



**HAL**  
open science

# Influence des facteurs paysagers sur la flore des habitats herbacés sous influence urbaine : approches taxonomiques et fonctionnelles

Arnaud Cochard

## ► To cite this version:

Arnaud Cochard. Influence des facteurs paysagers sur la flore des habitats herbacés sous influence urbaine : approches taxonomiques et fonctionnelles. Biodiversité et Ecologie. Agrocampus Ouest, 2017. Français. NNT : . tel-01739467

**HAL Id: tel-01739467**

**<https://theses.hal.science/tel-01739467>**

Submitted on 21 Mar 2018

**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.

# AGRO CAMPUS

---

## OUEST

**Arnaud COCHARD** • 15 décembre 2017

Thèse AGROCAMPUS OUEST  
sous le label de l'Université Bretagne Loire  
pour obtenir le grade de  
**DOCTEUR D'AGROCAMPUS OUEST**  
Spécialité Écologie et évolution

ÉCOLE DOCTORALE • Écologie, Géosciences, Agronomie  
et Alimentation (EGAAL)

LABORATOIRE D'ACCUEIL • UMR INRA-AO-ESA Biodiversité,  
agroécologie et aménagement du paysage (BAGAP)

**Influence des facteurs paysagers  
sur la flore des habitats herbacés  
sous influence urbaine :  
approches taxonomiques  
et fonctionnelles**

**Pierre-Olivier CHEPTOU**

Directeur de recherche, CNRS, CEFE / *président du jury*

**Nathalie MACHON**

Professeure, MNHN, CESCO / *rapporteuse*

**Guillaume DECOCQ**

Professeur, Université de Picardie, EDYSAN / *rapporteur*

**Audrey MARCO**

Maître de conférences, ENSP, LAREP / *examinatrice*

**Gerhard BUCK SORLIN**

Professeur, Agrocampus Ouest, IRHS / *directeur de thèse*

**Joséphine PITHON**

Enseignante-chercheuse, ESA, BAGAP / *encadrante de thèse*

**Hervé DANIEL**

Maître de conférences, Agrocampus Ouest, BAGAP /  
*encadrant de thèse*



**N° ORDRE : 2017-31**

N° série : H102

**210 P.**

Thèse AGROCAMPUS OUEST sous le label de l'Université de Bretagne Loire pour obtenir le grade de DOCTEUR D'AGROCAMPUS OUEST

Spécialité : Ecologie et Evolution

Ecole Doctorale : EGAAL

Laboratoire d'accueil : UMR 0980 BAGAP (INRA, Agrocampus Ouest, ESA)

**COCHARD Arnaud**

**Influence des facteurs paysagers sur la flore des habitats herbacés sous influence urbaine : approches taxonomiques et fonctionnelles**

Date de soutenance : 15 Décembre 2017

Jury :

Pierre-Olivier CHEPTOU	CNRS, CEFE	Président de Jury
Nathalie MACHON	MNHN, CESCO	Rapporteuse
Guillaume DECOCQ	Université de Picardie, EDYSAN	Rapporteur
Audrey MARCO	ENSP, LAREP	Examinatrice
Gerhard BUCK SORLIN,	Agrocampus Ouest, IRHS	Directeur de thèse
Joséphine PITHON	ESA, BAGAP	Encadrante de thèse
Hervé DANIEL	Agrocampus Ouest, BAGAP	Encadrant de thèse



## Remerciements

Il est l'heure des remerciements et il est bien tard. Les quelques lignes préparées en amont pour écrire ce que tout le monde lit ont disparu sous les amas d'articles, de post-it et de tasses de café. Ces quelques lignes seront donc improvisées en tentant de ne laisser personne sur le bord des routes.

Je souhaiterais tout d'abord remercier mon encadrement de thèse, qui a su se montrer disponible quand il le fallait. Merci à Gerhard qui a bien voulu diriger cette thèse. Je me suis souvent dit de traverser la passerelle pour te dire où j'en étais. Mais on a tendance à perdre son chemin de l'autre côté de la passerelle. Un grand merci à Joséphine. Merci pour toutes tes analyses pertinentes, tes relectures souvent de dernière minute, les corrections en anglais (j'espère avoir un petit peu progressé quand même). Merci aussi d'avoir aussi su recadrer le travail, quand cela était nécessaire, et cela l'a souvent été. Je tiens ces digressions d'Hervé. Merci mille fois Hervé, de m'avoir donné l'opportunité de réaliser cette thèse. Plus que de l'ouverture d'esprit, tu sais donner à tout un chacun le don de la réflexion. Beaucoup de gens gagnerait à t'écouter plus souvent. Je l'ai fait et j'en sors grandit ! Tu as toujours su me guider au gré de mes tentatives d'analyses et autres approches. J'espère franchement que je pourrai continuer à profiter de tes enseignements et de tes points de vue qui ne manquent jamais d'intérêt. Merci également pour ta prévenance dans les moments les plus sombres de ces trois ans. Tout n'était pas facile, et mais tu faisais toujours preuve de compréhension et de compassion. Pour cela aussi je te remercie

Je remercie sincèrement les membres de mon jury de thèse Nathalie Machon, Guillaume Decocq, Audrey Marco et Pierre-Olivier Cheptou d'avoir accepté de prendre de leur temps pour juger ce travail.

Merci également aux membres de mon comité de pilotage qui a su encadrer ces différents travaux, et me conseiller sur les chemins tortueux de la mise en place des protocoles, des analyses de données, des contraintes et objectifs : Audrey Muratet, Véronique Beaujouan, Damien Provendier, Armin Bischoff.

Merci à toute l'équipe BAGAP, et notamment les ex-UPPE pour m'avoir aussi accompagné chacun de votre façon durant tout ce travail, pour les discussions autour des articles, les relectures et autres bonnes grillades. Merci à Véronique, Guillaume, Adeline et Gilles, ainsi qu'à Claudie pour les formalités administratives, nombreuses. Merci à Marie Jagaille pour tout le travail carto et tous tes conseils. Merci également aux chercheurs des équipes d'URBIO, pour les discussions sur vos enrichissants thèmes d'étude, en particulier à Jérémy Bernard, pour tous les échanges faits et à faire, pour toutes les données fournies avec une grande efficacité

Je remercie les personnes qui ont su affronter les affres inhérentes aux relevés floristiques en ville : identifier des plantes et lever les yeux pour apercevoir simultanément des voitures sur un boulevard, un train qui passe, un avion au-dessus, le tout sous couvert de pelleteuses démolissant une

usine désaffectée. Il fallait tenir bon et vous l'avez fait. Merci à Ferréol, promis on n'y retournera plus !

Merci aux stagiaires de terrain qui ont su accepter leur sort sous les soleils de plomb ou les pluies incessantes, mais toujours au rendez-vous : Jérémie, Chloé et Cindy. Merci aussi à Violaine, qui ne courait pas au sein de paysages, mais dont les yeux analysaient ces mêmes fenêtres. Merci aussi à Philippe Férard et Williams le Gall du jardin des plantes de Nantes d'avoir pris un bout de leur temps pour des suivis de phéno. Merci également à Gaétan Pinon du lycée nature de la Roche-sur-Yon.

Une pensée pour mes collègues de bureau, Anna co-bureau de rêve, Rémi co-bureau 'Béta' et Martin co-bureau 'la relève'. Merci pour les bons moments passés avec vous ! on s'est bien marré !

Merci aussi aux collègues de couloir, le meilleur d'Agrocampus, où il fait bon prendre du temps dans la tisanerie, toujours remplie de café et de bons gâteaux, cette bonne humeur qui règne qui justifie que tout le monde y revient. Merci d'avoir aussi pu apporter vos lumières durant les 'jeudi c'est écologie', mais les autres jours c'est permis aussi ! Merci à Valéry pour les quelques déterminations récalcitrantes.

Une pensée pour ma famille qui, comme pour chaque thésard, ne comprenait pas toujours ce que je faisais, entre fleuriste et enseignant, à me demander si j'avais trouvé...Merci en tout cas à vous tous, pour m'avoir accueilli pendant les vacances (vive la reine des pique-nique), voire même pendant les longs travaux, de m'avoir conseillé quelques tips d'organisation (je les ai pas tous suivi mais certains oui), d'avoir répondu présent pour emménager et déménager, bref d'être toujours là ! Merci aussi aux fraisiens et aux pharmas, tant de bonnes années passées à vos côtés, et tant d'autres à venir. Je pense également aux botanistes de terrain qui m'ont permis et me permettent toujours de progresser, notamment les membres d'Anjou bota et ceux du CBNB, notamment Julien Geslin et Pascal Lacroix

Une pensée enfin toute spéciale aux trois fées qui m'entourent au quotidien :

A Romane, liseuse de bonnes aventures, délivreuse de sourires, amoureuse de la nature qu'il faut protéger, une danseuse étoile dans ma vie

A Salomé, pour qui ces trois années signifient tout comme moi quelque chose de spécial, déterminée et tête en l'air, metteuse d'ambiance à ses heures et grande délivreuse de câlins

A Alex, il y a 10 ans, je mettais en page ta thèse, 10 ans après, je mets un point final à la mienne. 10 ans de bonheur partagé, 10 ans durant lesquels nous avons su partager tant de belles choses et en affronter d'autres. Ces dernières sont derrière nous maintenant, et nous n'avons plus qu'à profiter des premières, avec nos deux fées à côté de nous. Merci d'avoir été là tous les jours depuis 10 ans, d'être à mes côtés...

Enfin, je ne remercie surement pas la moitié d'entre vous autant que je le voudrais, mais je remercie moins de la moitié d'entre vous à moitié moins que vous ne le méritiez.

Il est 0h00, l'heure de passer à la page suivante...

Cette thèse a été soutenue financièrement par le Conseil Régional des Pays de la Loire, dans le cadre du programme régional URBIO (Biodiversité des aires urbaines)





# Table des matières

---

<b>INTRODUCTION GENERALE</b>	<b>11</b>
<b>1. Changements de paradigme en écologie</b>	<b>13</b>
1.1. Des inventaires naturalistes en ville à l'essor de l'écologie du paysage urbain	13
1.1. Prise en compte de l'hétérogénéité des environnements urbains à travers l'étude des communautés végétales des espaces herbacés ordinaires	15
1.2. Le gradient urbain-rural comme outil d'analyse des communautés végétales	19
<b>2. La prise en compte de la biodiversité en contexte urbain : liens avec des enjeux et des problématiques appliquées autour de la biodiversité ordinaire</b>	<b>21</b>
2.1. Des relations complexes entre ville et biodiversité	21
2.2. La prise en compte de la biodiversité végétale en ville	23
2.3. Biodiversité et trames vertes en ville	25
2.4. Les espaces herbacés dans les études en écologie urbaine : un enjeu de biodiversité ordinaire	26
<b>3. Intégration des principes d'écologie du paysage et des communautés végétales pour comprendre la distribution des espèces sous influence urbaine</b>	<b>29</b>
3.1. Apports des concepts d'écologie du paysage dans l'étude des communautés végétales	29
3.2. Principes d'organisation des communautés végétales sous influence urbaine	33
3.3. Approche fonctionnelle en écologie des communautés	38
<b>4. Problématique générale de la thèse</b>	<b>46</b>
<b>CHAPITRE 1 : METHODOLOGIE GENERALE</b>	<b>49</b>
<b>1. Présentation des sites d'étude</b>	<b>51</b>
<b>2. Présentation des trois territoires d'études</b>	<b>52</b>
2.1. Géologie, climat, paysages et dynamiques des territoires d'étude	52
2.2. Caractérisation de l'occupation du sol	55
<b>3. Choix des modèles d'étude : les espaces herbacés soumis à une gestion extensive</b>	<b>57</b>
3.1. Critères de sélection des habitats	57
3.2. Classification des habitats étudiés sur la base de leur usage	60
<b>4. Présentation des protocoles de relevés</b>	<b>62</b>
4.1. Echantillonnage de bords de route sur liste d'espèces	62
4.2. Approche à l'échelle de fenêtres paysagères	62
4.3. Suivis phénologiques d'une espèce automnale : le cas du lierre (Hedera helix L.)	69

## **CHAPITRE 2 : COMPOSITIONS ET DIVERSITES SPECIFIQUES A L'ECHELLE DES COMMUNAUTES**

**71**

1. Introduction 73
2. Article 1: Grassland plant species occurring in extensively managed road verges are filtered by urban environments 75
3. Article 2: Grassland vegetation along an urban-rural gradient: implications for common biodiversity in urban areas 91
4. Article 3 : Plant diversity patterns along an urban-rural gradient in grassland habitat: the role of native ruderal species in process of biotic differentiation 103
5. Conclusion du chapitre 113

## **CHAPITRE 3 : LE ROLE DES TRAITs FONCTIONNELS POUR COMPRENDRE L'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTES SOUS INFLUENCE URBAINE**

**115**

1. Introduction 117
2. Article 4 : Urban filtering of plant functional traits in grassland habitats differs according to local or regional scale species abundance 121
3. Article 5 : Intraspecific trait variation of grassland species along the urban-rural gradient 135
4. Article 6 : Suivis phénologiques d'une espèce automnale le long d'un gradient urbain-rural : le cas du lierre (*Hedera helix L.*) 149

## **DISCUSSION GENERALE**

**155**

1. Quelles influences du gradient urbain-rural et de la connectivité sur la distribution des espèces à l'échelle du paysage 157
  - 1.1. Une influence urbaine qui modifie la composition spécifique des habitats herbacés 157
  - 1.2. Liens aux processus d'homogénéisation et de différenciation biotique 158
  - 1.3. - Rôle de la connectivité des espaces herbacés 159
2. Apports des traits fonctionnels pour expliciter les mécanismes de filtres urbains : intérêts, limites et perspectives 162
  - 2.1. L'importance des traits fonctionnels en lien avec les conditions écologiques des environnements urbains et de leurs degrés de perturbation 162
  - 2.2. Apport des mesures de traits fonctionnels in situ et perspectives de recherches sur l'influence de l'environnement urbain sur les traits fonctionnels des plantes 163

<b>3. Liens avec les enjeux appliqués de nature en ville</b>	<b>165</b>
3.1.Enjeux de patrimoine naturel en ville	165
3.2.La définition et l'intégration d'espèces indicatrices pour évaluer les milieux herbacés	167
<b>4. Conclusion</b>	<b>170</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE GENERALE</b>	<b>171</b>
<b>ANNEXE I : PRESENTATION DU PROGRAMME URBIO</b>	<b>191</b>
<b>ANNEXE II : LIMITES TAXONOMIQUES</b>	<b>192</b>
<b>ANNEXE III - LISTE DES ESPECES INVENTORIEES</b>	<b>194</b>
<b>ANNEXE IV - RESULTATS D'ENQUETE DE GESTION</b>	<b>201</b>
<b>ANNEXE V - TABLEAU COMPARATIF DE LA PHENOLOGIE DE 26 ESPECES</b>	<b>204</b>
<b>ANNEXE VI : LISTE DES PRODUCTIONS SCIENTIFIQUES, COMMUNICATIONS ORALES ET ENCADREMENTS DE STAGES</b>	<b>205</b>



## INTRODUCTION GENERALE

---

*Ils ont drainé Beaucouzé. Ils ont nivelé Saint-Augustin. Ils ont couronné d'échalas le plateau d'Erigné, et si bien excorié ses flancs que la pauvre Gagée, repliant ses corolles d'or, a regagné les steppes de sa Bohême. Ils exploitent Bécon. Ils défrichent la lande que ne protège plus la flèche romane de Tiercé. Ils ont mis en prairie le glorieux étang de Soucelles. — Ils nous ont laissé Chaloché. Chaloché, ruine, désert, la solitude, l'infini; point de jonction du peintre et du rêveur, de l'archéologue et du naturaliste [...]*

*Dire qu'ils nous ont laissé Chaloché, c'est fermer les yeux sur les premiers indices de cette transformation future qu'a signalée déjà la perspicacité d'un de nos maîtres, sur les projets qui couvent, sur les industries qui s'éveillent sur les blanches toitures que le malheureux promeneur, pâle et plus frissonnant qu'une biche, avise au fond de la lande entre deux touffes de roseaux. — Que voulez-vous ? Demain est un ennemi en face duquel il nous faut vivre. Demain ne nous tient pas, car qui nous répond de demain ?*

**Herborisation à Chaloché - Annales de la Société linnéenne du département de Maine-et-Loire - 1863**

**Victor Pavie**



# 1. Changements de paradigme en écologie

## 1.1. Des inventaires naturalistes en ville à l'essor de l'écologie du paysage urbain

La compréhension des interactions entre la ville et la nature est une préoccupation relativement récente comparativement à d'autres sujets d'étude en écologie (Collins *et al.* 2000 ; Forman 2016 ; Pickett et Cadenasso 2017). D'un point de vue idéologique, les écologues ont longtemps exclu la ville de leur sujet d'étude, considérant celle-ci comme un « ensemble d'écosystèmes dégradés indignes de recherche scientifique en écologie » (Wu 2014 ; Collins *et al.* 2000 ; Niemelä 1999). Cette vision était dans la continuité des premières prises de conscience en faveur de la protection de la nature qui constituaient une réaction aux effets délétères observés des activités humaines sur les milieux naturels (Arnould et Simon 2007). Les villes étaient alors perçues comme des lieux « dénués de vie », au sein desquelles les espèces végétales et animales étaient vouées à disparaître (Sukopp 1998 ; Celecia *in* Lizet, Wolf, et Celecia 1999).

Cependant, les villes et leurs environs avaient connu très tôt des investigations naturalistes (Sukopp 2008 ; Lizet, Wolf, et Celecia 1999 ; Endlicher 2011). Les premières flores connues examinaient les grandes villes européennes (par exemple, à Paris : Cornut 1635 ; Tournefort 1698 ; Rome : Panaroli 1643 ; Berlin : Willdenow 1787), bien que celles-ci ne restreignaient pas leurs observations aux seules limites de la ville, mais portaient davantage leur intérêt sur les environs immédiats des villes. Certaines mentions de plantes portant des qualifications telles que « *in urbe ipsa* » (Willdenow 1787), « *plantae urbanae* » (Schouw 1823, *in* Sukopp 2008), « *flore des pavés des rues* » (Vallot 1887) ont néanmoins montré très vite certaines spécificités quant à la répartition des espèces vis-à-vis de la ville. Parallèlement, les conditions particulières qu'offraient certains biotopes urbains (châteaux et ruines, parcs et jardins) conduisirent également certains botanistes, dès le XVI<sup>e</sup> siècle à porter leur attention sur les espèces s'y développant (Sukopp 2008)<sup>1</sup>. De leurs observations commençaient dès lors à émerger certains concepts largement étudiés aujourd'hui : diffusion des espèces exotiques et adventices

---

<sup>1</sup> On peut citer par exemple Lamy de la Chapelle (1837 : *Promenades botaniques sur les clochers de Limoges*), Chatin (1861 : *sur les plantes des vieux châteaux*), Jourdan (1867 : *Flore murale de la ville de Tlemcen*), Weddell (1869 : *les lichens des promenades publiques en particulier du jardin de Blossac, à Poitiers*), Deakin (1873 : *Flora of the Colosseum of Rome*)



(Chamisso 1827 *in* Sukopp 2008 ; De Candolle 1855) ou indicateurs écologiques (Nylander 1866). Le niveau d'étude est progressivement passé d'une approche naturaliste au sein de biotopes urbains à une approche écologique de la ville en tant qu'écosystème à partir des années 1940 à 1970 (Sukopp 2008 ; Forman 2016 ; Wu 2014), mettant en relation des listes d'espèces et leurs distributions avec des modifications physiques et biogéochimiques en ville. Par exemple, Salisbury (1943) observe que les décombres résultant du bombardement de Londres offrent un habitat favorable pour les plantes issues de régions plus chaudes, les décombres présentant des conditions plus chaudes et sèches que les habitats plus naturels. Quelques études montrent également comment les espèces se distribuent selon les conditions édaphiques et microclimatiques qui diffèrent au sein de chaque ville (Saarisalo-Taubert 1963 ; Gutte 1969 ; Kratzer 1956, *in* Sukopp 2008 ; Endlicher 2011). Ces relations entre réponses écologiques et *patterns* spatiaux ont fait prendre conscience qu'une échelle différente d'analyse pouvait permettre une meilleure compréhension de ces processus (Wu 2014).

Les années 1980 ont vu l'essor de l'écologie du paysage, en raison notamment des progrès notables en télédétection, Système d'Information Géographique (SIG) et méthodes d'analyses spatiales (Wu 2013 ; Turner 1989). Cela a conduit les écologues à prendre en compte plus fortement les activités humaines dans leurs approches. L'écologie du paysage porte sur les interrelations entre *patterns* spatiaux (composition, structure, configuration du paysage) et les processus écologiques aux différents niveaux (individus, populations, communautés, ...) à différentes échelles de temps et d'espace (Wu et Hobbs 2007 ; Turner 1989 ; Burel et Baudry 1999). Les principes d'écologie du paysage, appliqués à des écosystèmes dominés par l'Homme comme les milieux urbanisés, sont apparus essentiels afin de mieux comprendre ces relations entre *patterns* spatio-temporels et processus écologiques. Cette approche d'écologie du paysage urbain permet ainsi d'appréhender dans sa globalité la façon dont l'urbanisation modifie la structure, la fonction et les dynamiques des systèmes écologiques sur une large étendue d'échelles spatiales et temporelles (Turner 1989 ; Luck et Wu 2002). Enfin l'intégration de l'homme et des activités humaines a élargi les champs d'études et d'applications des travaux en écologie urbaine, avec pour finalité de fournir des leviers d'actions dans l'optique d'augmenter la durabilité des villes (« *urban sustainability* ») (Wu 2014 ; Pickett *et al.* 2016).

## ***1.1. Prise en compte de l'hétérogénéité des environnements urbains à travers l'étude des communautés végétales des espaces herbacés ordinaires***

### ***1.1.1. Une approche intégrant l'hétérogénéité des environnements urbains***

L'intégration des principes d'écologie du paysage appliqués aux environnements urbains a fait apparaître ceux-ci comme des environnements extrêmement hétérogènes (Cadenasso, Pickett, et Schwarz 2007 ; Zhou, Pickett, et Cadenasso 2016 ; Wu 2010). Cette grande hétérogénéité a été mise en lumière par Cadenasso et Pickett (2008) et plus récemment par Pickett et Cadenasso (2017), la définissant comme l'un des méta-principes en écologie urbaine. L'hétérogénéité, qui peut être perçue quelle que soit l'échelle spatiale, résulte d'une différenciation dans les processus et structures biophysiques et sociaux (Cadenasso et Pickett 2008). Par exemple, les villes sont fortement hétérogènes du fait d'une grande diversité d'usages, de types et de densité de bâtis (Pickett *et al.* 2011 ; Zhou, Pickett, et Cadenasso 2016). De même, il existe une plus forte hétérogénéité d'habitats non imperméabilisés en ville, résultant de la destruction et l'émergence d'habitats végétalisés, de surfaces souvent plus petites (Deutschewitz *et al.* 2003) et conduisant à regrouper ces habitats très variés dans l'expression « espaces à caractère naturel ». Cette hétérogénéité influence en retour les processus et structures biologiques en ville (Cadenasso et Pickett 2008), les services écosystémiques, et questionne au final la durabilité des villes (Zhou, Pickett, et Cadenasso 2016). L'hétérogénéité entre les taches d'habitats affecte par exemple la diversité spécifique en contexte urbain par rapport aux milieux ruraux environnants (Wania, Kühn, et Klotz 2006 ; Deutschewitz *et al.* 2003). Ainsi, la prise en compte d'une approche basée sur une mosaïque d'habitats (« *patch mosaic model* ») plutôt que sur un modèle binaire habitat – matrice (« *patch-corridor-matrix model* ») permet de rendre compte davantage de l'influence du paysage sur les processus écologiques (Zhou, Pickett, et Cadenasso 2016 ; Murphy et Lovett-Doust 2004 ; De Blois, Domon, et Bouchard 2002). Cette hétérogénéité se manifeste également à l'échelle même des taches d'habitats, où des différences de gestion, d'aménagement, de structure, de conditions environnementales locales peuvent influencer sur la richesse et la composition spécifique (Marco *et al.* 2008 ; Threlfall *et al.* 2016 ; Bonthoux *et al.* 2014). La complexité des différentes sortes d'hétérogénéité et leurs interactions

est une caractéristique notable des écosystèmes urbains (Cadenasso et Pickett 2008), et un grand nombre de travaux intègre cette diversité dans leur approche. Malgré tout, d'autres caractéristiques peuvent être attribuées aux écosystèmes urbains, et la prise en compte de cette hétérogénéité dans le choix du modèle d'étude peut permettre une meilleure compréhension des processus écologiques (Sadler *et al.* 2006 ; Vallet *et al.* 2008). Une des approches possibles, et qui reste jusqu'à présent peu utilisée, consiste à évaluer les modifications floristiques au sein d'un même habitat, le plus homogène possible et réparti dans différents contextes d'urbanisation.

### **1.1.2. Les communautés végétales des espaces herbacés ordinaires comme objet d'étude**

Ces études menées à l'échelle d'un seul type d'habitat ont principalement porté, d'une part, sur des habitats naturels ou semi-naturels présentant une certaine valeur patrimoniale (Zhou, Pickett, et Cadenasso 2016), et, d'autre part sur des habitats fortement anthropisés et gérés, incluant de la végétation non-spontanée (Botzat, Fischer, et Kowarik 2016 ; Rupprecht et Byrne 2014 ; Rupprecht *et al.* 2015) (tableau 1). Les premiers types d'espaces ont d'abord concentré l'attention des écologues, en partie en raison du caractère naturel et patrimonial de ces espaces, et des enjeux de conservation qui leur étaient associés. Avec un élargissement progressif des questions d'écologie urbaine vers une approche intégrant l'homme et les activités socio-économiques, les recherches en écologie urbaine se sont tournées vers le second type de milieu, présentant une moindre valeur patrimoniale et un degré d'anthropisation plus élevé.

