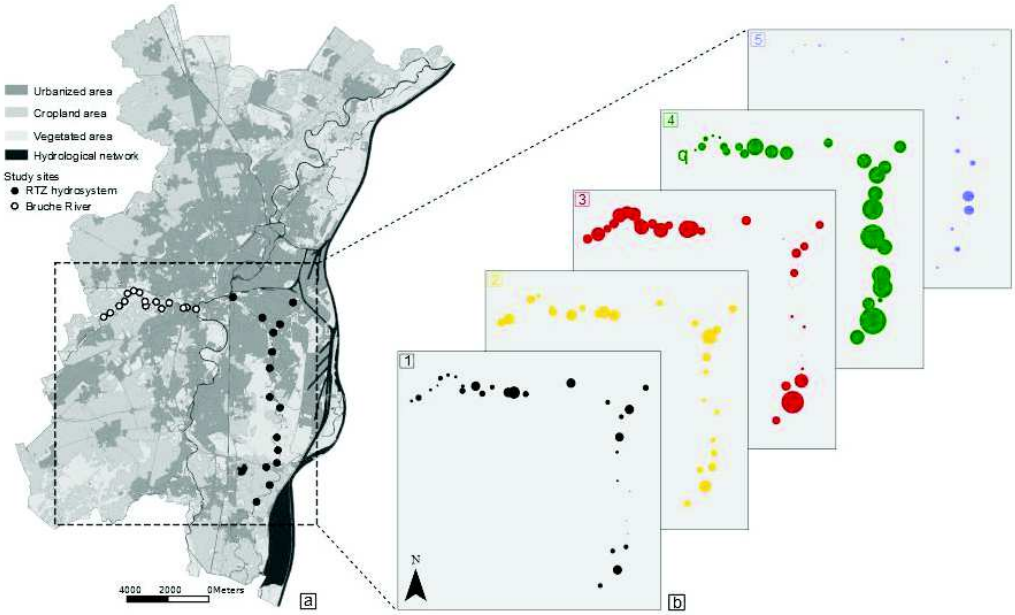

Figure 3.5 Geographic representation of species clusters according to study site location (a). Each colour corresponds to the group from the cluster and the size of the point corresponds to the number of species from each cluster present at each site (b).

Cluster 2 regrouped semi-woody forest plants found at agricultural sites (and some urban sites) of the RTZ hydrosystem and all along the River Bruche. These forest plants were mainly CRS and ruderal strategists scattered in small groups, utilising both seed and vegetative dispersal (e.g. tussocks, above-ground shoots).

Cluster 3 comprised medium-fertilised meadow plants, weeds, ruderal plants and non-woody (herbaceous) wetland plants found in large stands along the Bruche and at urban sites along the RTZ hydrosystem. The plants were ruderals, competitive ruderals or CRS strategists that utilised plant-mediated forces (e.g. through capsule/tissue ejection) to transport seeds. In addition, some seeds were transported by animals; either by ants, attached to fur or on the hooves/feet of passing animals. Vegetative reproduction was also used by some species.

Cluster 4 included fertilised meadow plants, weeds, ruderals and non-woody wetland plants found in large stands along the RTZ hydrosystem and in mainly urban sites along the Bruche. Again, these were mostly stress-tolerant and competitive ruderals that utilised plant-mediated forces (e.g. capsule ejection) and wind- or animal-transport (e.g. ants/fur/hooves) to transport seeds. Cluster 4 species were long-term persistent in the soil seedbank.

Cluster 5 regrouped woody forest plants that dominated (almost exclusively) forest sites along the RTZ hydrosystem. Most species were competitive ruderals and stress-tolerant competitors that only achieve dispersion through seed dispersal via plant-mediated forces (e.g. capsule ejection) or animal-transport (e.g. ants/fur/hooves).

A relatively strong relationship was observed between urbanisation gradient and Shannon's diversity (**Figure 3.6**). This relationship was significantly stronger on intensively disturbed sites. The model's prediction of species abundance to urban gradient shows a unimodal response, with more species occurring at intermediate urbanisation levels (transition level – $R^2 = 0.49$; $p < 0.001$). A similarly significant pattern was observed for species richness and Pielou's evenness ($R^2 = 0.37$ and $R^2 = 0.42$, respectively; data not shown).

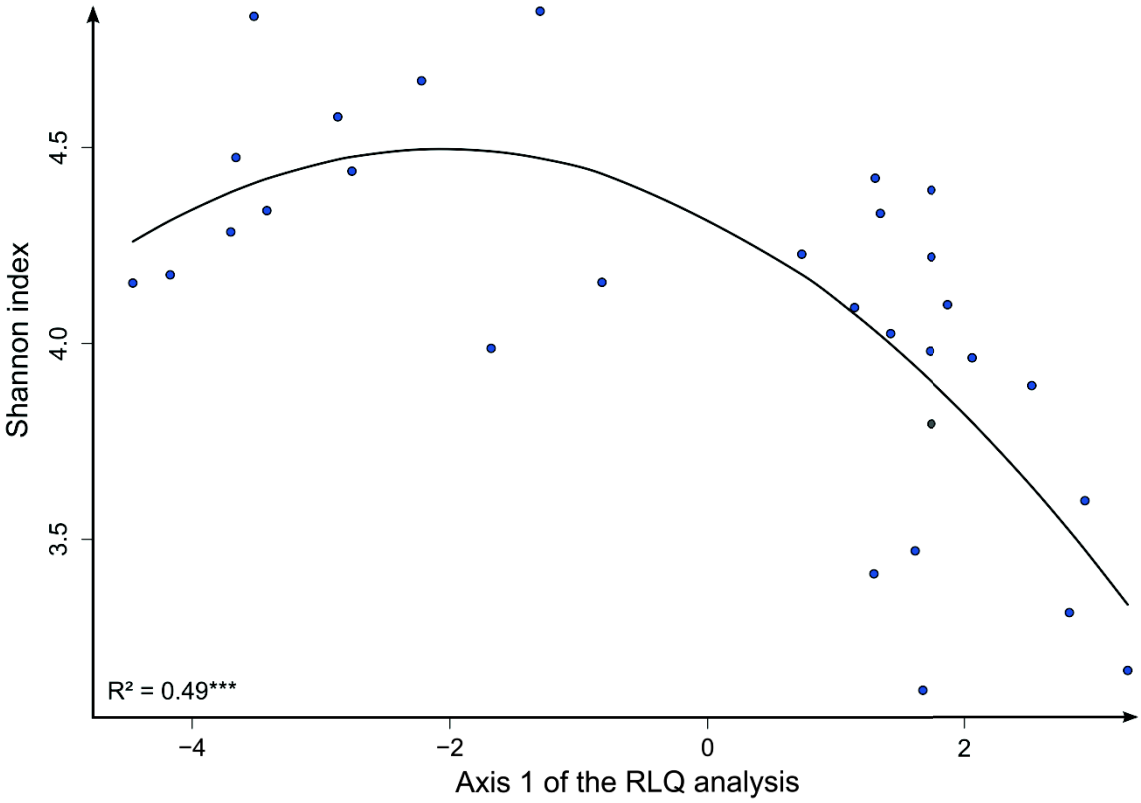

Figure 3.6 Relationship between Shannon index and the urbanisation gradient characterised by the first axis of the RLQ analysis. The solid line represents the model's prediction based on a non-linear regression. ***: $p < 0.001$.

3.6 Discussion

Our two riparian corridors encompassed a strong urbanisation gradient intimately associated with landscape-level disturbances resulting in the rearrangement of the landscape matrix (Hobbs and Huenneke 1996). Particular habitats, such as riparian forest or large grassland catchments, suffered progressive differential loss due to human preference (e.g. loss of riparian habitat in favour of fertile, cultivated areas). Remnant habitat patches (e.g. grass strips, hedges) persisted right up to the urban centre, but were small and isolated (Williams et al. 2009). The landscape transformation and fragmentation patterns observed support our *a priori* classification of sites associated with degree of urbanisation and indicate disturbances against which we can assess and match biological patterns (i.e. species composition *vs*. trait composition).

3.6.1 Impact of urbanisation on functional trait structure

A constant challenge is to identify habitat features in terms of the selective forces aggregating species based on traits that represent adaptive responses to these selective forces (Poff 1997). Habitat features at different scales act as filters that influence the probability that individuals with specific species-traits will be able to persist as members of a local community. The term ‘‘filter’’ provides a metaphor for describing how habitat features eliminate certain traits such that community trait-composition becomes more similar as the observed scale becomes finer. Our findings demonstrate that urbanisation acts as a strong filter of functional-trait diversity for plant communities, resulting in distinct patterns across the urban-to-rural gradient.

In more urbanised sections, wetland species were either absent or scattered, while species favouring variable habitats (i.e. ruderal biotopes) were abundant. While a few pioneer species may persist in such habitats, the majority of shrubs were upland species. This vegetation analysis confirms that a transition occurs in riparian areas, causing shifts in woody and herbaceous vegetation. Spatial disappearance patterns will be influenced by species life-history traits, which cause modifications to the functional structure of communities by removing species with traits that are poorly adapted to the new environment and allowing colonisation by better-adapted species (Mouillot et al. 2013). As an example, lowering of water tables caused by urbanisation result in “hydrologic droughts”, causing tree species to develop adaptations such as deep rooting in order to access more reliable water supplies (Walsh et al. 2005). Urban areas are, in fact, subject to a range of environmental effects; however, the largest part of any environmental change will be directly mediated by transformation and fragmentation of habitats (Rodewald and Bakermans 2006; Burton et al. 2009; Lizée et al. 2011a). According to Williams et al. (2009), traits such as seed-banks and

dispersal capacity are amongst the most vulnerable to landscape fragmentation. Indeed, urbanisation favours plants with dysochorous and endochorous seed dispersal, reflecting feeding conditions suitable for herbivorous birds and mammals (Albrecht and Haider 2013). Wind-dispersed species, on the other hand, were not assigned to any particular area, suggesting that they are potentially less restricted by fragmentation (Knapp et al. 2009). In comparison, the urbanisation gradient had a clear effect on seed longevity in the soil seed-bank. While the seed-bank still existed, the seeds had a limited lifespan, making these species more vulnerable to losses caused by failed recolonisation (Williams et al. 2009). Finally, the urbanisation gradient strongly modified growth and life-strategy attributes, persistence and dispersion attributes, and, to a lesser extent, soil indicators. Indeed, we observed that plant communities in urban areas were mostly tolerant or favoured by high soil fertility. This confirms the findings of a number of previous studies showing that nutrient-loving species were more common in urban environments (e.g. Williams et al., 2015).

3.6.2 Riparian community traits decrease but do not disappear completely

Environmental heterogeneity, such as that observed along riparian corridors, provides a diverse range of resources that can lead to coexistence among competitors (Levin 1992), as well as various strategists that cannot exist in homogeneous environments. Thus, species can be grouped according to common environmental responses and/or common effects on ecosystem processes (Lavorel and Garnier 2002). We took advantage of our trait-based approach to detect non-uniform patterns, allowing us to identify specific community differentiation patterns and to detect geographic range. By summarising environmental variation along a gradient paradigm we showed that trait clusters were ordered in space, (i.e. that spatial environmental patterns, such as riparian corridors, govern the structure of trait community patterns) and shaped geographic-range structure. The most urbanised trait cluster, for example, regrouped species recorded at urban sections of both the River Bruche and the RTZ hydrosystem. At the intermediate or transition position, one cluster belonged to a forest habitat that was mainly found at a few sites along the RTZ hydrosystem, while the second gathered species found consistently at all sites. Clusters related to rural locations were split roughly between two distinct communities related to the River Bruche and the RTZ hydrosystem. What was surprising is that while the urban environment caused a decrease in the species richness of these plant communities, the communities persisted right up to the urban centre. These observations again highlight that environmental effects drive remnant habitats, such as riparian corridors, toward a modified community structure with a narrower suite of traits (Williams et al. 2009). Indeed, along the urbanization gradient, species became primarily related to upland forest areas with deep root-system Furthermore, perennials were

mostly competitive-ruderals, meaning that this population has a longer period of vegetative growth. Consequently, seed production is longer and plant populations are more susceptible to habitat disturbance during the growing season. Nevertheless, our results also indicate the ability of riparian corridors to maintain communities in habitats for which vegetation is determined by the coincidence of moderate intensities of stress and disturbance (e.g. weeds and meadow plants; Grime 2001), but also wetland plants, especially *Salix* species.

3.6.3 A humped diversity-disturbance relationship along the urbanisation gradient

A fundamental goal of ecological research is to understand how observed patterns have been shaped by processes and constraints. We found, for example, that urbanisation can interact with plant traits *via* a filtering effect (further advances were gained using complementary taxonomic and functional approaches). Combining species functional-traits and diversity is interesting as they can be generalised to similar habitats (Vandewalle et al. 2010). Functional community attributes can be compared across different geographic areas, even if the compositional and structural-community attributes differ between them. On the one hand, our results highlight that species diversity shows a non-monotonic relation with the urbanisation gradient, with higher diversity in the transition zone. On the other hand, using the same data, quantitative RLQ analysis discriminated several trait clusters that succeeded each other along the same gradient. If we merge these results, changes in community structure along the urbanisation gradient can be linked to a change in the major functional groups. In our most contrasting observations (i.e. rural *vs.* urbanised locations), all species in a particular community belonged to one (few cases only) or two functional groups. In transitional or intermediate situations, most communities were composed of species that belonged to three clusters. The humped diversity-disturbance relationship observed showed structural diversity (species richness, Shannon diversity and evenness) and could be related to major changes in functional diversity. We then placed this pattern in the context of the "intermediate disturbance hypothesis" (IDH) proposed by Connell (1978) for natural disturbance conditions (note that some theoretical and empirical grounds have recently been put forward to refute this theory [Fox 2013; but see also Mackey and Currie 2001]). The IDH states that diversity of competing species is maximised at intermediate frequencies and/or intensities of disturbance or environmental change. Thus, McKinney, (2008) in a review of 105 studies on the effects of urbanisation on species groups, was able to show that while species richness tends to be reduced in areas with extreme urbanisation, the effects of moderate levels of urbanisation (i.e. suburban areas) vary significantly among groups, with most plant studies (about 65%) indicating increasing species richness with moderate urbanisation. At least two non-exclusive explanations could underpin the fact that diversity is

higher at intermediate levels of urban-rural gradient. First, physical perturbation prevents competitively dominant species excluding other species from the community. Second, there is a potential trade-off between a species' ability to compete and its ability to tolerate disturbance. A discussion about the respective rules of these processes is beyond the scope of this article, especially as it is not a study about disturbance in the classical sense but about anthropogenic perturbation (urbanisation), with several factors that could interact (i.e. invasiveness, spatial scale, spatial heterogeneity, modification of ecosystem functioning). Nevertheless, in our study, the concomitant changes in structural and functional attributes of communities along the urbanisation gradient show a shift from highly competitive sets of species to more opportunistic and pioneer-type species (including invasive species).

3.7 Conclusion

Understanding ecological process patterns is key to the development of principles for management (Levin 1992), especially when extending those principles into constantly changing environments such as urbanised areas. This study demonstrated that riparian plant community distribution responded to a combination of human disturbance and specific plant life-history traits. At a relatively fine scale, we found that the process of urbanisation has profound effects on riparian biodiversity through narrowing of plant traits and the gathering of species into a single distinct cluster. Such information is very helpful for screening species and identifying those that may spread up to the urban centre, thereby allowing predictions of the geographic area most likely to be impacted by a given species (Thuiller et al. 2006). In this study, both rural and urban site-traits were gathered at an intermediate position, leading to an increase in diversity indices. Indeed, despite the appearance of urban invaders, some wetland plants still persisted up to the urban centre, suggesting that disturbance intensity was not strong enough to cause the extinction of riparian species with specific trait values. This is even more remarkable, given that urbanisation differs from the classic disturbance hypothesis in that events rarely provide an opportunity for the system to revert back to a pre-urban state (Niemala et al. 2009). Overall, the ecological degradation of stream habitat (i.e. the urban stream syndrome) transforms plant trait distribution, meaning that cities act as agents of selection and distribution (Williams 2009).

3.8 Aknowledgements

This research was supported by a CIFRE grant (no.2013/0025) from the Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (ANRT) and the Eurometropole de Strasbourg (Environment and Urban Ecology Department). As such, we would like to thank Suzanne Brolly for her constant support. This study was carried out as part of the Long-Term Ecological Research-France network, and more specifically, within the Urban Environmental Area Workshop (Zone Atelier Environnementale Urbaine de Strasbourg).

3.9 Appendix

Appendix 3.1 Plant species traits used in the RLQ analysis to investigate the effects of land-use changes on vegetation along an urban–rural gradient.

Biological traits	Data	Description	Data type
Ecological indicators			
Light	O	Average light quantity received (1 “deep shade” to 5 “full light”)	1: deep shade 2: shade 3: semi-shade 4: well-lit 5: full light
Moisture	O	Average soil moisture (1 “very dry” to 5 “flooded”)	1: very dry 2: moderately dry 3: moderately moist 4: very moist 5: flooded
Moisture variability	O	Variability in soil moisture over the year (1 “varies little” to 3 “varies strongly”)	1: moisture varies little 2: moisture varies moderately 3: moisture varies strongly
Reaction to pH	O	Content of free H-ions in the soil (1 “extremely acid” to 5 “alkaline”)	1: extremely acid 2: acid 3: weakly acid to weakly neutral 4: neutral to alkaline 5: alkaline
Nutrient	O	Nutrient content in the soil. Mostly nitrogen, often also phosphorus (1 “very infertile” to 5 “very fertile”)	1: very infertile 2: infertile 3: medium 4: fertile 4: very fertile, very-rich
Aeration	O	Oxygen supply in the soil (1 “bad aeration” to 5 “good aeration”)	1: bad aeration 2: moderate aeration 3: good aeration
Dispersion			
Diaspore dispersal	N	Diaspore dispersal agency	Au: autochory Bo: boleochory Dy: dysochory En: endochory

			Ep: epichory Me: meteochry My: myrmecochory
Terminal velocity (ms^{-2})	Q	Maximum rate of fall in still air	
Seed length	Q	Seed length	
Seed width	Q	Seed width	
Seed release height	Q	Estimated release height	
Seed number	N	Total seed production per ramet/shoot of species	≤10 10-100 100-1000 1000-10000 10000-100000 >100000
Vegetative dispersal	N	Propagation by vegetative parts	Ao: above-ground runners Au: below-ground runners Bz: bulbs Ho: tussocks Kt: creeping shoots Kv: no vegetative dispersal parts Sr: basal lateral shoots Sw: above-ground shoots Ws: root shoots
Reproduction	N	Indication of reproduction type and position of male and female flowers.	Di: unisexual and dioecious Mo: unisexual and monecious Oa: obligate apomictic Ve: polysexual Zw: hermaphroditic and normal sexual
Pollination agent	N	Principal agent by which flowers are pollinated	An: anemogamous Au: autogamous Ca: cantharophilous En: entomogamous Me: melittophilous My: myophilous Ps: psychophilous Ve: vespidophilous
Growth and life strategy			
Plant lifespan	N	Length of time a plant exists	annuals perennials poly-annuals – long lived perennials) bi- and poly-annuals summer annuals winter annuals
Age at first flowering	N	Earliest age at which a plant can flower in the field	within 1 year between 1 and 5 years over 5 years
Flowering period	Q	Flowering period in months	
Soil seed bank	N	Type of soil seed banks	transient short-term persistent long-term persistent present

Root depth	O	Depth of root penetration in the soil (1 “< 25cm” to 5 “> 200cm”)	1: < 25cm 2: 25-50cm 3: 50-100cm 4: 100-200cm 5: > 200cm
Dominance in situ	O	Accumulation of individual plants at the site where they occur	1: scattered 2: scattered or in small groups 3: in larger groups 4: in larger stands 5: in larger areas, dominating
Persistence and distribution			
Woodiness	N	Occurrence and distribution of wood along the stem	woody semi-woody non-woody
Reserve or storage organs	N	Vegetative organs, situated mainly at the base of the shoot or in below-ground organs.	Rh: thick rhizome Rk: rhizome tuber Sk: hypocotyl tuber Wh: thick lignified main roots Wv: root swelling Zw: bulb
Adaptive strategy	N	Major adaptive strategies (c “competitive” ; r “ruderal strategists” ; s “stress-tolerant strategists”)	ccc: competitive rrr: ruderal sss: stress-tolerant ccr/crr: competitive ruderals ccs/css: stress-tolerant competitors crs: c-r-s strategist
Canopy height	Q	Distance between the highest photosynthetic tissue and the base of the plant	
Ecological groups	O	Rough classification of sites where the taxa predominantly grows	1: forest plants 3: pioneer plants of low elevations 5: wetland plants 6: unfertilised dry meadow plants 7: weeds and ruderal plants 8: fertilised meadow plants
Human influence on site conditions	O	Ability of species to tolerate human impact on growth conditions (1 “close to nature” to 5 “hemerobic”)	1: close to nature 2: moderately close to nature 3: indifferent 4: moderately hemorobic 5: hemerobic

CHAPITRE 4

Influence of urbanization on seed dispersal along riparian corridors

Eugénie SCHWOERTZIG, Jean-Nicolas BEISEL, Nicolas POULIN, Isabelle COMBROUX, Michèle TRÉMOLIÈRES

(en préparation)

4.1 Contexte

Les corridors fluviaux ont un rôle d'habitat, de conduit (chapitres 1, 2, 3), mais ils représentent aussi des sources potentielles de biodiversité pour le milieu environnant. Les stratégies de dispersion sont communément étudiées à l'aide des traits biologiques, mais rares sont les études qui mesurent une dispersion réelle. Afin de vérifier si les corridors fluviaux participent à la dynamique de colonisation de la biodiversité urbaine, un dispositif expérimental composé de pièges à graines a été placé à divers niveaux d'urbanisation le long de la Bruche et du Rhin Tortu. Ce dispositif, destiné à collecter le flux de graines dispersées par le vent, a été installé en marge de chaque corridor pour répondre aux questions suivantes (**Figure 4.1**) : quel est l'effet de l'urbanisation sur la dispersion ? cette dispersion est-elle efficace ?

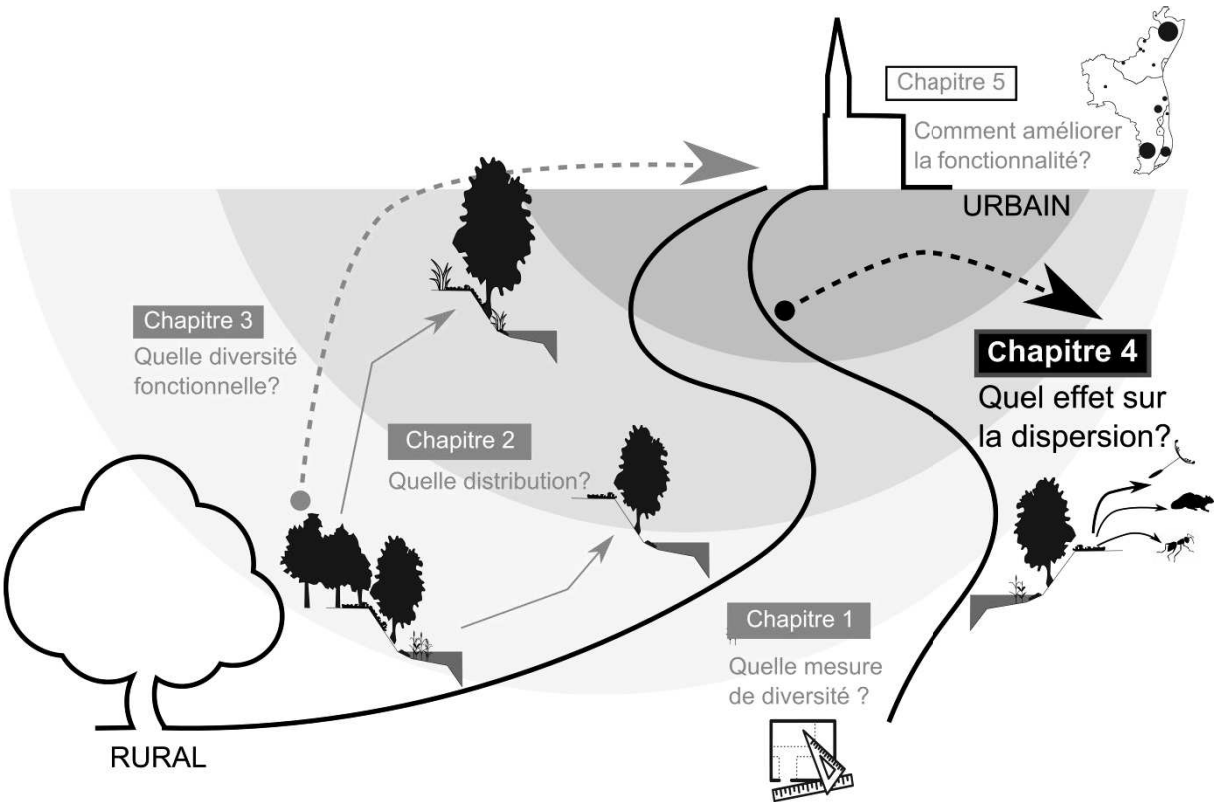

Figure 4.1 Représentation du chapitre 4 dans le schéma général d'organisation de la thèse.

4.2 Résumé

L'urbanisation conduit à la fragmentation, à la dégradation ou la perte d'habitats naturels ce qui réduit la connectivité entre les habitats et impacte la dispersion. Les corridors fluviaux urbains sont des éléments paysagers clés pour atténuer l'effet de la fragmentation et représente des sources potentielles de biodiversité pour les milieux adjacents.

Dans cette étude, la dispersion réelle par le vent le long de la Bruche et du Rhin Tortu a été évaluée. Les résultats montrent un effet significatif de l'urbanisation sur le nombre de graines collectées et sur la composition spécifique. Néanmoins, cet effet peut varier selon le corridor considéré. D'une manière générale, le nombre de graines collectées est plus grand en milieu urbain qu'en milieu péri-urbain, ce qui peut être expliqué par un mouvement des masses d'air particulier le long des corridors fluviaux urbains. De plus, l'absence de similarité entre la composition spécifique du flux de graines et la végétation en place montre que les corridors fluviaux peuvent faciliter la dispersion des graines sur de longues distances en créant des couloirs de dispersion.