Malgré tout, peu d'études en écologie urbaine se sont focalisées sur ces habitats situés entre ces deux types d'espaces - i.e. sous influence anthropique modérée et de biodiversité ordinaire – en particulier herbacés (Rupprecht et Byrne 2014 ; Rupprecht *et al.* 2015). Plusieurs raisons, notamment méthodologiques, peuvent être exposées permettant d'expliquer la faible attention apportée à ces espaces (**Encadré 1**). Cependant, de récentes études soulignent leur importance en termes de gestion, de surfaces, de contribution à l'aménagement de trames vertes (Rudolph *et al.* 2017 ; Rupprecht et Byrne 2014 ; Hejkal, Buttschardt, et Klaus 2017). Ainsi, Rupprecht et Byrne (2014) quantifient la proportion de ces espaces dans deux villes (Sappora, Japon et Brisbane, Australie) entre 15 et 20 % du territoire urbain. La proportion des seules

prairies urbaines publiques est estimée dans plusieurs villes allemandes entre 4 et 11 % (Hejkal, Buttschardt, et Klaus 2017). Rudolph *et al.* (2017) soulignent avec justesse que la proportion de ces espaces herbacés augmente considérablement tant pour des raisons écologiques que financières, et que leur maintien sur le long-terme est souvent davantage garanti que d'autres espaces comme les prairies permanentes agricoles. Ils servent souvent, avec d'autres habitats, de milieux sur lesquels s'appuie la conception de réseaux écologiques urbains (Muratet *et al.* 2013 ; Clergeau et Blanc 2013). C'est donc sur ce type de milieu que portera la suite de ce travail.

**Tableau 1 : Exemples d'habitats étudiés en écologie végétale urbaine et références**

Type d'espaces	Degré d'anthropisation	Valeur patrimoniale	Exemples de Références
Prairies tempérées <sup>1</sup>	faible	forte	Cilliers, Williams, et Barnard 2008; Van der Walt <i>et al.</i> 2015; Williams <i>et al.</i> 2005, 2006; Zeeman <i>et al.</i> 2017; du Toit, Kotze, et Cilliers 2016
Forêts mésophiles	faible	moyenne	Godefroid et Koedam 2003; Vallet <i>et al.</i> 2008, 2010b; Bergeron et Pellerin 2014; Aronson <i>et al.</i> 2015
Forêts alluviales	faible	moyenne à forte	Burton, Samuelson, et Mackenzie 2009; Schwoertzig <i>et al.</i> 2016; Brice, Pellerin, et Poulin 2017, 2016
Forêts (sub-)tropicales	faible	forte	Huang <i>et al.</i> 2013; Hahs et McDonnell 2007; Zhang <i>et al.</i> 2016; Yang <i>et al.</i> 2015
Prairies calcaires sèches	faible à modéré	forte	Albrecht et Haider 2013; Esparrago et Kricsfalusy 2015
Jardins privés	forte	faible	Bossu <i>et al.</i> 2014; Knapp <i>et al.</i> 2012; Marco <i>et al.</i> 2008; Loram <i>et al.</i> 2008; Goddard, Dougill, et Benton 2010
Parcs et espaces verts publics	modéré à forte	faible	Cornelis et Hermy 2004; Nielsen <i>et al.</i> 2014; Threlfall <i>et al.</i> 2016; Politi Bertoncini <i>et al.</i> 2012; Maurer, Peschel, et Schmitz 2000; MacGregor-Fors <i>et al.</i> 2016; Tait, Daniels, et Hill 2005; Shwartz <i>et al.</i> 2013
Friches	faible à forte	faible à moyenne	Muratet <i>et al.</i> 2007; Godefroid, Monbaliu, et Koedam 2007; Filibeck, Petrella, et Cornolini 2016
Accompagnements de voies de transport	faible à forte	faible à forte	Penone <i>et al.</i> 2012; Vakhlamova <i>et al.</i> 2016; S. S. Cilliers et Bredenkamp 2000; Von der Lippe et Kowarik 2008; Ranta <i>et al.</i> 2015
Toits et murs végétalisés	forte	faible	Madre <i>et al.</i> 2014; Van Mechelen <i>et al.</i> 2015; Bates, Sadler, et Mackay 2013; Daniel et Lecamp 2004

<sup>1</sup> La notion de prairie tempérée fait référence ici au biome regroupant les étendues herbacées en climat tempéré pouvant prendre le nom prairie, steppe, pampa ou veld selon l'endroit où elles se trouvent (Afrique du sud, Australie, Argentine, centre de l'Amérique du Nord et de l'Eurasie principalement)

### **Encadré 1 : La difficulté de quantifier et décrire les espaces herbacés en ville**

Une des raisons permettant d'expliquer la faible attention portée à ces espaces réside dans le fait que la composante végétale demeure peu décrite, notamment en milieu urbain. Ainsi, les bases de données décrivant les végétations et habitats naturels en France (Programme national CARHAB<sup>1</sup>, Programme de cartographie des habitats du Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien<sup>2</sup>) comme dans d'autres pays d'Europe excluent bien souvent les zones urbaines (Ichter *et al.* 2015). De même, les classifications d'occupation du sol, comme par exemple la BD TOPO<sup>3</sup>, utilisée dans cette thèse, ne renseignent que la végétation arborée et qu'une partie des espaces herbacés (principalement les prairies agricoles permanentes). Enfin, aucune donnée n'est disponible sur le domaine privé dans ces bases (notamment jardins), alors que celui-ci représente une part significative de la végétation des aires urbaines. Une limite à cette raison tient cependant en l'échelle considérée dans ces bases. Ainsi, certains territoires disposent aujourd'hui de bases de données relativement complètes caractérisant ces espaces herbacés en contexte urbain (par exemple Hauts-de-Seine ; Paris-Ile de France ; Agglomération de Rennes ; Berlin), et la base de données OCSGE<sup>4</sup> en cours de construction par l'IGN sur l'ensemble du territoire français vise à combler cette lacune.

Une seconde raison provient de la difficulté à identifier et à décrire les espaces herbacés du fait de leur hétérogénéité (« *ambivalent landscapes* » *sensu* Jorgensen et Tylecote 2007). Selon plusieurs études (Taylor et Hochuli 2017 ; Rupprecht et Byrne 2014 ; Rupprecht *et al.* 2015), cette hétérogénéité provient du fait :

- de leurs formes, surfaces et structures ;
- de leurs multiples usages (accompagnement de réseau de transport, récréatif, végétation spontanée de bordures, friches, conservation, ...) ;
- de leurs origines et trajectoires (déprises agricole ou industrielle, accompagnement de cultures agricoles, urbanisation future, ...) ;
- du niveau d'intervention humaine (gestion, végétation semée, spontanée ou souhaitée, export de végétation, ...) ;
- de leur forte dynamique temporelle (évolutions des milieux, modifications d'usages, ...)
- de leur dénomination (par exemple pour les friches : *wastelands*, *brownfields*, *vacant lots*, *derelict lands*, *abandoned farmlands*... ; l'Association des Ingénieurs des Villes de France dénombre 13 types d'espaces verts urbains)

<sup>1</sup> [http://spn.mnhn.fr/spn\\_rapports/archivage\\_rapports/2013/SPN%202013%20-%201%20-%20SPN-2013-01\\_RAPPORT\\_final\\_Synthese\\_europeenne\\_vf.pdf](http://spn.mnhn.fr/spn_rapports/archivage_rapports/2013/SPN%202013%20-%201%20-%20SPN-2013-01_RAPPORT_final_Synthese_europeenne_vf.pdf)

<sup>2</sup> <http://cbnbp.mnhn.fr/cbnbp/actions/habitats.jsp#11>

<sup>3</sup> La BD TOPO est la base de données décrivant de façon cartographique les éléments du territoire et de ses infrastructures <http://professionnels.ign.fr/bdtopo>

<sup>4</sup> <http://professionnels.ign.fr/ocsge>

## 1.2. Le gradient urbain-rural comme outil d'analyse des communautés végétales

Une des méthodes d'analyse la plus communément appliquée pour étudier les effets de l'urbanisation sur les composantes biotiques et abiotiques est le gradient urbain-rural (McDonnell et Hahs 2008 ; Seress *et al.* 2014 ; Toit et Cilliers 2011). Ce concept de gradient, formalisé dans les travaux de Whittaker (1960), est basé sur le fait que les variations environnementales sont ordonnées dans l'espace et leur organisation gouverne la structure et le fonctionnement des systèmes écologiques correspondants, que ce soient des populations, des communautés ou des écosystèmes (McDonnell et Pickett 1990). La comparaison de sites le long d'un gradient urbain-rural offre ainsi un cadre commun à différentes disciplines ou approches qui étudient plusieurs composantes en interaction : des facteurs physico-chimiques, le vivant (populations et communautés), les écosystèmes (structure et fonction) et l'humain (population, bâti et organisation sociale) (Pickett *et al.* 2008 ; Alberti *et al.* 2003).

Plusieurs types de gradients peuvent être définis (Guisan et Zimmermann 2000 ; Garnier et Navas 2013) : on parle de gradient simple lorsqu'un seul facteur du milieu varie ou de gradient complexe lorsque plusieurs facteurs varient conjointement. Les gradients environnementaux étudiés sur le terrain sont souvent complexes du fait de la co-variation de facteurs environnementaux et anthropiques (McDonnell, Hahs, et Breuste 2009). Ce gradient peut également être défini selon l'impact direct ou indirect des facteurs du milieu sur le fonctionnement même des individus (Garnier et Navas 2013). Enfin, ce concept de gradient a également été utilisé pour substituer aux variations temporelles des variations spatiales (« *space-for-time substitution* ») permettant de comprendre des processus se déroulant habituellement sur des temps longs (Fukami et Wardle 2005). Cette dernière approche est par exemple utilisée dans les études de phénologie dans lesquelles les variations de phase de développement des végétaux le long d'un gradient urbain-rural servent de proxys pour déduire ou prédire des modifications potentielles en lien avec le changement climatique (Buyantuyev *et al.* 2012 ; Jochner, Caffarra, et Menzel 2013). De leur côté, Carreiro et Tripler (2005) évaluent si les conditions écologiques des fragments forestiers urbains peuvent refléter les conséquences des changements globaux prédits dans les années à venir (CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, N<sub>2</sub>O, température, précipitation, NO<sub>x</sub>, ...).

Le gradient urbain-rural est ainsi défini comme un gradient complexe indirect, sous la dépendance de multiples facteurs environnementaux, sociaux, économiques (Alberti *et al.* 2003 ; Hahs et McDonnell 2006). Ainsi, il se caractérise par la variation d'un certain nombre de variables en interactions (physiques, écologiques, sociales) rendant parfois difficiles les liens de causalité entre processus observés et facteurs d'explication (McDonnell, Hahs, et Breuste 2009). Ainsi, des modifications biotiques le long d'un gradient urbain-rural peuvent être la conséquence d'une fragmentation des habitats due à une concentration de surfaces bâties, d'un gradient de pollution, ou d'une interaction entre ces facteurs. Malgré cette complexité, le gradient urbain-rural fournit un cadre intéressant pour examiner l'influence du développement urbain sur les communautés végétales (Ramalho et Hobbs 2012).

L'approche par gradient urbain-rural est une approche dite comparative : elle permet de comparer des sites selon leur position au sein d'un même gradient, allant de la situation la plus urbanisée à la plus rurale ou naturelle. Ainsi, elle permet de s'affranchir davantage de l'hétérogénéité des villes à travers le monde, en termes de dynamiques spatiales et temporelles, de contextes environnementaux (climat, altitude, ...) ou historiques, permettant de généraliser les relations observées entre environnements urbains et processus écologiques (McDonnell, Hahs, et Breuste 2009 ; Boone *et al.* 2012 ; Niemelä et Kotze 2009). Elle permet aussi de comparer des gradients entre villes de tailles et formes différentes. Ainsi, Lososová *et al.* (2011, 2012, 2016) comparent la composition floristique de 32 villes européennes afin d'évaluer l'influence de différents niveaux d'urbanisation sur la diversité taxonomique et fonctionnelle des espèces végétales. Čeplová, Kalusová, et Lososová (2017) évaluent au sein de 45 villes européennes, les influences spécifiques de la taille des aires urbaines et du niveau d'urbanisation sur la composition pour évaluer la distribution des espèces en relation avec l'îlot de chaleur urbain.

## 2. La prise en compte de la biodiversité en contexte urbain : liens avec des enjeux et des problématiques appliquées autour de la biodiversité ordinaire

---

### 2.1. Des relations complexes entre ville et biodiversité

Les environnements urbains, actuellement en pleine extension (cf. **Encadré 2**), sont sources de paradoxes quant à leurs liens à la biodiversité. Ils constituent à la fois une cause majeure d'érosion de la biodiversité (McKinney 2002), en relation avec les phénomènes globaux conduisant à cette érosion : perte et fragmentation des habitats, invasions biologiques, surexploitation des ressources et pollutions (Vitousek *et al.* 1997). Mais elles présentent également un potentiel de biodiversité du fait des *patterns* écologiques plus subtils à une échelle locale suivant le type d'organisme, les régions étudiées, l'échelle considérée (Kowarik 2011 ; McDonnell et Hahs 2008). Ainsi, les variations de diversité le long d'un gradient urbain-rural n'apparaissent guère prédictibles et une large gamme de possibilités peuvent être observées (Hansen 2005 ; McKinney 2006 ; McDonnell et Hahs 2008).

On assiste également à une urbanisation des espaces ruraux, du fait de l'étalement des surfaces artificialisées, et parallèlement, à une volonté de nature en ville (Kowarik 2011, 2017), que ce soit par le maintien d'espaces (semi-) naturels (« *remnants of pristine landscapes* »), comme les prairies et forêts tempérées à Melbourne (Williams *et al.* 2005,2006 ; Hahs et McDonnell 2007) et d'Afrique du sud (Cilliers *et al.* 2008 ; Van der Walt 2015), les zones humides et forestières de Berlin (Sukopp 1990), ou à travers des nouveaux écosystèmes urbains (« *novel urban ecosystems* ») (Brun *et al.* 2017 ; Rupprecht *et al.* 2015). Cette volonté de maintien ou de création d'espaces à caractère naturel en ville tient autant du fait de préoccupations écologiques, à travers aussi la valorisation plus naturelle des paysages urbains (plan d'eau, forêts, berges...), voire des infrastructures urbaines (toits, murs végétalisés, trottoirs, ...) ou par une gestion écologique du patrimoine naturel (Clergeau et Blanc 2013). Cette appropriation résulte aussi de



préoccupations sociales, notamment du fait de l'appropriation des problématiques liées à la biodiversité par le grand public (Fuller *et al.* 2007 ; Miller et Hobbs 2002).

### Encadré 2 : Une croissance urbaine impacte les paysages naturels environnants

Les villes ont montré un développement constant depuis la révolution industrielle, les surfaces urbanisées ont cru de façon exponentielle depuis les dernières décennies (Wu *et al.* 2013). Alors que moins d'un tiers de la population mondiale vivait en ville dans les années 1950, la population urbaine compte actuellement pour plus de la moitié de la population mondiale - et cette proportion pourrait atteindre 66 % en 2050 (UN, 2014). En France, où les aires urbaines accueillent déjà 79 % de la population humaine, les prévisions montent jusqu'à 86 % sur cette même période (UN, 2014).

Parallèlement à l'augmentation de la population urbaine, on observe durant ces décennies une extension des surfaces urbanisées dans le monde deux fois plus rapide que la croissance de leur population (Angel *et al.* 2011). Ce chiffre atteint un rapport de quatre en France depuis le début des années 1980 (Sainteny 2008). Cela conduit à une dé-densification des villes, passant ainsi d'une densité de 600 habitants/km<sup>2</sup> en 1960 à 400 habitants/km<sup>2</sup> en 2010 (Clanché et Rascol 2011) qui est désignée sous le nom d'étalement urbain. Ce processus d'urbanisation mène ainsi à une diminution moyenne de la densité des zones urbanisées, du fait du développement de zones d'urbanisation peu denses en périphérie des pôles urbains et/ou, parfois, d'une diminution de la population en centre-ville (Sainteny 2008).

Le développement de ces zones urbaines s'accompagne de très nombreuses conséquences tant socio-économiques qu'environnementales, et l'impact de cet étalement urbain sur la biodiversité fait aujourd'hui l'objet de préoccupations de la part des acteurs politiques et des scientifiques, dans un contexte de crise écologique (European Environment Agency 2006). Représentant seulement 3% de la surface de la terre en terme d'occupation du sol, l'empreinte écologique des villes et de leurs populations est largement disproportionnée (Collins *et al.* 2000 ; Wu *et al.* 2013). Cette empreinte écologique peut se mesurer par la dépendance des villes en terme d'énergie produite et importée (Collins *et al.* 2000 ; Grimm *et al.* 2008), mais également par les impacts directs sur les paysages naturels et semi-naturels environnants (McKinney 2002).

La compréhension, l'évaluation et la prise en compte de la biodiversité dans les environnements urbains ou soumis à l'influence urbaine apparaissent primordiales dans des perspectives de conservation aussi bien aux échelles locale que globale (Kowarik 2011).

Cette prise de conscience politique et citoyenne peut être associée à la mise en place à l'échelle internationale de la Convention de Rio en 1992 (CBD : *Convention for Biological Diversity*), ainsi qu'aux différents travaux ayant conduit à l'évaluation et la reconnaissance des services écosystémiques (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Ces travaux globaux ont fait prendre conscience du besoin de transition vers une durabilité des villes (Wu 2014). Cette prise

de conscience est renforcée par le fait que le fonctionnement des écosystèmes et les services qu'ils dispensent participent au bien-être de l'Homme (Ahern *et al.* 2003 ; Tzoulas *et al.* 2007). Ces bienfaits peuvent ainsi être en lien avec la santé (physique, psychologique, ...), les relations sociales, des services culturels (sensibilisation, éducation à l'environnement) ou des services de régulation (climat, stockage de carbone, infiltration, ...) (Laille *et al.* 2013 ; Tzoulas *et al.* 2007 ; Maes *et al.* 2014). L'ensemble de ces considérations a participé à un accroissement d'intérêt pour la nature en ville que ce soit dans le cadre de la recherche scientifique (Pickett *et al.* 2016), que dans d'autres aspects plus appliqués comme des politiques de conservation de la biodiversité (Trzyna 2014) ou des politiques d'aménagement du territoire (Soga *et al.* 2012 ; Lin et Fuller 2013).

## ***2.2. La prise en compte de la biodiversité végétale en ville***

En ce qui concerne les espèces végétales, les villes apparaissent souvent comme des milieux plus riches que leurs paysages environnants (Wania *et al.* 2006 ; McKinney 2002 ; Kuhn *et al.* 2004), en relation avec leur taille et leur nombre d'habitants (Pyšek 1998, Ceplova *et al.* 2017). La plus forte richesse en ville peut s'expliquer par la forte hétérogénéité d'habitats offrant des ressources multiples pour une grande variété d'espèces (Deutschewitz *et al.* 2003 ; Wania *et al.* 2006 ; Ramalho et Hobbs 2012). Les aires urbaines sont également largement associées à la présence d'un grand nombre d'espèces exotiques (Kowarik 1995 ; Pyšek 1998), en raison de la concentration des voies de communication (Von der lippe et Kowarik 2007,2008 ; Tikka *et al.* 2001) et des multiples lieux d'introduction (jardins, autres espaces verts) (Marco *et al.* 2008 ; Knapp *et al.* 2012 ; Pyšek et Richardson 2010). Ainsi, une partie conséquente de la biodiversité végétale en ville peut être formée par des espèces naturalisées. Pyšek (1998) a évalué, au sein de 54 villes européennes, que la contribution des espèces exotiques à la flore totale d'une ville se situe entre 20 % et 60 %. En Amérique du Nord, Clemants et Moore (2003) évaluent cette contribution entre 19 % et 46 % au sein de 8 villes. Des études portant uniquement au sein de friches urbaines estiment cette proportion à environ 20% (Muratet *et al.* 2007 ; Godefroid, Monbaliu, et Koedam 2007 ; Brun 2015). Cependant, la forte richesse en ville n'est pas toujours seulement due aux seules espèces exotiques. En effet, les aires urbaines peuvent également présenter une plus forte richesse en espèces indigènes que leurs environs immédiats. Du fait

d'une position géographique au croisement de régions naturelles diversifiées (pédologique, hydrographique), la plupart des villes sont fréquemment situées dans des zones riches en biodiversité (Kuhn *et al.* 2004 ; Kowarik 2011 ; Pautasso 2007). L'extension urbaine tend également à rapprocher de plus en plus, voire à intégrer en leur cœur, des espaces patrimoniaux ou protégés du fait de leur richesse biologique (Wittemeyer *et al.* 2003 ; Seto *et al.* 2012). Cette intégration peut s'avérer une menace mais aussi conduire à de nouvelles formes de protection d'espaces semi-naturels. Ainsi, le nombre de parcs naturels urbains, c'est-à-dire situés au sein ou à la limite immédiate d'aires urbaines, se multiplie à travers le monde (Trzyna 2014). Un certain nombre de grandes métropoles se trouve ainsi à proximité d'un espace patrimonial de nature : Londres (London Wetland Centre), Cape Town (Table Mountain National Park), Nairobi (Nairobi National Park), Mumbai (Sanjay Gandhi National Park), Rio de Janeiro (Tijuca National Park), Marseille (Parc national des Calanques). Il n'existe pas actuellement de reconnaissance formelle de cette dénomination de parc naturel urbain, mais leurs gestionnaires intègrent leurs spécificités et leurs sensibilités vis-à-vis de l'étalement urbain et des effets associés (sur-fréquentation touristique, pollutions, intérêt économique élevé, espèces invasives) (Trzyna 2014).

Un changement de représentation pour différents acteurs est apparu au cours des dernières années, laissant paraître des préoccupations de préservation de la biodiversité non seulement orientées vers les espaces et espèces patrimoniaux (rares, menacés, emblématiques) mais également vers d'autres types de milieux et d'espèces plus communs et familiers (cf. **Encadré 3**). Ces espèces communes revêtent une importance particulière pour la fonctionnalité et la qualité des milieux (Gaston et Fuller 2008), ainsi que par l'ensemble des services écosystémiques rendus (Millenium Ecosystem Assessment 2005). En effet, comme le rappelle Gaston (2011), les espèces ordinaires ou communes contribuent pour une large part au fonctionnement des écosystèmes et services écosystémiques : espèces ingénieures des écosystèmes, déstructuration des réseaux trophiques, productivité ou propriétés des écosystèmes (stockage du carbone, résistance aux invasions biologiques, stabilité fonctionnelle ...), forte contribution aux services de production...

### **Encadré 3 : Le déclin des espèces ordinaires**

Cet enjeu de biodiversité ordinaire est apparu primordial, non seulement aux yeux des scientifiques pour lesquels le déclin d'espèces communes reflète les évolutions d'une nature en lien avec les activités humaines, mais aux yeux des politiques et des citoyens pour lesquels l'atteinte à la nature ne se restreint pas à des habitats emblématiques (forêts équatoriales, barrières récifales par exemple), mais également à leur environnement immédiat. Ces espèces communes, qui présentent souvent une grande aire de répartition, une large amplitude d'habitat et/ou une forte abondance locale (Gaston *et al.* 2000 ; Rabinovitz 1981) peuvent présenter des fluctuations d'abondances, d'effectifs, de répartition qui demeurent souvent inaperçus.

De récentes études ont ainsi exposé le déclin d'espèces très communes, laissant penser que l'ensemble des communautés et écosystèmes sont potentiellement concernés :

- deux tiers des phanérogames étudiées entre 1978 et 1998 en Angleterre montrent un déclin significatif (Smart *et al.* 2005) ;
- l'abondance et la biomasse de 144 oiseaux communs est en déclin depuis les 30 dernières années en Europe, en partie en raison de la baisse des effectifs des oiseaux les plus communs (Inger *et al.* 2015) ;
- la tendance de plus de 1100 espèces de vertébrés montre que les espèces communes ont décliné de 25% entre 1970 et 2000 (Loh *et al.* 2005) ;
- l'abondance de deux tiers des 337 espèces communes de papillons de nuits du Royaume-Uni ont décliné depuis 30 ans (Conrad *et al.* 2006).

### ***2.3. Biodiversité et trames vertes en ville***

Beaucoup d'approches mises en œuvre dans les politiques de protection de la biodiversité en ville sont liées à la gestion et l'aménagement à l'échelle de site, mais la prise en compte des réseaux écologiques permet également de poursuivre cette finalité. En France, le Grenelle de l'environnement a souligné l'importance de l'organisation des paysages dans le maintien et la sauvegarde de la biodiversité en développant les projets de trames vertes et bleues (TVB). Elles se déclinent par la suite à différentes échelles (régionale : Schéma Régional de Cohérence Ecologique (SRCE) ; locale : Schéma de Cohérence Territoriale (SCOT), Plan Local d'Urbanisme (PLU)). Outils d'aménagement et de paysage durable, ces politiques visent à prendre en compte la structure du paysage dans les politiques de conservation de la biodiversité, et dépasser ainsi l'approche « sous cloche » de protection de sites (Jongmann *et al.* 2004). Elles trouvent leurs origines dans les théories de l'écologie du paysage (cf. partie 3 de ce chapitre). Ces trames ont pour objectif d'assurer ainsi une continuité des milieux permettant de redonner une capacité de dispersion aux espèces, limitée du fait de leurs grandes fragmentations (Clergeau et Blanc 2013).

Cependant, l'importance des continuités écologiques s'est basée notamment sur des études liées aux communautés et populations animales (De Blois *et al.* 2002). Ainsi, Bennett (2003) dans son ouvrage « *Linkages in the landscape* » souligne les connaissances limitées quant aux rôles des continuités d'habitats sur la dispersion des plantes<sup>1</sup>. Cette phrase se trouve depuis contredite par un certain nombre d'études établissant la façon dont l'organisation du paysage (et notamment la continuité des habitats) pouvait influencer sur les plantes (par exemple : Damshen *et al.* 2008 ; Murphy et Lovett-Doust 2004) (cf. partie 3.2 de ce chapitre). Ces résultats ont notamment été établis pour des espèces à faible capacité de dispersion et pour lesquelles les exigences écologiques sont restreintes (comme par exemple des espèces spécialistes forestières) (Krauss *et al.* 2004 ; Lindborg *et al.* 2012 ; Jamoneau *et al.* 2012).

Appliquée aux contextes urbains, la mise en place de trames vertes urbaines peut par conséquent soulever certains questionnements. Ainsi, la mise en place de ces corridors écologiques repose souvent sur la présence de végétation (la végétation représente-t-elle seulement le support de la dispersion des espèces animales ?), et notamment sur des habitats herbacés abritant, pour une grande part en milieu urbain, une biodiversité ordinaire caractérisée par des espèces généralistes.

#### ***2.4. Les espaces herbacés dans les études en écologie urbaine : un enjeu de biodiversité ordinaire***

Certains travaux soulignent la contribution potentielle que peuvent avoir les espaces herbacés ordinaires, tant en zone urbaine (Bonthoux *et al.* 2014 ; Del Tredici 2010 ; Kowarik 2011 ; Muratet *et al.* 2007) que rurale (Cousins 2006 ; Tikka *et al.* 2000 ; Auestad, Rydgren, et Austad 2011 ; Brown et Sawyer 2012 ; Irl *et al.* 2014), dans le maintien de la biodiversité à une échelle locale ou régionale, tant en termes d'habitats potentiels pour des espèces rares, qu'en terme de diversité spécifique. Cependant, un certain nombre de questionnements se pose sur les conséquences des modifications induites par l'urbanisation sur les communautés végétales des espaces herbacés.

---

<sup>1</sup> "Although there is substantial evidence for the value of linear features and other linkages as habitat for plants, there is limited evidence of their role or importance in the dispersal of plants through the landscape" (Bennett, 1998)

L'intégration (ou la préservation) en contexte urbain ou la transformation des habitats herbacés telles que des prairies, associées à d'autres usages que leur usage agricole d'origine, peut permettre la conservation d'une forte diversité d'espèces communes, mais aussi parfois rares et protégées (Kowarik 2011). Cela peut être le cas par exemple de prairies situées dans des parcs anciens (Cornelis et Hermy 2004 ; Maurer *et al.* 2000), de grandes surfaces prairiales associées aux infrastructures aériennes (Fischer *et al.* 2013), d'espaces verts (Rudolph *et al.* 2017) ou de friches (Filibeck *et al.* 2016 ; Muratet *et al.* 2008 ; Bonthoux *et al.* 2014). Cela est particulièrement important, que ce soit lorsque le voisinage des aires urbaines est constitué de paysages ruraux intensifs et biologiquement appauvris (Kowarik 2011) – ces espaces prairiaux apparaissant comme de potentiels cœurs de biodiversité - ou au sein de régions où les prairies environnantes sont considérées comme patrimoniales et riches en espèces (Van der Walt 2014 ; Williams *et al.* 2005 ; Filibeck *et al.* 2016).

Comme énoncé précédemment, le développement urbain peut également influencer sur la fragmentation et la connectivité de ces habitats, et les processus écologiques sous-jacents. Cela va ainsi profondément modifier la structure spatiale des habitats, que ce soit dans leurs formes ou dans leurs agencements (bien que le développement agricole puisse avoir les mêmes conséquences). L'urbanisation va également profondément modifier la matrice environnante, avec des effets potentiels sur la flore des habitats étudiés. Ainsi, Williams *et al.* (2006), étudiant les prairies relictuelles de la région de Melbourne, en Australie, montrent que le type et la structure de la matrice (urbaine dans cette étude) environnant les prairies relictuelles influent sur le risque d'extinctions locales pour les espèces indigènes, alors que les caractéristiques spatiales des prairies (aire et isolation) n'influent pas sur ces espèces. Plusieurs auteurs mettent en avant un accroissement des effets de lisières en contexte urbain (Vallet *et al.* 2010a ; Williams *et al.* 2005) et un accroissement des niveaux de perturbations exogènes. Le développement urbain est également associé à l'implantation de nouveaux types d'occupation et d'usage du sol (comme par exemple les infrastructures linéaires liées aux transports) qui peuvent faciliter la dispersion des espèces et ainsi accroître la connectivité des habitats, que ce soit pour des espèces indigènes (Tikka *et al.* 2000 ; Kowarik et Van der Lippe 2008 ; Penone *et al.* 2012), mais aussi pour des espèces exotiques (Joly *et al.* 2011 ; Kalwij *et al.* 2008). Enfin, certaines études ont montré la façon dont l'urbanisation peut influencer sur d'autres communautés telles que les pollinisateurs (Bates *et al.* 2011 ; Fortel *et al.* 2014). On peut supposer, malgré les difficultés à intégrer ces interactions sur le terrain, que ces modifications de communautés animales peuvent

indirectement impacter certaines espèces, notamment celles en étroite dépendance avec des processus liés à ces organismes (entomogames strictes par exemple).

Ces espaces herbacés sont enfin conditionnés par les actions et usages humains qui en sont fait. Ainsi, la possibilité pour ces habitats herbacés urbains d’abriter une forte diversité d’espèces s’explique souvent par une intensité de gestion relativement faible et stable sur le long terme (Rudolph *et al.* 2017 ; Kowarik 2011), associée à une absence de fertilisation (pas de rendements attendus, politique publique telle que « zéro phyto » en France, lieu public). Cependant, ces espaces peuvent être le lieu d’introduction de nombreuses espèces exotiques qui peuvent interagir avec les communautés, animales ou végétales, en place avec de potentielles conséquences sur les compositions floristiques (Aronson *et al.* 2016). Ainsi, la présence de jardins associés aux habitats résidentiels est susceptible de favoriser la dispersion d’espèces exotiques dans ces espaces (Marco 2008), voire de sélectionner certains traits fonctionnels particuliers (Knapp *et al.* 2012).

Les habitats herbacés apparaissent donc sensibles aux modifications induites par l’urbanisation et représentent ainsi un modèle d’étude particulièrement intéressant pour analyser certains processus écologiques à l’échelle des communautés. Après avoir exposé les raisons qui nous ont conduit à travailler sur ces habitats herbacés, nous allons maintenant exposer les théories, les méthodes et les connaissances apportées par l’écologie du paysage et l’écologie des communautés végétales qui nous permettront d’évaluer la façon dont les facteurs paysagers influencent l’assemblage des communautés végétales de ces habitats.

### 3. Intégration des principes d'écologie du paysage et des communautés végétales pour comprendre la distribution des espèces sous influence urbaine

#### 3.1. Apports des concepts d'écologie du paysage dans l'étude des communautés végétales

##### 3.1.1. Théories d'écologie du paysage

Les théories d'organisation des communautés végétales font apparaître un emboîtement d'échelles spatiales qui, tour à tour, influent sur les processus écologiques (Weiher et Keddy 2001 ; Lortie *et al.* 2004). Les processus aux niveaux les plus fins sont contraints par ceux régissant les niveaux les plus élevés, et la corrélation entre échelles spatiales et temporelles suppose des vitesses de déroulement de ces processus différentes (« théorie de la hiérarchie » : Allen et Starr 1982). Traditionnellement, les travaux des écologues se sont concentrés sur une échelle locale (tache d'habitat) pour expliquer les processus au niveau des populations et des communautés, alors que les biogéographes se sont davantage tournés vers des échelles larges (régionale, continentale, globale) pour étudier les *patterns* spatiaux de distribution des espèces (Burel et Baudry 1999). Les approches menées à l'échelle du paysage sont particulièrement pertinentes pour comprendre certains processus écologiques conduisant à la structure des communautés végétales (Turner *et al.* 1989 ; Pickett et Cadenasso 1995 ; Burel et Baudry 1999). Ces approches s'intéressent aux interactions entre la nature et l'arrangement spatial des éléments formant un paysage et les processus écologiques (Turner 1989). Ces éléments forment une mosaïque composée d'habitats (entité utilisée par un organisme dans son cycle de vie) et d'une matrice hétérogène, c'est-à-dire constituée de milieux plus ou moins hostiles ou perméables à la dispersion des espèces (Burel et Baudry 1999 ; Murphy et Lovett-Doust 2004). Cette approche tire son origine des conséquences écologiques de la fragmentation des habitats (Burel et Baudry, 1999), induisant une destruction, la réduction de la taille et l'isolement des habitats (Fahrig 2003). L'étude de l'effet de la fragmentation du paysage sur les communautés repose sur trois théories principales : la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson 1963), la



théorie des métapopulations (Levins 1969 ; Hanski 1999) et la théorie des méta-communautés (Leibold *et al.* 2004). La première a permis de mettre en relation l'influence d'un paysage fragmenté (iles océaniques et continent) avec la richesse en espèces au sein des fragments, définie à travers des probabilités d'extinction d'espèces (taille des fragments) et de colonisation (distance au continent). La deuxième théorie élargit la première en considérant des échanges possibles entre les populations locales des différents fragments, mettant en avant le rôle important de la dispersion des espèces. La présence d'un continent source n'est plus nécessaire mais l'équilibre entre extinction et colonisation reste le fondement du modèle. Plusieurs concepts émergeront de cette théorie permettant d'expliquer les dynamiques des métapopulations : le modèle « source-puits<sup>1</sup> » (Pulliam, 1988), « l'effet de masse<sup>2</sup> » (Shmida et Wilson, 1985) et « l'effet de sauvetage<sup>3</sup> » (Brown et Kodric-Brown, 1977). Enfin, la théorie des métacommunautés élargit le concept précédent en intégrant l'ensemble des métapopulations présentes dans un paysage donné, échangeant des individus de plusieurs espèces entre fragments. L'étude des métacommunautés interroge donc l'influence relative des facteurs locaux (contrainte et hétérogénéité environnementales, interactions interspécifiques) et des facteurs régionaux (capacité de dispersion et organisation des habitats) pour expliquer la variabilité en termes de composition et de diversités spécifiques (Mouquet et Loreau 2003).

### **3.1.2. Effets de la connectivité sur la flore en contexte urbain**

Les échanges entre les taches d'habitats apparaissent ainsi primordiaux pour analyser des variations en termes de compositions et diversités spécifiques (Mouquet et Loreau 2003). Définis à partir de l'organisation des taches d'habitats et des capacités de dispersion des espèces, la connectivité des habitats permet d'améliorer ces échanges entre taches. La connectivité peut s'évaluer à travers l'agencement et la forme des patchs d'habitats (Fahrig 2003), déterminant ainsi une potentielle connectivité structurelle des habitats (Taylor *et al.* 2006 ; Burel et Baudry 1999). Cette connectivité structurelle, combinée avec les caractéristiques fonctionnelles des

---

<sup>1</sup> Les populations présentes dans des habitats de bonne qualité (taux de croissance positif) peuvent coloniser des habitats de moins bonne qualité (taux de croissance négatif)

<sup>2</sup> Certains individus vont être capables de s'installer dans des habitats défavorables grâce à un fort taux d'immigration de propagules

<sup>3</sup> L'immigration d'individus va compenser les effets d'un taux élevé d'extinction locale dans des habitats moins favorables

espèces, évaluées entre autres par leurs capacités de dispersion entre habitats (Schleicher *et al.* 2011 ; Tremlova *et al.* 2006) et leurs degrés de spécialisation (Bruckmann *et al.* 2010 ; Reitalu *et al.* 2012), détermine la connectivité fonctionnelle (Taylor *et al.* 2006). Les effets de la connectivité et de la fragmentation des habitats sur les espèces végétales ont été plus souvent étudiés pour des habitats forestiers (Jamoneau *et al.* 2012 ; Honnay *et al.* 2002 ; Jacquemyn *et al.* 2003 ; Kolb et dickmann 2005), ou des habitats herbacés à forte valeur patrimoniale (Lafage *et al.* 2015 ; Brückmann *et al.* 2010 ; Piessens *et al.* 2005 ; Cousin 2006). Ces habitats abritent souvent une flore relativement spécialisée d'un point de vue écologique avec, notamment pour les habitats boisés, des capacités de dispersion faibles (Krauss *et al.* 2004 ; Lindborg *et al.* 2012 ; Jamoneau *et al.* 2011). Ces différentes études révèlent cependant des résultats assez contrastés, indiquant des réponses faibles (par ex : Krauss *et al.* 2004) à fortes (ex : Bastin et Thomas 1999). Les habitats herbacés ordinaires n'ont quant à eux reçu que très peu d'attention pour évaluer les conséquences de leur organisation spatiale sur la flore (Muratet *et al.* 2013 ; Hejkal, Buttschardt, et Klaus 2017). De même, alors que ces études ont été majoritairement incluses au sein de paysage ruraux, la transposition aux contextes urbains n'a été que peu réalisée en dépit de leur fragmentation (LaPoint *et al.* 2015 ; McDonnell et Hahs 2013). Ce basculement permet ainsi de mieux comprendre le fonctionnement des communautés floristiques au sein d'habitats homogènes, mais dont les matrices environnantes induisent une augmentation progressive de contraintes et de non-perméabilité. En effet, un certain nombre d'études ont fait état de l'importance de prendre en compte la matrice environnante pour expliquer les processus intra- et inter-fragments (Williams *et al.* 2006 ; Murphy et Lovett-Doust 2004 ; Ricketts 2001), comme par exemple une altération des conditions internes, une augmentation des effets de lisière, une réduction des communautés de pollinisateurs ... Certaines études portant sur la flore de milieux urbains interrogent pourtant le rôle de la connectivité pour ces espèces. Les travaux portant sur des habitats linéaires (bords de route, rails) observent ainsi des liens entre des stations connectées (Penone *et al.* 2012 ; Von der Lippe et Kowarik 2008). Ces espèces végétales qui répondent ainsi fortement à la connectivité des habitats en contexte urbain se présentent comme des espèces se dispersant à des distances intermédiaires (Schleicher, Biedermann, et Kleyer 2011 ; Penone *et al.* 2012). Les espaces herbacés ne présentent pas seulement des structures linéaires, mais également d'autres formes et organisations dans les paysages ruraux et urbains. Il apparaît donc essentiel d'évaluer cette notion de connectivité sur la composition des espèces, au regard notamment de l'influence de l'urbanisation.

### **3.1.3. Homogénéisation et différenciation biotiques en milieu urbain**

Une des conséquences fréquemment citées de l'urbanisation sur la composition des communautés est un processus désigné sous le nom d'homogénéisation biotique (McKinney 2006 ; Kühn et Klotz 2006 ; La Sorte *et al.* 2014). Ce processus d'homogénéisation, qui peut être évalué au niveau taxonomique, génétique ou fonctionnel, est défini comme l'augmentation de la similarité entre des communautés (Olden et Rooney 2006 ; McKinney et Lockwood 1999). Ce processus est déterminé par les taux d'immigration (originellement d'espèces exotiques) et d'extinction des espèces (endémiques ou natives) en réponse aux changements environnementaux impactant les habitats semi-naturels (McKinney et Lockwood 1999). Ces *patterns*, restreints à l'origine au seul remplacement d'espèces endémiques et natives par des espèces exotiques (Olden et Rooney 2006) a été élargi en incluant le remplacement d'espèces spécialistes par des espèces généralistes avec pour conséquences une réduction de la diversité fonctionnelle et une simplification des processus écosystémiques (Clavel, Julliard, et Devictor 2011). L'homogénéisation biotique traduit donc les variations de diversité bêta entre communautés, et correspond aux variations de composition (taxonomique, fonctionnelle, génétique) entre sites. De récentes études ont cependant mis en avant le besoin de découpler dans ces variations de diversité bêta, la part attribuée à des différences de richesses, de celle attribuée à un vrai turnover d'espèces (Baselga 2010 ; Legendre 2014 ; Legendre et De Cáceres 2013).

Les villes induisant des conséquences écologiques similaires à travers le monde (fragmentation, espèces exotiques, destruction d'habitats), il est attendu que celles-ci favorisent toujours le même pool d'espèces qui vont se développer au dépend d'autres espèces. A une large échelle, cette homogénéisation a été mise en évidence à travers la comparaison de listes d'espèces de différentes villes (Kühn et Klotz 2006 ; La Sorte *et al.* 2014), suivant deux modes de remplacement d'espèces. D'une part, les espèces spécialistes sont généralement remplacées par des espèces généralistes. D'autre part, les espèces exotiques tendent à remplacer en milieu urbain les espèces indigènes (McKinney et Lockwood 1999 ; Olden *et al.* 2004).

Cependant, un certain nombre d'études soulignent la complexité de ce processus d'homogénéisation biotique en réponse à l'urbanisation (Aronson *et al.* 2014 ; McKinney 2006). De récentes études ont montré que la contribution des espèces exotiques à ce processus pouvait

différer selon leur temps d'établissement dans une aire d'étude (« *residence time* ») (Lososová *et al.* 2012) ou leur potentiel invasif (Qian et Guo 2010). Les espèces néophytes<sup>1</sup> et faiblement invasives contribuent ainsi à une plus grande diversité bêta dans les environnements urbains suggérant des processus de différenciation biotique (Kühn et Klotz 2006 ; Ricotta *et al.* 2012), alors que l'établissement d'espèces exotiques archéophytes largement distribuées, et montrant un turn-over lent, contribuent à homogénéiser les aires urbaines (La Sorte *et al.* 2014). De même, Zeeman *et al.* (2017) ont récemment mis en évidence l'importance de prendre en compte la fréquence des espèces pour mieux comprendre ce processus. Ils testent ainsi, à travers une étude sur des prairies pré- et post-urbanisation, la façon dont les espèces rares ou largement distribuées, natives ou exotiques, influent sur les similarités de composition. Enfin, plusieurs études ont montré que les estimations de similarité peuvent être dépendantes de l'échelle (Marchetti, Lockwood, et Light 2006 ; Rooney *et al.* 2007), ou de l'habitat auquel l'étude se réfère (Qian et Guo 2010).

A une échelle locale, ce processus a été évalué de façon synchronique en analysant les variations de composition d'un habitat particulier le long d'un gradient urbain-rural. Des études menées à cette échelle concluent sur des processus de différenciation biotique entre les contextes urbains et ruraux (Vallet 2009 ; Bossu *et al.* 2014 ; Brice, Pellerin, et Poulin 2017 ; Qian et Guo 2010). Ce processus de différenciation en contexte urbain est expliqué notamment par une augmentation de la richesse locale accompagnée de l'introduction de nombreuses espèces exotiques (Olden et Poff 2003 ; Bossu *et al.* 2014 ; Brice, Pellerin, et Poulin 2017).

### ***3.2. Principes d'organisation des communautés végétales sous influence urbaine***

#### ***3.2.1. Concepts théoriques d'assemblage des communautés végétales***

L'étude des végétations a très tôt suscité des questionnements quant à la nature des assemblages des espèces végétales. Deux approches ont émergé au début du XXe siècle pour

---

<sup>1</sup> Deux groupes d'espèces sont souvent distingués au sein des espèces exotiques au sens large : les espèces introduites avant la découverte des Amériques (archéophytes) et les espèces introduites après cette date (néophytes).

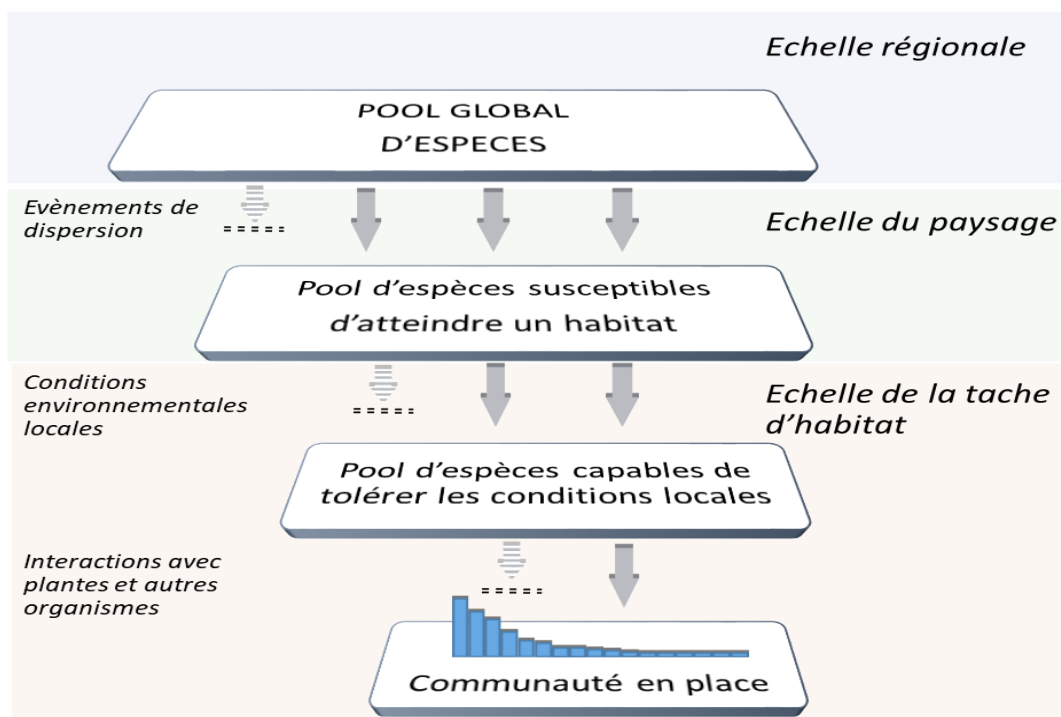
permettre de comprendre ces assemblages en communautés locales (Van der Maarel 2005) et qui restent à l'heure actuelle des sujets d'intenses débats scientifiques (Chase 2014). D'un côté, Clements (1916) avançait que les communautés végétales pouvaient être considérées comme des « super-organismes » définis spatialement et temporellement (successions écologiques et climax) au sein d'entités discrètes. Cette vision se retrouve dans l'approche phytosociologique, développée notamment en Europe par Braun-Blanquet, se basant sur des relevés permettant de définir et de classer des phytocénoses comme des « ensembles de végétation au sein d'un environnement uniforme, présentant une composition floristique et une structure homogène qui la distinguent des végétations environnantes » (Van der Maarel 2005). Une seconde approche développée par Gleason (1926) abordait une vue « individualiste » des espèces végétales, dans laquelle les communautés végétales résultent de l'assemblage d'espèces distribuées individuellement et de façon continue le long de gradients environnementaux, dans la limite de leurs tolérances à ces conditions. Les travaux de Gleason (1926) ont été largement prolongés par la suite par Curtis (1959) et Whittaker (1960, 1965) qui consolidaient cette théorie dans laquelle les communautés végétales étaient vues sur un continuum le long de gradients.

Selon ces deux théories et les travaux qui en découlèrent, l'assemblage des espèces en communautés, qu'elles soient définies de façon discrète ou continue, résulte potentiellement de l'interaction des espèces avec leurs environnements abiotiques (Clements, 1916 ; Chase et Leibold 2003), des interactions avec les autres espèces présentes (Diamond 1975 ; MacArthur et Levins 1964), du potentiel global d'espèces (Diamond 1975), d'une structure spatiale (Leibold *et al.* 2004) ainsi que de mécanismes stochastiques (Gleason 1926 ; Hubbell 2001). Ces différents processus ont ainsi été formalisés initialement par Diamond (1975) sous la notion de « règles d'assemblages » permettant de mieux comprendre la coexistence des espèces au sein des communautés. De nombreux concepts et théories ont permis de progresser dans la compréhension des processus écologiques régissant l'assemblage des communautés végétales.

### **3.2.2. *Modèle des filtres hiérarchiques et structure de la communauté***

Ces règles d'assemblage ont été synthétisées et conceptualisées comme une succession hiérarchique de filtres abiotiques et biotiques excluant les espèces (ou de façon plus réaliste,

augmentant leur probabilité d'être exclues) à partir du pool régional d'espèces pour former les communautés végétales en place (Keddy 1992 ; Lortie *et al.* 2004 ; Gotzenberger *et al.* 2012 ; Weiher et Keddy 2001) (Figure 1). Les contraintes de dispersion vont constituer le premier filtre à l'échelle du paysage et vont être déterminées autant par des événements purement stochastiques que par des facteurs facilitant ou défavorisant la dispersion des espèces (vecteurs, distances au site). Les conditions environnementales locales (pH, température, niveau de perturbations, disponibilité des ressources, ...) vont constituer un deuxième filtre excluant les espèces incapables de tolérer ces conditions ; elles déterminent les espèces capables de s'installer localement. Enfin, au sein d'une tache d'habitat, les interactions biotiques vont constituer un dernier filtre, restreignant le pool d'espèces à la communauté en place. On peut ajouter d'autres processus se déroulant à l'échelle locale qui peuvent également influencer sur la structure des communautés en place, en modulant l'abondance de certaines espèces : effets de facilitation, effet de priorité, processus historiques ... (Grime 1998 ; Chase 2003). Cet arrangement des espèces révèle souvent une distribution particulière des espèces<sup>1</sup>, illustrée



**Figure 1: représentation schématique du modèles des filtres qui conditionne l'assemblage des communautés végétales (inspiré des schémas de Lortie *et al.* 2004)**

<sup>1</sup> Différents types de distribution ont été identifiées (log-normale, géométrique, logarithmique ou « broken stick ») selon le type de milieux étudiés (contraintes, disponibilité des ressources...) et la distribution des espèces (ordre, répartition, ...). La première distribution, log-normale, est interprétée comme étant la conséquence des effets d'un grand nombre de facteurs environnementaux sur l'abondance des espèces, et est la plus couramment décrite (Garnier et Navas 2013).

notamment par la courbe rang-abondance (Whittaker 1965), dans laquelle un faible nombre d'espèces a une contribution majeure à la biomasse, au recouvrement ou au nombre d'individus qui constituent la communauté étudiée alors qu'un grand nombre d'espèces reste rares et peu abondantes (Whittaker 1965). Un second processus de filtre d'interactions biotiques à l'échelle des communautés en place, agit ainsi simultanément aux filtres hiérarchiques décrit précédemment, et détermine quelles espèces ont la plus forte probabilité d'être dominantes au sein d'une communauté (Cingolani *et al.* 2007 ; Keddy 1992).