4.3 Introduction

Cities are often considered as the most heterogeneous landscapes (Wu 2010). From an ecological perspective, cities are unique mosaics of sites which are constructed for residential, commercial, industrial, and infrastructural purposes, interspersed with green spaces (Breuste et al. 2008). As a consequence, green spaces within urban areas are more fragmented than green spaces outside of them (Werner 2011). The composition of urban plant communities which persist in cities is greatly impacted by human activities (Sukopp 2004). Thus, habitat loss and fragmentation affect connectivity by generating disruption of ecological processes, such as dispersal or species migration (Bierwagen 2007) that may be critical for the movement of species (Zipperer et al. 2000). Yet, the dispersal mode is one of the factors that affects the ability of a plant species to colonize new areas, that is a critical feature in the maintenance of biological diversity(Howe and Smallwood 1982; Willson and Traveset 2000).

Cities have often been built along rivers what makes riparian areas real key landscape components to maintain landscape connectivity (Naiman and Decamps 1997; Wiens 2002) between the urban center and its surrounding areas. Therefore, riparian areas may also serve as a source of plant species for colonizing adjacent areas and as a refuge for species from these adjacent areas (Naiman and Decamps 1997; Hess and Fischer 2001; Bennett and Saunders 2010). Then, the combination of landscape composition (Dunning et al. 1992) and adjacency, neighborhood and location results in large variability in the landscape connectivity (Flores et al. 1998), and consequently affect the ability of a species to disperse among remnant patches (Dunning et al. 1992; Taylor et al. 1993). The quantity and quality of seeds in the dispersal are affected not only by the riparian flora but also by the spatial composition of the landscape elements (Jesus et al. 2012). This greatly influences the potential of species dispersal and may impact the potential of colonization of new habitats. The way a patch is actually colonized therefore depends on the ability of species to move through riparian corridors or a permeable landscape matrix and their adjacent anthropogenic landscape matrices.

If environmental conditions constrain the availability or efficiency of individual dispersal vectors, the probability that seeds will be dispersed amongst other patches also depends on the dispersal attributes of species (Geertsema et al. 2002; Ozinga et al. 2004). In riparian areas, the seed dispersal is an important ecological process to enhance reproductive success because riparian areas are frequently disturbed by floods and debris flows that impact seed germination and plant colonization (Naiman and Decamps 1997). The primary reproductive characteristics of riparian plants are trade-offs between combinations of sexual and asexual reproduction, seed size, timing of dormancy, timing of seed dispersal, seed

dispersal mechanisms, and longevity (Naiman and Decamps 1997). For example, some riparian pioneer plants, such as *Populus sp.* or *Salix sp.*, disperse seeds in phase with the seasonal retreat of floodwaters, ensuring moist seedbeds for successful germination and plant colonization. Many species use propagule transport by flowing water, a phenomenon called hydrochory, for dispersal of seeds as well as vegetative fragments to new sites (Nilsson et al. 1991; Johansson et al. 1996; Naiman and Decamps 1997; Nilsson et al. 2010). Hydrochory is also known as an effective dispersal agent in wind-dispersed tree species (Säumel and Kowarik 2010), even if dispersal by animals (zoochory) and by wind (anemochory) remain the most important for them. The mechanism for propagule dispersal structures riparian flora and may help explain species distribution patterns (Naiman and Decamps 1997, Schwoertzig et al., submitted). Some external determinants such as the edge structure determined by adjacent urban land use also influences the number of seed dispersed by wind (Cutway and Ehrenfeld 2010).

Given their importance in species dispersal, riparian areas have been used in conservation planning as biological greenways to promote biological connectivity and as a source of biodiversity for colonizing adjacent areas (Ignatieva et al. 2011). The influence of landscape structure on seed dispersal, particularly in fragmented areas such as urban environment, began to be studied (Cutway and Ehrenfeld 2010; Jesus et al. 2012; Knörr and Gottsberger 2012). However, studies examining the effectiveness of dispersal of riparian plants in relation to landscape structure are still scarce. This study aims to understand the effect of an urbanization gradient on seed dispersal along two riparian corridors in the metropolitan area of Strasbourg, France. In this area, recent urbanization continues to be largely developed around an important hydrologic network composed of tributaries of several rivers and numerous artificial channels. This situation offers a large number of potential habitats but also potential ways of dispersion. Because the initial colonization could be primarily accomplished by wind-dispersed species (ref), we used sticky traps allowing to capture aerial seeds, that may be mostly anemochorous species. To determine if riparian corridors may be potential source of biodiversity for adjacent areas, we assessed the impact of urbanization by studying seed dispersal in three levels of urbanization along riparian corridors. The following hypotheses were addressed: (1) Urban riparian corridors permit plant biodiversity dynamics by favouring seed dispersal in the surrounding environment, (2) urbanization affects the quantity and species composition of seeds, according to the species ecological features, (3) a positive relationship between vegetation composition and seed dispersal relies on anemochorous species. Seed dispersal was characterized and compared between each river corridor according to the number of seeds, the dispersal mode, the life strategy, the longevity in the seedbank, and the pollination agent. Our global hypothesis presumed that the seed

dispersal composition will be different according to the level of urbanization and presume that the difference in dispersal traits probably reflects the environmental constraints.

4.4 Materials and methods

4.4.1 Study area

The study was conducted in the metropolitan area of Strasbourg (48°35'N, 7°45'E) in the North Eastern region of France. Strasbourg and its conurbation are characterized by a relatively flat relief. Located in the Rhine Graben geological region and bordered on the west by the Vosges, on the east by the Black Forest, the area has a thick geological layer of river-deposited gravel/sand alluvium. Prevailing winds from South and North are in line with the orientation of the Rhine Graben. The annual average wind speed is about 2.2 m/s. The annual rainfall varies from 600mm to 800mm and the average temperature varies from 25.7°C in July and -0.8°C in January (Jongman 1990). Urbanisation has developed around an important hydrographic network composed of the River Ill, a tributary of the River Rhine, and its secondary tributary the River Bruche, along with numerous artificial channels. This not only offers a large number of potential habitats but also provides numerous potential modes of dispersal.

The study sites were located along two stream sections that have undergone many adjustments over recent decades as they get closer to the city. To allow comparison, each stream section had to fulfill several conditions: first, they had to connect the surrounding area to the urban centre; second, the stream-side had to be formed partly of riparian forest comprising at least an herbaceous and a ligneous stratum; and third, sites had to be situated in straight stretches away from mobile meanders. The first river stretch was related to the River Bruche, which connects the Vosges to Strasbourg and has a well-preserved floodplain. The river is characterised by active, mobile meander dynamics with flow-rates between 5 and 12 m^3/sec. The second river stretch was in the "Rhin Tortu" River, a former side-channel of the Rhine that still has well-preserved riparian forests and wetlands. It has a sinuous water course with flow-rates varying between 7 and 9 m^3/sec. Although these two stream sections are progressively embedded in an urban matrix, they still maintain some native species originally present in the area (Schwoertzig et al. 2016a). That is why these two watercourses and their associated riparian areas have been integrated into the local biological greenways.

4.4.2 Study sites

Eight riparian sites were investigated, four per stream section, and allocated to three levels of urbanization according to the following way: the process of urbanization changes the landscape, generating more impervious surfaces and artificial structure (McIntyre et al.

2000; McDonnell and Hahs 2008). Typically, the most intense “urban” environmental conditions occur in the more human-modified areas of cities, which generally corresponds to the urban center, with decreasing “urban effects” further away from the city center (McDonnell and Hahs 2008). The degree of urbanization can be, for example, measured as the proportion of impervious surfaces. In this study, the spatial context was characterized within a 500 m buffer around each riparian site (Vallet et al. 2008b) using a land cover map produced by an automated classification method for urban land use using high resolution imagery at the scale of 1:2 000 (Eurometropole of Strasbourg©) and a Geographical Information System (GIS) using ArcGIS® software v.10.2 by Esri. Land cover types belonging to built and impervious areas, namely built areas, roads and bare soils were clustered together. These maps showed a gradient of impervious surfaces and artificial structures that steepens toward the urban center and help to determine three levels of urbanization according McKinney (2002): urban (> 50 % impervious areas), suburban (20 – 50 % impervious area) and peri-urban (< 20 % impervious area). Two of the eight were urban (BU, RU), three were suburban (BS1, BS2, RS) and three were peri-urban (BP, RP1, RP1). Sites BU, BS1, BS2 and BP were located along the Bruche River and sites RU, RS, RP1 and RPU2 along the Rhin Tortu River (**Figure 4.2**).

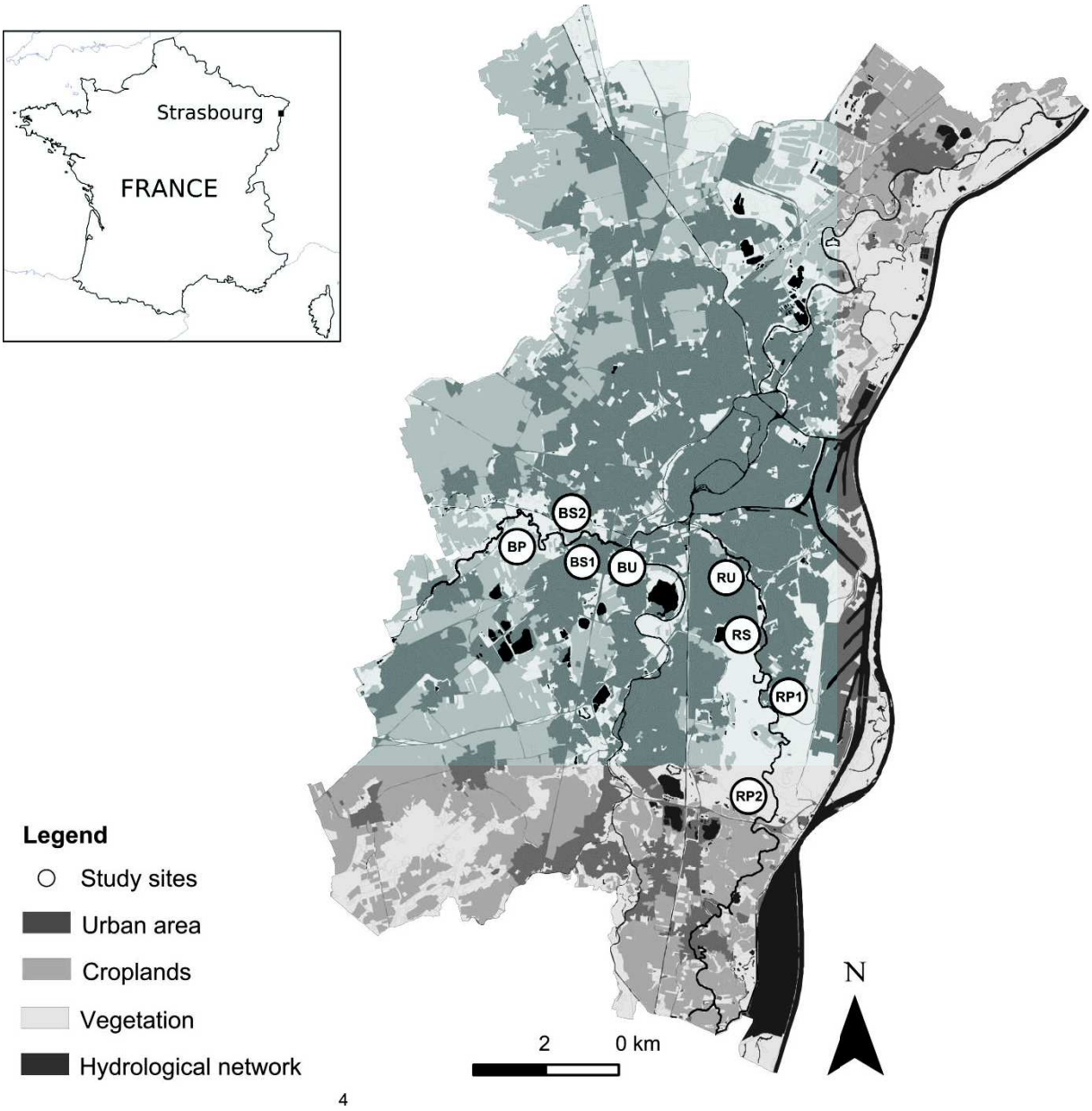

Figure 4.2 Site location within the metropolitan area of Strasbourg. BP, BS1, BS2, BP = Bruche River ; RU, RS, RP1, RP2 = Rhin Tortu River

4.4.3 Sampling design and data classification

In each study site, three transects of 6 seed traps (18 traps per sites, 144 traps in total) were placed perpendicular to each riparian fringe, outside of the riparian site. This arrangement was used to increase the sample area and each seed trap was considered as one sample unit. Traps within a transect were 4 m far from each other and transects were 6 m apart between them. Seed traps were equipped with 4 cellular plastic collectors (100 cm^2), whose surfaces were coated with petroleum jelly, approx. at a height of 1.30 m. Each trap

was individually identified and seeds were collected monthly during 6 months, from June to November 2013 and 2014.

Material larger than 1 mm (hereafter just seeds) were sorted, and then counted and identified to the lowest possible taxonomic level by voucher specimen and following seed identification references . (Cappers et al.; The James Hutton Institute)

Seeds were classified according to the following ecological features (Landolt et al. 2010): (1) life strategy (phanerophyte, hemicryptohyte, therophyte); (2) seed longevity (1 to 100 years, more than 100 years); (3) dispersal mode (meteochorous, self-dispersal, zoochorous); and (4) pollination agent (anemogamous, autogamous, entomogamous). The seeds identified at family or genus level were only classified according to life strategy when possible.

To compare the species composition between the collected seeds and the riparian community, three 50m² (5 × 10m) quadrats were surveyed per riparian sites. Each quadrat was established at the high-water limit, separated from each other by six meters. The entire spontaneous flora was identified during the summer months (June-July). Each species was assigned a cover abundance coefficient by visual interpretation of percentage cover.

4.4.4 Data analysis

The seed dispersal dataset was first explored using a *t* test to analyze the difference between the number of seeds collected along the Bruche River and the Rhin Tortu River.

To model the response of the number of seed dispersed to the level of urbanization (urban, suburban and peri-urban) and to the type of corridor (Bruche River versus Rhin Tortu River) which sites are connected to, generalized linear mixed model (GLMM) for count data was ajusted. In this study, the data are hierarchically structured in the sense that seed traps are nested within site, that is why we used models with random effects to account for the spatial dependencies within sites (Bolker et al. 2009). Additionally, the six months of sampling were employed as a supplementary factor for each site. The presence of many observations with a value 0 led us to consider a zero-inflated GLMM that was fitted in glmmADMB package in R (Bolker et al. 2012). A backward model selection approach using a likelihood ratio test (LRT) was then used to select which variables should be included in the final model. Finally, a post hoc comparison with a Tukey correction was made to assess the significance of differences in seed collected between the levels of urbanization and the type of corridor.

The relationships among seed dispersal communities and riparian communities were analyzed using a detrended correspondence analysis (DCA) based on presence-absence data for each species (Hill and Gauch Jr 1980). Similarities using Sorensen's index were also calculated to compare similarities between communities and converted into a distance matrix. Then, clusters were identified using an adaptive branch pruning technique based on

Ward's linkage method, with a minimum cluster size of one. The cluster process is based on analysis of dendrogram branch shape and offers an alternative and more flexible approach than the most common tree-cut method, i.e. the 'static' tree cut (Langfelder et al. 2008). All analyses were carried out in R (R Development Core Team 2013).

4.5 Results

4.5.1 Seed dispersal composition

A total of 4424 seeds belonging to 44 taxa (36 species and 8 genera) were collected. A total of 19 families and 37 genera were found (**Appendix 4.1**). The most abundant families were Asteraceae (n=1565 ; 35.3%) and Betulaceae represented by only two species, *Betula pendula* (n=1148 ; 25.9%) and *Alnus glutinosa* (n=117 : 2.5 %). Nineteen species were present at more than 3% of the seeds in at least one site (**Table 4.1**). A significant difference in the numbers of seeds per trap were observed in the two corridors (Bruche River 34.59 (± 5.5) and Rhin Tortu River 15.31 (± 2.9) (t test = 2.02. p = 0.044). A few species were common along both corridors (e.g. *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Conyza canadensis*, *Epilobium sp.*, *Salix sp*. *Sonchus asper*). Some species are only associated to one site (e. g. *Chaerophyllum temulum*, *Geranium pusillum*, *Platanus orientalis*), whereas some species are associated to several levels of urbanization (e.g. *Betula pendula*, *Conyza canadensis*, *Senecio jacobea*).

Table 4.1 Most abundant species (more than 3% in at least one site) of seeds collected along the two urban riparian corridors, the Bruche River (BR) and the Rhin Tortu River (RT) and according to three levels of urbanization (U: urban, S: suburban; P: peri-urban), and the frequency of species per site. * exotic species, ** species being used for horticulture

Corridor	BR	BR	BR	BR	RT	RT	RT	RT	
Level of urbanization	U	S2	S1	P	U	S	P1	P2	Total seeds
Alnus glutinosa (L.) Gaertn	2.3	1.6	44.9	.	1.0	8.5	3.1	.	117
Betula pendula Roth	73.5	74.0	31.3	0.3	3.3	61.2	64.6	45.9	1148
Chaerophyllum temulum L.	4.1	.	.	.	.	.	.	.	33
*Conyza canadensis**(L.) Cronq.	1.8	3.1	8.8	39.8	39.3	6.7	0.8	8.1	1119
Epilobium sp	12.0	5.2	4.1	36.6	0.4	1.2	1.1	5.4	922
Geranium pusillum L.	.	.	.	.	.	.	5.8	.	22
Geranium robertianum L.	.	.	.	.	.	4.8	.	.	8
Hieracium pilosella L.	.	0.5	.	.	.	.	.	5.4	30
*Platanus orientalis*** L.	.	.	.	.	5.7	0.6	.	.	30
Poa sp	0.3	.	0.7	4.6	18.3	0.6	1.1	24.3	210
Prunella vulgaris L.	.	.	.	.	.	.	5.3	.	19
Salix sp	0.9	3.6	.	.	0.4	7.9	.	2.7	31
Scrophularia sp	.	.	6.1	.	.	.	.	.	10
Senecio jacobea L.	.	.	.	.	11.6	0.6	1.1	.	64
Senecio sp	.	3.1	.	.	.	.	.	.	6
Senecio viscosus L.	.	.	.	.	5.7	1.8	7.0	.	57
Sonchus asper (L.) Hill	1.1	.	.	12.6	11.4	3.6	9.2	.	380
Veronica sp	0.9	6.8	.	.	.	.	.	.	21
Vicia tetrasperma (L.) Schreb.	.	.	.	0.8	0.8	.	.	5.4	23
Species richness	9	8	6	6	11	11	10	7	
Species richness of common collected taxa (*i.e.* present at more than 3%)	3	6	5	4	7	6	6	5	

4.5.2 Level of urbanization versus corridor effect

All collected seeds. The backward model selection process based on comparative LRT values indicated that the river corridor, the level of urbanization and their interaction were highly significant. In the final model, the likelihood ratio test indicated that the interaction was

significant at the 5% level (*LRT* = 10.74, *df* = 2, *p* < 0.001) The post hoc comparison with Tukey correction indicated that the Bruche River had significantly higher seed dispersal than the Rhin Tortu River (*p* < 0.005), while the number of seeds was significantly different in the peri-urban site compared to the suburban sites, which itself has a significantly different number of seeds compared to the urban site (*p* < 0.005 and *p* < 0.005 for the respective comparisons). The number of seeds was notably higher in the urban sites than in the suburban sites along the two riparian corridors (**Figure 4.3**). The number of seeds in the traps was three times higher in the peri-urban site than in the urban one of the Bruche River but at the same (lowest) level than the suburban study site in the Rhin Tortu River.

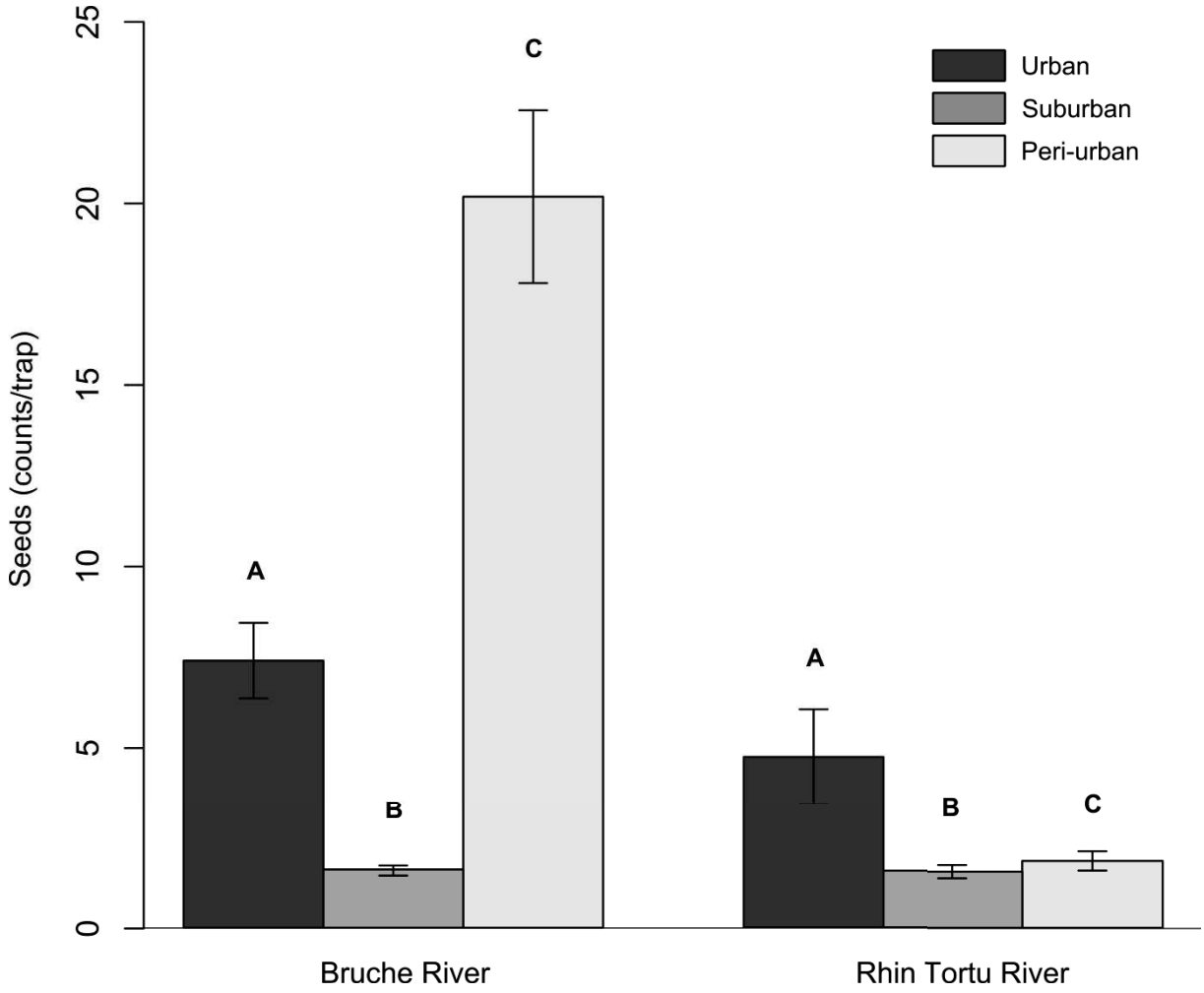

Figure 4.3 Mean number of collected seeds (±SE) (per traps) in urban, suburban and peri-urban sites, according to the River in which they were connected. Letters above the bars indicate significant difference between urbanization levels (Tukey's HSD test following a Poisson GLM model, p-values < 0.05).

Life forms. For the 'phanerophyte', 'hemicryptophyte' and the 'therophyte' models, the backward selection process indicated that both 'corridor' and 'level of urbanization' factors plus the interaction term should be retained in the final model. Retention of the interaction term indicated that the relationship between the number of seeds regarding species functional traits and the exporting corridor was not consistent among the levels of urbanization. From the post hoc comparisons, the mean number of seeds belonging to phanerophyte, hemicryptophyte and therophyte species was significantly different between the three levels of urbanization and between the two corridors (**Figure 4.4**). The interaction terms showed that the effect of the Bruche River depends mainly on the urban level for the phanerophytes ($p \leq 0.01$; **Figure 4.4a**), as well as the effect of the Rhin Tortu River depends on the urban level for the hemicryptophytes ($p \leq 0.001$; **Figure 4.4b**). On the contrary, the interaction terms showed that the effect of the Rhin Tortu River depends mainly on the peri-urban level for the hemicryptophytes and the therophyte ($p \leq 0.001$; **Figure 4.4b and 4.4c**).