Cependant, ce modèle synthétique permettant de comprendre l'assemblage des communautés, depuis un pool global d'espèces jusqu'à une communauté en place au sein d'une tache d'habitat, ne fait pas ressortir explicitement les facteurs anthropiques qui dominent dans les écosystèmes urbains (Aronson *et al.* 2016). En effet, les modifications induites par l'urbanisation peuvent interférer avec les différents filtres hiérarchiques décrits ci-dessus induisant un assemblage des communautés différent (Vallet 2009). Il apparaît donc intéressant d'évaluer la manière avec laquelle ces filtres biotiques et abiotiques agissent sur les communautés des espaces herbacés, et de mettre en lumière, plus particulièrement, l'influence des modifications induites par l'urbanisation.

### **3.2.3. L'urbanisation vue comme une série de filtres**

Le développement urbain modifie profondément les paysages et les *patterns* de biodiversité associée, que ce soit à l'échelle de la ville, à l'interface rural-urbain, mais également à des échelles plus larges en raison de l'empreinte écologique des villes (Grimm *et al.* 2008 ; Kowarik 2011). Ces modifications, qui peuvent être subites ou lentes, temporaires ou permanentes, résultent de la combinaison d'un ensemble de facteurs environnementaux et sociaux en lien avec l'aménagement du territoire au sens large (agriculture par exemple), mais également de spécificités propres au contexte urbain (Williams *et al.* 2009). Williams *et al.* (2009) et, plus récemment, Aronson *et al.* (2016) précisent ces facteurs agissant comme des filtres associés au milieu urbain, susceptibles de modifier la composition floristique.

L'urbanisation entraîne la transformation d'habitats initialement présents en ville. Cette transformation d'habitats ne touche pas l'ensemble des milieux présents, et leurs espèces associées, de façon homogène (Kowarik 2011 ; Williams *et al.* 2009). Par exemple, les espèces

associées aux zones humides ainsi qu'aux habitats oligotrophes sont particulièrement impactées par le développement urbain du fait des atteintes considérables faites sur ces milieux (Knapp *et al.* 2010 ; Zhao *et al.* 2010). La vulnérabilité des espèces à l'urbanisation peut ainsi différer selon leur degré de spécialisation à un type d'habitat particulier. De même, alors que la transformation d'habitats peut engendrer une perte nette, le développement urbain peut également générer de nouveaux espaces à caractère naturel (« *novel ecosystem* » *sensu* Hobbs *et al.* (2006), « *novel urban ecosystem* » *sensu* Kowarik (2011)), formant ainsi, avec les habitats relictuels urbains, un gradient de nature (« *the four natures approach* » Kowarik 2005, 2011). Ces nouveaux espaces reflètent divers niveaux de transformation d'habitats, d'intervention humaine et d'histoire, mais peuvent supporter une forte biodiversité et avoir une certaine valeur patrimoniale dans certains contextes (Kowarik 2011). Le développement urbain engendre également une augmentation de la fragmentation des patchs d'habitats (Grimm *et al.* 2008 ; Cadenasso *et al.* 2007). Les taches d'habitats en milieu urbain sont ainsi de plus petite taille et plus isolées (Hahs et McDonnell 2006 ; Williams *et al.* 2009). Cette fragmentation, selon les théories d'écologie du paysage précédemment citées, est susceptible d'affecter, à l'échelle du paysage, la capacité des espèces à se maintenir dans cet environnement urbain. Les activités humaines liées à l'urbanisation tendent également à modifier les conditions environnementales (Williams *et al.* 2009 ; Grimm *et al.* 2008). Cela se traduit ainsi par des niveaux de pollution souvent plus élevés (Grimm *et al.* 2008 ; Lovett *et al.* 2000), des altérations des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des sols (Pickett *et al.* 2011) associés à des températures plus élevées dues à l'îlot de chaleur urbain (Oke 1973 ; Landsberg 1981). Enfin, les préférences humaines constituent un filtre important dans la distribution et répartition de la flore en contexte urbain. De par ses choix en termes de gestion, d'esthétisme, de normes ou de cultures, l'Homme contraint l'établissement et la dynamique d'espèces végétales (ou animales), influençant ainsi fortement l'assemblage des communautés (Aronson *et al.* 2016). Par exemple, le choix de certains végétaux exotiques pour l'ornement de jardins ou parterres peut, à l'échelle d'une ville ou d'un quartier, renforcer la pression de propagules et ainsi favoriser l'installation spontanée d'espèces potentiellement invasives (Marco *et al.* 2008 ; Knapp *et al.* 2012).



### 3.3. Approche fonctionnelle en écologie des communautés

#### 3.3.1. Les traits fonctionnels et leur intérêt en écologie végétale

Parallèlement à l'approche taxonomique couramment utilisée en écologie végétale, et reposant sur l'identité même des espèces, l'utilisation d'une approche basée sur les traits fonctionnels a favorisé un renouveau en écologie des communautés végétales (Garnier et Navas 2012 ; Cadotte *et al.* 2015 ; McGill *et al.* 2006), offrant des perspectives plus larges que celle abordées à travers l'approche taxonomique classique. Les défenseurs de cette approche y ont vu notamment la possibilité de comparer des communautés appartenant à des flores différentes (c'est-à-dire éloignées géographiquement et phylogénétiquement, ou de milieux différents) et d'apporter par conséquent une interprétation plus fine des processus sous-jacents à l'assemblage des espèces. Ainsi, les processus écologiques, par exemple ceux favorisant progressivement les espèces les plus adaptées à partir d'un pool global d'espèces, peuvent être évalués à travers une sélection d'un ensemble de traits fonctionnels (Bello *et al.* 2013) (cf. **Encadré 4**).

La diversité fonctionnelle, par analogie avec la diversité spécifique, a été définie comme l'étendue des différences fonctionnelles des espèces composant une communauté (Tilman 2001). Par analogie avec la théorie des niches de Hutchinson, Rosenfeld (2002) la définit comme la distribution des espèces au sein d'un espace multidimensionnel, dans lequel les axes représentent des caractéristiques fonctionnelles. Cette diversité fonctionnelle peut se décliner en 3 composantes (Mason *et al.* 2005) : la richesse fonctionnelle (la gamme de valeurs de traits dans une communauté), l'équitabilité (la régularité de distribution des valeurs de traits dans ce volume) et la divergence (l'inégalité de distributions des valeurs de traits) (Garnier et Navas 2013). Ces indices apparaissent intéressants pour évaluer le fonctionnement d'un écosystème ou certains processus d'assemblage des espèces (Mason *et al.* 2013 ; Petchey et Gaston 2002 ; Mason et de Bello 2013 ; Mouillot *et al.* 2013). Cependant, ces indices intégrateurs requièrent une bonne connaissance *a priori* des liens entre traits et processus, et reste malgré tout potentiellement dépendant du nombre et des corrélations entre traits (Lefcheck, Bastazini, et Griffin 2015). Etant davantage intéressé par les changements induits par l'urbanisation sur l'ensemble de la communauté, cette thèse se concentre davantage sur des variations de traits (ou groupes de traits) et de composition fonctionnelle.

#### **Encadré 4 : définition et caractéristiques des traits fonctionnels**

Un trait fonctionnel est défini comme « toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau d'un individu, de la cellule à l'organisme entier, sans qu'il soit fait référence à aucun autre niveau d'organisation ni à aucun facteur du milieu » (Violle *et al.* 2007). Ces traits se distinguent généralement en deux ensembles analogues : d'un côté les fonctions, ou « *hard trait* » (*sensu* Weiher *et al.* 1999 ; Hodgson *et al.* 1999) moins facilement accessibles et mesurables mais ayant un lien direct avec un mécanisme fonctionnel spécifique (exemple : fécondité, distance de dispersion, croissance, aptitude à la compétition ...) (Garnier et Navas, 2013 ; Lavorel et Garnier, 2002) ; de l'autre les marqueurs fonctionnels, ou « *soft traits* », plus facilement mesurables, notamment sur un grand nombre d'individus, et corrélés avec les fonctions évoquées ci-dessus (ex : masse des graines, surface spécifique foliaire, hauteur, ...).

Ces traits, qualitatifs (ex : plante annuelle, bisannuelle ou pérenne) ou quantitatifs (ex : hauteur d'une plante) sont caractérisés par des valeurs dont les attributs, définis comme la modalité prise par un trait en un lieu et un instant donnés, peuvent varier selon les conditions du milieu (on parle alors de « traits de réponse » (Lavorel et Garnier, 2002)), au cours du temps (variations journalière, saisonnière ou ontogénique par exemple), mais également entre les différents individus qui composent la population sur laquelle un trait fonctionnel est évalué (Garnier et Navas, 2013).

On peut noter ici que certaines caractéristiques des plantes, en rapport avec des facteurs du milieu sont souvent utilisées dans les études couplant approche fonctionnelle et écologie des communautés. On peut citer par exemple les valeurs d'Ellenberg (Ellenberg, 1988), repris par la suite par Hill (1999) en Grande Bretagne ou Julve (2015) en France, mais également d'autres indices telles que le degré d'hémérobie (Kowarik 1990), d'urbanité (Klotz 1990) ou de résistance à certaines pressions telles que le pâturage, la sécheresse (Kuhn *et al.* 2002), ou encore les stratégies de Grime (*Competitive – Stress-tolerant – Ruderal*) (Grime 1988). Ces caractéristiques, nommées « performance écologique » ou « préférence écologique » (Violle *et al.* 2007), décrivent la réponse de la performance des espèces à certaines variables environnementales et représentent davantage un optimum en relation aux facteurs du milieu. Cette performance correspond le plus souvent à un ensemble de traits synthétisés pour un facteur donné (Garnier et Navas 2002).

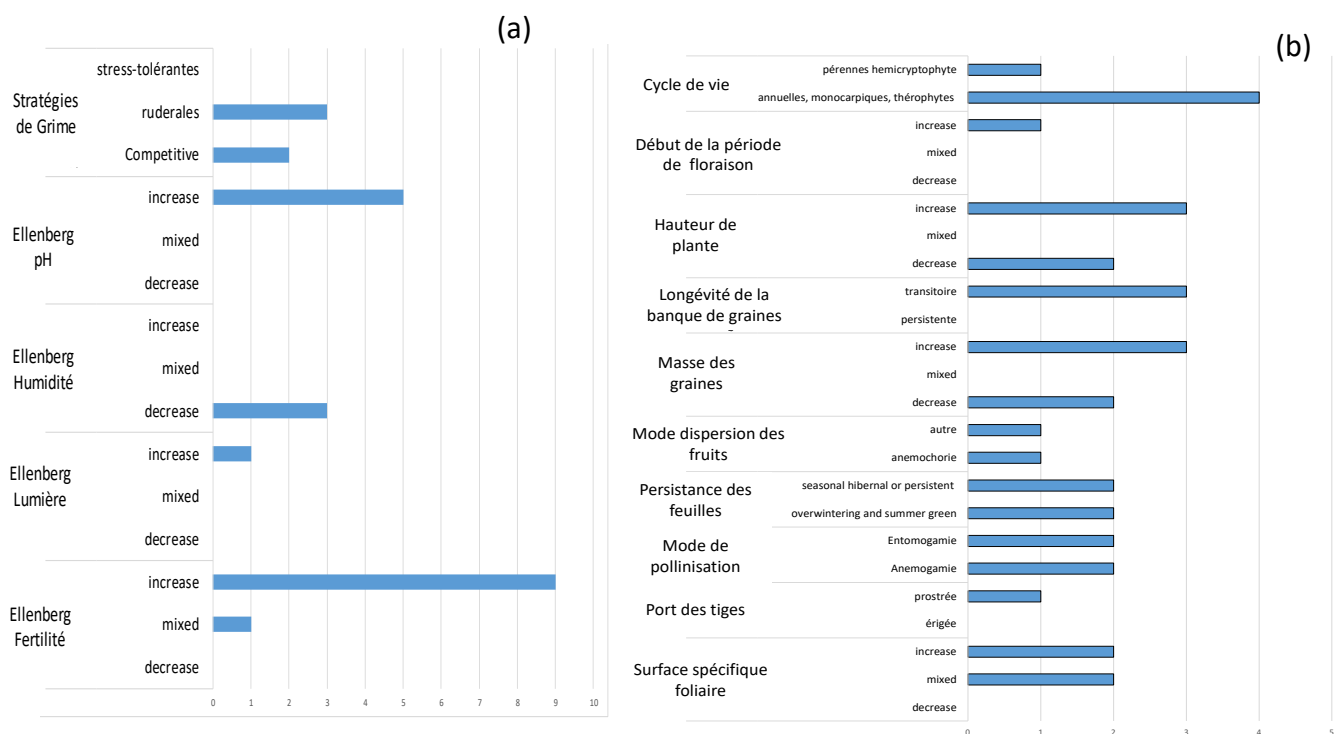
### **3.3.2. Composition fonctionnelle des communautés végétales en milieu urbain**

Du fait que les environnements urbains partagent un grand nombre de caractéristiques communes, il est attendu que ces environnements particuliers agissent également comme un filtre sélectif à l'échelle des traits fonctionnels (Aronson *et al.* 2016 ; Williams *et al.* 2009). Les distributions contrastées des espèces en lien avec divers degrés d'urbanisation ou de

perturbation ont permis très tôt de classer les espèces sur la base de leurs réponses aux activités humaines (échelle d'hémérobie : Kowarik 1990– échelle d'urbanité : Klotz 1990 – *adapter, éviter, exploiter* : Blair 2001 ; McKinney 2002). Malgré l'intérêt de ces classifications (espèces indicatrices par exemple), elles ne permettent pas de déterminer les processus écologiques sous-jacents ainsi que les réponses des espèces aux contraintes exercées par l'urbanisation (Williams *et al.* 2009).

La mise en relation des traits fonctionnels avec les environnements urbains a été réalisée sur deux échelles, d'une part à des échelles larges (globale ou régionale) en considérant des variations à l'échelle des flores (toutes espèces confondues), et d'autre part à des échelles locales en analysant des changements au sein de certaines communautés végétales. Dans le premier cas, ces études se sont basées sur des comparaisons de contextes ruraux ou urbains (Knapp *et al.* 2008, 2009 ; Thompson et McCarthy 2008 ; Hill, Roy, et Thompson 2002) ou des comparaisons de données floristiques anciennes et actuelles (Duncan *et al.* 2011 ; Palma *et al.* 2017 ; Chocholoušková et Pyšek 2003). Ces dernières définissent ainsi des espèces qui se sont maintenues dans un lieu tout au long de son urbanisation, des espèces qui ont colonisé un lieu avec l'urbanisation, et des espèces qui ont disparu suite à cette urbanisation. Dans la deuxième approche, c'est-à-dire au sein d'un même habitat distribué le long de gradients urbain-rural, les travaux ont pris en compte le rôle potentiel du filtre lié à la préférence des espèces pour certains habitats (et ainsi le rôle du filtre lié à la transformation des habitats : Williams *et al.* 2009) en restreignant leurs études à l'échelle d'une communauté. Par exemple, les zones humides (incluant marais, tourbières, mangroves, ...) ou les milieux oligotrophes sont des habitats particulièrement impactés, directement ou indirectement, par l'urbanisation. Cette transformation d'habitats élimine ainsi un certain nombre d'espèces, et leurs traits associés (Knapp *et al.* 2010 ; Thompson et McCarthy 2008). Cette approche peut ainsi permettre d'apporter des éclairages plus fins sur des processus écologiques, en limitant les processus de filtres sur les traits fonctionnels (ou les valeurs de ces traits) réellement présents dans la communauté (Williams, Hahs, et Vesk 2015). Ces études apparaissent cependant relativement rares et portent davantage sur des habitats boisés (Vallet *et al.* 2010b ; Schwoertzig *et al.* 2016) ou sur des habitats patrimoniaux (prairies calcaires sèches : Albrecht et Haider 2013 ; prairies tempérées : Williams *et al.* 2005).

Dans ces études, un certain nombre de traits fonctionnels ont mis en exergue la capacité des espèces à s'adapter aux modifications environnementales urbaines (Figure 2). Les espèces favorisées en contexte urbain sont des espèces souvent héliophiles, ayant des préférences écologiques pour des milieux sec, alcalins et plutôt fertiles (Vallet *et al.* 2010b ; Thompson et McCarthy 2008 ; Godefroid, Monbaliu, et Koedam 2007 ; Williams, Hahs, et Vesk 2015). Elles apparaissent également adaptées à un certain niveau de perturbation en raison notamment de leur cycle de vie annuelle, rudérales (Hill, Roy, et Thompson 2002). Il demeure néanmoins, pour un grand nombre de traits, des divergences quant aux liens entre les différentes modalités des traits et l'environnement urbain. Ces divergences peuvent s'expliquer par des processus différents régissant la distribution des espèces entre les habitats étudiés. Par exemple certains traits qualifiés d'urbains au sein de boisements correspondent également à des traits caractéristiques de bois récents, de petite taille et isolés (Vallet 2009). De même, certains traits peuvent également refléter certains aspects sociaux, comme les pratiques de jardinage dans les jardins privés (Loram *et al.* 2008 ; Politi Bertoncini *et al.* 2012), les effets de voisinage à l'échelle d'une ville ou d'un quartier (« *neighbour mimicry effect* » : Goddard, Dougill, et Benton 2010), voire certaines modes (exemple des graminées ornementales : *Miscanthus sp.*, *Pennisetum sp.*, *Stipa sp.* ...).



**Figure 2: fréquences des réponses de traits fonctionnels au gradient ville-campagne dans la bibliographie parmi 12 articles scientifiques. Le graphique (a) concerne des stratégies et préférences écologiques des espèces. Le graphique (b) concerne des traits fonctionnels proprement dit.**

### **3.3.3. Prise en compte de la variabilité intraspécifique dans l'étude des traits fonctionnels en contexte urbain**

#### Contribution de la variabilité spécifique à la variabilité fonctionnelle totale

De récentes études ont mis en lumière l'importance de considérer la part relative de la variabilité fonctionnelle intraspécifique par rapport à la variabilité interspécifique dans l'étude des effets des variations environnementales sur les communautés (Lajoie et Vellend, 2015 ; Lepš *et al.* 2011 ; Kitchenin *et al.* 2013 ; Albert *et al.* 2010 ; Violle *et al.* 2012). En effet, lorsque l'on étudie la réponse de la composition des traits fonctionnels aux variations environnementales, les changements peuvent être attribués :

- D'une part à un changement de composition (*species turnover*). Dans ce cas, les traits fonctionnels relatifs à chacune des espèces étudiées sont considérés comme constants et l'environnement local va agir comme un filtre qui va plus ou moins sélectionner certains traits adaptés aux conditions locales. Cette approche est notamment utilisée dans les analyses multi-tableaux de type RLQ (Doledec *et al.* 1996 ; Dray et Legendre 2008) dans lesquelles la variabilité intraspécifique est considérée comme négligeable par rapport à la variabilité interspécifique (Garnier *et al.* 2001 ; Weiher *et al.* 2011).

- D'autre part, à des variations des attributs au sein d'une espèce (par exemple, la composition spécifique reste la même le long d'un gradient de fertilité mais les individus sont plus grands au sein des habitats riches en nutriments (Lepš *et al.* 2011)). Cette variabilité peut être attribuée à deux mécanismes complémentaires que sont la variabilité génétique et la plasticité phénotypique (Garnier et Navas, 2012 ; Albert *et al.* 2011).

#### Analyse des modifications induites par l'environnement urbain sur certaines espèces

A notre connaissance aucune étude à ce jour n'explore, au niveau des communautés, la variabilité intraspécifique de traits fonctionnels en réponse aux conditions environnementales induites par l'urbanisation alors que de nombreuses études portant sur d'autres gradients environnementaux ont récemment démontré l'importance de la prendre en compte pour mieux comprendre les processus d'assemblage des communautés. La prise en compte de cette variabilité apparaît d'autant plus intéressante du fait de la publication récente d'un certain nombre d'études portant sur les capacités adaptatives des populations confrontées aux environnements urbains (Alberti 2015 ; Johnson *et al.* 2015 ; Donihue et Lambert 2014 ; Cheptou

*et al.* 2017). En effet, parallèlement à la notion d'adaptabilité (« *adaptedness* »), selon laquelle certaines espèces sont plus à même, de par leurs traits fonctionnels, de tolérer et de survivre à des conditions environnementales locales, McDonnell et Hahs (2015) discutent de la notion d'adaptation (« *adaptation* ») permettant aux organismes de modifier temporairement ou définitivement leur phénotype de manière à être plus adaptés à de nouvelles conditions environnementales. Cette dernière notion est de plus en plus documentée (Alberti 2015 ; Donihue et Lambert 2014 ; Cheptou *et al.* 2017 ; Johnson *et al.* 2015), notamment pour les espèces animales, où sont illustrées des modifications phénotypiques et génotypiques en relation avec les contraintes exercées par les environnements urbains (réponses comportementales, réponses hormonales et immunitaires, réponses induites par la lumière artificielle ou le bruit, ...). Cependant, il y a aujourd'hui peu d'études traitant spécifiquement de la capacité adaptative des plantes aux environnements urbains (McDonnell et Hahs 2015). Ces travaux, portant sur des modifications à l'échelle de populations d'une espèce modèle, ont mis en évidence certaines variations phénotypiques d'ordre génotypiques, selon que ces organismes soient issus de populations urbaines ou rurales. Ainsi, Cheptou *et al.* (2008) ont mis en évidence chez une Astéracées annuelle *Crepis sancta*, que le ratio entre le nombre de graines non-dispersibles et le nombre de graines produites est significativement plus élevé au sein de taches d'habitats isolées en contexte urbain par rapport à des populations non fragmentées en milieu rural – ces dernières ayant une probabilité plus faible d'établissement en contexte urbain. Yakub et Tiffin (2017) ont évalué les différences de 8 traits fonctionnels (en rapport avec la phénologie, la taille et le succès reproducteur), sur des individus issus de populations rurales ou urbaines d'une Brassicacées annuelle, *Lepidium virginicum*. Un protocole expérimental (*common garden*) a pu mettre en lumière des adaptations phénotypiques d'ordre génotypiques confirmant ainsi des potentiels adaptatifs des plantes en réponse aux contraintes exercées par des environnements urbains. Ces deux études évaluent la façon dont des différences peuvent être observées à l'échelle de populations végétales. Ces études montrent que la répétabilité et la consistance des réponses fournissent des évidences plus fortes de la capacité adaptative des espèces au contexte urbain, mais dont la transposition au niveau des communautés reste inexplorée.

Prise en compte de cette variabilité intraspécifique pour l'étude des communautés prairiales en contexte urbain

Certains traits ont fait l'objet de nombreux travaux, en majorité en dehors de contextes urbains, mais dont la sensibilité vis-à-vis de facteurs environnementaux laisse à penser de potentielles réponses en réponse aux modifications induites par les villes. C'est notamment le cas de la hauteur maximale, la surface spécifique foliaire et la phénologie des espèces.

La hauteur maximale d'une plante est un trait largement adopté dans un grand nombre d'études en écologie comparative (Garnier et Navas 2012) en raison de l'implication de ce trait dans les stratégies de compétition et d'acquisition des ressources. Ainsi, la hauteur élevée d'une plante confère un avantage compétitif à travers l'accès à la lumière, l'acquisition de ressources (carbone, eau), une dissémination de graines plus efficaces (Westoby *et al.* 2002). Les études menées en écologie urbaine ont souvent montré une relation positive entre la hauteur des plantes et le niveau d'urbanisation (Thompson et McCarthy 2008 ; Williams, Hahs, et Vesk 2015). Les variations de ce trait fonctionnel peuvent être mises en relation avec un gradient croissant de fertilité (la fertilisation favorisant les espèces plutôt grandes, et les espèces ayant une hauteur plus grande en condition fertile : Lepš *et al.* 2011)

La surface spécifique foliaire (surface d'une face foliaire divisée par la masse foliaire sèche) est un trait largement étudié dans les analyses comparatives de par ses liens étroits avec la vitesse relative de croissance des espèces (« *Relative Growth Rate* » : Poorter *et al.* 2009) et le syndrome économique foliaire (« *leaf economics spectrum* » : Wright *et al.* 2004) traduisant les stratégies d'acquisition et de conservation de ressources (Garnier et Navas 2012). Les études analysant le rôle des environnements urbains sur la distribution des plantes ont observé des corrélations positives entre ce trait fonctionnel et les changements induits par l'urbanisation (Thompson et McCarthy 2008 ; Knapp *et al.* 2009 ; Vallet *et al.* 2010b). Les modifications induisant un accroissement de la disponibilité en nutriments (Cornelissen *et al.* 2003 ; Ordoñez *et al.* 2009 ; Poorter *et al.* 2009) ou des perturbations (Garnier *et al.* 2007 ; Bouchet, Cheptou et Munoz 2017) pourraient ainsi expliquer ces corrélations positives.

Enfin la phénologie des espèces est un trait encore peu utilisé dans les études portant sur des variations intraspécifiques mais dont l'étude demeure essentielle au regard de la niche temporelle des communautés (Chuine 2010 ; Cleland *et al.* 2006 ; Craine *et al.* 2012).

### **3.3.4. La phénologie en lien avec urbanisation**

Les liens entre phénologie et environnement urbain sont cependant nombreux, reflétant les modifications climatiques (température notamment (Oke 1987 ; Landsberg 1981)). Ce phénomène a été largement étudié durant ces dernières décennies notamment pour anticiper les potentiels impacts du changement climatique (Buyantuyev *et al.* 2012). En effet, une des méthodes permettant de valider un potentiel changement climatique est d'étudier la phénologie des espèces. La température étant un des principaux facteurs agissant sur les différentes phénophases des espèces (Neil et Wu 2006), les suivis sur le long terme de la phénologie de la végétation (Fitter et Fitter 2002 ; Hepper 2003) ou l'utilisation d'herbiers anciens (Primack *et al.* 2004 ; Miller-Rushing, Inouye, et Primack 2008) permettent d'étudier une part des perturbations du changement climatique sur la biodiversité.

Ainsi, un nombre important d'études reportent l'avancée dans le développement phénologique en relation avec l'urbanisation (synthèse bibliographique : Neil et Wu 2006 ; Jochner et Menzel 2015). Ce processus a été très documenté à l'échelle de continents ou d'écosystèmes pour lesquelles sont observées des relations étroites entre le développement de la végétation et l'îlot de chaleur urbain (Zhang *et al.* 2004 ; Schwartz et Reiter 2000 ; Elmore *et al.* 2012 ; Dallimer *et al.* 2016). De même, l'avancée de la phénologie pour des espèces à floraison précoce (espèces vernalles) a été très étudié, notamment au sein de grandes métropoles (Roetzer *et al.* 2000 ; Jochner *et al.* 2013 ; Mimet *et al.* 2009). Il subsiste néanmoins un manque de connaissances à des échelles fines sur les modifications phénologiques possibles le long d'un gradient d'urbanisation, notamment pour des espèces à floraison plus tardives (Daniel et Lecamp 2004).



## 4. Problématique générale de la thèse

---

En dépit des nombreux travaux analysant l'influence des modifications induites par les environnements urbains sur la distribution de la flore, peu d'études ont basé spécifiquement leur approche sur un type d'habitat homogène réparti le long d'un gradient urbain-rural défini au sein de plusieurs aires d'étude. En particulier, les espaces herbacés, gérés de façon extensive et présentant habituellement une large proportion d'espèces ordinaires, généralistes, n'ont reçu que très peu d'attention. De même, les environnements urbains induisent des modifications à l'échelle locale, mais également à l'échelle plus large du paysage et dont les conséquences restent peu évaluées pour ce type d'espaces. Ainsi, mettre en relation la distribution des espèces avec des variations de contextes paysagers peut permettre d'observer des changements plus larges. Enfin, l'approche par les traits fonctionnels a permis de mettre en lumière certains mécanismes plus fins. La transposition de cette approche sur nos espaces d'étude peut permettre d'alimenter ce corpus de réflexion autour des différents filtres et processus pour expliquer certains processus écologiques conduisant à la structuration des communautés végétales urbaines.

Cette thèse s'inscrit au sein du programme de recherche URBIO regroupant des équipes de recherches de différentes disciplines réunies autour du thème commun de la biodiversité des aires urbaines, dont l'objectif principal est d'améliorer la compréhension du fonctionnement de la biodiversité dans les espaces urbanisés (Annexe I).

Plus précisément, l'objectif de ce travail de thèse est de comprendre l'influence des facteurs paysagers sur la distribution de la flore des habitats herbacés, en se basant sur une complémentarité d'approches, taxonomiques et fonctionnelles, au niveau des populations ou des communautés. Après avoir détaillé les méthodologies générales d'échantillonnage (chapitre 1), ce travail de thèse se déclinera autour des deux approches suivantes qui seront traitées en deux chapitres :

## **Chapitre 2 : Quelle est l'influence des contextes paysagers, en particulier du gradient urbain-rural et de la connectivité des habitats herbacés sur la distribution de la flore et l'assemblage des communautés ?**

Cette approche se déclinera en 3 sous parties :

- La première partie vise à analyser les variations d'une liste d'espèces communes des espaces herbacés et largement distribuées à l'échelle régionale au sein d'un type de milieu relativement homogène : les bords de routes (article 1).
- D'autres types d'espaces peuvent également présenter une végétation prairiale. On peut alors analyser la contribution des différents types de milieux herbacés inventoriés sur la diversité floristique de cet habitat prairial. De même, les résultats observés quant aux variations de composition et diversité taxonomiques selon les différents contextes paysagers sont-ils similaires entre les types de milieux étudiés (Article 2).
- Cette partie s'attachera à analyser si les variables paysagères permettent d'expliquer les différentes facettes de diversité taxonomiques (alpha, bêta, gamma) au sein des différentes fenêtres paysagères inventoriées. De plus, l'analyse de la similarité de composition entre ces fenêtres établies selon un gradient urbain-rural nous permettra d'évaluer si les espèces présentes au sein des habitats herbacés participent au processus d'homogénéisation ou de différenciation biotique des milieux urbains (article 3).

## **Chapitre 3 : Les variations potentielles de traits fonctionnels en lien avec le gradient urbain-rural permettent-elles d'expliquer plus précisément la structuration des communautés le long d'un gradient urbain-rural ?**

Cette approche se déclinera en 3 sous parties :

- La première partie va analyser la façon dont les traits fonctionnels permettent d'expliquer la distribution des espèces en lien avec la structure du paysage. En considérant également la structure des communautés, définie à travers

l'abondance des espèces à une échelle locale, et leur fréquence à une échelle régionale, nous évaluerons si les *patterns* identifiés sont similaires selon ces deux modalités (article 4).

- Prenant en compte les espèces les plus abondantes dans nos communautés, cette partie vise à évaluer si les processus de sélection de 3 traits faite à l'échelle des communautés (hauteur des plantes, surface spécifique foliaire et phénologie) sont renforcés par des variations de ces mêmes traits au niveau intraspécifique. Nous évaluerons dans un même temps la contribution de la variabilité intraspécifique sur la variabilité fonctionnelle totale pour ces trois traits (article 5).
- Une dernière analyse portant sur une espèce particulière, le lierre, nous permettra d'évaluer si les variations phénologiques communément observées au sein d'espèces vernalles (avancement de floraison) en relation avec le climat urbain peuvent être mises en évidence pour une espèce à floraison automnale ?

# Chapitre 1 : Méthodologie générale

---



## 1. Présentation des sites d'étude

---

Plusieurs publications récentes ont souligné les avancées et limites des connaissances apportées par le corpus d'études réalisées en écologie urbaine (McDonnell, Hahs et Breuste 2009 ; McDonnell et Hahs 2013 ; Pickett et Cadenasso 2017). Elles ont notamment souligné l'intérêt de mener des études sur plusieurs villes afin de pouvoir généraliser plus amplement les résultats obtenus et de s'affranchir de cas particuliers. En effet, la grande majorité des études porte sur un ou plusieurs gradients d'urbanisation, centrée sur une seule aire urbaine (McDonnell *et al.* 2009). Cette approche comparative nécessite cependant de restreindre l'influence des caractéristiques environnementales (climat, topographie, géologie, ...) dans lesquelles sont inclus les territoires d'étude (McDonnell *et al.* 1997). La prise en compte de ces caractéristiques est importante dans l'étude des communautés herbacées pour lesquelles les relations entre les facteurs abiotiques et les distributions des espèces sont particulièrement fortes. Cette étude a été menée sur trois aires urbaines de l'ouest de la France (région Pays de la Loire) qui sont les agglomérations de Nantes Métropole, Angers Loire Métropole et La Roche-sur-Yon Agglomération. Une portion de chacun de ces territoires est étudiée plus précisément (portion centre/nord pour Nantes, portion centre/nord-ouest Angers, Centre/Est pour La Roche-sur-Yon) (Figure 3) de façon à limiter l'effet des facteurs pouvant interférer dans la réponse des assemblages d'espèces aux contextes paysagers. Les trois territoires d'étude présentent l'avantage de se situer au sein du même contexte biogéographique, le secteur franco-atlantique (Dupont 1990), en particulier au sein du sous-secteur armoricain ([www.cbnbrest.fr](http://www.cbnbrest.fr)). Enfin, ces trois aires urbaines de taille moyenne, comparativement aux métropoles et mégalo-poles faisant souvent l'objet d'études en écologie urbaine, présentent des similitudes en termes de dynamiques et de paysages ruraux.

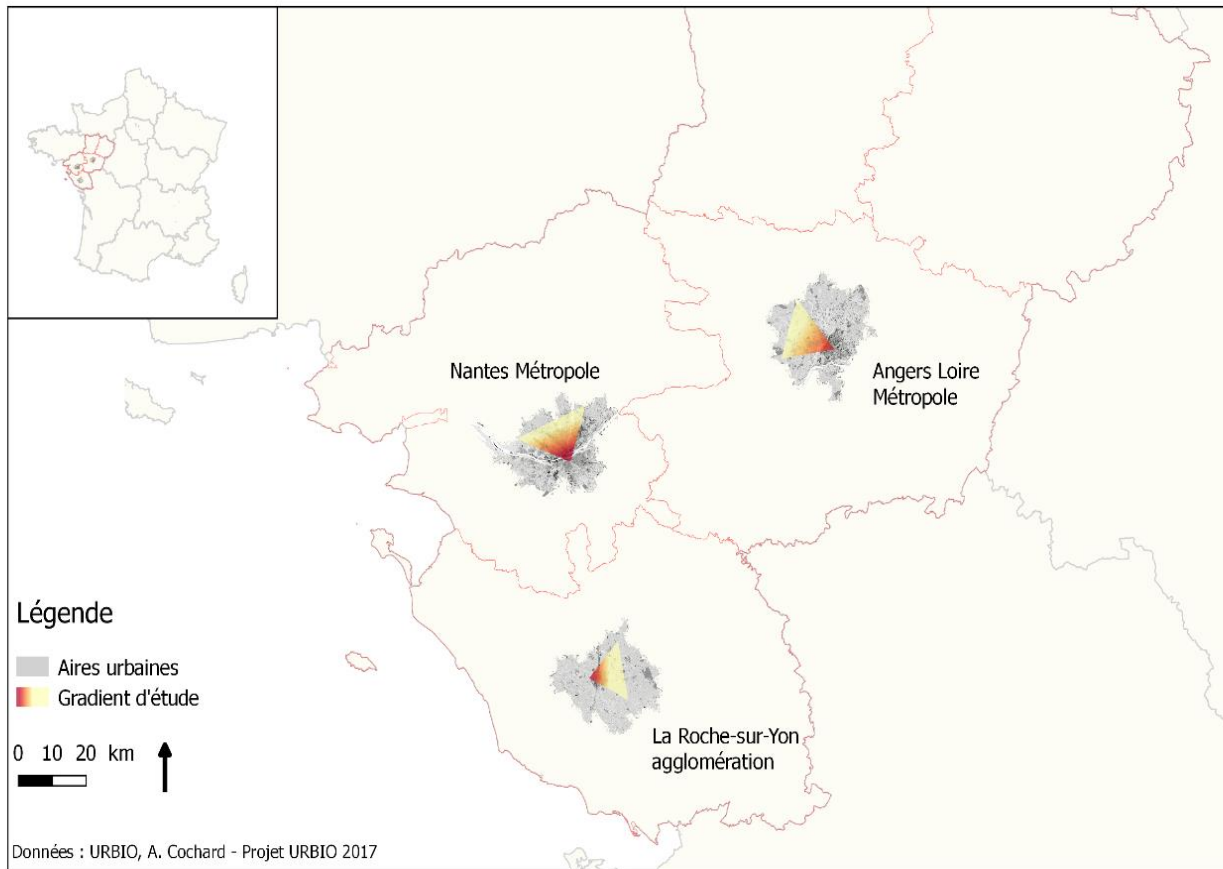


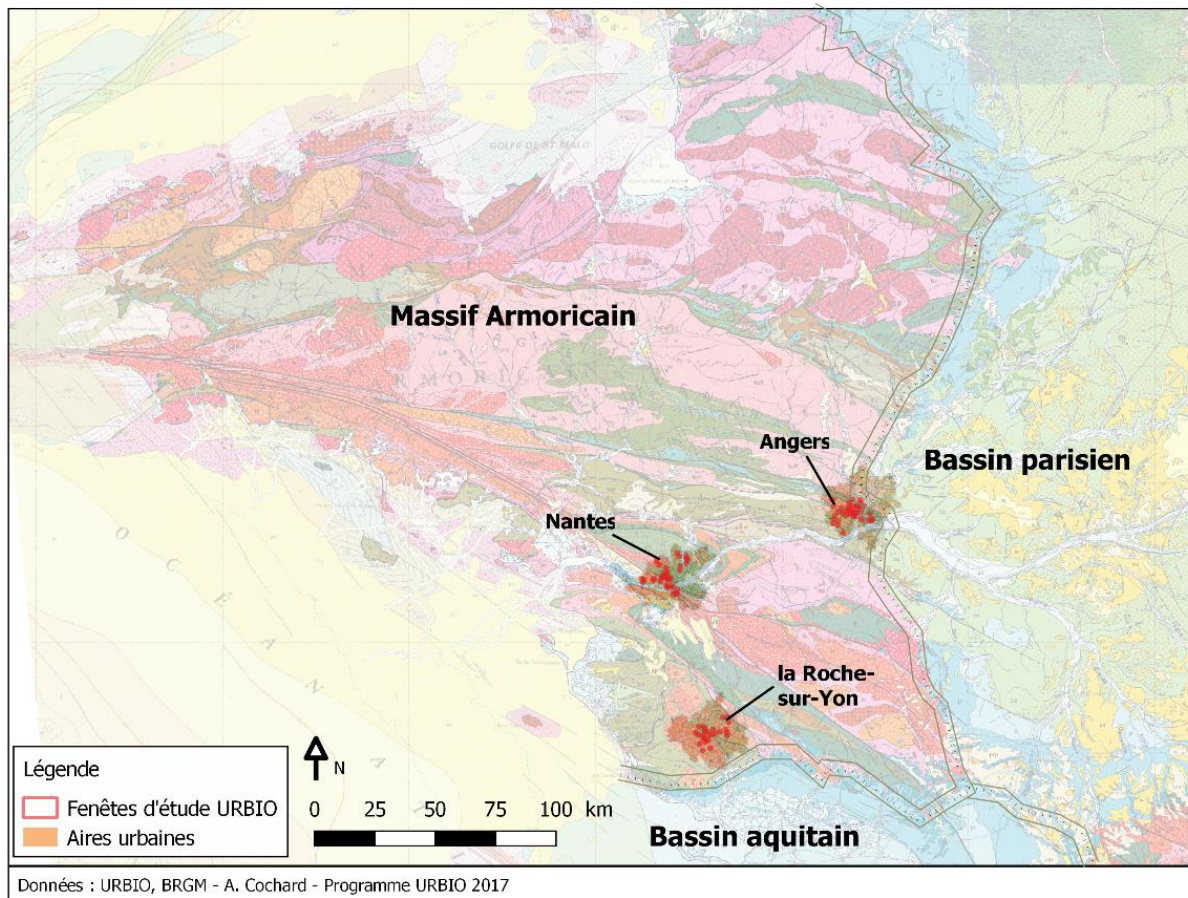
Figure 3 : Présentation des trois territoires d'étude.

## 2. Présentation des trois territoires d'études

### 2.1. Géologie, climat, paysages et dynamiques des territoires d'étude

Les variations dans la nature des sols ont pu être limitées en focalisant notre étude au Massif armoricain (Figure 4). Ce dernier s'est formé au cours de l'ère primaire et est constitué de formations métamorphiques (schistes, orthogneiss, micaschistes, granite), accompagnées de quelques formations sédimentaires (grès, alluvions). Toutes ces roches mères acides contrastent avec les formations géologiques jouxtant ce Massif armoricain, et présent vers le sud de la Vendée (Bassin aquitain) et l'est d'Angers (Bassin parisien). Ces deux bassins résultent de l'alternance de période de submersion marine et d'émersion plus récente, résultant en la sédimentation de roches calcaires ou marneuses alcalines. Cette diversité géologique conditionne fortement la distribution de la flore régionale, en particulier dans le

département du Maine-et-Loire, à l'interface entre le Massif armoricain et le Bassin parisien (Geslin *et al.* 2015). Ainsi, la région située au niveau du bassin parisien présente une flore nettement non calcifuge, alors que la région située au niveau du Massif armoricain présente davantage une flore calcifuge<sup>1</sup>.



**Figure 4 : Carte géologique contextualisant les trois territoires d'étude. L'ensemble des travaux se sont ainsi restreint au seul Massif armoricain permettant d'homogénéiser un maximum nos communautés vis-à-vis de ce paramètre important que représente la roche-mère dans la distribution des espèces.**

Les portions de territoires choisies présentent également des paysages relativement similaires, au regard de l'atlas des paysages des Pays de la Loire (<http://www.paysages.pays-de-la-loire.developpement-durable.gouv.fr>). Ces territoires d'études apparaissent ainsi

<sup>1</sup> La distinction faire entre flore calcicole ou non calcifuge suit les commentaires fournis par Redois et Mellier (*in* Geslin *et al.* 2015). Ces auteurs énoncent notamment que peu de plantes présentent des affinités positives avec le calcium, ce dernier étant souvent toxique pour la plante en provoquant des troubles de la perméabilité des membranes. Ainsi, la plupart des plantes dites calcicoles se contentent de tolérer la présence de calcium par des mécanismes de régulation, et doivent ainsi davantage être considérés comme non calcifuges. Les plantes silicicoles sont par contre calcifuges.



comme des gradients entre paysages urbains et paysages de bocage. Ainsi, chacun des trois territoires est caractérisé par une ville cœur présentant une forte densité de bâti, avec aux abords même des centres-villes, voire en leur sein, des espaces verts urbains de grande taille. Les zones périurbaines sont marquées par des ensembles d'habitats collectifs et des quartiers résidentiels, accompagnés d'espaces verts. Enfin, le contexte rural présente une certaine homogénéité entre les trois territoires caractérisés par des paysages semi-ouverts de bocage. Ce type de paysage désigne une organisation parcellaire caractérisée par une enclosure, par des haies et boisements, de parcelles cultivées ou de prairies, souvent de taille relativement modeste comparée aux paysages de grandes cultures ([www.ores.paysdelaloire.fr](http://www.ores.paysdelaloire.fr)).

La région des Pays de la Loire est soumise à un climat océanique qui se caractérise par des températures douces (de 9 °C à 12,5 °C environ), par une faible amplitude thermique annuelle ainsi que par une égale répartition des précipitations au cours de l'année. Cette relative homogénéité révèle cependant quelques nuances subtiles dans les climats locaux entre les trois territoires. Ainsi, on observe une dégradation progressive de l'influence océanique d'ouest en est et une augmentation de la continentalité. Ceci se manifeste par une augmentation des amplitudes thermiques, des températures minimales hivernales légèrement plus élevées à l'ouest (environ 0.5°C de différence entre Nantes et Angers), et des précipitations mensuelles plus élevées à Nantes et à la Roche-sur-Yon par rapport à Angers (entre 43 à 97 mm/mois et entre 43 et 72 mm/mois respectivement) (source : Météo France).

En région Pays de la Loire, l'artificialisation n'a cessé d'augmenter depuis 1995, faisant de la région l'une des plus consommatrice d'espace. D'après l'INSEE (2010), 11 % de la surface de la région des Pays de la Loire est aujourd'hui artificialisée et cette région est celle de métropole où l'accroissement de l'artificialisation est le plus élevé. Les espaces agricoles, abondants dans la région (73 % du territoire en 2008) sont les plus sollicités pour répondre à ces besoins fonciers. Cette artificialisation répond pour les deux tiers à des besoins pour l'habitat et pour les surfaces associées (pelouses, jardins, parkings). Le tiers restant est utilisé pour les réseaux de transport et les secteurs industriels et tertiaires, ou pour les activités de sports et loisirs. Cette artificialisation est portée par un dynamisme démographique avec un accroissement annuel de la population de plus de 30 000 habitants depuis près de 20 ans. Cette augmentation apparaît notamment forte au sein des aires urbaines étudiées dans ce

travail de thèse (Tableau 2). Ces trois centres urbains régionaux se trouvent ainsi soumis à deux formes d'urbanisation principales : la périurbanisation et la rurbanisation. La première désigne la densification de la deuxième couronne des villes quand la seconde définit le « retour » des citoyens à la campagne (INSEE 2010).

Tableau 2 : Spécificités des agglomérations (données de 2013, issues de l'INSEE).

Agglomération	Nombre de communes	Population	Surfaces (km <sup>2</sup> )	Densité (hab/km <sup>2</sup> )	Variation de population entre 2008 et 2013
Angers Loire métropole	30	271 405	540,4	502,2	+ 0,5 %
Nantes Métropole	24	609 198	532	1 164	+ 1,0 %
La Roche-sur-Yon agglomération	13	93 148	499,4	187,5	+ 1,1 %

## 2.2. Caractérisation de l'occupation du sol

L'occupation du sol des trois aires urbaines étudiées a été caractérisée à travers le recoupement de plusieurs bases de données. Un des enjeux importants dans cette caractérisation a été de combiner et de croiser des bases de données disponibles gratuitement, produites par des méthodes comparables entre les trois territoires, et permettant de caractériser l'occupation du sol de façon homogène entre le milieu urbain et le milieu rural.

Les typologies des bases de données existantes sont davantage produites pour répondre à des problématiques d'aménagement qu'à des questionnements d'écologie urbaine. L'occupation et l'usage du sol sont souvent associés au sein d'une même classe, masquant ainsi des caractéristiques importantes pour l'étude de la biodiversité. En effet, le système urbain hétérogène se traduit par une mosaïque de structures (composantes biophysiques décrites par l'occupation du sol, *land cover*), et des fonctions économiques et sociales (façons dont l'espace est utilisé, décrites par l'usage du sol, *land use*). Par exemple, la typologie définie au sein de l'*Urban Atlas* à l'échelle de l'Europe (<http://land.copernicus.eu/local/urban-atlas>) intègre les données d'occupation et d'usage.

Ainsi, la classe « habitat peu dense » intègre des informations sur l'usage - résidentiel - et sur la structure - surface bâtie faible - mais on ignore si les espaces non bâtis sont imperméabilisés, arborés ou herbacés. La dissociation entre usage et occupation du sol peut être nécessaire lorsqu'on cherche à interroger les relations entre structure et fonctions écologiques des systèmes urbains.

Dans notre étude, les données d'occupation du sol ont été acquises et développées dans le but de répondre à cette problématique du lien entre usage et occupation du sol. De même, alors que des données à moyenne résolution paraissent adaptées pour comparer des agglomérations, celles-ci ne permettent pas l'étude fine de processus biologiques en ville. L'occupation du sol des trois agglomérations a donc été extraite par le croisement entre des données existantes dans la BD TOPO de l'IGN : surfaces bâties, réseaux de transports, surfaces en eau et surfaces arborées. Dans les espaces laissés « blancs » dans la BD Topo une classification d'images satellite à Haute Résolution Spatiale (images Rapideye de 2011, résolution 5m) a permis de distinguer les surfaces minérales et les surfaces de végétation basse, par calcul puis seuillage de l'indice de végétation NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*). Des données issues du Registre Parcellaire Graphique (RPG) nous ont enfin permis d'obtenir plus finement les parcelles agricoles cultivées de celles présentant des surfaces en prairies (permanentes et temporaires).

Les données d'occupation du sol des 3 aires urbaines se caractérisent de la façon suivante (figure 5). On observe quelques différences au niveau de l'occupation des sols des trois aires urbaines, avec notamment une plus forte proportion de cultures dans les agglomérations d'Angers et la Roche-sur-Yon par rapport à Nantes, cette dernière présentant des proportions de surfaces bâties et herbacées plus importantes. Malgré tout, on peut voir que la part des espaces herbacés est assez importante pour ces trois agglomérations, avec des valeurs situées en 20 et 35%.

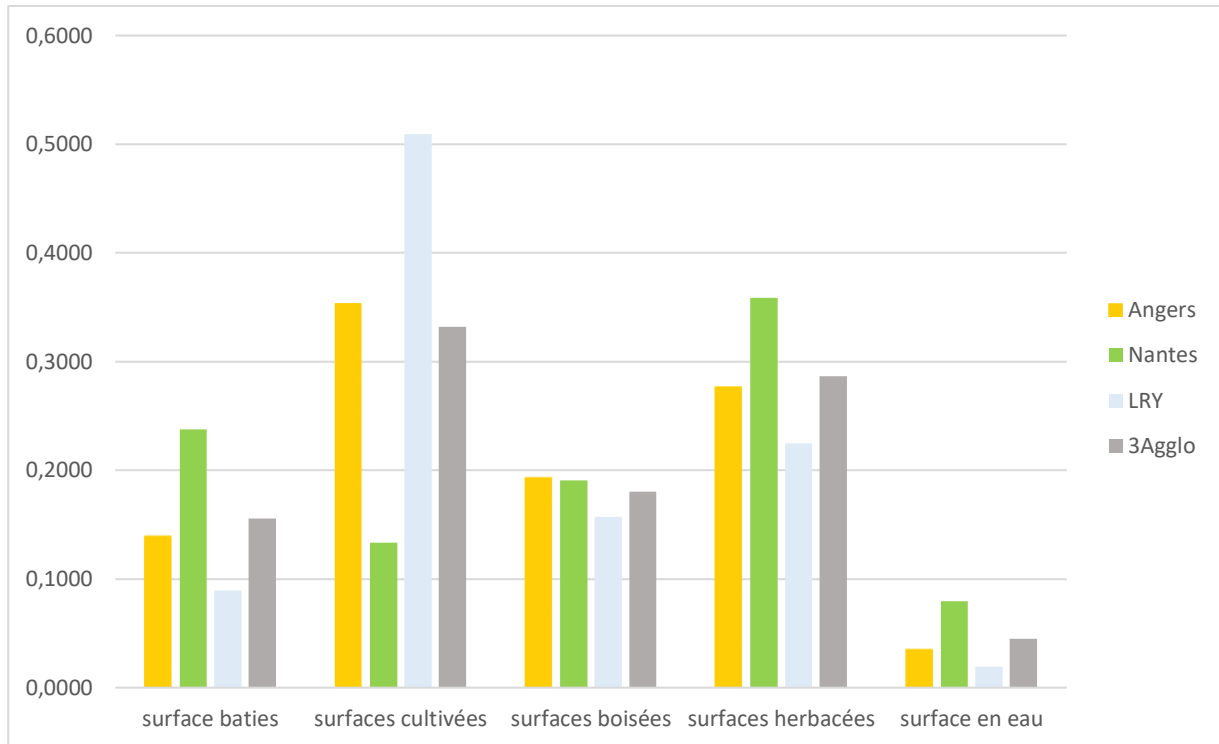


Figure 5 : Proportions des grands types d'occupation du sol au sein des trois territoires d'étude.