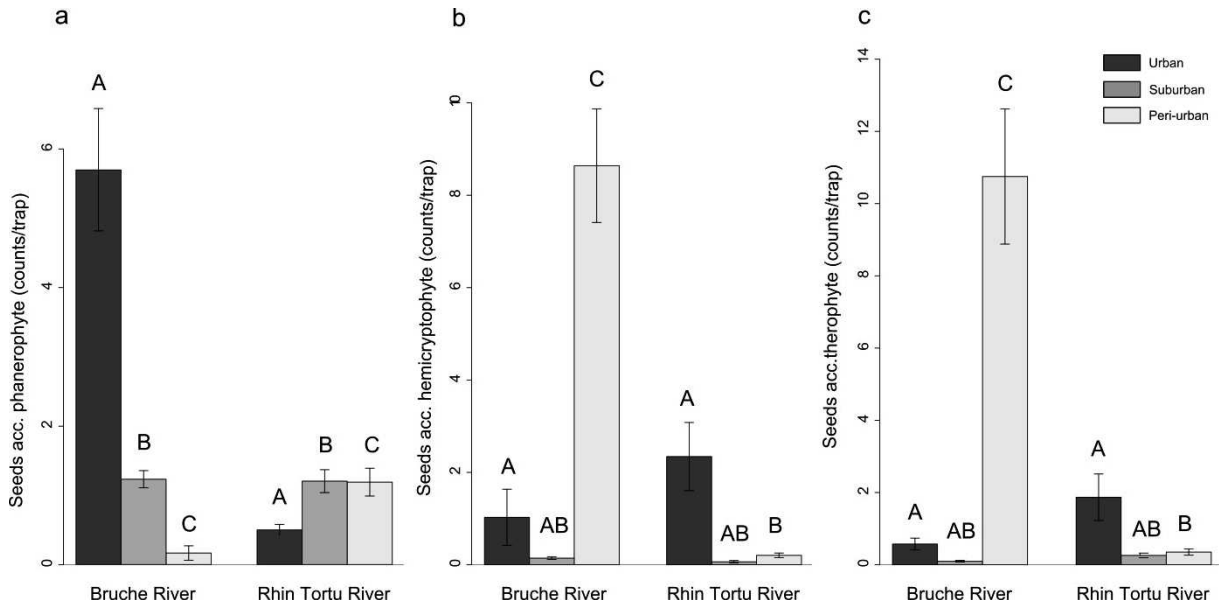

Figure 4.4 Mean number (± SE) of collected seeds belonging to (a) phanerophytes, (b) hemicryptophytes, (c) therophytes in 'urban', 'suburban' and 'peri-urban' levels along the Bruche River and the Rhin Tortu River. Letters above the bars indicate significant difference between urbanization levels (Tukey's HSD test following a Poisson GLM model, p-values < 0.05). (Note that figures are only illustrative and do not reflect the complexity of the models used for the analysis)

Seed dispersal. From the backward selection process, the final 'wind dispersal' and 'self-dispersal' models contained the 'corridor' and the 'level of urbanization' factors. From the post hoc comparisons, the 'corridor' factor was highly significant ($p \leq 0.001$), with a larger number of seeds dispersed by the wind in the Bruche River than in the Rhin Tortu River (**Figure 4.5a**). The number of seeds was notably higher in the urban sites than in the suburban sites along the two riparian corridors ($p \leq 0.05$; **Figure 4.5a and 4.5b**). For the 'wind dispersal' model, the number of seeds was also higher in the peri-urban site than in the suburban ones ($p \leq 0.001$; **Figure 4.5a**). The number of self-dispersal seed, as well as the number of seeds dispersed by animals, was very small. Moreover, neither the 'corridor' nor the 'level of urbanization' factors can explain the number of zoochorous seeds (**Figure 4.5c**).

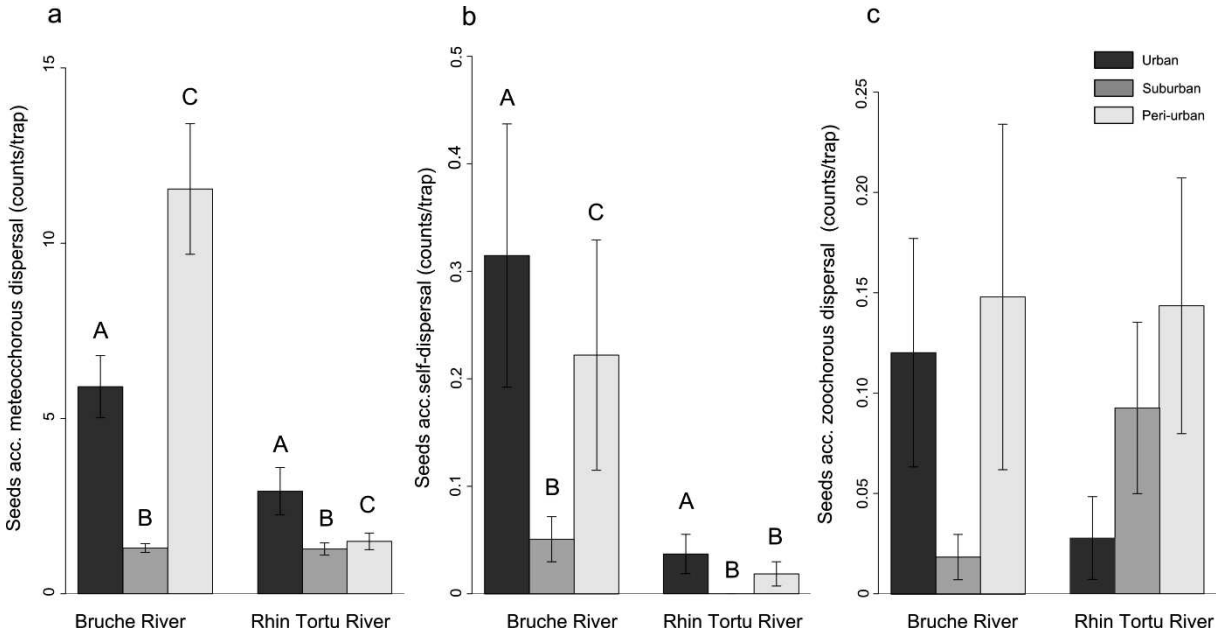

Figure 4.5 Mean number (± SE) of collected seeds belonging to (a) meteochorous dispersal (b) self-dispersal (± SE) (c) zoochorous dispersal in 'urban', 'suburban' and 'peri-urban' levels along the Bruche River and the Rhin Tortu River. Letters above the bars indicate significant difference between urbanization levels (Tukey's HSD test following a Poisson GLM model, p-values < 0.05). (Note that this figure is only illustrative and do not reflect the complexity of the models used for the analysis).

Seed bank longevity. From the backward selection process, the optimal 'long-term longevity' model contained both 'corridor' and 'level of urbanization' factors plus the interaction term. Retention of the interaction indicated that the relationship between the number of seeds regarding seed longevity and the factors 'corridor' varied among the different levels of

urbanization. From the post hoc comparisons, the number of seeds was significantly different (higher for the Bruche River and lower for the Rhin Tortu River) at the peri-urban level compared to the suburban level ($p \leq 0.001$, respectively; **Figure 4.6a**) and there was no significant difference in the number of seeds among the two corridors. For the 'short-term longevity' model, the backward selection process again indicated that both factors should be retained in the final model. However, neither the two corridors nor the levels of urbanization were significantly different (**Figure 4.6b**).

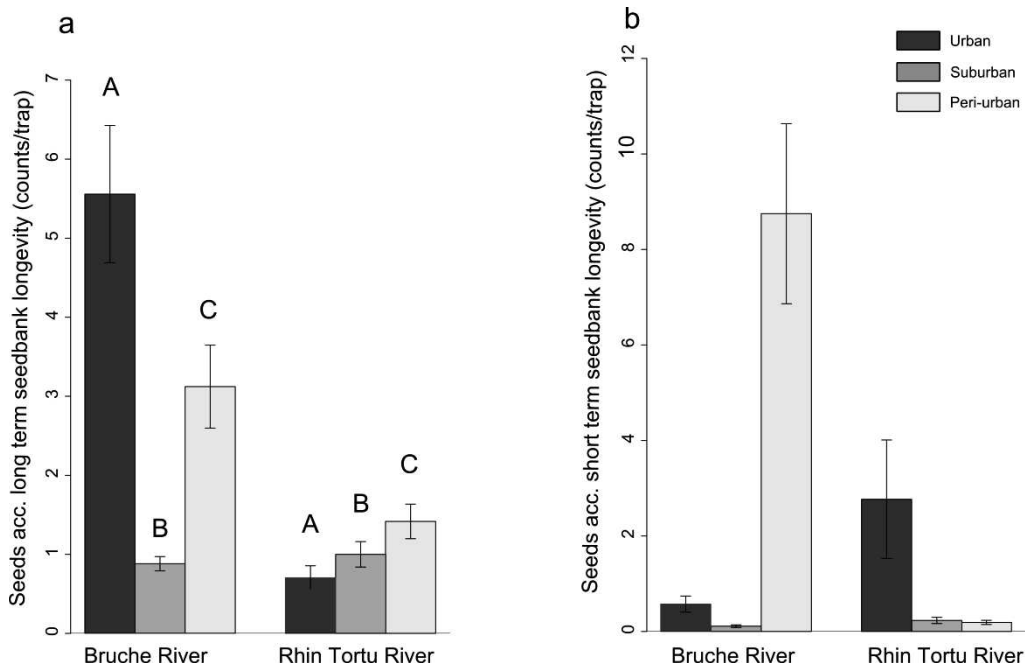

Figure 4.6 Mean number (± SE) of collected seeds belonging to (a) long term and (b) short term seed longevity in 'urban', 'suburban' and 'peri-urban' levels along the Bruche River and the Rhin Tortu. Letters above the bars indicate significant difference between urbanization levels (Tukey's HSD test following a Poisson GLM model, p-values < 0.05). (Note that figures are only illustrative and do not reflect the complexity of the models used for the analysis).

4.5.3 Relationship between seed dispersal and plant communities

Eighteen of the 130 species identified in the two sets of samples were found in the two components of the vegetation. The seed composition included three phanerophytes with two riparian species (*Alnus glutinosa*, *Salix sp.*), one species being used for horticulture (*Platanus orientalis*) and one liana (*Clematis vitalba*). The remaining species were both hemicryptophytes and therophytes. Five of them were forest plants while the others were mainly weeds and ruderals. They were both wind- and animal-dispersed seeds. A DCA ordination was used to examine relationships between the two vegetal components

(vegetation *vs*. seed dispersal) (**Figure 4.7**). Seed samples from all the levels of urbanization and from both corridors were clearly separated from all vegetation samples on axis 1. Axis 2 separated plant communities of the Bruche River from those of the Rhin Tortu River. These clusters were confirmed by the calculation of Sorensen's similarities and the branch-pruning technique identifying two prominent clusters (data not shown). The leftmost cluster gathered the vegetation samples and the rightmost cluster gathered all the seed samples, and there was no difference between samples from different levels of urbanization.

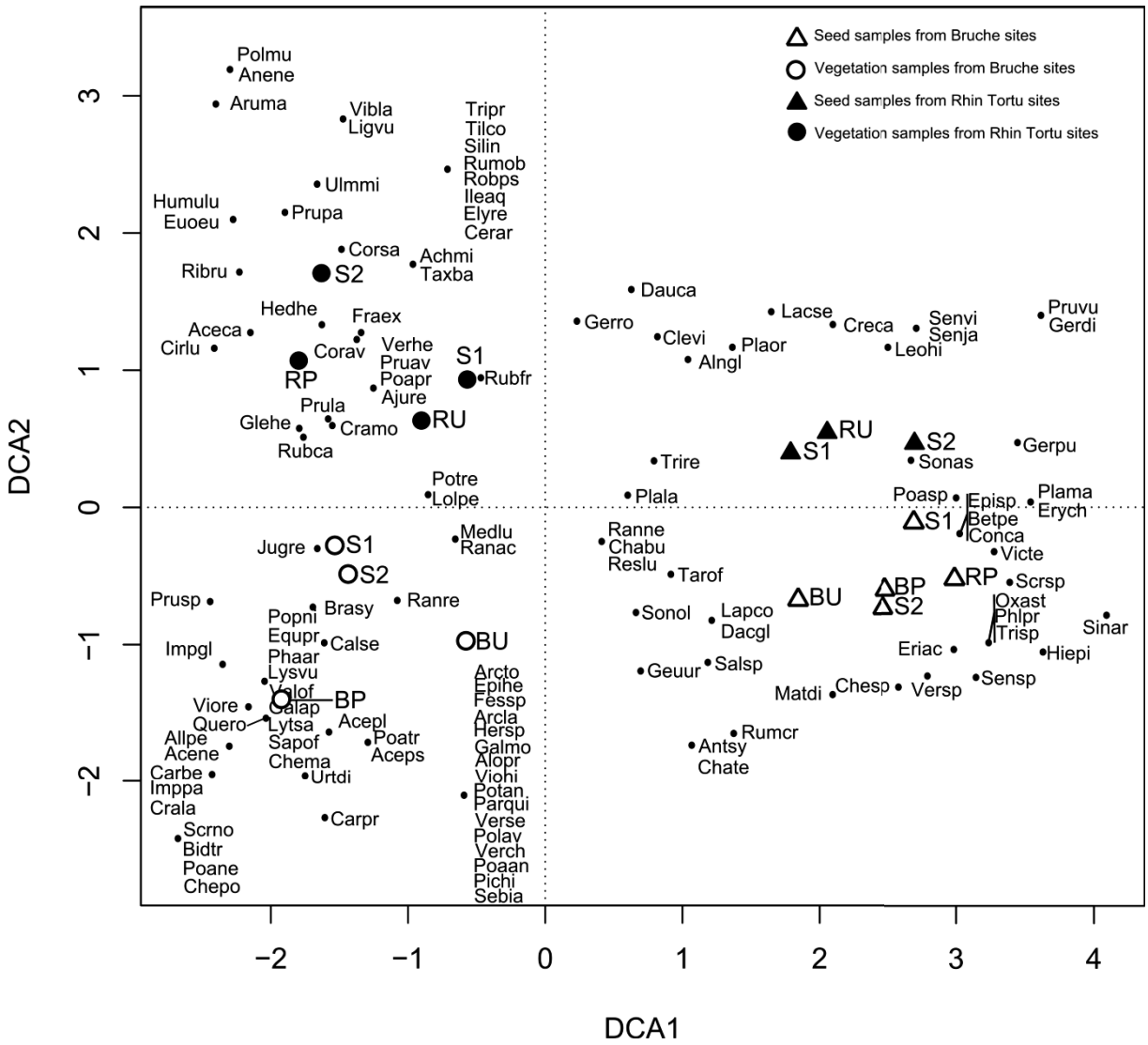

Figure 4.7 DCA ordination of all the vegetal components, based on presence/absence data. (See **Appendix 2** for the list of acronyms and their meaning)

4.6 Discussion

Studies devoted to the effectiveness of dispersal according several levels of urbanization are scarce, particularly when focusing on anemochory, even if changes in dispersal strategy were commonly investigated in urban plant trait studies (Williams et al. 2005; Knapp et al. 2009; Albrecht and Haider 2013; Williams et al. 2015). Our study highlighted the importance of the 'urbanization' factor according to a three level scale on seed amount and species composition of anemochorous seed dispersal but we also identified a clear influence of the corridor on that relationship.

Between the two corridors studied, riparian areas that bounded the Bruche River were mostly composed of pioneer trees under which an exuberant herbaceous flora grow up, whereas communities embedded along the Rhin Tortu River were composed of plants belonging mainly to a mature stage. The Bruche sites, with more open edges, had a much larger dispersal of seeds along the urbanization gradient than did the Rhin Tortu sites. Moreover, the relationship between the total number of seeds collected along each corridor was different according to the level of urbanization. Along the Bruche River, the number of seed dispersed from the peri-urban site was the highest whereas along the Rhin Tortu the number of seed dispersed from the same level was low. Besides the degree of openness of environments, this contrasting result was explained by the presence of two species, *Conyza canadensis* and *Epilobium sp.*, whose seed numbers were 40% of total seed rain at the peri-urban level of the Bruche site. The high proportion of these species, respectively therophyte and hemicryptohyte, did not yet reflect the association of seed dispersal with the plant community nearby. We may assume that, without this contribution of seeds coming from outside the site, the number of seeds collected at the peri-urban site along the Bruche River would have been lower. The number of seeds dispersed was by far higher in the urban site than in the suburban site along the Bruche River. Surprisingly, these findings are not in line with studies that examined plant traits, which found that wind-dispersed species were more likely to disappear with urbanization (Williams et al. 2005; Knapp et al. 2009; Albrecht and Haider 2013; Williams et al. 2015). The proximate mechanisms behind this observed effect (of the experimental work) could be explained by the influence of biophysical and local conditions drawing air movements between the surrounding buildings and along the rivers, what influences dispersal. Thus, along the Bruche River, riparian trees act as barrier for the prevailing wind and also as a corridor for the air mass, which is performing a conduit function for seed dispersal.

The commonalities between the two corridors at the urban level did not reflect the same species composition, and this can be explored through the analysis of life forms. The urban level along the Bruche River was mainly associated with a high proportion of phanerophytes,

much less than so along the Rhin Tortu River. One phanerophyte, *Betula pendula*, was found everywhere and in relatively large part, as found by Pellissier (2006). On the contrary, the number of seeds found at the urban level along the Rhin Tortu River was mainly associated with hemicryptophytes and therophytes. A direct link between life forms and seed ecological assemblages can be suggested. Indeed, there was a clear relationship between phanerophytes and forest species on one hand, and between hemicryptophytes, therophytes and meadow and ruderal plants on the other. Such findings showed a similar pattern of dispersal between the two corridors concerning meadow plants and ruderals with a relatively low quantity of seeds dispersed whatever the level of urbanization considered.

Riparian areas, as naturally disturbed areas, have often been associated with exotic invasions in non-urban environment (Naiman and Decamps 1997). However, contrary to what one might have thought, the urban setting of the sites did not affect the number of exotic species colonizing adjacent areas (Hess and Fischer 2001). Difference in the amount of seed collected came solely from differences in number of native seed.

As expected considering our sample design, wind-dispersed seeds were the most numerous species observed. This result was consistent considering the number of taxa. Once again, the number of anemochorous in the peri-urban level of the Bruche River was higher than on the peri-urban level of the Rhin Tortu level and this could be related to the same process that drives the total number of seeds. Indeed, the high proportion of the exotic *Conyza canadensis*, which is anemochorous, largely contributed to this outcome at the peri-urban level. The number of anemochorous seeds was higher in the urban level than in the suburban level, and the family *Asteraceae* and *Betulaceae* were particularly abundant. However, this high proportion of anemochorous seeds overall explains the weak association of seed dispersal with the plant community nearby, and we may assume there was a large contribution of seeds coming outside the studied sites and indicating long-distance dispersal along the corridor (Willson and Traveset 2000). The sampling design was not primarily adapted to zoochorous dispersal, what probably explained the low abundance of zoochorous species in the traps. Though, the relative low similarity between the seed dispersal and the plant communities also suggested that plant communities along riparian corridors may use other kinds of dispersal strategies like zoochory or vegetative propagation. Indeed, vegetative dispersal can give plants competitive vigour, the ability to exploit patchy resources and can promote persistence after disturbance (Cornelissen et al. 2003), all traits potentially useful in urban landscapes (Williams et al. 2015). Another trend found concerning seed dispersal modes was related to barochorous species. Among the most abundant species, only three were barochorous and two of them showed no correlation with nearby riparian site. The third one, *Chaerophyllum temulum*, could be related to edges and could be explained by the site proximity (Jesus et al. 2012).

Once dispersed, the majority of the seed collected have the ability to remain in the soil. Their persistence seems to depend on the corridor: in fact, the level of urbanization promoted short-term persistent species along the Rhin Tortu River and long-term persistent species along the Bruche River. These observations indicated the importance of associating dispersal traits to persistence capacity. Indeed, Piessens et al. (2005) showed that the ability to form persistent seed banks increased local persistence in heathland ecosystems and Ozinga et al. (2004) found that persistent seed banks lowered the local extinction risk of plants under increased habitat fragmentation. In our case, the persistence could be highly influenced by local conditions. However, Bekker et al. (1998) suggested that seed mass and seed shape are two major determinants of the depth distribution of seeds in the soil and therefore also play a role in the estimation of seed longevity. For example, the formation of a persistent seed bank could be expected for wind dispersed species (Bakker et al. 1996).

4.7 Conclusion

Our findings suggest that urban riparian corridors support seed dispersal along the urbanization gradient and indicate that adjacent urban land use influences the number of seed dispersed and the species composition. The relative variability in seed composition along the urbanization gradient between the corridors reflected their specific nature but this study still enable us to evaluate the impact of urbanization. However, the shift between seed dispersal and plant communities implies that the stationary wind traps also collected seeds far from the plant in place. Such results indicate that urban riparian corridors may facilitate seed movement by creating a dispersal corridor far beyond the riparian zone.

4.8 Acknowledgements

This research was supported by a CIFRE grant (no.2013/0025) from the Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (ANRT) and the Eurometropole de Strasbourg (Environment and Urban Ecology Department). As such, we would like to thank Suzanne Brolly for her constant support. This study was carried out as part of the Long-Term Ecological Research-France network, and more specifically, within the Urban Environmental Area Workshop (Zone Atelier Environnementale Urbaine de Strasbourg). We also thank landholders from the city of Strasbourg, the city of Eckbolsheim, the conservatory of regional natural spaces (Conservatoire des Sites Alsaciens) and L.Collin, R.Huck, B.Neu, V.Ossenbrunner, C.Pelon, M.Vincker and J.Wagner for allowing access for fieldwork. Thanks a lot to M.Charles, O.Garcia Iriarte, S.Koenig, A.Kohler, A.Muller, A.Perrier, N. Pinceloup, M.Rubrecht, C.Staentzel and G.Wos for their assistance in the field.

4.9 Appendix

Appendix 1 Taxa (family, genus, species) of seeds collected along the two urban riparian corridors, the Bruche River and the Rhin Tortu River (Strasbourg, France).

Family	Species	Seeds
Betulaceae	*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.	117
Apiaceae	*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.	9
Betulaceae	*Betula pendula* Roth	1148
Apiaceae	*Chaerophyllum temulum* L.	33
Amaranthaceae	*Chenopodium sp*	3
Ranunculaceae	*Clematis vitalba* L.	5
Asteraceae	*Conyza canadensis* (L.) Cronquist	1119
Asteraceae	*Crepis capillaris* (L.) Wallr.	1
Poaceae	*Dactylis glomerata* L.	15
Apiaceae	*Daucus carota* L.	1
Onagraceae	*Epilobium sp*	922
Asteraceae	*Erigeron acris* L.	9
Brassicaceae	*Erysimum cheiranthoides* L.	1
Geraniaceae	*Geranium dissectum* L.	1
Geraniaceae	*Geranium pusillum* L.	22
Geraniaceae	*Geranium robertianum* L.	8
Rosaceae	*Geum urbanum* L.	5
Asteraceae	*Hieracium pilosella* L.	3
Asteraceae	*Lactuca serriola* L.	43
Asteraceae	*Lapsana communis* L.	5
Asteraceae	*Leontodon hispidus* L.	2
Asteraceae	*Matricaria discoidea* DC.	1
Oxalidaceae	*Oxalis stricta* L.	2
Poaceae	*Phleum pratense* L.	8
Plantaginaceae	*Plantago lanceolata* L.	2
Plantaginaceae	*Plantago major* L.	1
Platanaceae	*Platanus orientalis* L.	30
Poaceae	*Poa sp*	210
Lamiaceae	*Prunella vulgaris* L.	19
Rosaceae	*Rubus fruticosus* L.	1
Polygonaceae	*Rumex crispus* L.	38
Salicaceae	*Salix sp*	31

Scrophulariaceae	*Scrophularia sp*	10
Asteraceae	*Senecio jacobaea* L.	64
Asteraceae	*Senecio sp*	6
Asteraceae	*Senecio viscosus* L.	57
Brassicaceae	*Sinapis arvensis* L.	1
Asteraceae	*Sonchus asper* (L.) Hill	380
Asteraceae	*Sonchus oleraceus* L.	4
Asteraceae	*Taraxacum officinale* Weber	3
Fabaceae	*Trifolium repens* L.	2
Fabaceae	*Trifolium sp*	5
Plantaginaceae	*Veronica sp*	21
Fabaceae	*Vicia tetrasperma* (L.) Shreb.	23

Appendix 2. List of acronyms and their meaning.

Acronyms	Taxon
Aceca	*Acer campestre* L.
Acene	*Acer negundo* L.
Acepl	*Acer platanoides* L.
Aceps	*Acer pseudoplatanus* L.
Achmi	*Achillea millefolium* L.
Ajure	*Ajuga reptans* L.
Allpe	*Alliaria petiolata* (M.Bieb.) Cavara & Grande
Alngl	*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.
Alopr	*Alopecurus pratensis* L.
Anene	*Anemone nemorosa* L.
Antsy	*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.
Arcla	*Arctium lappa* L.
Arcto	*Arctium tomentosum* Mill.
Aruma	*Arum maculatum aggr.*
Betpe	*Betula pendula* Roth
Bidtr	*Bidens tripartita* L.
Brasy	*Brachypodium sylvaticum (Huds.)* P.Beauv.
Calse	*Calystegia sepium* (L.) R.Br.
Carbe	*Carpinus betulus* L.
Cerar	*Cerastium arvense*
Chabu	*Chaerophyllum bulbosum L.*
Chate	*Chaerophyllum temulum* L.
Chema	*Chelidonium majus* L.

Chepo	*Chenopodium polyspermum* L.
Chesp	*Chenopodium sp.*
Cirlu	*Circaea lutetiana* L.
Clevi	*Clematis vitalba* L.
Conca	*Conyza canadensis* (L.) Cronquist
Corav	*Corylus avellana* L.
Corsa	*Cornus sanguinea* L.
Crala	*Crataegus laevigata* (Poir.) DC.
Cramo	*Crataegus monogyna* Jacq.
Creca	*Crepis capillaris* (L.) Wallr.
Dactg	*Dactylis glomerata* L.
Dauca	*Daucus carota* L.
Elyre	*Elymus repens* (L.) Gould
Epihe	*Epipactis helleborine* (L.) Crantz
Episp	*Epilobium sp*
Equpr	*Equisetum pretense* Ehrh.
Eriac	*Erigeron acris sp*
Erych	*Erysimum cheiranthoides* L.
Euoeu	*Euonymus europaeus* L.
Fessp	*Festuca sp.*
Fraex	*Fraxinus excelsior* L.
Galap	*Galium aparine* L.
Galmo	*Galium mollugo* L.
Gerdi	*Geranium dissectum L*
Gerpu	*Geranium pusillum* L.
Gerro	*Geranium robertianum* L.
Geuur	*Geum urbanum* L.
Glehe	*Glechoma hederacea* L.
Hedhe	*Hedera helix* L.
Hersp	*Heracleum sphondylium* L.
Hiepi	*Hieracium pilosella L.*
Humlu	*Humulus lupulus* L.
Ileaq	*Ilex aquifolium* L.
Impgl	*Impatiens glandulifera* Royle
Imppa	*Impatiens parviflora* DC.
Jugre	*Juglans regia* L.
Lacse	*Lactuca serriola* L.
Lapco	*Lapsana communis* L.
Leohi	*Leontodon hispidus* L.
Ligvu	*Ligustrum vulgare* L.
Lolpe	*Lolium perenne* L.
Lysvu	*Lysimachia vulgaris* L.
Lytsa	*Lythrum salicaria* L.
Matdi	*Matricaria discoidea* DC.
Medlu	*Medicago lupulina* L.
Oxast	*Oxalis stricta* L.