## 3. Choix des modèles d'étude : les espaces herbacés soumis à une gestion extensive

### 3.1. Critères de sélection des habitats

Les objectifs des différents travaux menés au cours de cette thèse étant en lien avec l'influence des différents contextes paysagers sur la flore des espaces herbacés, nous avons cherché à limiter l'influence de facteurs locaux pouvant interférer avec les facteurs paysagers. Alors que nous avons restreint notre étude au sein d'une région relativement homogène par rapport au climat et à la nature du sol, nous avons délimité nos zones d'échantillonnage à travers des critères nous permettant d'obtenir une certaine homogénéité entre nos différents relevés. Ces critères, prenant aussi bien en compte l'environnement abiotique local, les modes de gestion que la physionomie de la végétation, ont été établis préalablement à l'échantillonnage sur la base de précédentes études et de catalogues floristiques de végétations :

- Critère de physionomie : nous avons retenu dans notre étude des végétations présentant une physionomie homogène, dominée par des graminées spontanées pérennes (*Holcus lanatus* L., *Arrhenatherum elatius* (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl., *Dactylis glomerata* L., *Poa trivialis* L., *Anthoxanthum odoratum* L., ...), avec un taux de recouvrement total supérieur à 90 %. Ce critère a exclu de fait des végétations pionnières ou perturbées, dominées par des espèces rudérales nitrophiles, et typiques des espaces de friches (agricoles ou urbaines) ou de cultures. De même, nous avons exclu de nos zones potentielles d'échantillonnage les végétations présentant des physionomies arbustives, de landes ou de fourrés. Enfin, nous avons retenu des espaces présentant une certaine permanence de végétation, soit sur la base de déclaration au RPG en ce qui concerne des prairies agricoles, soit sur la base d'observations de terrain.
- Critère d'hydromorphie : seuls les espaces méso-hydriques ont fait l'objet de relevés. D'un côté, les espaces herbacés alluviaux, les fossés, et les prairies en fond de cuvette, hygrophiles, courtement à longuement inondables, sont typiquement caractérisées par des espèces prairiales spécifiques (*Carex* spp., *Juncus* spp., *Oenanthe* spp., ...) ou caractéristiques de mégaphorbiaies (*Epilobium* spp., *Mentha* spp., ...). De l'autre côté du gradient d'hydromorphie, les espaces méso-xérophiles à xérophiles sont caractérisés notamment par un stress hydrique dû à leur substrat (sols peu profonds) ou leur localisation en zone de pente (talus, coteaux). Il en résulte des végétations souvent basses (pelouses) et riches en espèces annuelles.
- Critère d'ensoleillement : Les espaces situés en situation d'ombre (couverts forestiers) et de demi-ombre (ourlets, proximité de haies) ont été exclus de nos zones d'inventaires pour limiter l'influence de ce facteur.
- Critère de gestion : deux facteurs liés à la gestion de ces espaces ont été pris en compte de par leur influence sur la végétation en place, ainsi que par la possibilité de les discriminer sur le terrain sans analyses complémentaires :
  - Mode de gestion : deux modes de gestion sont appliqués sur ces espaces herbacés, à savoir la gestion par pâturage ou par fauchage (au sens large). Un certain nombre d'études (synthèse bibliographique par

Gaujour *et al.* (2011)) montrent l'importance de ce facteur sur la richesse, les compositions taxonomique et fonctionnelle des végétations prairiales. Afin de limiter l'influence de ce facteur, nous avons choisi d'inventorier exclusivement les espaces présentant un mode de gestion par fauche.

- Fréquence et date de gestion : ce mode de gestion par fauchage peut également être caractérisé par une fréquence et des dates de fauche (en particulier la date de première fauche). Ces deux critères présentent aussi un lien fort avec la végétation en place, notamment en lien avec les périodes de floraison et de fructification des espèces (Gaujour *et al.* 2011). Ainsi, les zones d'inventaire potentielles présentaient dans leur majorité entre une et trois coupes annuelles, avec une date de première fauche située aux alentours de mi-mai pour les plus précoces, entre mi-juin en moyenne. Ces données ont été confirmées ultérieurement par des questionnaires transmis aux gestionnaires des espaces échantillonnés (Annexe III).

### 3.2. Classification des habitats étudiés sur la base de leur usage

La sélection des zones d'échantillonnage selon ces critères a fait ressortir quatre usages liés à ces végétations herbacées : les bords de routes, les espaces verts, les prairies et les friches liées à la déprise agricole (Figure 6). Cependant, certains espaces appartenant à ces différents milieux ont été exclus afin de parfaire aux critères énoncés au-dessus (Tableau 3).

Tableau 3 : Critères d'inclusion et d'exclusion des milieux herbacés pour l'échantillonnage des communautés végétales.

Type de milieu	Description	Exclusion
<b>Prairies</b>	Prairies permanentes RPG <sup>1</sup> ou à usage agricole, fauchées de manière extensive pour la production de foin	Prairies pâturées exclusivement, temporaires ou semées, hygrophiles ou xérophiles
<b>Bords de routes</b>	Milieux herbacés fauchés correspondant aux accompagnements de voirie.	Zones fauchées régulièrement (zones de sécurité ou en amont de signalisation), talus ou fossés
<b>Friches</b>	Milieux herbacés abandonnés récemment (liés à déprise agricole) non dominés par les espèces ligneuses	Friches dominées par les ligneux, ou non dominées par des graminées
<b>Espaces verts</b>	Milieux herbacés fauchés à usage récréatifs	Zones de gestion intensive (parc de prestige et pelouse), équipements sportifs

<sup>1</sup> Prairies permanentes RPG : Dans le sens de la Politique Agricole Commune, il s'agit de toute surface de production d'herbe, ou d'autres plantes fourragères, qui n'a pas été retournée depuis 5 ans au moins.





Figure 6 : Exemples d'espaces inventoriés durant ces travaux, distingués selon leurs usages. Prairies agricoles (a-b), bords de route (c-d), friches (e-f) et espaces verts (g-h).



## 4. Présentation des protocoles de relevés

Plusieurs types de protocoles ont été mis en place afin de répondre aux différentes problématiques. Un premier protocole d'échantillonnage a été mis en place sur les seuls bords de route dans l'optique d'évaluer, de façon simplifiée, les variations de la distribution de la flore au sein d'un même milieu (article 1). Par la suite, un second protocole a été élaboré afin de prendre en compte la variabilité des contextes paysagers définis à l'échelle de fenêtre de 1km<sup>2</sup> (articles 2 à 5). Enfin, un dernier protocole à l'échelle des populations de Lierre (*Hedera helix L.*) nous a permis d'évaluer la réponse phénologique de cette espèce en relation avec le gradient urbain-rural.

### 4.1. *Echantillonnage de bords de route sur liste d'espèces*

Un premier jeu de données a été constitué sur la base de relevés sur liste d'espèces, menés entre mai et juillet, en 2014 et 2015, permettant d'analyser la réponse de certaines espèces présentes le long de bord de routes. L'échantillonnage a consisté en un relevé de présence / absence de 75 espèces indigènes, et définies préalablement selon des critères d'optimums écologiques d'habitats et de traits fonctionnels (article 1, annexe B). Ces 75 espèces sont facilement identifiables y compris à l'état végétatif, et sont caractéristiques des espaces prairiaux urbains (Muratet *et al.* 2015). 296 relevés constituent cet échantillonnage et se répartissent de la façon suivante entre les trois territoires d'études : Angers : 130 relevés ; la Roche-sur-Yon : 72 relevés ; Nantes : 94 relevés.

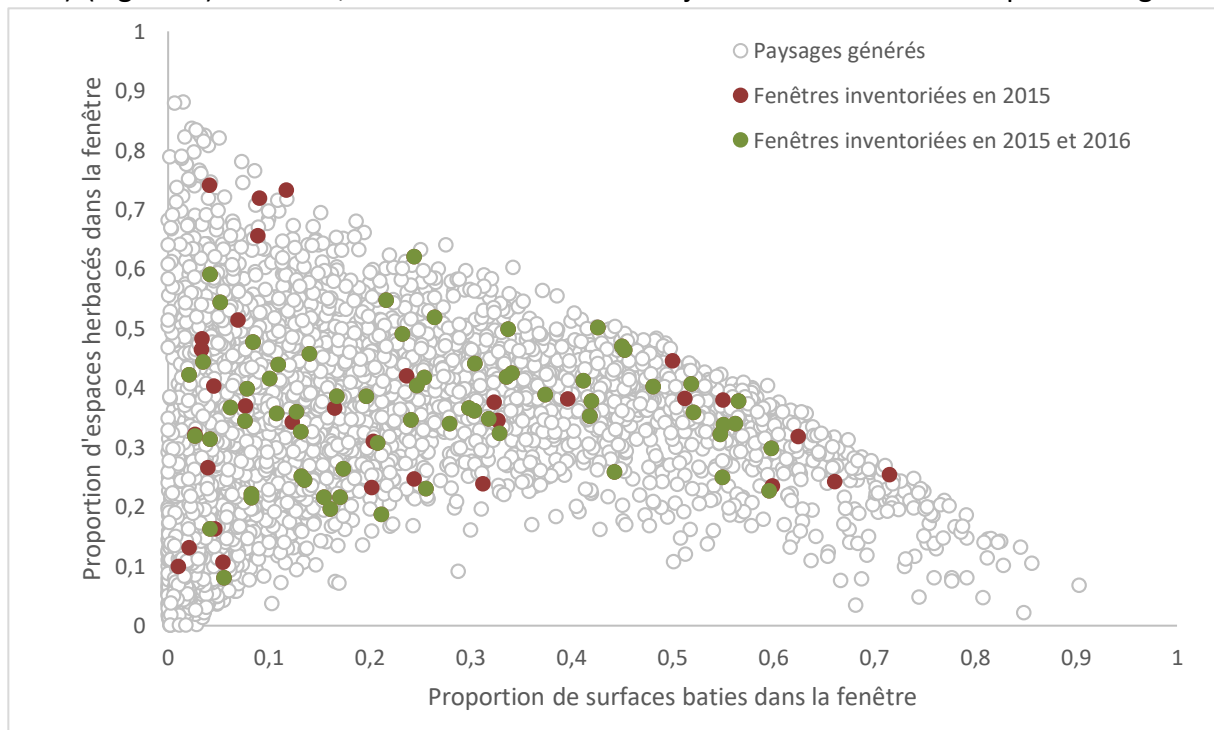
### 4.2. *Approche à l'échelle de fenêtres paysagères*

#### 4.2.1. *Analyse par fenêtre glissante et sélection de fenêtres paysagères*

Nous avons utilisé une approche pseudo-expérimentale plutôt qu'une sélection aléatoire de paysages, dans l'optique d'optimiser notre échantillonnage (Pasher *et al.* 2013) et notamment pour maximiser l'étendue des gradients étudiés tout en minimisant la corrélation entre ces gradients. A partir des données d'occupation et d'usage du sol

précédemment décrites, une approche par fenêtre glissante a été utilisée. Cette approche consiste à faire glisser une fenêtre d'analyse d'une certaine forme (fenêtre de 1 km<sup>2</sup> dans notre cas) sur chaque point ou pixel d'une carte raster afin de calculer des métriques à l'aide des valeurs des pixels inclus dans la fenêtre (Boussard et Baudry 2014). Cette analyse nous permet *in fine* d'obtenir des métriques paysagères pour toutes les fenêtres paysagères possibles dans chacun de nos territoires d'étude. En faisant glisser la fenêtre d'1 km<sup>2</sup> de 100 mètres à chaque étape nous avons généré un total de 5408 fenêtres paysagères sur les trois territoires d'étude.

Dans chacune des fenêtres générées, les proportions de deux variables paysagères clés ont été calculées, à savoir la proportion de surfaces bâties et la proportion de surfaces herbacées. Ces deux variables ont été choisies du fait qu'elles représentent habituellement des bons proxys pour illustrer le gradient urbain-rural pour la première (Hahs et McDonnell 2006 ; Vallet *et al.* 2008 ; Toit et Cilliers 2011) et la connectivité des habitats pour la seconde (Moilanen et Nieminen 2002 ; Brückmann, Krauss et Steffan-Dewenter 2010). Ensuite, le choix des fenêtres pour l'échantillonnage s'est attaché à maximiser l'étendue de ces deux variables (proportion de surfaces bâties comprises entre 0.01 et 0.71 – proportion de surfaces herbacées comprises entre 0.06 et 0.74) tout en minimisant leur corrélation ( $\rho = -0.15076$  ;  $p$ -value = 0.14) (Figure 7). Au final, 97 fenêtres ont fait l'objet d'inventaires floristiques. La figure 7



**Figure 7 : Distribution des fenêtres potentielles le long des deux gradients d'urbanisation et de connectivité, et représentation des fenêtres paysagères sélectionnées pour l'échantillonnage de la flore.**

illustre la répartition des fenêtres échantillonnées par rapport à l'ensemble des fenêtres générées par l'approche par fenêtre glissante.

#### **4.2.2. Protocoles de relevés floristiques au sein des fenêtres paysagères**

Au sein de chacune des 97 fenêtres paysagères, un premier jeu de données a été constitué sur la base de relevés exhaustifs effectués au sein de quadrats de 8 m<sup>2</sup> (4 x 2m ou 8 x 1m). Cette surface de végétation inventoriée permet de répondre à une double exigence d'homogénéité (floristique et écologique) et de représentativité (Gillet 2000), en lien notamment avec les formes et surfaces des espaces potentiels (exemple : linéaire de bords de routes). Au sein de chaque quadrat, l'ensemble des espèces présentes a été identifié au niveau spécifique (sauf exception – cf. Annexe I) et un coefficient d'abondance a été attribué en suivant la méthodologie de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet 1932) (Tableau 4). L'ensemble des 97 fenêtres ont fait l'objet de 4 relevés chacune, entre mai et début juillet 2015. En 2016, 65 fenêtres sur les 97 ont fait l'objet d'un deuxième échantillonnage ajoutant 4 relevés supplémentaires aux relevés existants. Ces relevés ont été réalisés de façon à maximiser les types d'espaces herbacés (prairies, espaces verts, bords de route, friches, bords de culture, ...) ainsi que la distance entre chacun d'entre eux.

Tableau 4 : Echelles de recouvrement Braun-Blanquet, interprétation et médiane

<b>Echelle</b>	<b>Interprétation</b>	<b>Médiane</b>
5	Nombre d'individus quelconque, recouvrant plus de 75% de la surface	87.5 %
4	Nombre d'individus quelconque, recouvrant de 50 à 75% de la surface	62.5 %
3	Nombre d'individus quelconque, recouvrant de 25 à 50% de la surface	37.5 %
2	Individus abondants ou très abondants, recouvrant de 5 à 25% de la surface	15 %
1	Individus assez abondants, recouvrement inférieur à 5% de la surface	3 %
+	Individus peu abondants, recouvrement inférieur à 5% de la surface	0.5 %
r	Individus très rares, recouvrant moins de 1% de la surface	0.2 %

Le tableau 5 reprend le nombre de fenêtres et de quadrats échantillonnés au sein des 3 territoires d'étude. La figure 8 montre la distribution des 97 fenêtres au sein des 3 territoires d'étude.

Tableau 5 : Répartition des fenêtres paysagères au sein des différentes aires urbaines. Le chiffre entre parenthèse correspond au nombre de quadrats effectués

Territoires d'étude	Fenêtres échantillonnées en 2015	Fenêtres échantillonnées en 2015 et 2016	Total
Angers	11 (44)	26 (208)	36 (252)
La Roche-sur-Yon	7 (28)	19 (152)	26 (180)
Nantes	14 (56)	20 (160)	35 (220)
<b>Total</b>	<b>32 (128)</b>	<b>65 (520)</b>	<b>97 (648)</b>

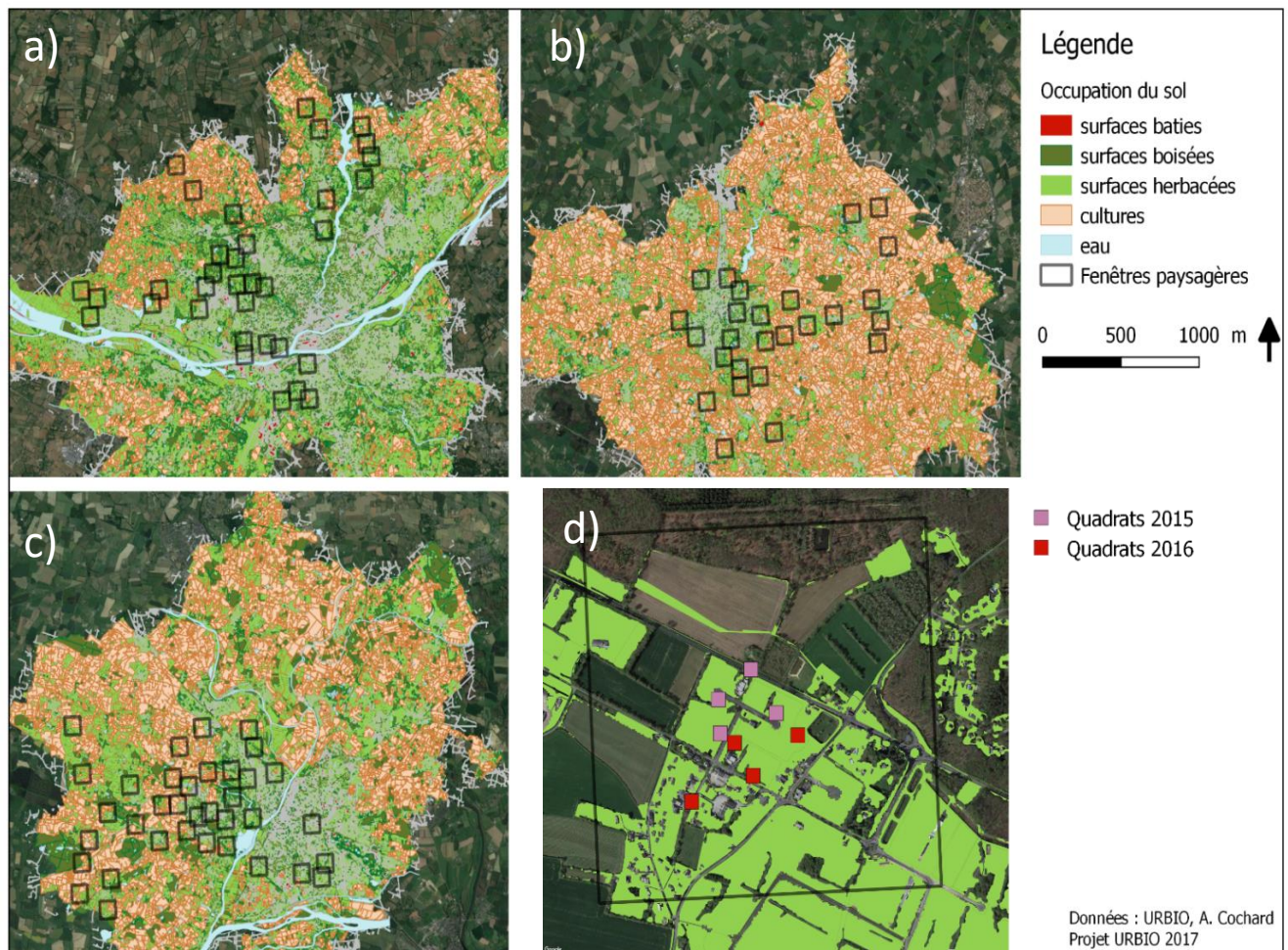


Figure 8 : Distribution des 97 fenêtres paysagères au sein des 3 aires urbaines : Nantes (a), La Roche-sur-Yon (b), et Angers (c). La figure (d) présente la méthodologie d'échantillonnage au sein d'une fenêtre

L'ensemble des taxons herbacés inventoriés au rang spécifique ont été caractérisés à travers 20 traits fonctionnels issus de bases de données nationales et internationales (Tableau 6): Comparative plant ecology (Grime, Hodgson et Hunt 1988), LEDA Trait Database (Kleyer *et al.* 2008), Biolflor (Klotz, Kuhn et Durka 2002), Ellenberg's indicator values for British plants (Hill 1999) et Catminat (Julve 2015). Enfin, le statut d'indigénat des espèces a été défini suivant la déclinaison régionale du catalogue interrégional de la flore vasculaire (Bousquet *et al.* 2015).

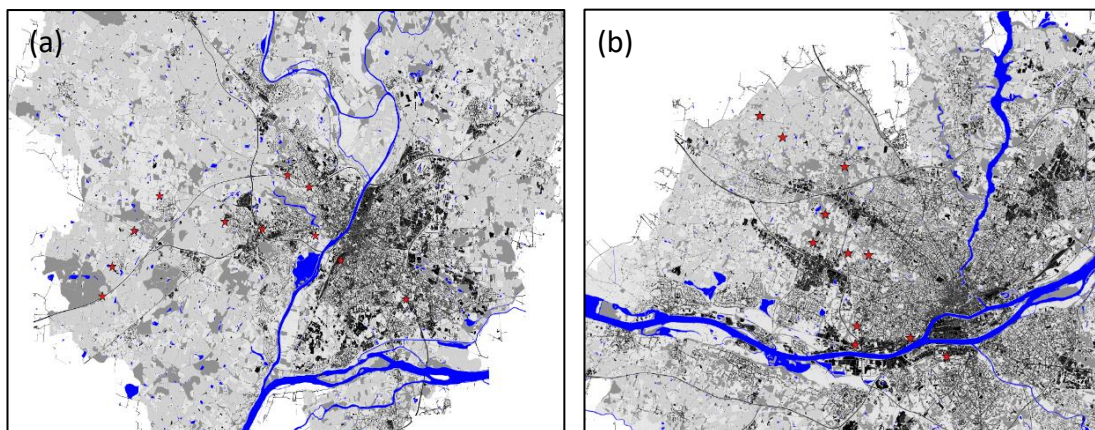
Tableau 6 : Traits fonctionnels étudiés dans le cadre de ces travaux de thèse. Les données sont issues des bases suivantes : 1 Kleyer *et al.* 2008 ; 2 Klotz *et al.* 2002 ; 3 Julve 2015 ; 4 Hill *et al.* 1999 ; 5 grime *et al.* 1988

Traits	Nature statistique	Description	Pourcentage de données manquantes
<b>Persistence</b>			
Hauteur de la plante <sup>1</sup>	Quantitative	Hauteur moyenne de la canopée	6.5
Surface spécifique foliaire <sup>1</sup>	Quantitative	Rapport entre la surface d'une face foliaire et la masse foliaire sèche (mm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> )	10.1
Mode de reproduction <sup>2</sup>	Qualitative	Type de reproduction (par graines, essentiellement par graines et rarement de façon végétative, par graines et de façon végétatif)	4.7
Persistence des feuilles <sup>2</sup>	Qualitative	Phénologie des feuilles (estivale, hivernale, persistante)	1.8
Port des tiges <sup>1</sup>	Qualitative	Architecture des tiges (érigées, ascendants à prostrées)	0
<b>Régénération</b>			
Cycle de vie <sup>2</sup>	Qualitative	Annuelle/monocarpique ou pérenne/polycarpique	0
Longévité de la banque de graines <sup>2</sup>	Qualitative	Transitoire, persistante à court ou long-terme	8.3
Mode de pollinisation <sup>2</sup>	Floue	Fréquence de pollinisation autonome, par les insectes ou par le vent	1.8
Début de la période de floraison <sup>2-3</sup>	Circulaire	Mois durant lequel commence la floraison	0
Durée de la floraison <sup>2-3</sup>	Quantitative	Nombre de mois de floraison	0
Nombre de graine par tige <sup>1</sup>	Quantitative	Nombre de graines par tige	20.7
Masse des graines <sup>2</sup>	Quantitative	Poids moyen d'une germinule (mg)	13.6
<b>Dispersion</b>			
Mode de dispersion des fruits <sup>3</sup>	Qualitative	Agent of dispersion (zoochore, anémochore, autochore)	0
Vélocité terminale <sup>1</sup>	Quantitative	Vitesse de chute des graines dans l'air (m.s <sup>-1</sup> )	18.9
<b>Préférences écologiques et stratégies</b>			
Valeur d'Ellenberg pour la lumière <sup>4</sup>	Ordinale	Préférences des espèces pour de 1 : faibles à 9 : forts niveaux de luminosité	3.6
Valeur d'Ellenberg pour l'humidité <sup>4</sup>	Ordinale	Préférences des espèces pour de 1 : faibles à 9 : forts niveaux d'humidité du sol	3.6
Valeur d'Ellenberg pour le pH <sup>4</sup>	Ordinale	Préférences des espèces pour de 1 : faibles à 9 : forts pH du sol	3.6
Valeur d'Ellenberg pour la fertilité <sup>4</sup>	Ordinale	Préférences des espèces pour de 1 : faibles à 9 : forts niveaux de fertilité du sol	3.6
Préférences d'habitats <sup>3</sup>	Qualitative	Optimums écologiques d'habitats (prairial, rudéral, forestier)	0
Stratégies CSR <sup>5</sup>	Qualitative	Espèces définis suivant le schéma Compétitrices – Tolérantes au stress – Rudérales	19.3



### 4.2.3. *Suivis phénologiques et mesure de traits fonctionnels des espèces prairiales à l'échelle des communautés*

Un troisième jeu de données a été constitué sur la base de ce protocole (inventaire exhaustif au sein des fenêtres). En effet, ces relevés nous ont permis d'extraire les espèces les plus fréquentes et/ou abondantes au sein de nos espaces herbacés (26 espèces) et qui ont fait l'objet d'une campagne de suivis phénologiques et de mesures de traits fonctionnels. Concernant les traits fonctionnels, nous avons retenu trois traits représentant trois stratégies susceptibles de répondre aux conditions environnementales modifiées par l'urbanisation : la hauteur maximale, la surface spécifique foliaire (SLA) et la phénologie. Ce protocole a été effectué sur 22 fenêtres, réparties sur les aires urbaines d'Angers et de Nantes (Figure 9). Au sein de chacune des fenêtres, 1 station « élargie »<sup>1</sup> a fait l'objet de mesures de traits (hauteur et SLA), et 2 stations ont fait l'objet de suivis phénologiques



**Figure 9 : Distribution des 22 fenêtres distribuées (étoiles rouges) au sein des aires urbaines d'Angers (a) et Nantes (b) retenues dans le cadre des suivis phénologiques et des mesures de traits fonctionnels.**

<sup>1</sup> Les stations « élargies » correspondent aux quadrats de 8m<sup>2</sup> échantillonnés durant le premier protocole, dont la surface a été élargie afin de comptabiliser un nombre suffisant d'individus et d'échantillons pour chaque espèce suivie afin de respecter les protocoles standardisés (surfaces de 20 m<sup>2</sup> environ).