Parqu	*Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch.
Phaar	*Phalaris arundinacea* L .
Phlrpr	*Phleum pratense* L.
Plala	*Plantago lanceolata* L.
Plama	*Plantago major* L.
Plaor	*Platanus orientalis L.*
Poan	*Poa annua* L.
Poane	*Poa nemoralis* L.
Poapr	*Poa pratensis* L.
Poasp	*Poa sp.*
Poatr	*Poa trivialis* L.
Polav	*Polygonum aviculare* L.
Polmu	*Polygonatum multiflorum* (L.) All.
Popni	*Populus nigra* L.
Potan	*Potentilla anserina* L.
Potre	*Potentilla reptans L.*
Pruav	*Prunus avium (L.)* L.
Prula	*Prunus laurocerasus* L.
Prupa	*Prunus padus* L.
Prusp	*Prunus spinosa* L.
Pruvu	*Prunella vulgaris* L.
Quero	*Quercus robur* L.
Ranac	*Ranunculus acris* L.
Ranne	*Ranunculus nemorosus* DC.
Ranre	*Ranunculus repens* L.
Reslu	*Reseda lutea* L.
Ribru	*Ribes rubrum* L.
Robsp	*Robinia pseudoacacia* L.
Rubca	*Rubus caesius* L.
Rubfr	*Rubus fruticosus aggr.*
Ribru	*Ribes rubrum* L.
Rumob	*Rumex obtusifolius* L.
Salsp	*Salix sp.*
Sapof	*Saponaria officinalis* L.
Scrno	*Scrophularia nodosa* L.
Scrsp	*Scrophularia sp.*
Senja	*Senecio jacobaea* L.
Sensp	*Senecio sp.*
Senvi	*Senecio viscosus* L.
Silin	*Sium latifolium* L.
Sinar	*Sinapis arvensis* L.
Sonas	*Sonchus asper* (L.) Hill
Sonol	*Sonchis oleraceus* L.
Tarof	*Taraxacum officinale* F.H. Wiggers.
Taxba	*Taxus baccata* L.

Tilco	*Tilia cordata* Mill.
Tripr	*Trifolium pretense* L.
Trisp	*Trifolium sp.*
Trire	*Trifolium repens* L.
Ulmmi	*Ulmus minor* Mill.
Urtdi	*Urtica dioica* L.
Valof	*Valeriana officinalis* L.
Verch	*Veronica chamaedrys* L.
Verhe	*Veronica hederifolia aggr.*
Verse	*Veronica serpyllifolia* L.
Versp	*Veronica sp.*
Vibla	*Viburnum lantana* L.
Victe	*Vicia tetrasperma* (L.) Shreb.
Viohi	*Viola hirta L.*
Viore	*Viola reichenbachiana* Jord. Ex Boreau

4.10 Compléments de résultats

L'étude sur la dispersion des graines a mis en évidence l'importance de l'urbanisation sur la quantité et la composition de graines dispersées par le vent le long des corridors fluviaux. Néanmoins, l'effet de l'urbanisation varie selon le corridor considéré. Des investigations complémentaires ont été menées afin de préciser le rôle de source ou de conduit de dispersion des corridors fluviaux. Les résultats, bien que pertinents, ne sont pas suffisamment significatifs pour être généralisés. Cependant, ils permettent de préciser localement les caractéristiques du flux de dispersion en termes de distance de dispersion (effet source) et d'orientation (effet source versus effet conduit) (**Figure 4.8**).

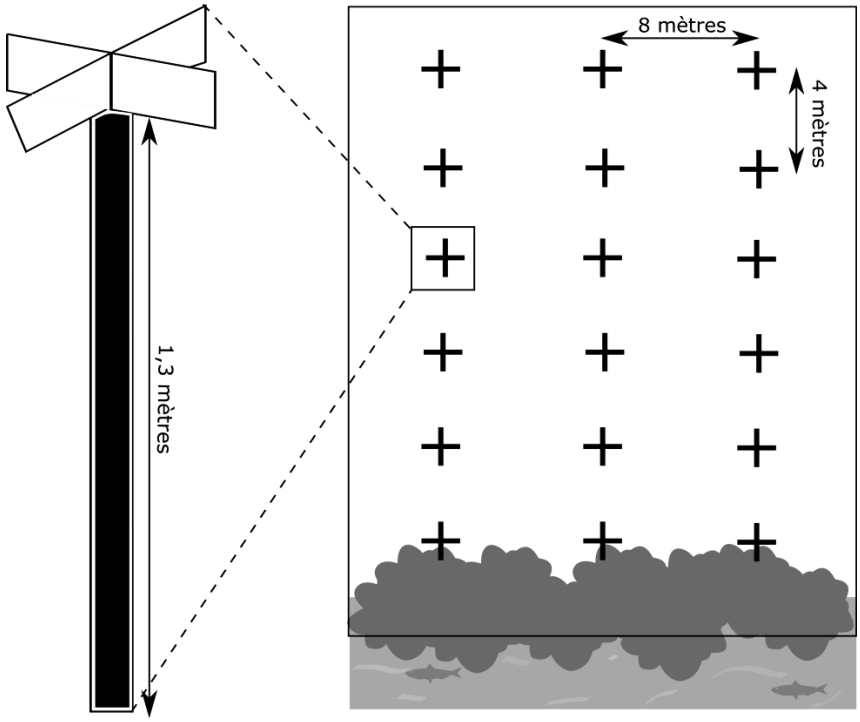

Figure 4.8 Piège à graines à ailettes et schéma du dispositif expérimental pour la collecte des graines disséminées par le vent en fonction de l'orientation (amont, aval, face au corridor, extérieur) et de la distance à la lisière de la ripisylve (0m, 4m, 8m, 12m, 16m, 20m) a été mis en place aux trois niveaux d'urbanisation.

4.10.1. Effet de l'orientation

L'objectif était de vérifier l'effet de l'orientation (amont, aval, face au corridor, extérieur) sur le nombre de graines collectées. Les résultats montrent un effet significatif de l'orientation pour l'ensemble des sites le long de la Bruche et pour un site péri-urbain le long du Rhin Tortu (**Tableau 4.2**). Cet effet est indépendant de la distance de la lisière mais dépend du niveau d'urbanisation considéré. Ainsi, on observe deux tendances :

- le nombre de graines collectées sur les faces « extérieures » est plus grand pour les sites péri-urbains et pour un site suburbain

- le nombre de graines collectées sur les faces « face au corridor » est plus grand pour un site suburbain et pour le site urbain. On note également un nombre important de graines collectées sur la face « aval » pour le site urbain.

La différence entre sites péri-urbains et urbains, et la position intermédiaire des sites suburbains montrent clairement que l'occupation du sol autour des sites a une influence sur la dispersion. Les sites péri-urbains sont situés dans un contexte paysager ouvert (prairies, cultures) qui favorisent la dispersion des graines quel que soit la direction. En milieu urbain, le rôle du corridor est plus marqué ; l'orientation des ailettes sur lesquelles les graines sont majoritairement collectés suggèrent que les corridors fluviaux exportent des graines vers le milieu environnant (effet source) mais également que la zone adjacente à la ripisylve est une zone d'échange de graines entre l'amont et l'aval (effet conduit).

4.10.2. Effet de la distance

L'objectif était de vérifier l'effet de la distance à la lisière sur le nombre de graines collectées. Les résultats montrent un effet significatif pour les sites urbains, pour un site suburbain et péri-urbain le long de la Bruche (**Tableau 4.2**). Cet effet est indépendant de l'orientation, et une nouvelle fois, dépend du niveau d'urbanisation considéré. Ainsi, la tendance pour les sites urbains et suburbains est différente de celle du site péri-urbain :

- pour les sites urbains et péri-urbains, le nombre de graines est plus grand à 0, 4 et 8m de la ripisylve, puis ce nombre diminue
- pour le site péri-urbain, le nombre de graines augmente avec la distance

Ces résultats confirment les tendances observées pour l'orientation entre les sites urbains et les sites péri-urbains. L'effet source potentiel des corridors en milieu urbain est cependant limité à une dizaine de mètres vers le milieu environnant.

Tableau 4.2 Caractéristiques du flux de graines (moyenne ± SE) et ANOVA à deux facteurs pour tester l'effet de l'orientation et de la distance à la lisière pour chaque site.

BU	0m	4m	8m	12m	16m	20m	ANOVA à 2 facteurs
Face corridor	32.5 ± 11.94	13.25 ± 5.15	10 ± 3.46	11.75 ± 3.9	14 ± 4.06	Na	Orientation : F = 4.87*** Transect : F = 13.49*** Int. : F = 0.48ns
Amont	13.25 ± 2.86	12 ± 10	15.75 ± 9.8	8.25 ± 4.26	7.25 ± 3.47	Na	
Extérieur	5.5 ± 2.17	4 ± 0.7	3 ± 1.68	4.5 ± 2.5	3 ± 1.68	Na	
Aval	9.75 ± 3.22	3.25 ± 1.1	5.5 ± 3.09	19.75 ± 14.38	19.25 ± 2.17	Na	
BS1	0m	4m	8m	12m	16m	20m	
Face corridor	5.75 ± 2.52	6.25 ± 2.65	4.75 ± 3.09	2.75 ± 1.43	1.5 ± 0.64	0.25 ± 0.25	Orientation : F = 8.45 *** Transect : F = 3.26* Int. : F = 0.80ns
Amont	0.5 ± 0.28	0.75 ± 0.47	0.25 ± 0.25	0.5 ± 0.5	0.75 ± 0.75	0.25 ± 0.25	
Extérieur	1.75 ± 0.47	1 ± 0.4	0.75 ± 0.28	0.5 ± 0.28	0.75 ± 0.47	0.5 ± 0.5	
Aval	2.25 ± 0.75	1.25 ± 0.75	1 ± 1.22	2 ± 1.22	0.25 ± 0.25	0.5 ± 0.28	
BS2	0m	4m	8m	12m	16m	20m	
Face corridor	1.75 ± 1.03	0.25 ± 0.25	1.25 ± 0.62	1.25 ± 0.25	1.75 ± 0.47	0.5 ± 0.28	Orientation : F = 10.77 *** Transect : F = 1.38ns Int. : F = 0.79ns
Amont	1.5 ± 0.28	1.5 ± 0.64	3.5 ± 0.86	2 ± 1.35	1 ± 0	4.5 ± 3.57	
Extérieur	2.75 ± 1.03	4.25 ± 1.43	4.75 ± 0.62	3.75 ± 0.94	3.75 ± 0.85	2.25 ± 1.65	
Aval	0.75 ± 0.47	0.25 ± 0.25	1.75 ± 1.75	1.5 ± 0.25	1.5 ± 0.28	1 ± 0.57	
BP	0m	4m	8m	12m	16m	20m	
Face corridor	4.5 ± 1.25	4.5 ± 0.86	11.75 ± 2.39	13.5 ± 4.11	24 ± 3.24	13.25 ± 3.81	Orientation : F = 4.22* Transect : F = 10.52*** Int. : F = 0.58ns
Amont	6.75 ± 1.37	9 ± 2.94	30.75 ± 12.55	33.75 ± 15.28	44.25 ± 25.87	12.25 ± 3.68	
Extérieur	11.75 ± 1.37	21.25 ± 6.15	49.5 ± 19.98	56.25 ± 38.51	46.75 ± 17.37	19 ± 8.43	
Aval	4 ± 1.22	8.25 ± 2.49	26.75 ± 8.06	32.25 ± 6.87	44.5 ± 16.07	16 ± 6.33	
RU	0m	4m	8m	12m	16m	20m	
Face corridor	20.57 ± 0.57	3 ± 0.57	4 ± 0.57	6.66 ± 3.17	22.33 ± 19.83	5.33 ± 2.4	Orientation : F = 2.06ns Transect : F = 2.73* Int. : F = 0.17ns
Amont	2.33 ± 1.2	3 ± 1.73	9 ± 2.64	8.33 ± 3.75	12.33 ± 8.41	7.33 ± 3.52	
Extérieur	1.66 ± 0.33	7.66 ± 3.75	10 ± 3.05	8.66 ± 0.33	26.66 ± 24.67	7.33 ± 2.72	
Aval	1.66 ± 1.66	2.33 ± 0.88	3 ± 0.57	3.33 ± 0.88	13 ± 11.5	2.33 ± 1.85	
RS	0m	4m	8m	12m	16m	20m	
Face corridor	2.66 ± 1.33	0.33 ± 0.33	3.66 ± 2.02	1.33 ± 0.88	2.66 ± 1.76	3 ±1.15	Orientation : F = 0.89ns Transect : F = 0.6ns Int. : F = 1.12ns
Amont	1.33 ± 0.66	2 ± 0.27	0.66 ± 0.33	2 ± 0.57	2.33 ± 0.33	2 ± 0.57	
Extérieur	4 ± 0	2 ± 1	3 ± 1	2.33 ± 0.88	2 ± 0.57	2.66 ± 1.45	
Aval	0.33 ± 0.33	2.33 ± 1.33	3.33 ± 1.33	3.66 ± 1.66	3 ± 1.73	3.66 ± 1.66	

RP1	0m	4m	8m	12m	16m	20m	
Face corridor	0 ± 0	1.66 ± 0.33	1 ± 0.57	1 ± 0.57	3 ± 1.52	1.66 ± 1.66	Orientation : F = 30.3*** Transect : F = 1.70ns Int. : F = 1.17ns
Amont	0.66 ± 0.33	1.66 ± 0.88	2.33 ± 0.88	3 ± 1.15	5.33 ± 3.38	6.66 ± 1.2	
Extérieur	5 ± 2	4.66 ± 0.66	4.33 ± 0.88	5.66 ± 0.33	6.33 ± 2.66	7 ± 1.52	
Aval	12.66 ± 0.33	12 ± 6.08	11.33 ± 3.48	7 ± 1.15	13 ± 3.78	7.66 ± 0.33	
RP2	0m	4m	8m	12m	16m	20m	
Face corridor	2 ± 0	0 ± 0	0.66 ± 0.66	0 ± 0	1 ± 1	0.33	Orientation : F = 0.89ns Transect : F = 0.6ns Int. : F = 1.12ns
Amont	1.66 ± 0.33	0 ± 0	0.33 ± 0.33	0.66 ± 0.33	0.66 ± 0.66	0.66 ± 0.66	
Extérieur	0 ± 0	0.33 ± 0.33	0 ± 0	0 ± 0	0.33 ± 1	0 ± 0	
Aval	0.66 ± 0.66	1 ± 0	0.33 ± 0.33	0.33 ± 0.33	0.33 ± 0.33	0.33 ± 0.33	

CHAPITRE 5

Comment concevoir des continuités écologiques en milieu urbain ?

Eugénie SCHWOERTZIG, Adine HECTOR, Stéphanie KAEMPF, Michèle TRÉMOLIÈRES, Suzanne BROLLY

(*Sciences Eaux & Territoires, [en ligne] 7p.*

http://www.set-revue.fr/comment-concevoir-des-continuites-ecologiques-en-milieu-urbain)

5.1 Contexte

Les espaces de nature en ville sont des vecteurs de l'amélioration de la qualité de vie en milieu urbain. En 2014, la Ville de Strasbourg a initié un projet d'identification et de matérialisation d'un tissu naturel urbain (TNU) mettant en connexion les espaces de nature existants à l'aide de graphes paysagers fondés sur le cheminement d'un animal (**Figure 5.1**). La modélisation de réseaux écologiques s'avère un outil de diagnostic efficace pour comprendre les enjeux de la connectivité ainsi qu'un outil de prospective pour orienter sur le long terme les politiques d'aménagement du territoire.

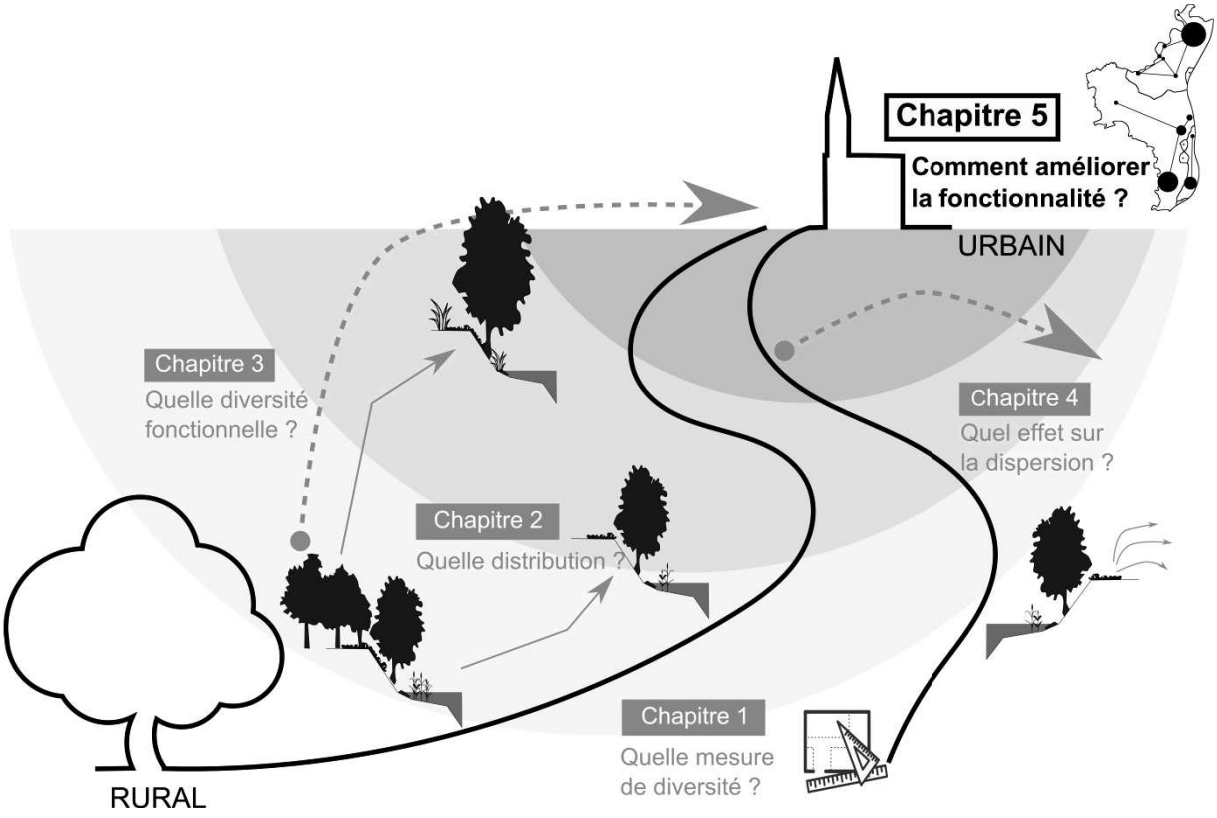

Figure 5.1 Représentation du chapitre 5 dans le schéma général d'organisation de la thèse.

5.1.1 Le plan d'actions Strasbourg Grandeur Nature 2016-2020

Capitale de la biodiversité en 2014, Strasbourg est résolue à poursuivre et à renforcer son engagement en faveur de la nature et de la biodiversité afin de réduire l'empreinte écologique de l'ensemble de son territoire. Le plan Strasbourg Grandeur Nature apporte des arguments en vue des grands arbitrages à venir en matière d'aménagement et de gestion urbaine. Établi sur la base d'un état des lieux partagé par les acteurs du territoire, il doit permettre de :

- prioriser les enjeux en termes de biodiversité
- définir des actions à court et moyen terme, concrètes et visibles, portées par les services de la collectivité, les gestionnaires d'espaces verts publics et privés et les citoyens
- sensibiliser et mobiliser les Strasbourgeois en faveur de la biodiversité

Le plan Strasbourg Grandeur Nature s'est nourri d'échanges avec des professionnels et des citoyens sur la relation entre biodiversité, architecture, construction, aménagement des espaces publics, sur l'aménagement du territoire, sur la nécessité de coordonner les actions en faveur de la biodiversité, sur la sensibilisation et la mobilisation des acteurs.

Le plan est structuré autour de 4 axes :

- un patrimoine naturel à transmettre : connaissance et partage des connaissances, protection et conservation du patrimoine
- une culture partagée de la nature : diffusion de l'information, sensibilisation des citoyens et accompagnement des professionnels
- une gestion durable du territoire : gestion et entretien des espaces, restauration, aménagement et création de milieux
- une ville exemplaire et attractive : consultation et mobilisation des parties prenantes, innovation en matière de biodiversité

5.1.2 Le Tissu Naturel Urbain

Le Tissu Naturel Urbain s'inscrit dans l'axe « patrimoine naturel à transmettre » du plan Strasbourg Grandeur Nature et répond plus précisément aux objectifs de matérialisation et de préservation du réseau écologique. L'enjeu est de tenir compte d'une biodiversité trop souvent méconnue. En effet, tous les espaces de nature ont des fonctions et rendent des services différents selon leurs caractéristiques propres. Dans la mesure où ceux-ci sont complémentaires, il convient, pour mieux répondre aux enjeux écologiques et d'urbanité, de les articuler à toutes les échelles de la ville et dans tous les contextes urbains (en extension, en renouvellement…).

La méthode choisie pour modéliser les réseaux écologiques est celle des graphes paysagers, qui permet d'établir des réseaux de déplacement pour une représentation pertinente de la réalité écologique. L'approche retenue, par la distribution d'une espèce animale, permet de se focaliser précisément sur une espèce donnée en partant du principe que la définition du paysage, des réseaux écologiques et des impacts supposés dépendent fortement des espèces.

5.1.3 Une recherche partenariale

Le Tissu Naturel Urbain est le fruit d'un travail collectif. Durant la première phase du processus, une réunion de lancement et plusieurs groupes de travail rassemblant élus, agents de la collectivité, chercheurs, représentants des milieux associatifs, paysagistes, se sont réunis pour réfléchir aux liens entre la ville et la nature et repenser le statut et les fonctions de la nature en ville.

La phase d'élaboration des graphes paysagers et plus précisément le choix de l'approche, de l'espèce modèle et le paramétrage du graphe (mise au point d'une carte d'aptitude déclinée pour l'espèce modèle, sélection d'ordre de résistance au déplacement pour chaque classe paysagère) est le résultat d'un travail concerté avec le service Environnement Transition Énergétique et l'Office des Données Naturalistes d'Alsace.

5.1.4 L'apport des graphes paysagers dans la conservation de la biodiversité en milieu urbain

La visualisation des graphes paysagers permet tout d'abord de fournir une vue d'ensemble de la connectivité grâce à l'agencement des nœuds et des liens décrits par les composantes du paysage. Puis l'analyse des différentes propriétés du graphe permet de repérer les espaces connectés, d'évaluer les disparités entre plusieurs scénarios testés, de cibler les patches importants pour la connectivité et de distinguer les connexions essentielles entre ces patches.

5.2 Résumé

Les espaces de nature en milieu urbain, de la forêt péri-urbaine à l'arbre isolé, sont de plus en plus considérés comme des éléments essentiels pour la dispersion et doivent être pris en compte dans la modélisation de la connectivité et dans les processus de planification urbaine. La méthode des graphes paysagers, vue comme un modèle descriptif de réseau écologique, a été appliquée pour évaluer la fonctionnalité écologique de l'espace urbain de la ville de Strasbourg (France) et identifier les taches d'habitat et les corridors assurant une connectivité favorable pour une espèce donnée, l'Écureuil roux (*Sciurus vulgaris*). Deux scénarios, intégrant, ou non, une contrainte de distance de dispersion ont été élaborés. Leur comparaison a permis de visualiser l'impact de l'urbanisation et de cibler les connexions à renforcer pour assurer une connectivité fonctionnelle. L'analyse des métriques de connectivité, qui permettent de quantifier les propriétés des taches d'habitats, a mis en évidence l'importance de certaines taches selon leur capacité à émettre des individus (effet source) et de la configuration des autres taches alentours. L'ensemble de ce protocole a été testé avec des données réelles issues d'observations de terrain.

5.3 Introduction

La nature ne connait pas de frontières administratives. Pourtant, la ville la fragilise progressivement en isolant des espaces de nature comme les jardins ou les parcs publics et en exportant toujours plus loin ses effets néfastes à travers un étalement urbain constant et un développement des infrastructures croissant. Pour maintenir de la nature en ville, celle-ci est actuellement repensée comme un « système ouvert » qui s'appuie sur les milieux naturels préservés (forestiers, prairiaux ou humides) et les milieux cultivés qui l'entourent. L'échange possible entre les espaces de nature et les milieux artificialisés urbains doit pouvoir à la fois revaloriser la valeur intrinsèque de la nature et offrir un meilleur cadre de vie aux habitants en donnant à tous l'accès à la nature et en garantissant la qualité des services écosystémiques. Dans la mesure où ces valeurs sont complémentaires, il parait indispensable de les articuler à toutes les échelles de la ville, du local jusqu'à l'ensemble du territoire et dans tous les contextes urbains.