### Hauteur maximale

Dans notre étude, nous avons seulement considéré la hauteur maximale, i.e. la hauteur reproductive à maturité, du fait de la difficulté pour faire la distinction entre les parties végétatives et reproductives chez certaines espèces prairiales suivies, ainsi que pour permettre la comparaison entre des espèces présentant des formes de croissance et des architectures différentes (Garnier et Navas 2013).

Le protocole d'échantillonnage a suivi le protocole standardisé de Cornelissen *et al.* (2003). Au sein de chaque station, la hauteur maximale à maturité a été mesuré sur 10 individus répartis dans toute la station. Sur l'ensemble des fenêtres, 2100 individus ont ainsi été mesurés.

### Surface spécifique foliaire

La surface spécifique foliaire (SLA : *Specific Leaf Area*, en  $\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$ ) est la surface d'une face foliaire divisée par la masse foliaire sèche.

Les conditions d'échantillonnage sur le terrain et la mesure des traits au laboratoire ont suivi le protocole standardisé proposé par Cornelissen *et al.* (2003). Cinq feuilles saines par espèce et par station ont été collectées sur 5 individus matures. La surface foliaire a été mesurée à l'aide du logiciel ImageJ, suite à une numérisation au scanner haute résolution (600 dpi) avec calibration de la taille d'un pixel. Les feuilles ont été placées dans une étuve pour un séchage complet puis pesées (résolution 0.0001g). Sur l'ensemble des fenêtres, 1016 valeurs de SLA ont ainsi été calculées.

### Suivis phénologiques

Les méthodes de suivis phénologiques se concentrent souvent sur des suivis à l'échelle des populations, et consistent à suivre des individus marqués représentatifs de la population. Cependant, cette méthode de suivi ne peut être réalisée objectivement lorsque l'on souhaite suivre la phénologie d'un grand nombre d'espèces à l'échelle d'une communauté. Nous avons donc construit un protocole inspiré de travaux précédents (Bernard-verdier 2012) permettant d'attribuer un stade phénologique global pour chaque espèce présente dans une communauté. Ainsi, nous avons retenu 4 stades de développement principaux sur la base de l'échelle internationale BBCH (*Biologische Bundesanstalt Bundessortenamt et Chemische Industrie* (Meier *et al.* 2009)) servant à la codification des stades phénologiques des espèces cultivées. Ces 4

stades nous permettent d'apprécier facilement le passage de l'état végétatif à l'apparition de boutons floraux, puis à la floraison, et enfin à la fructification.

Chaque station « élargie » de 20 m<sup>2</sup> a été divisée en 10 placettes de 2 m<sup>2</sup> au sein desquelles ont été réalisés les suivis, entre début avril et fin juin 2016, correspondant à la période de floraison des espèces suivies durant cette étude, à raison d'une visite hebdomadaire. Au sein de chaque placette, le stade le plus avancé a été donné à chacune des espèces présentes. Ainsi, lorsque plusieurs individus de la même espèce présentaient différents stades phénologiques dans la placette (par exemple : 3 individus à l'état végétatif, 1 individu présentant des boutons floraux), le coefficient le plus grand était donné à cette espèce. Un coefficient a été attribué à chaque espèce présente au sein de chacune des 10 placettes par station. Enfin, l'ensemble des placettes a été combiné afin d'obtenir pour chaque jour de suivi un stade de développement moyen pour chacune des espèces présentes dans la station.

#### ***4.3. Suivis phénologiques d'une espèce automnale : le cas du lierre (*Hedera helix* L.)***

Un dernier protocole de suivi a été mis en place avec pour objectif d'évaluer la réponse phénologique d'une espèce à floraison tardive, le lierre (*Hedera helix* L.). Au sein de l'aire urbaine d'Angers, un ensemble de quinze stations a été défini sur l'ensemble du gradient urbain-rural. Les observations phénologiques sont mises en relation avec la distribution des stations le long du gradient urbain-rural ainsi qu'avec des indicateurs climatiques issus du modèle proposé par Bernard (2017).





## **Chapitre 2 : Compositions et diversités spécifiques à l'échelle des communautés**

---



## 1. Introduction

---

Afin d'évaluer les modifications induites par différents contextes paysagers dans la distribution de la flore, nous avons en premier abordé cette question à travers une approche orientée principalement sur l'identité taxonomique des espèces. Nous avons ainsi cherché à examiner les liens entre richesse, composition et contextes paysagers des habitats herbacés. En particulier, nous avons cherché à évaluer la façon dont l'urbanisation et la connectivité des habitats herbacés pouvait influencer sur ces deux variables.

Une des relations souvent observées entre richesse et urbanisation est une tendance à une augmentation de richesse floristique en contexte urbain (McKinney 2002 ; Wania, Kühn et Klotz 2006). Ce *pattern* est souvent expliqué par une large part par une forte hétérogénéité des paysages urbains (Deutschewitz *et al.* 2003), mais également par un nombre important d'espèces exotiques (Pyšek 1998). La prise en compte de cette hétérogénéité implique d'évaluer les modifications de richesse et composition au sein d'un habitat spécifique, homogène, réparti le long du gradient urbain-rural. Cette approche a été principalement menée sur des espaces boisés (Godefroid et Koedam 2007 ; Hahs et McDonnell 2007 ; Vallet *et al.* 2008), mais reste peu utilisée pour l'étude de milieux herbacés (et dans ce cas, patrimoniaux : Williams *et al.* 2006 ; Albrecht et Haider 2013 ; van der Walt *et al.* 2015). Notre objectif est ainsi **d'évaluer la façon dont la composition ou les différentes diversités spécifiques d'habitats herbacés ordinaires peuvent être influencées par différents contextes paysagers sous influence urbaine.**

En lien avec les concepts d'écologie du paysage, l'influence du paysage sur la flore de ces espaces peut également être étudiée à travers la notion de connectivité des habitats. Ainsi, selon leur quantité, leur agencement spatial et leur forme, les taches d'habitat sont plus ou moins connectées entre elles (Burel et Baudry 1999 ; Moilanen et Nieminen 2002 ; Kindlmann et Burel 2008). Dans des contextes où les habitats sont fortement connectés (faible distance *inter-patches*, forte proportion d'habitats dans une zone tampon), les limites à la dispersion sont plus à même d'être réduites (Murphy et Lovett-Doust 2004), favorisant ainsi les échanges entre *patches* (Damschen *et al.* 2008), et rendant les communautés plus riches et plus homogènes entre elles (Hubbell 2001). Menées à l'échelle des communautés, de telles études en contexte urbain restent rares, en particulier sur des habitats herbacés ordinaires (Schleicher, Biedermann et Kleyer 2011 ; Muratet *et al.* 2013). Ainsi, nous avons également cherché à **évaluer l'influence potentielle de la connectivité**

**des habitats herbacés sur la flore.** En considérant ces deux gradients possibles (urbain-rural et connectivité), nous avons voulu aussi **hiérarchiser l'influence des variables paysagères** pour expliquer la distribution de la flore.

## 2. Article 1: Grassland plant species occurring in extensively managed road verges are filtered by urban environments

---

Publié dans la revue "*Plant Ecology and Diversity*"

Le premier article se base sur un habitat présentant un seul type d'usage : les bords de routes. Nous avons restreint notre échantillonnage à une liste de 75 espèces, facilement identifiables même à l'état végétatif, permettant ainsi de réduire les biais d'observateur liés à l'identification, et d'augmenter le nombre de répliques. Ces données ont été recueillies en présence / absence au sein de 296 bords de route, réparties au sein de 3 aires urbaines d'études. Chacune des espèces a été associée à un habitat préférentiel (prairial, rudéral), ainsi qu'à un nombre restreint de traits en lien avec les capacités de dispersion et persistance des espèces. Ces données ont été analysées à travers une analyse du paysage situé dans des zones tampons de différentes tailles (50, 100, 250, 500 et 1000 m) afin d'évaluer **i) l'influence des différentes variables paysagères sur la distribution et l'assemblage des espèces** et de **ii) définir les relations entre des groupes d'espèces définis, d'une part, par leurs traits fonctionnels partagés (types fonctionnels), et, d'autre part, par leurs réponses à l'urbanisation.**

## Grassland plant species occurring in extensively managed road verges are filtered by urban environments

Arnaud Cochard, Joséphine Pithon, Marie Jagaille, Véronique Beaujouan, Guillaume Pain and Hervé Daniel\*

BAGAP, INRA, Agrocampus Ouest, ESA, Université Bretagne Loire, 49000 Angers, France

(Received 15 June 2016; accepted 30 June 2017)

**Background:** Urbanisation filters species in communities depending on their adaptability to conditions in built-up areas, especially in semi-natural habitats. Roadside vegetation is widespread along urban-rural gradients and is therefore a good place to study landscape-scale factors influencing plant community composition.

**Aim:** Our study aimed to assess how plant species distributions vary between urban and rural landscape contexts and to identify biological traits favoured in urban areas.

**Methods:** Presence/absence data for 63 indigenous common species were collected in 296 road verge patches distributed along the urban-rural gradient in three French cities. We investigated the effects of landscape composition on species assemblages and related individual species responses to urbanisation to functional traits associated with dispersal and persistence capacity.

**Results:** Many grassland species were negatively affected by increasing proportion of built-up areas in the landscape. Insectpollination and high seed production appeared to be key traits favoured in grassland communities in urban areas, whereas dispersal modes were less related to plant distribution.

**Conclusions:** This study has demonstrated that urban filters affect common species of widespread, managed road verges. Better knowledge of the flora of these herbaceous roadsides may contribute to the conservation of common biodiversity within other grassland habitats found in urban areas.

**Keywords:** biological traits; common indigenous species; emergent groups; GAM models; herbaceous habitat; landscape-scale; urban-rural gradient

### Introduction

Urbanisation is considered to be one of the major threats to biological diversity at local and global scales (McKinney 2006). It affects the richness and diversity of species (McKinney 2002; Wania et al. 2006) as well as the structure and composition of communities, leading to biotic homogenisation, that is, increasing similarity of communities among urban areas (McKinney 2006; Lososová et al. 2016). Urban areas are known to promote non-native species and native species with adaptation to high levels of disturbance (Godefroid and Koedam 2007). Studies of complex urban-rural gradients, ranging from densely built city centres to increasingly rural areas (McDonnell and Pickett 1990; McDonnell et al. 1997), have compared plant responses to urbanisation world wide (Hahs and McDonnell 2006; Du Toit and Cilliers 2011). Some consistent variations in species distributions along the urban-rural gradient, have led McKinney (2002) to classify the species into: avoiders of inner cities, exploiters of urban centres, and adapters, which have an intermediate distribution. However, such presence/ absence or abundance-based classification needs to be defined in terms of plant strategies relevant to urban environments (McDonnell and Hahs 2015). To achieve this, the processes or filters underlying species responses to varying degrees of urbanisation are yet to be elucidated (Williams et al. 2009). Moreover, we need to understand how species

distributions are influenced by environmental filters operating at both local and landscape scales. At the local scale, habitat loss and habitat transformation appear to have a strong filtering effect on the distribution of organisms along the urbanisation gradient (McKinney 2002; Williams et al. 2009). Some species tend to disappear from the (semi)natural communities, which are replaced by new assemblages of plants, including cultivated, exotic /invasive species, promoted by various novel anthropogenic habitats such as parks, pavements, green roofs, green walls, gardens and lawns (Niemelä 2014; Rupprecht and Byrne 2014). At the landscape scale, less is known about how urbanisation can influence plant species distributions through modification of habitat mosaics and increasing habitat fragmentation (Williams et al. 2009). Small and poorly-connected habitat patches are frequent in urban dominated landscapes, but can nonetheless contribute to the maintenance of biodiversity (Muratet et al. 2013). Better knowledge of plant communities capable of occupying semi-natural habitat fragments is key for urban biodiversity planning (Kowarik 2011; Niemelä 2014; Rupprecht and Byrne 2014; Botzat et al. 2016). Studies undertaken in woodland habitats are available; however, generalisation of these to other habitat types is difficult (Cilliers and Bredenkamp 2000; Williams

et al. 2005; Albrecht and Haider 2013; Van Der Walt et al. 2015).

Roadside vegetation has rarely been the focus of studies on urbanisation effects, although it often represents large areas (Rupprecht and Byrne 2014), has remarkably similar forms and functions in both rural and urban contexts (Van Der Ree 2009), and therefore provides a useful model for examining vegetation and species responses to the environment (Ullmann and Heindl 1989; Forman et al. 2002). Roadsides tend to be extensively managed and harbour relatively diverse plant communities so their potential contribution to urban biodiversity is of interest. However, the assessment of roadside plant diversity remains difficult for practitioners for the lack of the definition of suitable indicators such as indicator species or diversity indices. Simple and repeatable, such indicators can be used to evaluate naturalness (Bergeron and Pellerin 2014) or operational management activities (Hermly and Cornelis 2000). The effects of urban environments on exotic and invasive species are relatively well studied (Von Der Lippe and Kowarik 2008; Vakhlamova et al. 2016) in contrast to that on common native species which dominate road verge vegetation structure (Gaston and Fuller 2008).

The study of common species can facilitate studying species-level responses along with identifying biological/functional traits that are characterise roadside environments in urban and rural settings (Knapp et al. 2008; Albrecht and Haider 2013). Recent studies have highlighted the importance of traits associated with dispersal or persistence capacity for understanding processes governing species distributions along urban-rural gradients (Schleicher et al. 2011; Williams et al. 2015; Palma et al. 2017). Annual species tend to be favoured by urbanisation, which creates higher levels of disturbance and soil fertility (Vallet et al. 2010; Williams et al. 2015). Heavier seeds and longer seed bank persistence times both appear to be associated with plant survival in urban areas, in response to harsh environments subjected to drought, soil compaction or competition (Williams et al. 2015; Palma et al. 2017). In highly fragmented urban areas, plant colonisation of suitable habitats may depend on the production of numerous seeds that have a wide dispersal range (Schleicher et al. 2011). Dispersal and pollination modes are important traits for the maintenance of plant-animal interactions. They show various patterns in relation to urban influence (Williams et al. 2015) and have not been fully studied in herbaceous habitats.

Our main objective was to assess the effects of urbanisation on common indigenous plant species in extensively managed grassland road verges. We assessed (1) the impacts of different landscape variables including the level of urbanisation on species assemblages in road verges and (2) defined plant functional groups and their relationships with species distributions along an urban-

rural gradient in order to interpret how urban conditions influence common grassland species.

## Materials and methods

### *Study area*

The study was conducted in three cities of north-western France: Nantes (47°13' N, 1°33' W), Angers (47°28' N, 0° 33' W) and La Roche-sur-Yon (46°42' N, 1°25' W). The area belongs to the Armorican Massif (composed mainly of acidic schist and granite) and is characterised by a temperate oceanic climate (average annual precipitation and average annual temperature close to 670 mm and 12–13 °C). The three conurbation areas cover 523, 540 and 499 km<sup>2</sup>, respectively. All three cities consist of a high-built town centre, surrounded by low-built suburban areas, in which semi-natural areas (woodlands, rivers and lakes, grasslands and green spaces) are present. The cities are embedded within a landscape of hedgerow networks connecting mosaics of annual crops, grasslands, woodlands and hedges (DREAL Pays de la Loire 2016).

### *Vegetation sampling*

We sampled 296 plots on roadsides along the urban-rural gradients. The length of the gradient, from the city centre to the countryside, varied among cities, as did the number of sampled plots (Angers: 14.5 km, n = 130; Nantes: 14.9 km, n = 94, La Roche-sur-Yon: 12.0 km, n = 72, see Appendix A). Each plot corresponded to a 10 m<sup>2</sup> quadrat (10 m × 1 m or 5 m × 2 m), with a minimum distance of 75 m between plots to ensure spatial independence (Chaudron et al. 2016b). Sites were chosen to minimise variation in environmental variables so that the effect of landscape /land use could be assessed on species composition. The sampling sites were situated near two-way, paved local roads (width 6–10 m), with established vegetation cover (highly disturbed sites were avoided), dominated by grasses and not situated under closed tree cover. The surveys were carried out on the flat “approach” zone (sensu Frenkel 1977; Figure 1) of the roadside, consisting of naturally established species (Chaudron et al. 2016a), typical of mesotrophic *Arrhenatherum elatius* grasslands (Bardat et al. 2004). Management of the roadsides was relatively homogeneous and “biodiversity-friendly” and involved mowing roadside approach zones twice a year (mid-June and October; information supplied by local authority personnel).

The presence/absence of 75 native plant species was recorded in each quadrat. The 75 species selected were all





Figure 1. A general scheme of zonation of the road verges (sensu Frenkel 1977). The approach zone was used for vegetation sampling in north-west France.

easily identifiable, even in their vegetative state. They are characteristic species of grasslands and urban wastelands (Muratet et al. 2015) and were common (recorded in more than 75% of 10 km × 10 km grid squares in the study region <http://www.ecalluna.fr>). The species presented a wide range of taxonomic and life history characteristics, including different types of life cycle or forms of interaction with animal assemblages (Muratet et al. 2015). Vegetation surveys were conducted in 2014 and 2015, between April 15 and July 10. Nomenclature followed Tison and De Foucault (2014). In order to satisfy the statistical requirements for logistic regression (Schleicher et al. 2011), only the 63 species present in more than 10 samples were used for the analyses (Appendix B).

#### *Biological trait selection and emergent groups*

Focusing on traits associated with dispersal or persistence capacity, we collected information on seven life-history traits for each species from the Bioflor (Klotz et al. 2002) and LEDA trait databases (Kleyer et al. 2008). To represent dispersal capacities, for both seeds and pollen, we selected two qualitative traits: pollination syndrome and dispersal mode. To these we added terminal velocity, that is, maximum speed of a falling diaspore in still air to indicate species-specific dispersal range, and the number of seeds per individual, to indicate the number of potential propagules (Schleicher et al. 2011). The ability of a species to persist was characterised by the following traits: life span, seed bank longevity, and seed mass, as species with a higher seed mass tend to persist longer in difficult environments (Westoby et al. 2002; Schleicher et al. 2011).

Based on these biological traits, we constituted emergent groups (EG), that is, groups of species sharing similar combinations of biological traits (Lavorel et al. 1997). This approach has been widely used to determine ecological mechanisms determining species distribution at the landscape scale (Kolb and Diekmann 2005; Adriaens et

al. 2006). Emergent groups were obtained through a principal coordinate analysis (PCoA) applied to a distance matrix computed using the mixed-variables coefficient of distance (Pavoine et al. 2009) based on a generalisation of Gower's distance. From the resulting similarity matrix, species were clustered hierarchically into emergent groups using Ward's method (Ward 1963). The relationships between the individual trait variables and emergent groups were tested using Pearson's  $\chi^2$  for qualitative variables and Kruskal–Wallis tests for quantitative variables.

Finally, habitat preferences (grassland or ruderal habitats) were assigned to each species according to Julve (2015) and Tison and De Foucault (2014). Meadows and grasslands (including swards or lawns) in Julve (2015) were considered as grassland habitats, wasteland and crops as ruderal habitats. For fringes or edges, we classed as grassland or ruderal habitats following Tison and De Foucault (2014).

#### *Environmental data*

In order to analyse the influence of landscape composition on plant communities, we retained variables that were likely to vary along the urban–rural gradient (Vallet et al. 2008; Schleicher et al. 2011): proportional areas of buildings, roads and pavements, woodlands (including hedges), crops, herbaceous vegetation (including semi-natural grassland, gardens and urban green spaces). These variables were extracted from land cover maps of the three urban-areas combining public databases: elements of the French BD TOPO land-cover database (IGN®) (buildings, roads, woodlands and hedges, water surfaces); normalised difference vegetation index estimated from rapid eye satellite imagery (5 m × 5 m resolution) used to discriminate vegetation and mineral surfaces; crops were distinguished from graphical land parcel registration declarations made by farmers benefitting from CAP subsidies. Using QGIS (QGIS Development Team 2015), land cover proportions were calculated for five buffer sizes (radius of 50, 100, 250, 500, 1000 m). Since all landscape variables were highly correlated, we used hierarchical partitioning (Muratet et al. 2008) to select the buffer sizes with the strongest independent influence on biodiversity indices, that is, 500 m (Appendix C). We also included the proportion of herbaceous vegetation at 50 m in further analyses for examining the possible influence of grassland areas in the immediate neighborhood (proximity of herbaceous vegetation).

#### *Definition of the urban–rural gradient*

A principal components analysis (PCA) was carried out to examine landscape structure in our study region, using the proportions of the five land cover classes (buildings, pavements, woodlands, crops and herbaceous vegetation),

proximity of herbaceous vegetation and distance to the city centre.

The first two axes of the principal components analysis explained 60% of the total inertia (Appendix D). The first axis separated landscapes with a high proportion of sealed areas (including buildings and pavements) from those with crops, or woodlands and tending to be distant from the urban centres. The second axis was correlated with the proportion of herbaceous areas, at both larger (500 m) and finer (50 m) scales and could be related to herbaceous habitat connectivity. In view of these results, further analyses focused on the proportion of buildings, a variable which structured the gradient, which has emerged as a major explanatory variable in many previous studies of plant assemblages along urban–rural gradients (Vallet et al. 2008; Van Der Walt et al. 2015; Vakhlamova et al. 2016) and is easily comparable between cities (McDonnell et al. 2009).

#### Statistical analyses

To detect patterns in species assemblages, we carried out a canonical correspondence analysis (CCA: Ter Braak 1986), a constrained multivariate method, appropriate for measuring the amount of community variation among samples explained by environmental data (Ter Braak 1986; Borcard et al. 1992). We selected environmental predictors by using a forward selection procedure, a multivariate extension of the step-wise regression method, using a 0.05 significance cutoff point (Lepš and Šmilauer 2003). This first analysis allowed us to assess and class the degree of influence of each landscape variable on species assemblages.

In order to answer our second question, that is, explore the nature of the relationship between our different species, their associated functional traits, and the urban–rural gradient, Generalised Additive Models (GAMs: Hastie and Tibshirani 1990) with a cubic smooth spline function were first used to compute the shape of the response curve for each species. GAM regressions are flexible for fitting curves to data, at least in terms of goodness-of-fit (Wood 2006). They have been used in several ecological studies (Guisan and Zimmermann 2000; Godefroid and Koedam 2007), because they do not require linear relationships between response and predictor variables and support non-Gaussian distributions (Zuur 2009). They also constitute a powerful tool for highlighting the possible asymmetric and complex distributions to be found along complex indirect gradients, such as the urban–rural gradient (Guisan and Zimmermann 2000; Godefroid and Koedam 2007). As the response data are the presence or absence of each species, binomial distribution with logit link function was used (Zuur 2009). Following Godefroid and Koedam (2007), we restricted the models to a curve using three degrees of freedom maximum, to simplify shapes of species–predictor response. A step-wise selection using the Akaike

Information Criterion (AIC: Akaike 1998) was used to define the optimum degree of freedom for each. Final GAMs were carried out to determine the shape of the responses for richness of groups of species, classed by habitat preference. In this case, a Poisson distribution with log link function was used (Lepš and Šmilauer 2003; Zuur 2009). GAMs cannot be easily summarised numerically and are best displayed by plotting the estimated smooth terms which represent the relationship between the values of the predictor and its effect on the modelled response variable (Lepš and Šmilauer 2003). First, we grouped species with similar response curve shapes and then analysed how the six emergent groups were distributed within these species response groups. We tested the differences using contingency analyses with Fisher’s exact test. Pair-wise comparisons with the Holm correction were subsequently applied within each species group.

CCA and GAM were carried out using CANOCO 5 (Ter Braak and Šmilauer 2012); other analyses were made using R environment (R Core Team 2015), with ade4 (Dray and Dufour 2007) and RVAideMemoire (Hervé 2017) packages.

#### Results

The number of species recorded per site ranged from 7 to 32 per 10 m<sup>2</sup> quadrat (mean  $\pm$  se: 17.9  $\pm$  5.4) out of the 63 species surveyed. The five most frequent species were *Plantago lanceolata* (84%), *Holcus lanatus* (76%), *Dactylis glomerata* (71%), *Agrostis capillaris* (70%), *Arrhenatherum elatius* (65%) (Appendix B).

#### Hierarchy of landscape variables influencing species assemblages

The ordination of species along the two first axes of the CCA is shown in Figure 2. Four variables were selected by the forward selection procedure (Table 1). The first axis,

Table 1. Result of a Canonical Correspondence Analysis related to the composition of vegetation of 296 roadside samples collected in three cities of north-western France: Nantes (47°13' N, 1°33' W), Angers (47°28' N, 0°33' W) and La Roche-sur-Yon (46°42' N, 1°25' W). Correlations with the first two canonical axes of the environmental variables forward selected.