Une Trame Verte et Bleue assurant la préservation des continuités d'habitats naturels a été identifiée récemment à l'échelle de l'Eurométropole de Strasbourg qui rassemble 28 communes. Afin de tisser plus finement son réseau écologique, la ville de Strasbourg a initié en 2014 un projet pilote intitulé « Tissu Naturel Urbain » (TNU) intégrant l'ensemble des éléments de nature de son territoire. L'objectif du TNU, à travers l'augmentation en quantité et en qualité des espaces de nature en ville, est d'améliorer la fonctionnalité écologique de l'espace en identifiant les taches d'habitat et les corridors assurant la connectivité favorable à une espèce animale donnée. Ce projet se base sur la conception de graphes paysagers qui mettent en relation la configuration spatiale et la connectivité du paysage pour une espèce animale donnée. L'objectif de cet article est de présenter une démarche originale pour identifier les liens les plus favorables, évaluer l'importance de certaines taches d'habitat et décrire une connectivité potentielle à l'échelle de la ville de Strasbourg.

5.4 Organiser en réseau l'ensemble des espaces de nature en ville

La conception du TNU repose sur plusieurs étapes qui permettent de modéliser une connectivité de l'ensemble des éléments de nature à l'aide de graphes paysagers. Le protocole s'appuie sur le choix d'une espèce animale dont les préférences écologiques et le comportement de déplacement sont connus. L'espèce « modèle » retenue est le résultat d'une réflexion concertée entreprise par la ville de Strasbourg avec des spécialistes naturalistes de l'Office des Données Naturalistes d'Alsace (ODONAT) et du Groupe d'Etude et de Protection des Mammifères d'Alsace (GEPMA). Les graphes paysagers ont été réalisés à l'aide du logiciel Graphab v1.1 (Foltête et al. 2012) développé par le laboratoire ThéMA.

5.4.1 L'Écureuil roux comme espèce modèle

La connectivité du paysage a été déterminée sur la base de la définition de l'habitat optimal de l'Écureuil roux (*Sciurus vulgaris*), de ses préférences de déplacement et de sa mobilité en ville. L'Écureuil roux est rongeur arboricole de la famille des Sciuridés dont la présence est certaine en France métropolitaine. Il est présent partout où il y a des arbres en quantité suffisante (forêts, bosquets, parcs, bocages) et il n'est pas rare de l'observer en ville. L'Écureuil roux fréquente essentiellement la frondaison des arbres et n'est généralement présent au sol que pour la recherche de nourriture. C'est un excellent grimpeur, capable de grands bonds pour passer d'un arbre à l'autre. Sa dispersion, qui peut atteindre 3 à 4 km par jour en moyenne, est essentiellement liée à la distribution des ressources mais également, pour les mâles, à la répartition des femelles. A Strasbourg, territoire urbanisé de 78,26 km², l'Écureuil roux bénéficie d'environ 432 ha d'espaces de nature. Cette surface représente l'ensemble des espaces végétalisés dont les forêts, les ripisylves, les espaces verts, les cimetières, les jardins familiaux et les jardins privés.

Les préférences écologiques de l'Écureuil roux ont été mises en relation avec une base de données d'occupation du sol acquise en 2012 par l'Eurométropole de Strasbourg. L'élaboration de cette base de données a été confiée au SERTIT (Service Régional de Traitement d'Image et de Télédétection), plateforme technologique et de services en lien permanent entre la recherche spatiale, les technologies numériques et les besoins opérationnels, fournissant des supports d'aide à la décision exploitables par ses partenaires comme l'Eurométropole. Sa réalisation résulte d'une compilation de données d'origine variée (images satellites Pléiades prises à trois dates différentes, orthophotoplan, BD Ortho ®, BD Alti ®, BD Topo ©, RPG ®) géométriquement et radiométriquement harmonisées pour aboutir à la description des éléments du paysage avec une résolution spatiale de 60 cm. Cette base comporte 15 classes paysagères : les surfaces en eau, le bâti, la voirie, le réseau ferré, les surfaces non végétalisés, les cultures d'hiver, les cultures de printemps, les forêts, les bois, les bosquets, les haies, les arbres isolés, la végétation herbacée, les toitures végétalisées et les bandes enherbées (**Figure 5.2**).

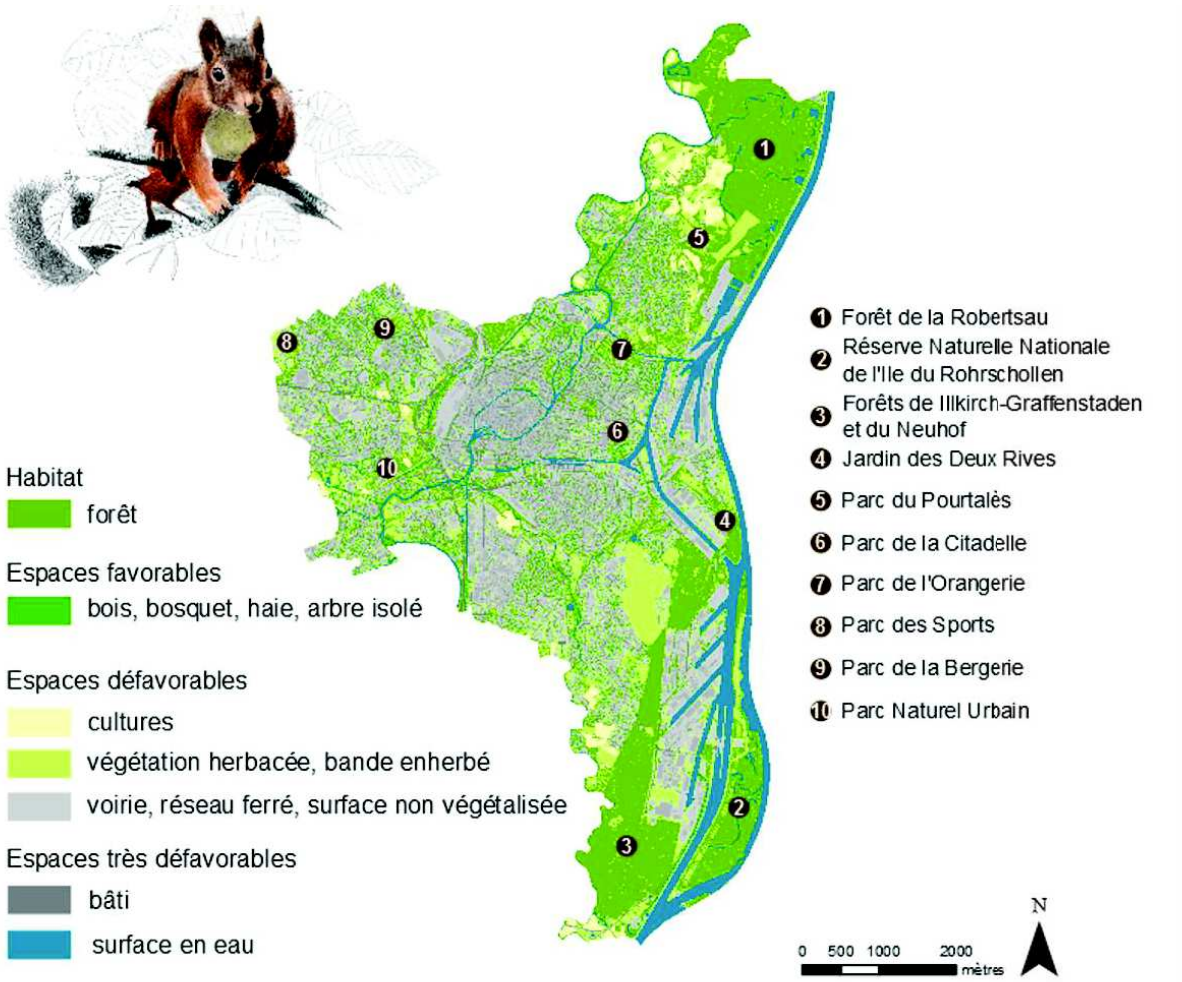

Figure 5.2 Catégorisation des espaces en fonction de leur caractère plus ou moins inhospitalier pour l'Écureuil roux et localisation des principaux espaces de nature de la ville de Strasbourg.

5.4.2 Elaboration des graphes paysagers

5.4.2.a Identification de l'habitat optimal

Dans un graphe paysager, les nœuds représentent les taches d'habitat préférentiel. Dans cette étude, la surface minimale de l'habitat préférentiel de l'Écureuil roux, tel qu'il a été défini pendant l'étape de cartographie a été fixée à 0.5 ha. Cette surface résulte de la traduction des préférences de l'espèce sous forme d'entités spatiales à partir de la carte paysagère ; ici, la forêt correspond à une entité spatiale d'au moins 0.5 ha. Au total, 250 taches d'habitat forestier ont été recensées sur le territoire strasbourgeois.

5.4.2.b Définition des préférences paysagères et de la capacité de dispersion

Afin de prendre en compte l'hétérogénéité de la matrice, des valeurs de résistance ont été attribuées pour chaque classe paysagère à partir du jeu de résistance proposé par

(Verbeylen et al. 2003) dans un contexte urbain. Cinq niveaux de résistance ont ainsi été définis, allant de l'entité spatiale la plus favorable correspondant à l'habitat préférentiel (résistance = 1), à l'entité spatiale la plus défavorable comme le réseau routier (résistance = 1000). Un lien est ensuite créé entre deux taches d'habitats préférentiels si on suppose que les individus sont capables de traverser l'espace qui sépare ces taches, c'est-à-dire si le coût de mouvement est jugé inférieur à un certain seuil. Dans cette étude, le seuil retenu correspond à la distance de dispersion moyenne de l'Écureuil roux, soit 3km. On parle alors de graphe « seuillé ».

5.4.3 Évaluation de la distribution de l'Écureuil roux en fonction de la connectivité

En partant du principe que la présence des individus d'une espèce dépend de l'aptitude des taches d'habitat, neuf métriques locales de connectivité ont été calculées directement au niveau des taches d'habitat. Ces métriques peuvent être pondérées par la surface des taches d'habitat : c'est le cas du Flux (F) qui est un indicateur de la dispersion potentielle à partir de la tache considérée, ou, inversement, à destination de cette tache. Certaines métriques sont topologiques : elles prennent par exemple en compte l'ensemble des taches voisines de la tache considérée pour analyser un effet de groupement (CC, coefficient de groupement), la distance maximale entre deux taches pour estimer un degré d'éloignement (Ec, excentricité) ou une distance moyenne d'une tache vers toutes les autres taches de sa composante pour mesurer un degré de centralité (CCe, Centralité de proximité).

259 points de présence issus d'observations de terrain réalisées entre 2001 et 2015 ont été fournis par le GEPMA. 253 points de pseudo-absence ont ensuite été produits en tirant au hasard un point dans chaque cellule (500m x 500m) ne comprenant pas de point de présence. Deux graphes ont été construits : un graphe minimal planaire contenant 589 liens, et un graphe complet contenant 1005 liens (**Figure 5.3**). La topologie complète contient le maximum d'information mais elle n'est pas toujours appropriée en pratique. L'approximation en topologie planaire permet de faciliter la compréhension en représentant notamment le graphe de manière réaliste, montrant notamment le tracé des liens conformément à la géométrie de la carte initiale.

Les métriques de connectivité ont ensuite été extrapolées aux 512 points d'analyse par le biais d'une extrapolation spatiale des valeurs des métriques. 10 régressions logistiques ont été appliquées à chaque graphe afin de tester l'apport explicatif des métriques de connectivité vis-à-vis de la présence de l'Écureuil roux. Globalement, les coefficients de corrélation de McFadden (r^2) obtenus à l'aide des deux typologies de graphes sont relativement faibles mais significatifs ($p < 0.001$). Pour le graphe planaire, les variables de

flux (F) et de groupement (CC) ont le pouvoir prédictif le plus fort. Pour le graphe complet, la présence de l'Écureuil roux est également fortement liée aux variables de proximité (CCe) et d'excentricité (Ec).

5.5 Les réseaux écologiques, des outils potentiels de planification

En couplant la production de graphes paysagers à un modèle de distribution de l'Écureuil roux, il est possible de cartographier l'impact de l'urbanisation (vue sous l'angle de la fragmentation et de la transformation des habitats) sur un réseau écologique potentiel à un instant *t*. L'idée est de transposer ensuite ces résultats dans un cadre opérationnel de valorisation et de renforcement de la nature en ville, afin notamment de restaurer les continuités écologiques en milieu urbain.

5.5.1 Identifier, vérifier et évaluer l'importance des liens entre les taches d'habitat de l'écureuil

La précision de la base de données d'occupation du sol utilisée permet de localiser les chemins de moindre coût avec une grande justesse allant jusqu'à identifier précisément si l'on se situe d'un côté ou de l'autre de la chaussée. Ainsi, ces liens, qui reposent sur l'identification d'une connectivité structurelle, peuvent être facilement vérifiés par photos aériennes ou sur le terrain. Ces liens s'appuient sur beaucoup d'éléments de petites tailles comme les bois (>= 5 ares) et les haies (largeur < 20 m et longueur >= 25 m). Au fur et à mesure que l'on se rapproche du centre urbain, les bois deviennent de plus en plus rares. Les liens reposent alors sur des éléments de forme linéaire comme les alignements d'arbres en bord de chaussée et les ripisylves. Dans certains cas, lorsque la matrice est vraiment trop contraignante, le franchissement des routes et de rivières ou canaux ne sont pas exclus.

En topographie planaire, la configuration des liens est organisée en 8 composantes (ou secteurs) distinctes de superficies très inégales (**Figure 5.3**). Les deux composantes majeures correspondent à la partie nord (29.2 % des nœuds) et à la partie sud (66.4 % des nœuds) de Strasbourg. La limite de séparation coïncide avec la présence de la rocade à l'Ouest, du centre historique et de la présence de nombreuses darses, à l'Est, qui desservent le port du Rhin. Le reste des composantes représente pour la plupart des nœuds uniques, isolés par des darses (à l'Est) ou par le réseau routier et des zones industrielles (à l'Ouest). Par exemple, l'île du Rohrschollen, à l'Est, qui forme pourtant un habitat important en terme de surface, est totalement déconnecté du reste de l'agglomération. En topographie complète, les deux composantes majeures identifiées précédemment n'en forme qu'une seule ; néanmoins, cette unité est fragile puisqu'elle ne dépend que de trois liens sur les 1005 existants.

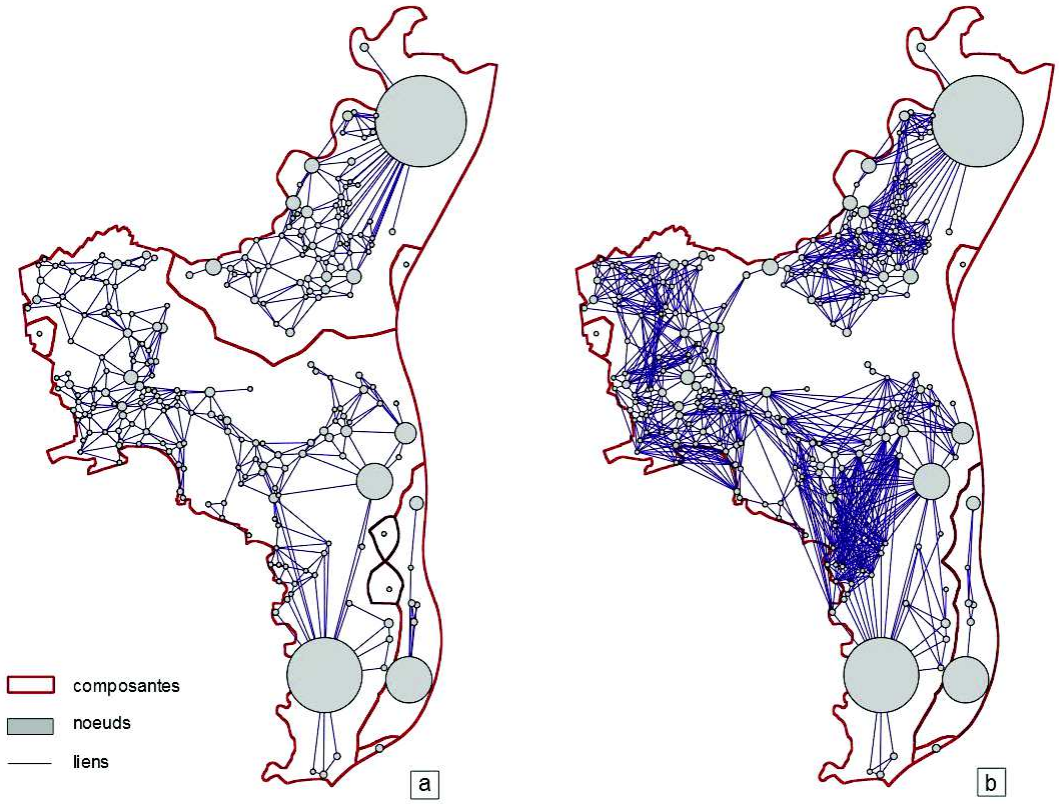

Figure 5.3 Vue topologique du graphe planaire seuillé à 3km (a) et du graphe complet seuillé à 3km (b). La taille des taches d'habitat est proportionnelle à leur surface.

5.5.2 Mettre en lien les métriques de connectivité et les taches d'habitat

L'extraction des propriétés des graphes sous forme de métrique (**Tableau 5.1**) permet d'identifier les nœuds existants les plus importants en terme de connectivité (**Figure 5.4**). En topologie planaire, les nœuds les plus importants sont d'une part les nœuds les plus connectés et d'autre part ceux situés de préférence au sein d'un groupement de nœuds (**Figure 5.4a et 5.4b**). Les nœuds les plus connectés correspondent pour la plupart aux grands espaces forestiers. Ainsi, on recense les grands massifs forestiers situés en périphérie de la ville avec la forêt de la Robertsau au Nord et les forêts d'Illkirch-Graffenstaden et du Neuhof au Sud. Les nœuds importants en terme de groupement sont, au contraire, des petits espaces fragmentés, principalement composés de parcs urbains comme le parc de la Citadelle, le parc de l'Orangerie, et le parc du Pourtalès à l'Est, le parc des Sports et le parc de la Bergerie à l'Ouest. On retrouve aussi des massifs forestiers de plus petite surface. Les métriques issues du graphe complet complètent ces informations ; dans ce cas, on met en évidence les nœuds les plus éloignés (Ec) et les nœuds les plus centraux (CCe) (**Figure 5.4c et 5.4d**). Globalement, les nœuds concernés représentent essentiellement les habitats situés dans la partie Est de la ville de Strasbourg, exception faite

de l'Ile du Rohrschollen. Paradoxalement, les nœuds dont la surface est la plus grande, ce qui peut potentiellement traduire une forte capacité pour accueillir une forte population, sont les nœuds les plus éloignés. Cette excentricité est néanmoins compensée par leur relative proximité avec leurs nœuds voisins.

Tableau 5.1 Métriques de connectivité dont le pouvoir explicatif est significatif dans les modèles de distribution de l'Écureuil roux sur le territoire de la ville de Strasbourg.

Code	Métrique	Signification
F	Flux	Capacité d'une tache d'habitat à émettre des individus par dispersion
CC	Coefficient de groupement	Rapport du nombre de taches d'habitat voisine d'une tache *i* sur le nombre totale de taches d'habitat
Ec	Excentricité	Distance maximale de la tache d'habitat *i* vers toutes les autres taches de sa composante
CCe	Centralité de proximité	Distance moyenne de la tache d'habitat *i* vers toutes les autres taches de sa composante

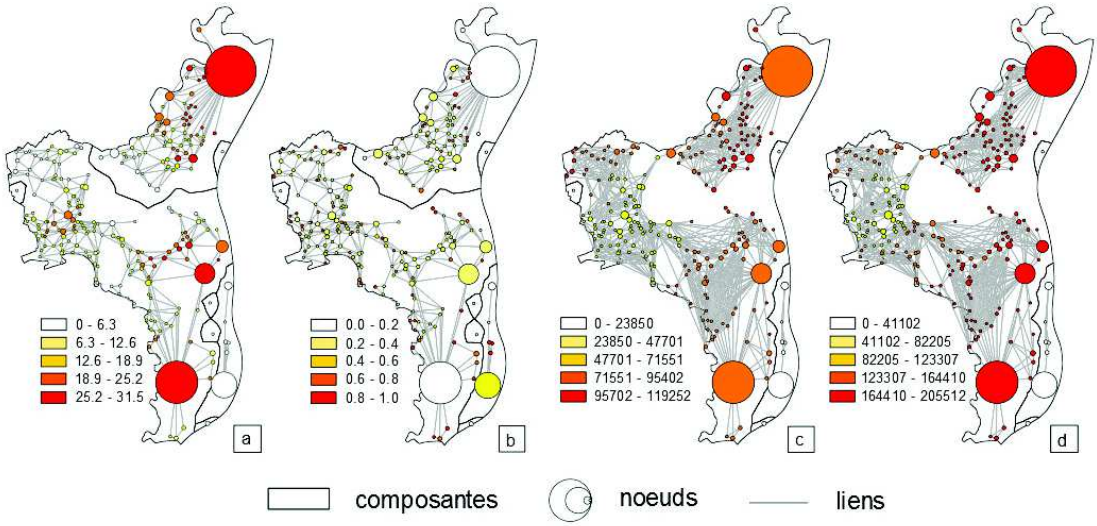

Figure 5.4 Représentation des nœuds en fonction du Flux (a), du coefficient de groupement (b), de la centralité de proximité (c) et de l'excentricité (d). La taille des taches d'habitat est proportionnelle à leur surface et la couleur montre l'importance des nœuds en fonction de la métrique considérée (les plus importants sont les plus foncés).

5.5.3 Comparer différents scénarios

On a testé deux scénarios : l'un où seuls les liens répondant à la distance de dispersion maximale de l'Écureuil roux sont retenus (graphe planaire seuillé), et l'autre sans contrainte de distance de dispersion, correspondant à un scénario plus optimiste (graphe planaire non seuillé) (**Figure 5.5**). Dans ce cas, les liens sont organisés en une seule composante. L'absence de connectivité entre la partie nord et la partie sud de la ville est alors compensée par plusieurs liens qui contournent le centre historique en s'appuyant sur des ripisylves, sur des haies et des alignements d'arbres en bord de route et d'autoroute. Néanmoins, ces liens jouxtent ainsi de grands obstacles, les franchissent parfois. Cette comparaison permet cependant de mettre en exergue les obstacles et d'identifier les endroits où la connectivité pourrait être renforcée.

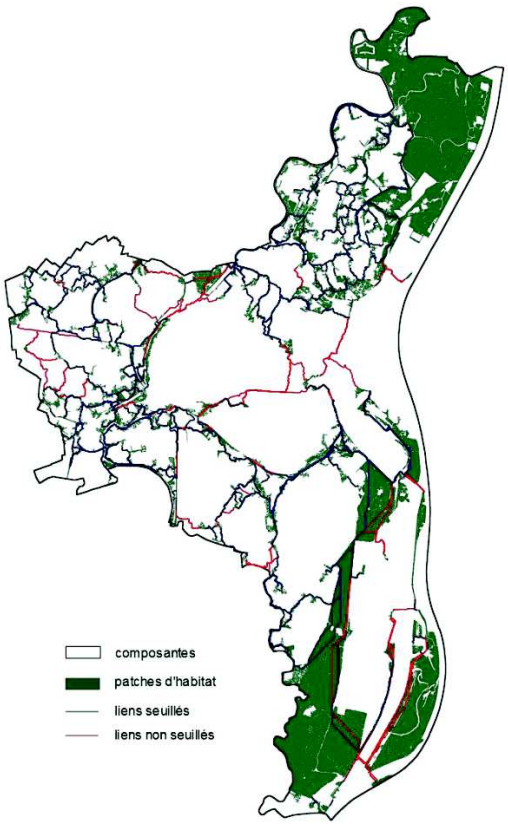

Figure 5.5 Superposition du graphe planaire seuillé (3km) et du graphe planaire non seuillé en vue réaliste.

5.6 Conclusion

La modélisation des réseaux écologiques sous-entend de prendre en compte tous les types d'espaces de nature en ville afin de constituer un véritable maillage du territoire urbain.

Dans un premier temps, la modélisation permet aux acteurs de s'approprier plus facilement la démarche de préservation et de développement des espaces de nature en ville. Dans ce cas, l'approche « espèce » donne un repère et permet de déterminer une connectivité fonctionnelle. La visualisation des graphes sous la forme de carte met en évidence l'importance des petits éléments de nature à préserver ou à restaurer, tout à fait compatibles avec les aménagements urbains, et appuie l'existant. De plus, l'extraction des propriétés des graphes sous la forme de métriques de connectivité invite à adopter une approche globale plutôt que de se focaliser sur une zone restreinte. Ainsi, on a pu mettre en évidence une déconnexion nette entre le Nord et le Sud de la ville qui n'est pas distinctement perceptible sur une carte paysagère et qui pourrait être contournée en renforçant certaines continuités. Dans un second temps, la modélisation peut être utilisée comme un outil de diagnostic des opportunités et des menaces afin de mieux évaluer l'importance de certains espaces de nature dans les processus de planification. Les graphes paysagers constituent ainsi un bon outil en termes d'aménagement du territoire et d'évaluation de la politique de la collectivité (Galpern et al. 2011 ; Lechner et al. 2015). En effet, l'identification et l'élaboration du TNU fournit à ce jour un état zéro dont les scénarios, à moyen et à long terme, pourraient être vérifiés afin d'identifier les pertes mais également les gains d'éléments de nature.

La modélisation des réseaux écologiques par la méthode des graphes paysagers s'avère donc être un outil pertinent pour définir une connectivité fonctionnelle, afin d'atténuer les effets de la fragmentation en milieu urbain. Cependant, l'application d'un modèle unique ne peut pas être idéale. Dans le cadre du TNU, le modèle « Écureuil roux » reste pour le moment exploratoire et il serait intéressant de le croiser avec d'autres espèces. De plus, les graphes gagneraient en précision en augmentant la répartition de la pression d'observation afin d'améliorer le pouvoir explicatif des métriques de connectivité. Enfin, la modélisation pourrait être optimisée en couplant à la base de données d'occupation du sol d'autres informations comme des indices d'hostilité liés à la fréquentation humaine ou à la circulation routière, afin d'identifier les espaces particulièrement vulnérables au dérangement.

L'approche des graphes paysagers permet néanmoins de présenter une conception différente du développement urbain en alliant la nature et la ville et en proposant un continuum végétal pour relier les espaces de nature de la ville. L'habitant pourra alors redécouvrir sa ville, guidé par un cheminement végétal.

5.7 Remerciements

Les travaux ayant conduit à la rédaction de cet article ont bénéficié du soutien de l'Association Nationale de la Recherche de la Technologie (ANRT) sous le contrat n°2013/0025 et de l'Eurométropole de Strasbourg. Les auteurs tiennent à remercier l'Office des Données Naturalistes d'Alsace (ODONAT) pour la fourniture des données et leur disponibilité, le Groupe d'Etude et de Protection des Mammifères d'Alsace (GEPMA) pour leurs conseils, Manon Combeau pour son implication dans ce projet ainsi que Jean-Nicolas Beisel pour sa relecture avisée.

DISCUSSION

SYNTHÈSE DES RÉSULTATS

Ce travail s'est intéressé principalement à la dynamique de la végétation riveraine de deux cours d'eau le long d'un gradient d'urbanisation (**Figure S.1**). Le chapitre 1 synthétise l'intérêt de combiner deux indices de diversité fonctionnelle (indices qui ne répondent pas aux mêmes facteurs environnementaux le long du gradient d'urbanisation) pour expliquer l'augmentation de la richesse spécifique avec l'urbanisation. Dans le chapitre 2, les changements floristiques ont été appréhendés en analysant la composition spécifique ; cette analyse montre l'effet de l'urbanisation sur la persistance, l'apparition ou la disparition des espèces dans le corridor. Le chapitre 3 résume les changements de distribution de la végétation à l'aide des traits fonctionnels ; l'organisation des espèces en plusieurs groupes fonctionnels montre que l'urbanisation agit comme un puissant filtre. Dans le chapitre 4, le corridor fluvial est vu comme une source potentielle de biodiversité pour l'environnement extérieur au corridor. Enfin, le chapitre 5 fait le lien entre savoir théorique et savoir technique pour proposer un outil de modélisation de réseaux écologiques qui tienne compte de tous les éléments de nature existants.

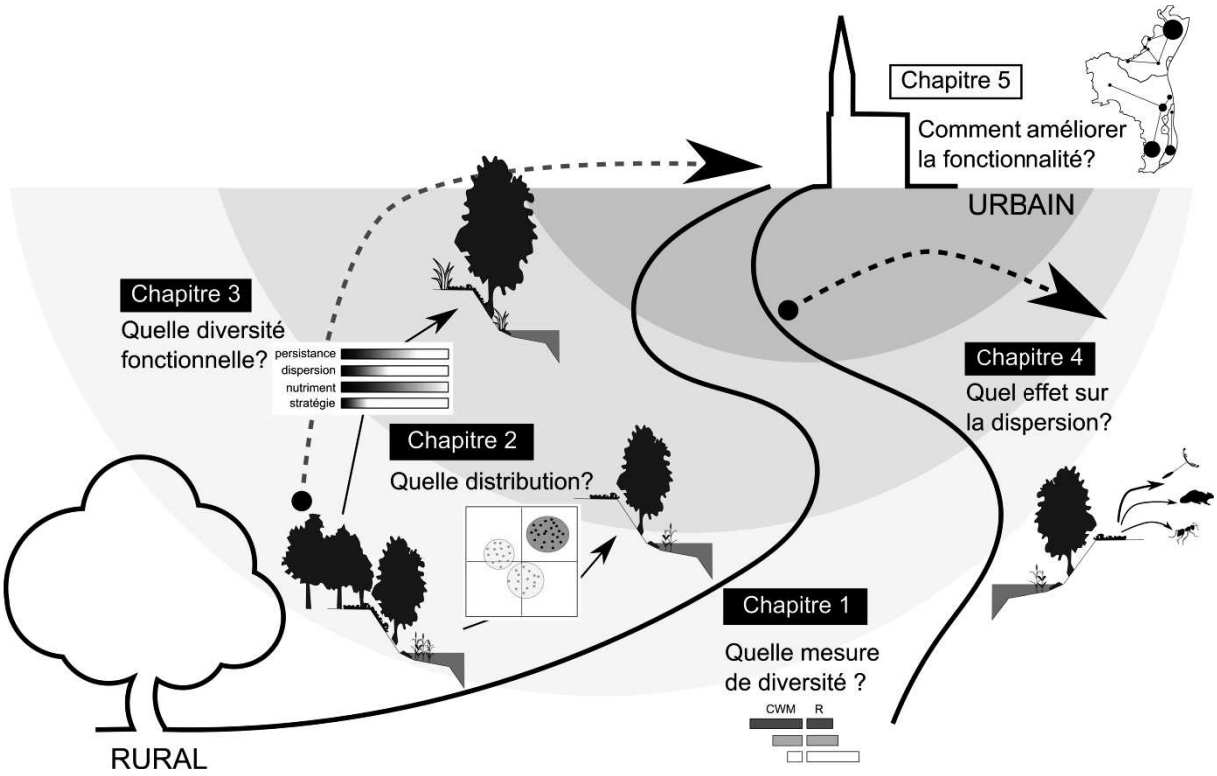

Figure S.1 Principaux résultats replacés dans l'organisation générale de la thèse.

S.1 Effet de l'urbanisation sur les communautés végétales riveraines

S.1.1 Les communautés végétales des corridors fluviaux urbains, entre vulnérabilité et résilience

Des études antérieures ont montré que la richesse spécifique mesurée au sein de communautés végétales riveraines de cours d'eau augmente le long d'un gradient d'urbanisation (Burton et al. 2005 ; Oneal et Rotenberry 2008 ; Meek et al. 2010 ; Pennington et al. 2010 ; Sunil et al. 2011). Cette augmentation est principalement expliquée par une augmentation du nombre d'espèces exotiques (Moffatt et al. 2004 ; Burton et al. 2005 ; McKinney 2006; Pennington et al. 2010; Sunil et al. 2011). On a, en effet, constaté une richesse spécifique, croissant avec l'urbanisation, le long de la Bruche (chapitre 1). Ce résultat, étendu à l'hydrosystème Rhin Tortu – Ziegelwasser est confirmé par le calcul des indices de diversité (Shannon, Simpson) (chapitre 2). Si ces indices augmentent avec le niveau d'urbanisation et sont la preuve de l'impact de l'urbanisation sur la structure de la végétation, ces variations ne peuvent cependant pas être exclusivement attribuées à une augmentation du nombre d'espèces exotiques. En effet, ce nombre reste relativement faible le long des corridors fluviaux et constant quel que soit le niveau d'urbanisation. Pour expliquer l'augmentation des indices de diversité avec l'urbanisation, l'analyse de la composition des communautés (chapitre 2) met en évidence l'installation de nouvelles espèces qualifiées de rudérales, non inféodées aux zones riveraines des cours d'eau. Ce phénomène a déjà été signalé par Hill et al. (2002) dans une étude menée à grande échelle en Grande-Bretagne incluant plus de 1600 relevés en milieu urbain et par (McKinney 2002) pour expliquer le phénomène d'homogénéisation biotique en ville.

Ces espèces rudérales s'installent préférentiellement dans des habitats perturbés, comme les friches, les bords de routes ou les trottoirs. Leur présence le long des corridors fluviaux est expliquée par une diminution de la fréquence des espèces spécifiques au milieu riverain, ce qui permet à d'autres espèces de s'établir. Autrement dit, les espèces présentes en abondance en milieu péri-urbain sont capables de persister tout au long du gradient d'urbanisation mais avec des taux de recouvrement beaucoup plus faibles (chapitre 1). La comparaison de la composition floristique entre les rives du Rhin Tortu Ziegelwasser et de la Bruche met en évidence l'apparition des mêmes espèces en milieu urbain sur des corridors qui ont pourtant, en milieu péri-urbain voire suburbain, des communautés végétales contrastées. Cette similarité de composition en milieu urbain est bien la conséquence d'une homogénéisation taxonomique progressive des corridors fluviaux. Néanmoins, l'homogénéisation en milieu urbain n'est pas totale car des espèces spécifiques des zones riveraines des cours d'eau subsistent. Ce constat est encore plus vrai pour la strate arborée ;

celle-ci aurait donc un temps de réponse à l'urbanisation supérieur à celui de la strate herbacée (Pennington et al. 2010) et une vulnérabilité plus faible, ce qui expliquerait la persistance de certaines espèces riveraines en milieu urbain.

S.1.2 Caractéristiques écologiques et biologiques des végétaux liées à l'urbanisation

L'analyse des changements de composition floristique (chapitre 2) suggère que le gradient d'urbanisation agit en sélectionnant des individus ou des espèces ayant des réponses appropriées, ce qui crée de nouveaux assemblages et fait potentiellement varier la composition des traits (Lavorel et Garnier 2002). Pour comprendre la relation entre l'urbanisation et les traits fonctionnels des plantes, il faut se représenter l'environnement urbain comme une série de filtres environnementaux dont l'action simultanée fonctionne comme une pression de sélection et agit sur la distribution de certains traits fonctionnels (Williams et al. 2009). On montre que cette pression agit en diminuant la fréquence des traits associés au milieu riverain et favorise la sélection d'espèces aux traits de résistance et de persistance adaptés aux milieux perturbés (chapitre 3). Ainsi, les espèces inféodées au milieu humide disparaissent progressivement (chapitre 1) au profit d'espèces forestières plus pérennes aux stratégies plus compétitives. Les espèces hygrophiles ne constituent alors plus de larges populations et ne sont plus représentées que par des individus isolés.

Un certain nombre d'études ont montré que les plantes caractéristiques des zones urbaines sont tolérantes ou favorisées par la fertilité élevée du sol (Hill et al. 2002). Or, dans le cadre de cette thèse, les plantes favorisées par la présence d'éléments nutritifs sont plus fréquentes et plus abondantes dans les zones rurales (chapitres 1 et 3). Ce résultat est à replacer dans un contexte fonctionnel plus global ; en effet, les espèces riveraines sont généralement adaptées à des apports de nutriments réguliers déposés par les crues. En interrompant la dynamique fluviale, l'environnement urbain contraint ces apports importants d'azote et/ou de phosphore, permettant à des espèces supportant une fertilité moins élevée de s'installer. Comparées aux espèces inféodées au milieu riverain, ces nouvelles espèces sont donc moins tolérantes, mais conservent une affinité relativement élevée pour des sols riches.

Avec l'urbanisation apparaissent également de nouvelles stratégies de dispersion qui permettent de mettre en évidence deux types de communautés :

- les espèces rurales aux stratégies opportunistes, capables de coloniser de nouveaux sites grâce à une dispersion rapide des graines par des moyens mécaniques développés par la plante elle-même (autochorie), par le vent ou par les animaux et

via une multiplication végétative (par bouturage à partir de branches plus ou moins enfouies)

- les espèces inféodées au milieu urbain aux stratégies plus tolérantes et résistantes aux milieux perturbés ; la dispersion des graines est généralement médiée par les courants d'air et par l'ingestion et le déplacement volontaire des animaux (Albrecht et Haider 2013), tandis que la reproduction végétative est principalement assurée par un fort pouvoir de multiplication par drageonnage à partir des racines.

S.1.3 Le vent, vecteur de dispersion de la végétation des corridors fluviaux vers le milieu adjacent

La dispersion des graines issues des corridors fluviaux vers le milieu environnant joue un rôle important dans la dynamique de la végétation. Cette étude a confirmé que des graines émanent des corridors fluviaux, ce qui signifie qu'ils participent activement à la recolonisation des milieux adjacents (chapitre 4). Cependant, le degré d'urbanisation a une influence sur le nombre de graines collectées et sur la composition, mais contrairement à ce qui a été observé pour les communautés végétales, la composition continue de varier entre la Bruche et le Rhin Tortu vers le milieu urbain. Cette différence peut potentiellement conduire à des différences de sensibilité des différentes communautés végétales à la pression d'urbanisation sur les corridors (Ozinga, 2004). Néanmoins le rôle de corridor, tantôt source de dispersion, tantôt couloir de dispersion, ne peut être déterminé par un seul patron de dispersion car il dépend fortement des conditions locales.

S1.4 Facteurs environnementaux de la dynamique des communautés végétales riveraines

Si les changements en termes de composition floristique et fonctionnelle peuvent être relativement bien caractérisés le long du gradient d'urbanisation, identifier précisément les facteurs environnementaux responsables de ces modifications s'avère plus complexe car ces facteurs ou filtres agissent de manière simultanée (Williams et al. 2009).

On s'est d'abord intéressé à la configuration des corridors fluviaux et au contexte paysager sur la structure des communautés (chapitre 1). Les résultats confirment l'effet simultané de ces facteurs avec toutefois des conséquences contrastées ; la persistance des espèces est davantage liée à la structure du corridor, spécialement la proximité avec le milieu rural, plutôt qu'à l'environnement paysager, tandis que l'installation de nouvelles espèces est liée à la composition du paysage adjacent. Ces résultats sont en accord avec les travaux de (Moffatt et al. 2004 ; Burton et al. 2005 ; Burton and Samuelson 2008 ; Pennington et al. 2010) et

suggèrent que la composition du paysage est un bon proxy pour évaluer l'impact de l'urbanisation sur la végétation le long d'un gradient d'urbanisation. Cela confirme l'importance de conserver une connexion structurelle et fonctionnelle avec les zones rurales pour garantir la pérennité des communautés végétales inféodées à ces milieux mais également pour atténuer l'effet de la fragmentation (Beier et Noss 1998 ; Bennett 1999 ; Bennett et Saunders 2010).

En revanche, les caractéristiques du sol qui reflètent un régime hydrologique contrasté entre les deux corridors et font la singularité des communautés végétales en milieu péri-urbain n'ont pas d'impact sur la composition floristique en milieu urbain, hormis l'humidité de l'horizon de surface du sol (chapitre 2). Concernant la teneur en nutriments, et plus précisément la teneur en carbone et en azote, ce résultat est en contradiction avec ce qui a été montré à l'aide des traits écologiques, à savoir une variation de la présence d'espèces favorisées par un sol fertile en fonction du degré d'urbanisation (chapitre 1). En effet, des études complémentaires (Charnaux 2013 ; Scherer 2014) ont montré que le rapport carbone/azote ne varie pas de manière significative le long du gradient d'urbanisation. Ce constat signifie que la réponse des espèces en termes de traits écologiques est plus sensible au gradient d'urbanisation qu'à la composition des sols, ce qui sous-entendrait que l'utilisation d'indicateurs écologiques en tant qu'intégrateur de variations de paramètres abiotiques est pertinente pour étudier les effets de l'urbanisation sur les écosystèmes.

S.1.5 Complémentarité des approches issues de l'écologie du paysage et de l'écologie des communautés

Les changements de composition floristique et fonctionnelle en fonction de l'urbanisation peuvent être reliés aux différents filtres qui forment l'environnement urbain (**Figure S.2**). On a évalué l'importance relative de la transformation du paysage adjacent aux cours d'eau (chapitres 1 et 2), de l'effet de la fragmentation sur la structure du corridor (chapitre 1) et des modifications pédologiques liés à l'environnement urbain (chapitre 2), sans pour autant pouvoir clairement les hiérarchiser. Néanmoins, la distribution des communautés est d'avantage expliquée par des facteurs liés à l'occupation du sol et à la configuration du paysage qu'aux paramètres pédologiques (Aronson et al. 2014).

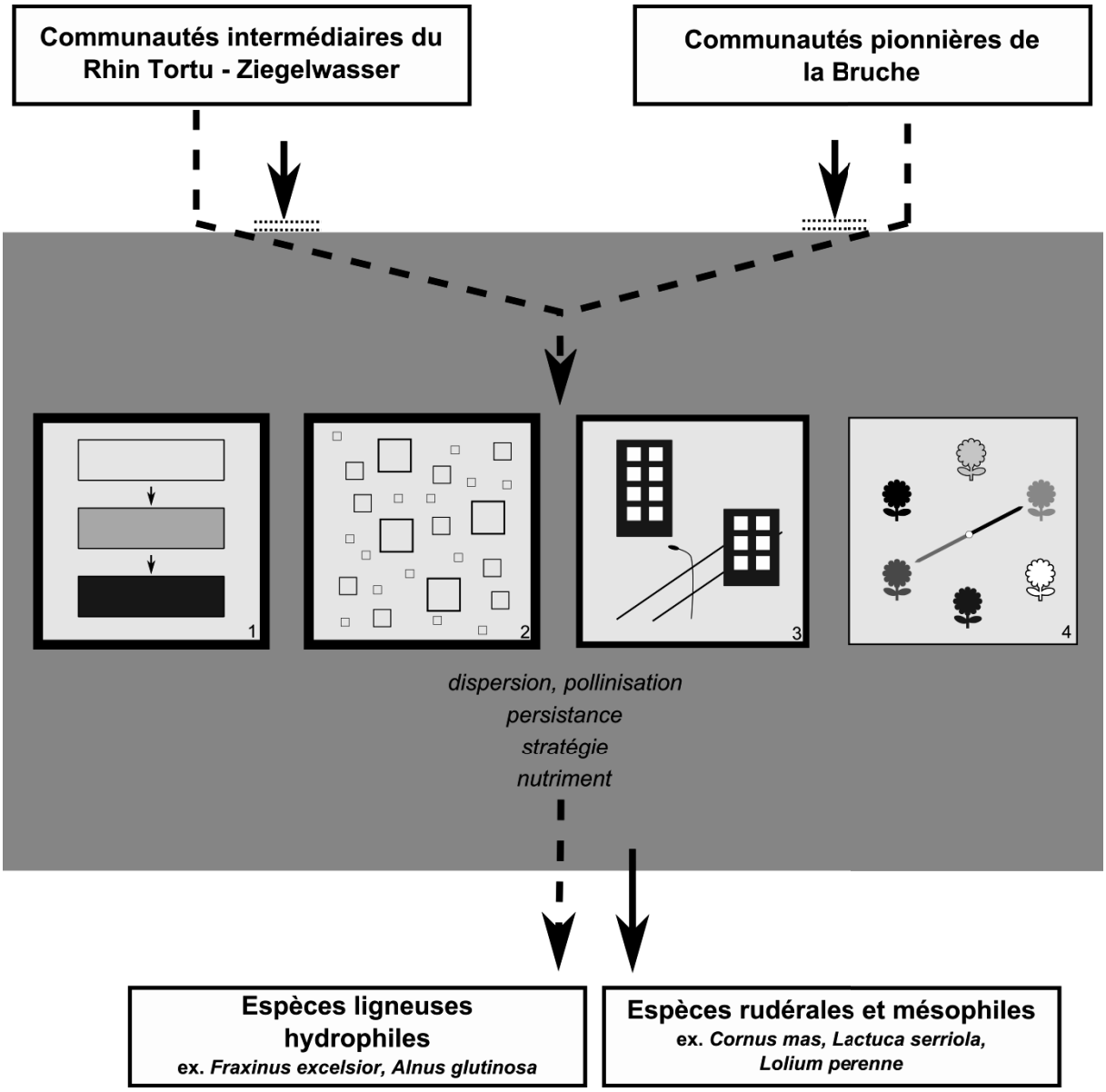

Figure S.2 Acquis des chapitres 1, 2 et 3 replacés dans le modèle conceptuel des conséquences de l'urbanisation sur les communautés végétales. Les boîtes blanches représentent les pools d'espèces avant et après de l'urbanisation. Les boîtes grises représentent les filtres qui agissent de manière simultanée : (1) transformation de l'habitat, (2) fragmentation paysagère, (3) environnement urbain et (4) préférences humaines. Les flèches noires représentent le mouvement des espèces à travers les filtres : les flèches pleines barrées par deux lignes horizontales représentent les espèces qui ne traversent pas le filtre ; les flèches pointillées représentent les espèces qui persistent ; les flèches pleines qui sortent du filtre représentent les espèces qui apparaissent. Ce modèle est adapté de Lortie et al. (2004) et Williams et al. (2009). Le cadre autour des boîtes grises représente l'effet de chaque filtre sur les communautés végétales le long d'un gradient d'urbanisation. Plus le cadre est épais, plus l'effet est important.

S.2 Contribution des corridors fluviaux à la dynamique de la biodiversité végétale urbaine

S.2.1 Vers une meilleure compréhension de la fonctionnalité des corridors fluviaux

Le rôle des corridors pour rétablir une connectivité entre des habitats déconnectés et pour compenser les effets négatifs de la fragmentation paysagère est devenu un enjeu fort pour la conservation de la biodiversité (Bennett 1999). Ainsi, l'amélioration d'une trame écologique est devenue une priorité pour la protection de la diversité biologique, mais la mise en œuvre opérationnelle des corridors a finalement devancé la compréhension des mécanismes qui soutiennent leur rôle dans le fonctionnement des écosystèmes (Bergès et al. 2010). À l'aide des travaux menés dans le cadre de cette thèse, nous avons pu mettre en évidence que : i) les corridors fluviaux garantissent un habitat pour les plantes dans un paysage fragmenté (chapitre 1 et 2), ii) les corridors fluviaux urbains garantissent une connectivité pour des espèces spécialistes lorsqu'une grande partie du paysage est modifiée (chapitres 1 et 2) et ainsi jouent un rôle clé dans le maintien de la diversité en milieu urbain (chapitre 5), iii) ils facilitent, dans un certaine mesure, la dispersion de la végétation vers le milieu adjacent (chapitre 4).

D'une manière plus générale, cette thèse atteste que le corridor est bien utilisé par des espèces sensibles à la fragmentation ne tolérant pas les habitats anthropisés et possédant une dynamique de population en milieu urbain limitée.

S.2.2 Les corridors fluviaux, quels bénéfices pour la nature en ville ?

Comprendre les conséquences du changement de l'habitat naturel et élaborer des stratégies efficaces pour maintenir la biodiversité dans les paysages urbains et perturbés est un défi majeur à la fois pour les scientifiques et les gestionnaires en milieu urbain (Bennett 1999). Il s'agit de mieux connaître et analyser les interactions entre la ville et les écosystèmes qui lui sont liés, ce qui suppose, en premier lieu, de pouvoir s'appuyer sur une meilleure connaissance du système de ressources naturelles et de connaître les fonctions écologiques des écosystèmes urbains et péri-urbains pour en assurer le maintien et la valorisation dans le développement de la ville (Ministère de l'environnement, de l'énergie et de la mer 2010).

Or la connaissance des stratégies des espèces, leur besoin en matière d'habitat, leur tolérance aux processus de perturbations et les facteurs qui restreignent ou améliorent la dispersion à travers un paysage urbanisé reste limitée. En effet, les connaissances scientifiques se heurtent souvent à la difficulté de généraliser les résultats obtenus sur un

habitat ou sur un paysage, et à la lourdeur des expérimentations et des suivis à l'échelle du paysage pour montrer le rôle fonctionnel du corridor (Bergès et al. 2010).

La comparaison de deux corridors fluviaux avec des paysages environnants à la composition et la configuration similaires, la mise en place de dispositifs d'évaluation à court (chapitre 1, 2 et 3) et à moyen terme (chapitre 4) a permis de dresser un état des lieux dynamique des corridors fluviaux et confère à l'Eurométropole de Strasbourg un rôle essentiel à jouer dans les efforts de conservation (Secretariat of the Convention on Biological Diversity 2012). Ainsi, cette étude rapporte des relations complexes entre les caractéristiques de la diversité des espèces et le paysage associé à l'urbanisation croissante. Ces relations entrainent des impacts potentiels sur le fonctionnement de l'écosystème riverain liés à la modification de la diversité, à l'installation d'espèces non spécialistes et aux changements de composition et de structure des forêts riveraines (Hooper et al. 2005). Une diversité élevée peut avoir des effets positifs sur le fonctionnement des écosystèmes et la plupart des services écosystémiques (cycle des nutriments, contrôle de l'érosion, régulation, etc.) (Balvanera et al. 2006). Néanmoins, ce constat est à manipuler avec précaution, notamment en milieu urbain, car cette étude a montré que l'augmentation de la diversité en milieu urbain est principalement due à l'installation d'espèces non spécialistes. Or, l'installation massive de celles-ci peut modifier le cycle des nutriments, par exemple dans des forêts de feuillus (Ashton et al. 2005). De plus, la diminution de la richesse des espèces végétales riveraines peut entrainer des changements de l'écosystème riverain qui fonctionne grâce à des interactions trophiques complexes avec, notamment, des communautés saprophytiques liées à la décomposition de la litière (Trémolières et al. 1998).

S.3 D'une approche « habitat » vers une approche « distribution » des espèces animales, quel intérêt à leur utilisation en parallèle ?

L'ambition première de cette thèse était de pouvoir répondre à un besoin de connaissance écologique et fonctionnelle d'un écosystème, le corridor fluvial, qui façonne le territoire de l'Eurométropole de Strasbourg. L'approche choisie s'est focalisée sur la végétation riveraine des cours d'eau. Ainsi, on a pu explorer la capacité de l'ensemble d'une communauté végétale à persister le long d'un gradient d'urbanisation et identifier les principaux facteurs écologiques de la disparition, de la persistance et de l'apparition des communautés au-delà de la perte d'habitat. Cette approche « habitat », qui consiste à analyser un espace homogène par ses conditions écologiques, a permis de confirmer que les corridors fluviaux constituent un élément clé des transitions entre ville et campagne.

En parallèle, le projet de Tissu Naturel Urbain avait pour objectif de tisser plus finement le réseau écologique en intégrant tous les éléments de nature de la ville de Strasbourg et en s'appuyant notamment sur les corridors fluviaux. Les réseaux écologiques étant le support de déplacements, on est parti du principe que la définition précise du paysage, des réseaux écologiques et des impacts supposés de l'urbanisation dépend fortement des espèces. Cette approche « espèces » a permis d'identifier les liens et les taches d'habitat constitutifs d'une connectivité potentielle pour l'Écureuil roux à l'échelle de la ville de Strasbourg.

Ces deux approches qui diffèrent fortement, notamment sur la nature des données à utiliser, ont un enjeu commun : vérifier comment les espaces de nature en ville, qu'ils soient linéaires ou fragmentés, contribuent à l'approvisionnement et au maintien de la biodiversité urbaine. Menées en parallèle, elles ont permis d'intégrer la compréhension des effets de l'urbanisation sur la biodiversité dans la conception d'un outil qui apporte une contribution significative dans les processus de planification et d'aménagement. Pour diverses raisons, la discipline de l'écologie urbaine connait des difficultés à satisfaire les demandes croissantes de connaissances à la fois théorique et pratique de la part des écologues, des urbanistes, des architectes paysagistes, des gestionnaires et des décideurs politiques (McDonnell 2015).
À l'aide de ces deux approches, cette thèse a concilié un aspect théorique en maniant les concepts et les particularités de l'écologie urbaine et un aspect pratique en intégrant des demandes très précises de la part des gestionnaires.

À travers les questions soulevées dans cette thèse, les différents chapitres ont contribué à une meilleure compréhension de la fonctionnalité écologique en milieu urbain et fourni des éléments clés pour guider la conservation de la nature en ville. Les messages essentiels sont résumés dans le tableau S.1.

Tableau S.1 Messages clés de la thèse en écologie urbaine et pour la conservation de la nature en ville.

Contribution de la thèse à l'écologie urbaine
Approche de l'écologie des communautés
- Le chapitre 1 montre l'intérêt de combiner deux indices pour mesurer la diversité fonctionnelle.
- Le chapitre 2 confirme le rôle de l'urbanisation sur le gain, la perte ou la persistance des espèces, avec des différences entre les strates de végétation.
- Le chapitre 3 confirme l'effet filtre de l'urbanisation sur la dispersion, la persistance, les stratégies de vie et sur la tolérance des espèces végétales à la fertilité du sol.
- Le chapitre 3 fait le lien entre diversité spécifique et diversité fonctionnelle.
- Le chapitre 4 montre que les corridors favorisent la colonisation des milieux urbains.
Approche de l'écologie du paysage
- Le chapitre 1 confirme le rôle de la matrice paysagère et de la structure du corridor dans la distribution des communautés végétales.
- Le chapitre 2 montre le rôle prépondérant de la matrice paysagère par rapport aux caractéristiques pédologiques pour expliquer les changements de composition floristique.
- Les chapitres 1, 2 et 3 montrent que les corridors fluviaux garantissent une certaine connectivité pour les espèces spécialistes.
- Le chapitre 4 illustre l'effet « source » des corridors pour la colonisation des milieux urbains.
- Le chapitre 5 décrit une connectivité potentielle pour une espèce donnée.
Contribution de la thèse à la conservation de la nature en ville
- Le chapitre 5 fournit un outil pour la planification territoriale.
- Cette thèse, dans son ensemble, offre une vision intégrée du fonctionnement des corridors fluviaux urbains et confirme que, plus qu'un outil, ils sont des éléments paysagers déterminants pour la conservation de la nature en ville.

PERSPECTIVES

P.1. Optimisation de l'étude des corridors fluviaux en milieu urbain

P.1.1 Comparaison avec d'autres corridors fluviaux

Les études comparatives sont nécessaires à la compréhension des systèmes écologiques urbains et au développement de théories (Niemala et al. 2009), qui pourront notamment contribuer à soutenir la conservation des éléments de nature en ville (McDonnell 2015). À l'échelle de l'Eurométropole de Strasbourg, cette étude a permis d'éclairer le fonctionnement des corridors fluviaux d'origine naturelle, mais il pourrait être intéressant de vérifier si ces résultats sont transposables à d'autres villes dont la situation géographique est différente (ville plus grande ou plus étalée).

P.1.2 Explorer d'autres vecteurs de dispersion

On a montré que le vent est un vecteur de dispersion important le long d'un gradient d'urbanisation (chapitre 4), mais l'hydrochorie et la zoochorie contribuent également au maintien des communautés végétales des corridors fluviaux (Nilsson et al. 2010), c'est pourquoi il serait intéressant de vérifier si ces stratégies sont effectives en milieu urbain. Johansson et al. (1996) ont, par exemple, montré que la fréquence des espèces présentes le long des corridors fluviaux dépend de leur capacité à flotter longtemps. Or, certaines espèces, dont les graines sont pourvues de samares et donc adaptées pour une dispersion par le vent, possèdent une flottabilité importante (Säumel et Kowarik 2010). Le transport via l'eau de graines dont le mode de dispersion se fait principalement par le vent, constituerait une piste intéressante pour explorer la capacité des corridors fluviaux urbains à favoriser la colonisation des milieux à l'extérieur de la ville (vers l'aval).

P.1.3 Perturbations naturelles versus perturbations anthropiques

Les perturbations naturelles en tant qu'altération des relations entre les organismes vivants et leur habitat, font partie intégrante des processus d'évolution des paysages et de la dynamique des écosystèmes. L'environnement urbain contraint ces perturbations ; ainsi, lorsque l'intensité des perturbations anthropiques augmente, l'intensité des perturbations naturelles diminue, ce qui complique la distinction entre leurs effets respectifs. En effet, il est difficile de savoir avec précision si la disparition ou l'apparition de certaines espèces est attribuable à la suppression progressive de la dynamique hydro-géomorphologique ou à l'environnement urbain. L'environnement urbain est principalement évalué à l'aide de mesures quantitatives sur la composition et la configuration du sol. Il serait pertinent de

réussir également à quantifier le fonctionnement hydrologique en mesurant des pertes et des gains à l'aide d'indicateurs de l'hydropériode (la fréquence et de la durée d'inondation et de saturation d'une zone humide pendant un an) ou de connectivité hydrologique (capacité de l'eau à pénétrer, se retirer et à inonder des zones adjacentes) (Fennessy et al. 2007 ; Gaucherand et al. 2015).

P.1.4 L'approche par les traits fonctionnels : traits de réponse et traits d'effet

L'étude des traits fonctionnels permet de comprendre la réponse des espèces à un ou plusieurs facteurs environnementaux. L'approche des traits est donc particulièrement pertinente en milieu urbain pour identifier les processus par lesquels le milieu urbain impacte les organismes (Hahs et Evans 2015). Jusqu'à présent, l'étude des traits fonctionnels en milieu urbain s'est principalement focalisée sur les caractères associés à la réponse des plantes à l'environnement urbain, sans prendre en compte les traits qui déterminent les effets des plantes sur les fonctions des écosystèmes (Lavorel et Garnier 2002). Cette approche permettrait d'analyser les effets des changements environnementaux sur les processus écosystémiques (les cycles biogéochimiques, par exemple) et d'évaluer la propension des végétaux aux perturbations.

P.1.5 Adaptation et évolution

L'étude des traits le long d'un gradient d'urbanisation a montré une certaine variabilité avec des espèces plus ou moins tolérantes aux changements des conditions environnementales. Il serait intéressant désormais de vérifier si ces variations de traits fonctionnels sont le résultat d'une plasticité phénotypique ou si elles ont une base génétique et sont donc le résultat d'une adaptation de certains organismes au milieu urbain (Donihue et Lambert 2015).

P.2. Perspectives liées à l'amélioration et à l'exploitation du Tissu Naturel Urbain

Le but du TNU a été de définir une méthodologie spécifique afin d'organiser en réseau l'ensemble des espaces de nature en ville et donc de « concrétiser » le maillage vert et bleu urbain. La méthode des graphes paysagers a été utilisée comme une logique de priorisation, permettant d'identifier les éléments de réseau les plus sensibles, c'est-à-dire ceux qui sont à protéger en priorité si on veut préserver une connectivité globale.

Le graphe paysager, vu comme un modèle descriptif de réseau écologique, est construit au terme de plusieurs étapes au cours desquelles des choix sont effectués. Ces choix sont guidés soit par le contexte écologique, soit par les contraintes techniques. Dans le cadre du TNU, la précision de la donnée d'occupation du sol a été particulièrement pertinente pour modéliser le déplacement de l'Écureuil roux qui utilise de petits éléments paysagers pour circuler. De plus, la perspective que cette donnée d'occupation du sol puisse être mise à jour régulièrement laisse envisager la possibilité de suivre l'évolution dans le temps de la configuration du réseau écologique. Ainsi, la modélisation proposée dans ce manuscrit constituerait une représentation de référence, un « t0 ». La méthode des graphes paysagers pourrait également être appliquée à d'autres espèces pour garantir une représentation plus robuste et optimiser la priorisation. Mais il faudra alors s'assurer de l'adéquation entre les exigences écologiques de l'espèce et la pertinence de la base d'occupation du sol. Par exemple, la modélisation du déplacement du Hérisson commun ne sera possible qu'à la condition de combiner base d'occupation du sol et indices de franchissabilité. Enfin, la méthode présentée étant reproductible, elle pourrait être appliquée à l'ensemble du territoire de l'Eurométropole.

La méthode des graphes paysagers s'est avérée opérationnelle pour rendre compte de l'effet de l'urbanisation sur les réseaux écologiques. Sa mise en œuvre ultérieure, qui tiendra compte des enjeux locaux d'aménagement du territoire ainsi que de la réglementation, s'appliquera à promouvoir la création d'espaces de nature qui prendront en compte les continuités écologiques.
Dans la continuité de ce travail, la Ville de Strasbourg a sollicité l'École de la nature et du paysage de Blois pour envisager des scénarios afin de pallier certaines discontinuités ou pour renforcer l'existant.

P.3. Coordonner et promouvoir les échanges entre la recherche et la pratique

La ville d'aujourd'hui est devenue un enjeu pour la conservation de la biodiversité (McDonnell et Hahs 2013). Néanmoins, les effets de l'urbanisation sur la biodiversité ainsi que l'écologie des milieux urbains, d'une manière générale, ne sont pas toujours compris. Or, cette connaissance est primordiale pour faire évoluer les pratiques de planification, d'aménagement, de gestion et d'entretien.

Partout dans le monde, l'idée de « ville durable » a émergé (par exemple, avec le concours European Green Capital), tout comme la demande croissante d'informations et de principes écologiques (Cadenasso et Pickett 2008). Malheureusement, les gestionnaires se heurtent

trop souvent à un décalage entre leurs attentes opérationnelles et les résultats produits par les équipes scientifiques.

Les questions des gestionnaires sont bien souvent pragmatiques et immédiates. Par exemple : quelle est la taille minimum d'un habitat pour assurer le maintien de sa biodiversité ? Quelle quantité d'espaces verts faut-il pour assurer la conservation de la biodiversité ? Or, l'approche de l'écologue ne permet tout simplement pas de répondre à des questions posées ainsi (McDonnell et Hahs 2013). L'enjeu est alors de réussir à traduire ces questions en interrogations plus fondamentales, puis à en extraire les réponses qui guideront le gestionnaire.

Ainsi, dans le cadre de cette thèse, une des questions fondamentales était : « Quel est l'effet de l'urbanisation sur la végétation des zones riveraines des cours d'eau ? », question qui met l'accent sur la dynamique des communautés végétales. Au final, la réponse a permis d'éclairer la compréhension du fonctionnement de la ville, et notamment des variations de diversité spécifique et fonctionnelle des végétaux en fonction du niveau d'urbanisation.

À l'inverse, la conception du TNU est née d'un besoin de relier les grands espaces végétalisés de la ville de Strasbourg afin d'augmenter en quantité et en qualité la nature en ville. Ce besoin a ensuite été traduit dans une question plus globale : « Comment concevoir des continuités écologiques en milieu urbain ? », question qui enrichit désormais la connaissance du milieu urbain.

Cet exercice, bien que périlleux, aura eu le mérite d'essayer de combler le déficit de communication entre les connaissances scientifiques et ses applications pratiques pour, peut-être, se diriger vers une véritable science « d'action ». Néanmoins, l'aboutissement de ce travail est aussi la preuve que le meilleur moyen de lier les connaissances et la pratique repose sur une collaboration étroite entre la communauté scientifique, les décideurs locaux et les gestionnaires.

Conclusion

La ville d'aujourd'hui est devenue un pour la conservation et la protection de l'environnement. L'idée même de ville est en train d'être repensée comme un système ouvert qui s'appuie sur les milieux naturels ou semi-naturels, aménagés ou non, qui la composent et l'entourent.

Dans ce cadre, l'ensemble de cette thèse

- a contribué à la compréhension de la fonctionnalité écologique des corridors fluviaux en milieu urbain
- a offert une vision intégrée de l'évaluation de l'impact de l'urbanisation sur un écosystème particulier en présentant les relations complexes entre la diversité taxonomique, la diversité fonctionnelle et la structure des communautés
- a développé un outil de diagnostic et de prospective pour la prise en compte de la connectivité en ville

Néanmoins, si ce travail a permis de fournir des connaissances solides qui guideront les actions futures pour aboutir à une ville plus durable, la compréhension de la relation entre la structure, le fonctionnement de l'écosystème corridor fluvial et son rôle dans le maintien et/ou la restauration de la biodiversité en ville mérite d'être encore approfondie. Ainsi faudrait-il poursuivre la description et l'analyse de la répartition et de l'abondance des organismes dans différentes villes à travers le monde pour y comparer notamment le rôle des corridors fluviaux.

Enfin, ce travail a pu mettre en avant l'importance qu'il y a à assurer et renforcer les liens entre la recherche et les différents acteurs du territoire.

RÉFÉRENCES

Aguiar FC, Cerdeira JO, Martins MJ, Ferreira MT (2013) Riparian forests of Southwest Europe: are functional trait and species composition assemblages constrained by environment? J Veg Sci 24:628–638.

Alberti M (2005) The effects of urban patterns on ecosystem function. Int Reg Sci Rev 28:168–192.

Alberti M, Botsford E, Cohen A (2001) Quantifying the urban gradient: linking urban planning and ecology. In: J.M. Marzluff et al. (eds.). Quantifying the urban gradient: Linking urban planning and ecology. Kluwer Academic Publishers. Springer US,

Albrecht H, Haider S (2013) Species diversity and life history traits in calcareous grasslands vary along an urbanization gradient. Biodivers Conserv 22:2243–2267.

Araujo Calçada E, Closset-Kopp D, Gallet-Moron E, et al (2013) Streams are efficient corridors for plant species in forest metacommunities. J Appl Ecol 50:1152–1160.

Aronson MFJ, Sorte FAL, Nilon CH, et al (2014) A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. Proc R Soc Lond B Biol Sci 281:20133330. doi: 10.1098/rspb.2013.3330

Ashton IW, Hyatt LA, Howe KM, et al (2005) Invasive species accelerate decomposition and litter nitrogen loss in a mixed deciduous forest. Ecol Appl 15:1263–1272.

Atkinson IA, Cameron EK (1993) Human influence on the terrestrial biota and biotic communities of New Zealand. Trends Ecol Evol 8:447–451.

Bakker JP, Poschlod P, Strykstra RJ, et al (1996) Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology \S. Acta Bot Neerl 45(4):461–490.

Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, et al (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. Ecol Lett 9:1146–1156.

Baum KA, Haynes KJ, Dillemuth FP, Cronin JT (2004) The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. Ecology 85:2671–2676.

Beier P, Noss RF (1998) Do habitat corridors provide connectivity? Conserv Biol 12:1241–1252.

Bekker RM, Bakker JP, Grandin U, et al (1998) Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. Funct Ecol 12:834–842.

Bennett AF (1999) Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation. Iucn

Bennett AF, Henein K, Merriam G (1994) Corridor use and the elements of corridor quality: chipmunks and fencerows in a farmland mosaic. Biol Conserv 68:155–165.

Bennett AF, Saunders DA (2010) Habitat fragmentation and landscape change. Conserv Biol All 93:1544–1550.

Bergès L, Roche P, Avon C (2010) Corridors écologiques et conservation de la biodiversité, intérêts et limites pour la mise en place de la Trame verte et bleue. Sci Eaux Territ 34–39.

Bierwagen BG (2007) Connectivity in urbanizing landscapes: The importance of habitat configuration, urban area size, and dispersal. Urban Ecosyst 10:29–42.

Bolker B, Skaug H, Magnusson A, Nielsen A (2012) Getting started with the glmmADMB package.

Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, et al (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. Trends Ecol Evol 24:127–135.

Botkin DB, Beveridge CE (1997) Cities as environments. Urban Ecosyst 1:3–19.

Breuste J, Niemelä J, Snep RP (2008) Applying landscape ecological principles in urban environments. Landsc Ecol 23:1139–1142.

Breuste J, Scholz D, Kindler A (1996) Stadtökologie und Stadtentwicklung: Das Beispiel Leipzig. Analytica V.-G.

Breuste JH (2004) Decision making, planning and design for the conservation of indigenous vegetation within urban development. Landsc Urban Plan 68:439–452.

Bryant MM (2006) Urban landscape conservation and the role of ecological greenways at local and metropolitan scales. Landsc Urban Plan 76:23–44.

Burton ML, Samuelson LJ (2008) Influence of urbanization on riparian forest diversity and structure in the Georgia Piedmont, US. Plant Ecol 195:99–115.

Burton ML, Samuelson LJ, Mackenzie MD (2009) Riparian woody plant traits across an urban–rural land use gradient and implications for watershed function with urbanization. Landsc Urban Plan 90:42–55.

Burton ML, Samuelson LJ, Pan S (2005) Riparian woody plant diversity and forest structure along an urban-rural gradient. Urban Ecosyst 8:93–106.

Cadenasso ML, Pickett ST (2008) Urban principles for ecological landscape design and maintenance: Scientific fundamentals. Cities Environ CATE 1:4.

Cappers RTJ, Bekker RM, Jans JEA Digital Seed Atlas of the Netherlands. www.seedatlas.nl.

Carbiener R, Schnitzler A (1990) Evolution of major pattern models and processes of alluvial forest of the Rhine in the rift valley (France/Germany). Vegetatio 88:115–129.

Cécillon L, Barthès BG, Gomez C, et al (2009) Assessment and monitoring of soil quality using near-infrared reflectance spectroscopy (NIRS). Eur J Soil Sci 60:770–784.

Čepelová B, Münzbergová Z (2012) Factors determining the plant species diversity and species composition in a suburban landscape. Landsc Urban Plan 106:336–346.

Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT, et al (2000) Consequences of changing biodiversity. Nature 405:234–242.

Charnaux M (2013) Le corridor fluvial urbain de la Bruche : caractérisation des sols et étude des relations sol-végétation.

Cheptou P-O, Carrue O, Rouifed S, Cantarel A (2008) Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed Crepis sancta. Proc Natl Acad Sci 105:3796–3799.

CIGAL (2008) Land Cover Database - BdOCS2008-CIGAL.

Clergeau P, Collectif (2011) Ville et biodiversité : Les enseignements d'une recherche pluridisciplinaire, PU Rennes. PU Rennes

Clergeau P, Jokimäki J, Snep R (2006) Using hierarchical levels for urban ecology. Trends Ecol Evol 21:660–661.

Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199:1302–1310.

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, et al (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Aust J Bot 51:335–380.

Cutway HB, Ehrenfeld JG (2010) The influence of urban land use on seed dispersal and wetland invasibility. Plant Ecol 210:153–167.

Dajoz R (2006) Précis d'écologie, 8ème édition. Dunod, Paris

Dallimer M, Rouquette JR, Skinner AM, et al (2012) Contrasting patterns in species richness of birds, butterflies and plants along riparian corridors in an urban landscape. Divers Distrib 18:742–753.

Dickman CR, Doncaster CP (1987) The ecology of small mammals in urban habitats. I. Populations in a patchy environment. J Anim Ecol 629–640.

Diekmann M (2003) Species indicator values as an important tool in applied plant ecology–a review. Basic Appl Ecol 4:493–506.

Doichinova V, Zhiyanski M, Hursthouse A (2006) Impact of urbanisation on soil characteristics. Environ Chem Lett 3:160–163.

Dolédec S, Chessel D (1994) Co-inertia analysis: an alternative method for studying species–environment relationships. Freshw Biol 31:277–294.

Dolédec S, Phillips N, Scarsbrook M, et al (2006) Comparison of structural and functional approaches to determining landuse effects on grassland stream invertebrate communities. J North Am Benthol Soc 25:44–60.

Donihue CM, Lambert MR (2015) Adaptive evolution in urban ecosystems. Ambio 44:194–203.

Douda J (2010) The role of landscape configuration in plant composition of floodplain forests across different physiographic areas. J Veg Sci 21:1110–1124. doi: 10.1111/j.1654-1103.2010.01213.x

Downes SJ, Handasyde KA, Elgar MA (1997) Variation in the use of corridors by introduced and native rodents in south-eastern Australia. Biol Conserv 82:379–383.

Dray S, Chessel D, Thioulouse J (2003) Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. Ecology 84:3078–3089.

Dunning JB, Borgella R, Clements K, Meffe GK (1995) Patch isolation, corridor effects, and colonization by a resident sparrow in a managed pine woodland. Conserv Biol 9:542–550.

Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. Oikos 169–175.

Dziock F, Gerisch M, Siegert M, et al (2011) Reproducing or dispersing? Using trait based habitat templet models to analyse Orthoptera response to flooding and land use. Agric Ecosyst Environ 145:85–94.

Elmqvist T, Fragkias M, Goodness J, et al (2013) Patterns and Trends in Urban Biodiversity and Landscape Design. In: Wilkinson C (ed) Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 123–174

Ewers RM, Thorpe S, Didham RK (2007) Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. Ecology 88:96–106.

Fennessy MS, Jacobs AD, Kentula ME (2007) An evaluation of rapid methods for assessing the ecological condition of wetlands. Wetlands 27:543–560.

Fletcher Jr RJ, Acevedo MA, Robertson EP (2014) The matrix alters the role of path redundancy on patch colonization rates. Ecology 95:1444–1450.

Flores A, Pickett ST, Zipperer WC, et al (1998) Adopting a modern ecological view of the metropolitan landscape: the case of a greenspace system for the New York City region. Landsc Urban Plan 39:295–308.

Foltête J-C, Clauzel C, Vuidel G (2012) A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. Environ Model Softw 38:316–327.

Forman RT (1995) Some general principles of landscape and regional ecology. Landsc Ecol 10:133–142.

Forman RTT (1986) Landscape Ecology. John Wiley & Sons, New York

Franquet E, Dolédec S, Chessel D (1995) Using multiviriate analyses for separating spatial and temporal effects within species-environment relationships. Hydrobiologia 300:425–431.

Gallé R, Vesztergom N, Somogyi T (2011) Environmental conditions affecting spiders in grasslands at the lower reach of the River Tisza in Hungary. Entomol Fenn 22:29–38.

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

Garnier E, Navas M-L (2012) A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. Agron Sustain Dev 32:365–399.

Gaucherand S, Schwoertzig E, Clement J-C, et al (2015) The Cultural Dimensions of Freshwater Wetland Assessments: Lessons Learned from the Application of US Rapid Assessment Methods in France. Environ Manage 1–15.

Geertsema W, Opdam P, Kropff MJ (2002) Plant strategies and agricultural landscapes: survival in spatially and temporally fragmented habitat. Landsc Ecol 17:263–279.

Girel J (1991) Aménagements anciens et récents. Incidences sur l'écologie d'un corridor fluvial: la Leysse dans le bassin chambérien. Rev D'écologie Alp 1:81–95.

Gleason HA (1917) The structure and development of the plant association. Bull Torrey Bot Club 44:463–481.

Godefroid S, Koedam N (2007) Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. Landsc Ecol 22:1227–1239.

Grimm NB, Faeth SH, Golubiewski NE, et al (2008) Global change and the ecology of cities. science 319:756–760.

Grimm NB, Grove JG, Pickett ST, Redman CL (2000) Integrated Approaches to Long-Term Studies of Urban Ecological Systems Urban ecological systems present multiple challenges to ecologists—pervasive human impact and extreme heterogeneity of cities, and the need to integrate social and ecological approaches, concepts, and theory. BioScience 50:571–584.

Groffman PM, Bain DJ, Band LE, et al (2003) Down by the riverside: urban riparian ecology. Front Ecol Environ 1:315–321.

Guénat G, Bureau F, Charnet F (2003) Genèse, diversité et fonctionnement des sols sous la dépendance d'un cours d'eau. In: Les forêts riveraines des cours d'eau: écologie, fonctions et gestion. Forêt privée française, p 468

Haeupler H (1974) Statistische Auswertung von Punkrasterkarten der Gefässpflanzenflora Süd-Niedersachsens. 1–141.

Hahs AK, Evans KL (2015) Expanding fundamental ecological knowledge by studying urban ecosystems.

Hahs AK, McDonnell MJ (2006) Selecting independent measures to quantify Melbourne's urban–rural gradient. Landsc Urban Plan 78:435–448.

Hahs AK, McDonnell MJ (2016) Moving beyond biotic homogenization: searching for new insights into vegetation dynamics. J Veg Sci 27:439–440.

Hess GR, Fischer RA (2001) Communicating clearly about conservation corridors. Landsc Urban Plan 55:195–208.

Hill MO, Gauch Jr HG (1980) Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. Vegetatio 42:47–58.

Hill MO, Roy DB, Thompson K (2002) Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. J Appl Ecol 39:708–720.

Hobbs RJ, Huenneke LF (1996) Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. In: Ecosystem Management. Springer, pp 164–180

Hooper DU, Chapin Iii FS, Ewel JJ, et al (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecol Monogr 75:3–35.

Howe HF, Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. Annu Rev Ecol Syst 13:201–228.

IGN (2007) Ortophotograph.

IGN (2008) Topographic Database - BD TOPO 2008.

Ignatieva M, Stewart GH, Meurk C (2011) Planning and design of ecological networks in urban areas. Landsc Ecol Eng 7:17–25.

Ives CD, Hose GC, Nipperess DA, Taylor MP (2011) Environmental and landscape factors influencing ant and plant diversity in suburban riparian corridors. Landsc Urban Plan 103:372–382.

Jesus FM, Pivello VR, Meirelles ST, et al (2012) The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments. J Veg Sci 23:1126–1136.

Johansson ME, Nilsson C, Nilsson E (1996) Do rivers function as corridors for plant dispersal? J Veg Sci 7:593–598.

Jongman RH (1990) Ecological classification of the climate of the Rhine catchment. Int J Biometeorol 34:194–203.

Kalliola R, Salo J, Puhakka M, Rajasilta M (1991) New Site Formation and Colonizing Vegetation in Primary Succession on the Western Amazon Floodplains. J Ecol 79:877–901. doi: 10.2307/2261087

Kleyer M, Bekker RM, Knevel IC, et al (2008) The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. J Ecol 96:1266–1274.

Kleyer M, Dray S, Bello F, et al (2012) Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? J Veg Sci 23:805–821. doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01402.x

Knapp S, Kühn I, Bakker JP, et al (2009) How species traits and affinity to urban land use control large-scale species frequency. Divers Distrib 15:533–546.

Knörr UC, Gottsberger G (2012) Differences in seed rain composition in small and large fragments in the northeast Brazilian Atlantic Forest. Plant Biol 14:811–819.

Kowarik I (2011) Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. Environ Pollut 159:1974–1983.

Kuhn I, Brandl R, Klotz S (2004) The flora of German cities is naturally species rich. Evol Ecol Res 6:749–764.

Kühn I, Klotz S (2006) Urbanization and homogenization–comparing the floras of urban and rural areas in Germany. Biol Conserv 127:292–300.

Landolt E, Bäumler B, Erhardt A, et al (2010) Flora indicativa. Ecological indicator values and biological attributes of the flora of Switzerland and the Alps. Haupt Verlag Ag, Bern; Stuttgart; Wien

Langfelder P, Zhang B, Horvath S (2008) Defining clusters from a hierarchical cluster tree: the Dynamic Tree Cut package for R. Bioinformatics 24:719–720.

Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Funct Ecol 16:545–556.

Lechner AM, Doerr V, Harris RM, et al (2015) A framework for incorporating fine-scale dispersal behaviour into biodiversity conservation planning. Landsc Urban Plan 141:11–23.

Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. Ecology 73:1943–1967.

Likens GE (1992) The ecosystem approach: Its use and abuse. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe

Lizée M-H, Bonardo R, Mauffrey J-F, et al (2011a) Relative importance of habitat and landscape scales on butterfly communities of urbanizing areas. C R Biol 334:74–84.

Lizée M-H, Manel S, Mauffrey J-F, et al (2012) Matrix configuration and patch isolation influences override the species–area relationship for urban butterfly communities. Landsc Ecol 27:159–169.

Lizée M-H, Mauffrey J-F, Tatoni T, Deschamps-Cottin M (2011b) Monitoring urban environments on the basis of biological traits. Ecol Indic 11:353–361.

Lortie CJ, Brooker RW, Choler P, et al (2004) Rethinking plant community theory. Oikos 107:433–438.

Lososová Z, Chytrỳ M, Kühn I, et al (2006) Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. Perspect Plant Ecol Evol Syst 8:69–81.

MacArthur RH, Wilson EO (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution 373–387.

Mackey RL, Currie DJ (2001) The diversity-disturbance relationship: is it generally strong and peaked? Ecology 82:3479–3492.

Maskell LC, Bullock JM, Smart SM, et al (2006) The distribution and habitat associations of non-native plant species in urban riparian habitats. J Veg Sci 17:499–508.

McDonnell MJ (2011)In: Jari Niemelä, Jürgen H. Breuste, Thomas Elmqvist, Glenn Guntenspergen, Philip James and Nancy E. McIntyre, editors. Urban Ecology: Patterns, Processes and Applications. Oxford University Press, Oxford. OUP Oxford, pp 5–13

McDonnell MJ (2015) *Journal of Urban Ecology* : Linking and promoting research and practice in the evolving discipline of urban ecology: Figure 1. J Urban Ecol 1:juv003. doi: 10.1093/jue/juv003

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. Landsc Ecol 23:1143–1155.

McDonnell MJ, Hahs AK (2009) Comparative ecology of cities and towns: past, present and future. In: M. J. McDonnell, A. K. Hahs, & J. H. Breuste (Eds.), Ecology of cities and towns: a comparative approach. Cambridge University Press, pp 71–89

McDonnell MJ, Hahs AK (2013) The future of urban biodiversity research: moving beyond the “low-hanging fruit.” Urban Ecosyst 16:397–409.

McDonnell MJ, Hahs AK, Breuste J (eds) (2009) Ecology of cities and towns: a comparative approach. Cambridge University Press, Cambridge, UK ; New York

McDonnell MJ, Pickett ST (1990) Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. Ecology 71:1232–1237.

McDonnell MJ, Pickett ST, Groffman P, et al (1997) Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. Urban Ecosyst 1:21–36.

McDonnell MJ, Pickett ST, Pouyat RV (1993) The application of the ecological gradient paradigm to the study of urban effects. In: Humans as components of ecosystems. Springer, pp 175–189

McGarigal K, SA Cushman, MC Neel, E Ene (2002) FRAGSTATS v3: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html.

McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. Trends Ecol Evol 21:178–185.

McIntosh RP (1986) The Background of Ecology: Concept and Theory. Cambridge University Press

McIntyre NE, Knowles-Yánez 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.

McKinney ML (2002) Urbanization, Biodiversity, and Conservation The impacts of urbanization on native species are poorly studied, but educating a highly urbanized human population about these impacts can greatly improve species conservation in all ecosystems. BioScience 52:883–890.

McKinney ML (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. Biol Conserv 127:247–260.

McKinney ML (2008) Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. Urban Ecosyst 11:161–176.

McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends Ecol Evol 14:450–453.

Meek CS, Richardson DM, Mucina L (2010) A river runs through it: land-use and the composition of vegetation along a riparian corridor in the Cape Floristic Region, South Africa. Biol Conserv 143:156–164.

Meyer JL, Paul MJ, Taulbee WK (2005) Stream ecosystem function in urbanizing landscapes. J North Am Benthol Soc 24:602–612.

Ministère de l'environnemet, de l'énergie et de la mer (2010) Plan Ville durable - Plan Restaurer et valoriser la nature en ville.

Moffatt SF, McLachlan SM, Kenkel NC (2004) Impacts of land use on riparian forest along an urban–rural gradient in southern Manitoba. Plant Ecol 174:119–135.

Mouillot D, Graham NA, Villéger S, et al (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends Ecol Evol 28:167–177.

Naiman RJ, Decamps H (1997) The Ecology of Interfaces: Riparian Zones. Annu Rev Ecol Syst 28:621–658.

Naiman RJ, Decamps H, Pollock M (1993) The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. Ecol Appl 3:209–212.

Niemala J, Kotze J, Ily-Pelkonen V (2009) Comparative urban ecology: challenges and possibilities. In: M. J. McDonnell, A. K. Hahs, & J. H. Breuste (Eds.),Ecology of cities and towns: a comparative approach. Cambridge University Press, pp 9–24

Nilsson C, Brown RL, Jansson R, Merritt DM (2010) The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. Biol Rev 85:837–858.

Nilsson C, Gardfjell M, Grelsson G (1991) Importance of hydrochory in structuring plant communities along rivers. Can J Bot 69:2631–2633.

Norberg J (2004) Biodiversity and ecosystem functioning: a complex adaptive systems approach. Limnol Oceanogr 49:1269–1277.

Olden JD, Poff NL, Douglas MR, et al (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. Trends Ecol Evol 19:18–24.

Oneal AS, Rotenberry JT (2008) Riparian plant composition in an urbanizing landscape in southern California, USA. Landsc Ecol 23:553–567.

Ozinga WA, Bekker RM, Schaminee JH, Van Groenendael JM (2004) Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. J Ecol 92:767–777.

Parker K, Head L, Chisholm LA, Feneley N (2008) A conceptual model of ecological connectivity in the Shellharbour Local Government Area, New South Wales, Australia. Landsc Urban Plan 86:47–59. doi: 10.1016/j.landurbplan.2007.12.007

Paul MJ, Meyer JL (2008) Streams in the urban landscape. In: Urban ecology. Springer, pp 207-231.

Pauw A (2007) Collapse of a pollination web in small conservation areas. Ecology 88:1759–1769.

Pellissier V (2006) Conséquences de l'urbanisation sur la dynamique de la végétation. Thèse de doctorat, Université de Rennes 1

Pennington DN, Hansel JR, Gorchov DL (2010) Urbanization and riparian forest woody communities: diversity, composition, and structure within a metropolitan landscape. Biol Conserv 143:182–194.

Pickett ST, Cadenasso ML, Grove JM, et al (2008) Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. In: Urban Ecology. Springer, pp 99–122

Pickett ST, Cadenasso ML, McDonnell MJ, Burch JR WR (2009) Frameworks for urban ecosystem studies: gradients, patch dynamics and the human ecosystem in the New York metropolitan area and Baltimore, USA. In: M. J. McDonnell, A. K. Hahs, & J. H. Breuste (Eds.),Ecology of cities and towns: a comparative approach. Cambridge University Press, pp 25–50

Piégay H, Pautou G, Ruffinoni C (2003) Les forêts riveraines des cours d'eau: écologie, fonctions et gestion. Forêt privée française

Piessens K, Honnay O, Hermy M (2005) The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species. Biol Conserv 122:61–69.

Plan Local d'Urbanisme de l'Eurométropole de Strasbourg (2016)

Poff NL (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. J North Am Benthol Soc 391–409.

Pouyat RV, Yesilonis ID, Szlavecz K, et al (2008) Response of forest soil properties to urbanization gradients in three metropolitan areas. Landsc Ecol 23:1187–1203.

R Development Core Team R Development Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Ricotta C, Moretti M (2011) CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. Oecologia 167:181–188.

Rodewald AD, Bakermans MH (2006) What is the appropriate paradigm for riparian forest conservation? Biol Conserv 128:193–200.

Säumel I, Kowarik I (2010) Urban rivers as dispersal corridors for primarily wind-dispersed invasive tree species. Landsc Urban Plan 94:244–249.

Schaffers AP, Sỳkora KV (2000) Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. J Veg Sci 11:225–244.

Scherer A (2014) Etude des sols de corridors fluviaux le long d'un gradient d'urbanisation : exemple du Rhin Tortu et de la Bruche.

Schnitzler A (1995) Successional status of trees in gallery forest along the river Rhine. J Veg Sci 6:479–486.

Schnitzler A, Carbiener R, Tremolieres M (1992) Ecological segregation between closely related species in the flooded forests of the upper Rhine plain. New Phytol 121:293–301.

Schnitzler A, Gafta D, Cornier T (2003) Concepts architecturaux et particularités écosystémiques des ripisylves. In: Les forêts riveraines des cours d'eau : écologie, fonctions et gestion, Institut pour le développement forestier.

Schnitzler A, Hale BW, Alsum EM (2007) Examining native and exotic species diversity in European riparian forests. Biol Conserv 138:146–156.

Schnitzler A, Heuzé P (2006) Ivy (Hedera helix L.) dynamics in riverine forests: effects of river regulation and forest disturbance. For Ecol Manag 236:12–17.

Schnitzler-Lenoble A, Carbiener R (2007) Forêts alluviales d'Europe, TEC&DOC. Lavoisier

Schwoertzig E, Ertlen D, Tremolieres M (2016a) Are plant communities mainly determined by anthropogenic land cover along urban riparian corridors ?

Schwoertzig E, Poulin N, Hardion L, Trémolières M (2016b) Plant ecological traits highlight the effects of landscape on riparian plant communities along an urban–rural gradient. Ecol Indic 61:568–576.

Secretariat of the Convention on Biological Diversity (2012) Secretariat of the Convention on Biological Diversity. Cities and Biodiversity Outlook . Montreal, 64 pages.

Seto KC, Sánchez-Rodríguez R, Fragkias M (2010) The new geography of contemporary urbanization and the environment. Annu Rev Environ Resour 35:167–194.

Spackman SC, Hughes JW (1995) Assessment of minimum stream corridor width for biological conservation: species richness and distribution along mid-order streams in Vermont, USA. Biol Conserv 71:325–332.

Sukopp H (2008) On the Early History of Urban Ecology in Europe. In: J. M. Marzluff, E. Shulenberger, W. Endlicher, M. Alberti, B. Gordon A., C. Ryan, C. Zumbrunnen, U. Simon, Urban Ecology: An International Perspective on the Interaction Between Humans and Nature. Springer-Verlag New York Inc., New York,

Sukopp H (1998) Urban ecology—scientific and practical aspects. Springer

Sukopp H (2004) Human-caused impact on preserved vegetation. Landsc Urban Plan 68:347–355.

Sukopp H, Hejny S, Kowarik I (1990) Urban ecology: plants and plant community in urban environments. The Hague : SPB Academic Publishing

Sukopp H, Werner P (1983) Urban environments and vegetation. In: Holzner W., Werger M. J. A. & Ikusima I. (eds.), Man's impact on vegetation, p. 247–260, Dr. W. Junk Publ., The Hague.

Sunil C, Somashekar RK, Nagaraja BC (2011) Impact of anthropogenic disturbances on riparian forest ecology and ecosystem services in Southern India. Int J Biodivers Sci Ecosyst Serv Manag 7:273–282.

Sweeney BW, Bott TL, Jackson JK, et al (2004) Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. Proc Natl Acad Sci U S A 101:14132–14137.

Taylor PD, Fahrig L, Henein K, Merriam G (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. Oikos 571–573.

Tewksbury JJ, Levey DJ, Haddad NM, et al (2002) Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. Proc Natl Acad Sci 99:12923–12926.

The James Hutton Institute ASIS. In: Arable Seed Identif. Syst. http://asis.hutton.ac.uk/.

Thuiller W, Richardson DM, Rouget M, et al (2006) Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. Ecology 87:1755–1769.

Tilman D, Lehman C (2001) Human-caused environmental change: impacts on plant diversity and evolution. Proc Natl Acad Sci 98:5433–5440.

Trémolieres M, Carbiener R, Exinger A, Turlot JC (1988) Un exemple d'interaction non compétitive entre espèces ligneuses: le cas du lierre arborescent (Hedera helix L.) dans la forêt alluviale. Acta Oecologica Oecologia Plant 9:187–209.

Trémolières M, Sánchez-Pérez JM, Schnitzler A, Schmitt D (1998) Impact of river management history on the community structure, species composition and nutrient status in the Rhine alluvial hardwood forest. Plant Ecol 135:59–78.

Trepl L (1994) Towards a Theory of Urban Biocoenoses: Some Hypotheses and Research Questions. Muzeum i Instytut Zoologii PAN

UNFPA (2007) State of world population. https://www.google.fr/search?q=695_filename_sowp_2007&ie=utf-8&oe=utf-8&gws_rd=cr&ei=NGPuVq2HM8Gva4LTtcgI#q=695_filename_sowp2007_eng. Accessed 20 Mar 2016

Vallet J, Daniel H, Beaujouan V, et al (2010) Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. Appl Veg Sci 13:412–424.

Vallet J, Daniel H, Beaujouan V, Roze F (2008a) Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France. Landsc Ecol 23:1205–1217. doi: 10.1007/s10980-008-9293-9

Vallet J, Daniel H, Beaujouan V, Rozé F (2008b) Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France. Landsc Ecol 23:1205–1217.

Van Looy K, Tormos T, Piffady J, Souchon Y (2014) Le corridor fluvial: des trames déjà en place à renforcer et à protéger. Sci Eaux Territ 30–35.

Vandewalle M, De Bello F, Berg MP, et al (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. Biodivers Conserv 19:2921–2947.

Verberk W, Van Noordwijk CGE, Hildrew AG (2013) Delivering on a promise: integrating species traits to transform descriptive community ecology into a predictive science. Freshw Sci 32:531–547.

Verbeylen G, De Bruyn L, Adriaensen F, Matthysen E (2003) Does matrix resistance influence Red squirrel (Sciurus vulgaris L. 1758) distribution in an urban landscape? Landsc Ecol 18:791–805.

Walsh CJ, Roy AH, Feminella JW, et al (2005) The urban stream syndrome: current knowledge and the search for a cure. J North Am Benthol Soc 24:706–723.

Walters SM (1970) The next twenty-five years. In: Perring F. (ed.), The flora of a changing Britain, p. 136–141, Classey, Hampton.

Wellstein C, Schröder B, Reineking B, Zimmermann NE (2011) Understanding species and community response to environmental change–A functional trait perspective. Agric Ecosyst Environ 145:1–4.

Werner P (2011) The ecology of urban areas and their functions for species diversity. Landsc Ecol Eng 7:231–240.

Wiens JA (2002) Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. Freshw Biol 47:501–515.

Williams NS, Hahs AK, Vesk PA (2015) Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. Perspect Plant Ecol Evol Syst 17:78–86.

Williams NS, Morgan JW, Mcdonnell MJ, Mccarthy MA (2005) Plant traits and local extinctions in natural grasslands along an urban–rural gradient. J Ecol 93:1203–1213.

Williams NS, Schwartz MW, Vesk PA, et al (2009) A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. J Ecol 97:4–9.

Willson MF, Traveset A (2000) The ecology of seed dispersal. Seeds Ecol Regen Plant Communities 2:85–110.

Wu J (2014) Urban ecology and sustainability: The state-of-the-science and future directions. Landsc Urban Plan 125:209–221.

Wu J (2010) Urban sustainability: an inevitable goal of landscape research. Landsc Ecol 25:1–4.

Wu JJ (2008) Making the case for landscape ecology an effective approach to urban sustainability. Landsc J 27:41–50.

Zipperer WC, Guntenspergen GR (2009) Vegetation composition and structure of forest patches along urban–rural gradients. In: M. J. McDonnell, A. K. Hahs, & J. H. Breuste (Eds.), Ecology of cities and towns: a comparative approach. Cambridge University Press, pp 274–286

Zipperer WC, Wu J, Pouyat RV, Pickett ST (2000) The application of ecological principles to urban and urbanizing landscapes. Ecol Appl 10:685–688.

Zuur A, Ieno EN, Walker N, et al (2009) Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer

Annexe 1 : Liste des communications et des publications

Communications

- Présentations orales

Schwoertzig E., Hector A., Brolly S. Le Tissu Naturel de Strasbourg modélisation sur la base de l'Ecureuil roux. *Rencontre Natureparif*, Paris, 28 janvier, 2016.

Schwoertzig E., Brolly S., Tremolières M. Impact d'un gradient d'urbanisation sur les communautés végétales ripariennes. *3ème colloque des Zones Ateliers*, Paris, 14-16 octobre, 2015.

Schwoertzig E., Brolly S., Ertlen D., Tremolières M. Impacts of an urbanization gradient on plant communities: a case study along riparian corridors on Strasbourg, France. 9th IALE World Congress, Portland, Oregon, USA, July 5-10, 2015.

Glatron S., Granchamp L., **Schwoertzig** E., Brolly S., Agriculture urbaine: quelles combinaisons et articulations avec la trame verte ? L'exemple de Strasbourg. *Ateliers d'été de l'agriculture urbaine et de la biodiversité*, Paris, 30 juin- 2 juillet 2014.

Schwoertzig E., Poulin N., Tremolières M. Contribution des corridors fluviaux à la dynamique de la biodiversité végétale urbaine : corridor versus matrice. *2ème colloque biennal des zones ateliers,* Paris, 12 et 13 décembre 2013.

Schwoertzig E., Poulin N., Tremolières M. Contribution des corridors fluviaux à la dynamique de la biodiversité végétale urbaine : corridor versus matrice. *Journées scientifiques de la Zone Atelier Environnementale Urbaine*, Strasbourg, 10 et 11 décembre 2013.

Schwoertzig E. Contribution des corridors fluviaux à la dynamique de la biodiversité végétale urbaine. *Unité d'Enseignement Cycle de conférences, Master 2 Plantes et Environnement*, Strasbourg, 14 novembre 2013.

- Posters

Schwoertzig E., Trémolières M., Plant communities are mainly determined by anthropogenic land cover along urban riparian corridors. *Congrès des doctorants de l'Ecole Doctorale STE 413,* Strasbourg, 21 novembre 2014

Schwoertzig E., Rubrecht M., Des graines dans le vent. Etude de la dispersion des graines par le vent le long d'un gradient d'urbanisation. *Fête de la Science*, Strasbourg, 9-13 octobre 2013

Publications

- Articles issus de la thèse

Schwoertzig E., Beisel, J.-N., Poulin N., Combroux I., Tremolières M.; 2016. Influence of riparian corridors on seed dispersal in an urban environment. *In prep*.

Schwoertzig E., Beisel, J.-N., Poulin N., Trémolières M., 2016. How does the urban stream syndrome shape functional traits in riparian plants? *Submitted in Landscape & Urban Planning.*

Schwoertzig E., Hector A., Kaempf S., Tremolières M., Brolly S., 2016. Comment concevoir des continuités écologiques en milieu urbain? *Sciences Eaux & Territoires, 7p. http://www.set-revue.fr/comment-concevoir-des-continuites-ecologiques-en-milieu-urbain*

Schwoertzig E., Ertlen D., Trémolières M., 2016. Are plant communities mainly determined by anthropogenic land cover along urban riparian corridors? *Urban Ecosystems, DOI 10.1007/s11252-016-0567-8*

Schwoertzig E., Poulin N., Hardion L. Trémolières M., 2016. Plant ecological traits highlight the effects of landscape on riparian plant communities along an urban-rural gradient. *Ecological Indicators*, 61:568-576 DOI 10.1016/j.ecolind.2015.10.008.

RÉSUMÉ

L'écologie urbaine, qui a émergée depuis une trentaine d'année, s'intéresse notamment à l'étude de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes en ville.

Ce travail de thèse porte plus particulièrement sur l'analyse de l'écosystème « corridor fluvial », et son rôle dans la dynamique des communautés végétales en fonction d'un gradient d'urbanisation. Les corridors fluviaux assurent en effet une connexion structurelle entre la ville et la campagne, et leur conservation en milieu urbain implique d'en comprendre précisément la fonctionnalité écologique.

L'objectif de ce travail est donc de mettre en évidence l'effet du gradient d'urbanisation sur la composition et la structure des communautés végétales le long d'un cours d'eau et de vérifier si l'existence en ville de corridors fluviaux contribue efficacement à la dispersion et à la rapidité de colonisation des milieux adjacents. Deux cours d'eau, la Bruche et l'hydrosystème Rhin Tortu – Ziegelwasser, ont été étudiés dans leur partie aval la plus urbaine au sein de l'Eurométropole de Strasbourg.

L'étude de la végétation est appréhendée à plusieurs échelles : la communauté végétale, l'espèce et les traits fonctionnels des espèces. L'utilisation de deux indices écologiques a montré l'importance de la configuration du corridor sur la composition des communautés et celle de la matrice paysagère sur la sélection de nouvelles espèces. L'analyse de la composition spécifique montre que, le long du gradient d'urbanisation, les communautés végétales du niveau péri-urbain et suburbain sont tout d'abord scindées en deux groupes distincts qui séparent les espèces issues de la Bruche des espèces du Rhin Tortu – Ziegelwasser, pour ne plus former qu'une seule communauté relativement homogène en milieu urbain. L'urbanisation agit également comme un puissant filtre sur la diversité fonctionnelle (notamment sur la tolérance des espèces aux conditions du sol, sur la longévité des graines dans la banque de graines, la pollinisation et la dispersion). Néanmoins, l'évaluation de la dispersion effective des graines par le vent a montré un effet de l'urbanisation contrasté sur les corridors fluviaux, confirmant davantage leur rôle de conduit que de source de biodiversité pour le milieu environnant. Enfin, dans le cadre d'un lien entre gestionnaire de la ville et chercheur, un outil de modélisation de réseau écologique a été testé, prenant en compte tous les espaces de nature en ville, afin de caractériser une continuité fonctionnelle globale.

Cette thèse participe à l'amélioration de l'état de connaissances sur la fonctionnalité des corridors fluviaux ainsi qu'au développement d'un outil de diagnostic pour la prise en compte de la connectivité dans la ville.

Mots-clés : Biodiversité urbaine ; Communautés végétales ; Dispersion ; Diversité fonctionnelle ; Gradient d'urbanisation ; France ; Paysage ; Réseau écologique ; Richesse spécifique; Ripisylve ; Strasbourg ; Traits écologiques ; Végétation spontanée

ABSTRACT

Urban ecology, which has emerged over the last thirty years, focused in particular on studying the biodiversity and on functioning of ecosystems in cities. This work explores urban riparian corridors and their role in the dynamic of plant communities based on a gradient of urbanization. Indeed, riparian corridors provide a structural connection between the city and the countryside, and their conservation involves precisely understanding their ecological functionality.

The objectives of this work are to highlight the effect of the urbanization gradient on the composition and structure of plant communities along a river to determine whether the existence of urban riparian corridors effectively contributes to the colonization of adjacent areas. Two rivers, the Bruche and the Rhin Tortu – Ziegelwasser, are studied in their most urban downstream part in the metropolitan area of Strasbourg, eastern France.

The study of vegetation is conducted on different scales: plant community, species, and functional traits of species. The use of two ecological indices showed the preponderance of the corridor configuration on plant ecological type and the importance of the matrix on the selection of novel species. The analysis of the plants composition shows that plant communities are first split into two distinct groups that separate species from the Bruche River to species of the Rhin Tortu-Ziegelwasser hydrosystem at the peri-urban level, and then, form a single relatively homogeneous community in urban areas. Urbanization alors acts as a strong filter on the functional diversity (regarding the species tolerance to soil conditions, the longevity of seeds in the seed bank, pollination and dispersal). Indeed, the assessment of effective seed dispersal by wind shows an effect of urbanization but also a particular influence of the corridor and suggests that urban riparian corridors may facilitate seed movement by creating a dispersal corridor far beyond the riparian zone. Finally, landscape graphs have been tested, taking into account all the natural areas in the city, in order to characterize an overall functional connectivity and to be applied by practitioners. This thesis contributes to the improvement of the knowledge state on the functionality of riparian corridors and the development of a diagnostic tool for the consideration of connectivity in the city.

Keywords : Urban biodiversity ; Plant communities ; Dispersal ; Functional diversity ; Urbanization gradient ; France ; Landscape ; Ecological network ; Species richness; Riparian areas ; Strasbourg ; Ecological traits ; Spontaneous vegetation