Selected variables	Forward selection			Correlations with canonical axes	
	Contribution (%)	F-ratio	P-value (adj)	Axis 1	Axis 2
Buildings	30.7	4.2	0.014	0.53	0.11
Distance to city	12.9	1.8	0.024	-0.38	0.14
Woodlands	12.3	1.7	0.040	-0.11	-0.31
Herbaceous	11.4	1.6	0.030	0.07	0.37

explaining 48% of the species-environment relationship (percentage variance of species data: 1.5), was highly positively associated with the proportion of buildings within 500 m with a strong contribution of this variable to this first axis (30.7 %). This variable is opposed to the distance to urban centres on the first axis. The second axis (percentage variance of species data: 0.7; of species-environment relationship: 24.8) opposed the proportion of herbaceous and woodland areas within 500 m around each quadrat. The distinction made between grassland species and ruderal species appears clearly on the ordination; the first axis of the ordination, corresponding to the urban-rural gradient, associates high levels of sealed area with ruderal species, whereas grassland species are more often associated with rural areas.

*Species responses groups to the urban-rural gradient*

Results of the GAM regression for 42 species appeared better than null models (Appendix B). Three response groups could be distinguished related to proportion of buildings (Figure 3). For two groups the GAM curves increased or decreased and for a third group, a unimodal response curve was obtained. The first group of 10 species – ‘urban species group’ – showed an increasing probability

of occurrence with increasing proportion of buildings (Figure 3(a)); this group included *Avena barbata* and *Convolvulus arvensis* that had a probability of occurrence which rose from 0.2 in rural settings to about 0.8 in urbanised areas with 80% built-up land. Another seven species appeared more frequently at intermediate levels of urbanisation ranging from 10 to 30% built-up area (Figure 3(b)) – ‘periurban species group’ – including *Plantago lanceolata* and *Daucus carota* with a probability of occurrence which rose from 0.75 in rural zones to 0.9 in landscapes with 30% of built-up area, and decreased in urban areas. Finally, a large group of 25 species – ‘rural species group’ – such as *Dactylis glomerata* or *Holcus lanatus* showed decreasing probability of occurrence from 90% to 30% (Figure 3(c)) as the proportion of buildings increased. When species were grouped by habitat preference, we observed a significant decrease for grassland species richness, from 15 species per quadrat in rural settings to eight in urban contexts. The shape of the response curve for ruderal species was opposite, but less pronounced, rising from four species in rural samples to six in urban areas (Figure 3(d)).

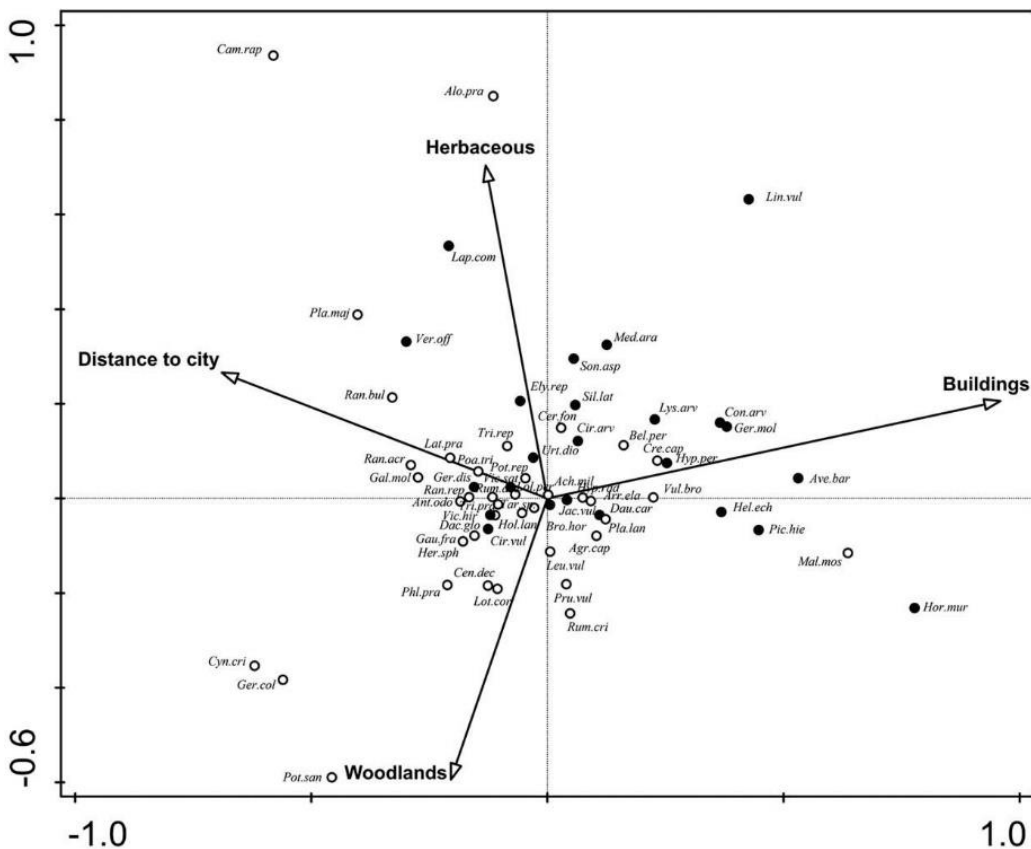


Figure 2. Species ordination diagram based on Canonical Correspondence Analysis of 296 roadside vegetation samples, north-west France. Variables (bold arrows) resulting from the forward selection procedure are shown. Full circles correspond to ruderal species. Empty circles correspond to grassland species. Species abbreviations correspond to the first three letters of genus and species names. For full names, see Appendix B.

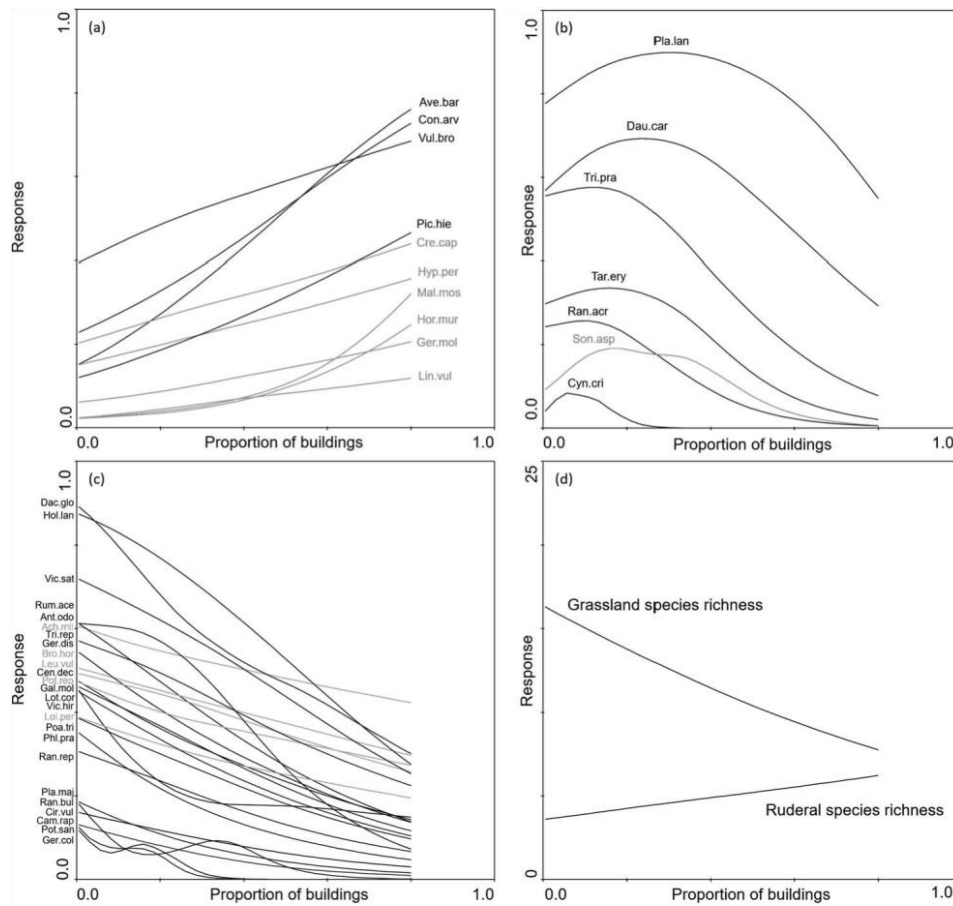


Figure 3. Response shapes in final GAM models for (a) urban species, (b) periurban species, (c) rural species and (d) relative richness for grassland and ruderal species of roadside vegetation, north-west France. Response shapes in black represent species for which models were significant. Species abbreviations correspond to the first three letters of genus and species names. For full species names, see Appendix B.

Table 2. Description of the emergent groups (EG) from classification of 296 roadside vegetation samples, north-western France, based on seven biological traits.

	Emergent groups					
	A n = 13	B n = 10	C n = 7	D n = 10	E n = 15	F n = 8
Traits						
Life form <sup>a</sup>	*** annual	annual	perennial	perennial	perennial	perennial
Dispersal <sup>a</sup>	*** Mostly zoochory	barochory	anemochory	barochory	zoochory	barochory
Pollination <sup>a</sup>	*** Mostly insect	selfing	insect	wind	insect /wind	insect
Terminal velocity <sup>b</sup>	*** 2.62 (±1.81) (ab)	5.15 (±1.81) (b)	1.42 (±1.13) (a)	2.45 (±0.84) (ab)	2.68 (±0.53) (b)	3.14 (±0.96) (ab)
Log seed number <sup>b</sup>	*** 7.38 (±2.85) (abc)	5.69 (±0.84) (c)	8.67 (±1.26) (ac)	7.08 (±1.45) (ab)	6.45 (±1.76) (b)	7.40 (±1.36) (bc)
Seed longevity <sup>b</sup>	ns2.62 (±1.81)	5.15 (±1.81)	1.42 (±1.13)	2.45 (±0.84)	2.68 (±0.53)	3.14 (±0.96)
Seed mass <sup>b</sup>	ns4.20 (±8.97)	7.96 (±14.06)	1.30 (±1.72)	1.07 (±0.86)	1.52 (±1.25)	3.10 (±5.17)

n indicates the number of species within each group. \*\*\* : p-value < 0.05.

<sup>a</sup>Pearson  $\chi^2$  association test.

<sup>b</sup>Kruskal–Wallis test. Multiple comparisons between groups made with Bonferroni correction. Values are group averages (standard deviation).

Significant

different groups indicated by different letters.



### Relationship between biological traits and GAM models

The hierarchical clustering based on selected dispersal traits resulted in the formation of six emergent groups (Table 2; Appendix B). Groups A and B were composed of annual species; those in A depended on animals for dispersal and pollination while those in B produced low numbers of seeds with high terminal velocity and had autonomous dispersion and pollination. The other four groups were composed of perennial species, with groups being defined by dispersal and pollination syndromes. Seed strategies did not contribute to EG differentiation. The distribution of these EGs within the three response groups (urban, periurban and rural, previously defined according to the GAM analyses) was not homogeneous ( $\chi^2 = 142.05$ ,  $df = 10$ ,  $P < 0.001$ ) (Figure 4). The EGs A and C were largely favoured in urban settings, whereas EGs D and E were absent from urban centres. EGs B and F were absent from periurban settings and present in urban and rural areas in equal proportions. Finally, all six EGs were represented within the rural group.

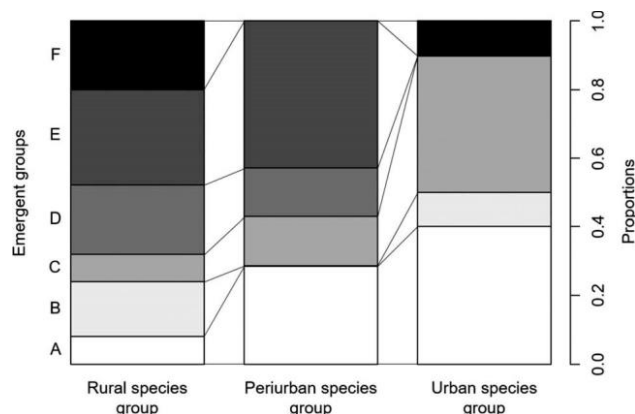


Figure 4. Proportion of the six emergent groups based on biological traits among the rural, periurban and urban species groups according to GAM models in roadside vegetation, northwest France.

## Discussion

### Differentiation in plant species assemblages along the urban–rural gradient

Despite focusing on common species occurring in widespread apparently homogenous habitats and eliminating exotic species from our study, our results showed that plant assemblages were strongly modified along the urban–rural gradient. Our findings confirm that urban environments exert a strong filtering on plant species

(Williams et al. 2009), not only in natural habitats such as woodlands, but also in managed habitats such as road verges, and at this is apparent at levels of urbanisation as low as 10–30%. Our findings are in agreement with other studies reporting distance-to-city effects on species composition within various habitats (Vallet et al. 2008; Vakhlamova et al. 2016). Such effects may correspond to landscape-scale effects (the proportion of different habitat types), limiting or increasing plant dispersion, or they may be explained by variation in local factors along urban-rural gradients (e.g. nutrient, pH or climate), usually observed in urban studies (McDonnell et al. 1997; Godefroid et al. 2007). By focusing on widespread species in our region, we hypothesised that local factors would have a weak influence on the distribution of these species within our single habitat sites and that landscape context may exert a stronger influence along an urban-rural gradient. Indeed, we found that road verges in rural landscapes contained a

larger number of grassland specialist species (e.g. *Anthoxanthum odoratum*, *Arrhenatherum elatius*, *Holcus lanatus*) while road verges adjacent to highly built-up areas contained more species of ruderal plant communities. Consistently with Cilliers and Bredenkamp (2000) and Vakhlamova et al. (2016), these results may be explained by the influence of urban or rural context at landscape-scale. Our approach could be enhanced by carrying out complete surveys of similar habitats, to include other and less frequent species, whose distributions may be more sensitive indicators.

Species-specific models revealed how individual species differed in their responses to urban-rural gradients, based on their degree of habitat specialisation. We noted that only a few species showed significant preferences for urban settings (*Avena barbata*, *Convolvulus arvensis*, *Crepis capillaris*, *Hordeum murinum*, *Hypericum perforatum*, *Picris hieracioides*, *Vulpia bromoides*). All of these species, except *V. bromoides* and *C. capillaris*, can be qualified as ruderal according Julve (2015) and Tison and De Foucault (2014), preferring disturbed habitats such as croplands or eutrophic wastelands. As for *V. bromoides* and *C. capillaris*, these annual grassland species are more typical of dwarf annual dry grassland or sandy lawns than mesophilic meadows (Julve 2015). These grassland species may be more adapted to warmer, disturbed conditions that are common in urban settings. On the other hand, the occurrence of many species decreased in response to increasing proportion of built-up areas. Almost without exception, these species are considered characteristic of semi-natural meadows and grassland.

### Comparison of groups according to biological traits

The separation of plant species into functional groups can help detect consistent responses to urbanisation. These groups we defined in this study bear some resemblance to McKinney's categories of species (2002), but the

biological traits approach gives us a better understanding of the strategies species adopt in response to urban constraints (McDonnell and Hahs 2015). Annual species are commonly associated with urban areas (Cilliers and Bredenkamp 2000; Akbar et al. 2009; Vallet et al. 2010; Albrecht and Haider 2013; Vakhlamova et al. 2016), where high levels of disturbance and soil fertility promote their occurrence (Hill et al. 2002; Williams et al. 2015). Our analyses further showed that annual species which depend on insects for pollination and produce higher numbers of seeds seemed to be favoured in urban settings compared to other annual species. These two biological characteristics were also found in a perennial species group suggesting that these traits may be among those better adapted to urban life. The production of large numbers of seeds may decrease the risks of extinction in urban habitats with high soil disturbance, and this predominance of insect pollination has also been observed in urban grasslands (Albrecht and Haider 2013; Van Der Walt et al. 2015) but not in studies of other types of urban vegetation (Lososová et al. 2006; Knapp et al. 2008). The diversity and abundance of pollinators can be affected by the availability of flower resources, modified by the presence of horticultural plants linked to urban environments (Kearns and Oliveras 2009; Bates et al. 2011). Likewise, roadsides may support a variety of pollen and nectar sources and can provide potential nesting sites for ground-nesting bees (Hopwood 2008), important in such highly impervious environments as cities. These results suggest that road verges, especially in urban settings, may also benefit taxonomic groups which provide important ecosystem functions such as pollination and therefore “biodiversity friendly” management practices may be particularly important in these areas.

The two dispersal modes favoured in urban environments, that is, animal-dispersed and wind-dispersed species, reflect possible use and constraints of road verges. The former group may be dispersed by animals moving along road verges (Forman and Alexander 1998), and also by road traffic (Knapp et al. 2008; Von Der Lippe and Kowarik 2008). Wind-dispersed perennial species, favoured in urban areas, are also associated with ruderal habitats (Godefroid et al. 2007). This preference for wasteland and other disturbed habitats alone could explain the distribution of this group of species rather than a particular biological adaptation. This seems to indicate that despite general tendencies, dispersal modes contribute little to the explanation of plant distributions in urban environments as shown by previous studies (Vallet et al. 2010; Williams et al. 2015).

Finally, whereas all emergent groups were equally represented in grass verges of rural areas, the filtering pressure on species according to traits shaped a heterogeneous distribution for four of the six emergent groups within the urban response group. This illustrates

how urbanisation can shape the functional structure of communities, potentially leading to functional homogenisation (Kühn and Klotz 2006; Van Der Walt et al. 2015).

### Conclusion

Our investigation has demonstrated the great pressure exerted by urbanisation on biodiversity at the habitat scale, by highlighting contrasting distributions of very common plant species occurring in road verges. Grassland species are especially negatively affected in urban areas whereas annual and insect-pollinated species seem to be promoted. This study, based on a limited species list, shows how our knowledge of the influence of urban environments may be improved by the use of extensive surveys in all types of habitats, from natural to highly anthropogenic (Kowarik 2011). As a significant proportion of biodiversity is located outside semi-natural and conservation areas, understanding the relative influence of landscape and local factors may enhance strategies for a better conservation of biodiversity, as well human well-being, in a range of urban grassland habitats (meadows, green spaces, wastelands). Finally, this approach could lead to the selection of groups of common species, easily identifiable by non-botanist land-managers, that could be tested with a view to developing biodiversity indicators for urban habitats (Bergeron and Pellerin 2014; Muratet et al. 2015).

### Acknowledgements

We thank F. Braud, C. Gautier and J. Guy for their help in collecting field data and four anonymous reviewers for their help with improving this manuscript.

### Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

### Funding

This work was supported by the Conseil Régional des Pays de la Loire (URBIO: Biodiversity of Urban Areas Project) and the DIVA3 Program of the French Ministry of Environment (TRAMIX Project).

### Notes on contributors

Arnaud Cochard is a Ph.D. student and an active botanist. His research addresses the processes underlying plant community organisation and the dynamics of plant populations in urban and rural areas.

Josephine Pithon is an ecologist and ornithologist and she teaches ecology to students of agriculture. Her research focuses on the factors influencing common biodiversity at local and landscape scales in rural and semi-urban contexts.

Marie Jagaille is a geographer developing spatial analysis for environmental studies. Her work in geomatics and scientific project management focuses on urban ecology and greening.

Hervé Daniel is a plant ecologist. He is interested in plant diversity conservation and studies the influence of landscape on plant communities, especially within urban environments.

Véronique Beaujouan teaches geomatics applied to landscapes. Her research aims to develop appropriate methods for describing and mapping small areas of semi-natural habitat in human-dominated contexts.

Guillaume Pain is a landscape ecologist. His research focuses on the use of ecological concepts in the implementation of biodiversity conservation action at landscape scale, in areas under pressure from human activities, especially agriculture.

## References

- Adriaens D, Honnay O, Hermy M. 2006. No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biological Conservation* 133:212–224.
- Akaike H. 1998. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Parzen E, Tanabe K, Kitagawa G, editors. *Selected papers of Hirotugu Akaike*. New York: Springer.
- Akbar KF, Hale WH, Headley AD. 2009. Floristic composition and environmental determinants of roadside vegetation in north England. *Polish Journal of Ecology* 57:73–88.
- Albrecht H, Haider S. 2013. Species diversity and life history traits in calcareous grasslands vary along an urbanization gradient. *Biodiversity and Conservation* 22:2243–2267.
- Bardat J, Bioret F, Botineau M, Bouillet V, Delpech R, Géhu J-M, Haury J, Lacoste A, Rameau J-C, Royer J-M, et al. 2004. *Prodrome des végétations de France*. Paris: Muséum national d'histoire naturelle.
- Bates AJ, Sadler JP, Fairbrass AJ, Falk SJ, Hale JD, Matthews TJ. 2011. Changing bee and hoverfly pollinator assemblages along an urban-rural gradient. *PLoS One* 6:e23459.
- Bergeron A, Pellerin S. 2014. Pteridophytes as indicators of urban forest integrity. *Ecological Indicators* 38:40–49.
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73:1045–1055.
- Botzat A, Fischer LK, Kowarik I. 2016. Unexploited opportunities in understanding liveable and biodiverse cities. A review on urban biodiversity perception and valuation. *Global Environmental Change* 39:220–233.
- Chaudron C, Chauvel B, Isselin-Nondedeu F. 2016a. Effects of late mowing on plant species richness and seed rain in road verges and adjacent arable fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 232:218–226.
- Chaudron C, Perronne R, Bonthoux S, Di Pietro F. 2016b. Influence of management practices on plant assemblages of road–field boundaries in an agricultural landscape. *Applied Vegetation Science* 19:644–654.
- Cilliers SS, Bredenkamp GJ. 2000. Vegetation of road verges on an urbanisation gradient in Potchefstroom, South Africa. *Landscape and Urban Planning* 46:217–239.
- Dray S, Dufour A-B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22:1–20.
- DREAL Pays de la Loire. 2016. The atlas of Pays de la Loire landscapes [Internet]. [cited 2017 Feb 6]. Available from: <http://www.paysages.pays-de-la-loire.developpement-durable.gouv.fr/>
- Du Toit MJ, Cilliers SS. 2011. Aspects influencing the selection of representative urbanization measures to quantify urban-rural gradients. *Landscape Ecology* 26:169–181.
- Forman RTT, Alexander LE. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:207–231.
- Forman RTT, Sperling D, Bissonette JA, Clevenger AP, Cutshall CD, Dale VH. 2002. *Road ecology: science and solutions*. Washington DC: Island Press.
- Frenkel RE. 1977. *Ruderal vegetation along some California roadsides*. Berkeley: University of California Press.
- Gaston KJ, Fuller RA. 2008. Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 23:14–19.
- Godefroid S, Koedam N. 2007. Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecology* 22:1227–1239.
- Godefroid S, Monbaliu D, Koedam N. 2007. The role of soil and microclimatic variables in the distribution patterns of urban wasteland flora in Brussels, Belgium. *Landscape and Urban Planning* 80:45–55.
- Guisan A, Zimmermann NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147–186.
- Hahs AK, McDonnell MJ. 2006. Selecting independent measures to quantify Melbourne's urban–rural gradient. *Landscape and Urban Planning* 78:435–448.
- Hastie TJ, Tibshirani RJ. 1990. *Generalized additive models*. Boca Raton: Chapman and Hall/CRC.
- Hermy M, Cornelis J. 2000. Towards a monitoring method and a number of multifaceted and hierarchical biodiversity indicators for urban and suburban parks. *Landscape and Urban Planning* 49:149–162.
- Hervé M. 2017. RVAideMemoire: diverse basic statistical and graphical functions [Internet]. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>
- Hill MO, Roy DB, Thompson K. 2002. Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology* 39:708–720.
- Hopwood JL. 2008. The contribution of roadside grassland restorations to native bee conservation. *Biological Conservation* 141:2632–2640.
- Julve P. 2015. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France, version 2015 [Internet]. [cited 2015 Sep 1]. Available from: [http://perso.wanadoo.fr/phi\\_lippe.julve/catminat.htm](http://perso.wanadoo.fr/phi_lippe.julve/catminat.htm)
- Kearns CA, Oliveras DM. 2009. Environmental factors affecting bee diversity in urban and remote grassland plots in Boulder, Colorado. *Journal Insect Conserv* 13:655–665. Kleyer M, Bekker RM, Knevel IC, Bakker JP, Thompson K, Sonnenschein M, Poschlod P, Van Groenendael JM, Klimeš L, Klimešová J, et al. 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96:1266–1274.
- Klotz S, Kuhn I, Durka W. 2002. BiolFlor – Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland [Internet]. [cited 2015 Sep 1]. Available from: <http://www2.ufz.de/biolflor/index.jsp>



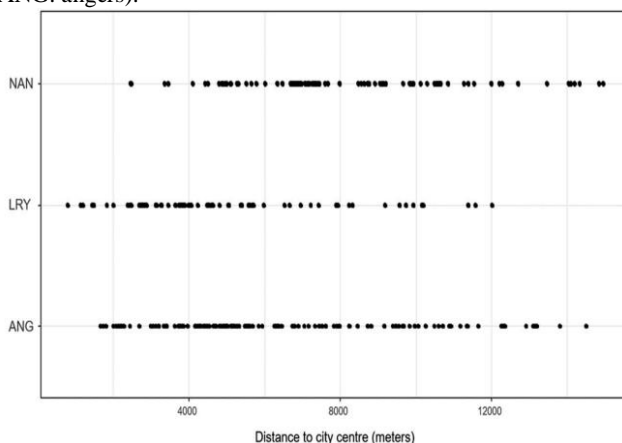
- Knapp S, Kühn I, Wittig R, Ozinga WA, Poschold P, Klotz S. 2008. Urbanization causes shifts in species' trait state frequencies. *Preslia* 80:375–388.
- Kolb A, Diekmann M. 2005. Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology* 19:929–938.
- Kowarik I. 2011. Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environmental Pollution* 159:1974–1983.
- Kühn I, Klotz S. 2006. Urbanization and homogenization – comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation* 127:292–300.
- Lavelle S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes TDA. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12:474–478.
- Lepš J, Šmilauer P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lososová Z, Chytrý M, Danihelka J, Tichý L, Ricotta C. 2016. Biotic homogenization of urban floras by alien species: the role of species turnover and richness differences. *Journal of Vegetation Science* 27:452–459.
- Lososová Z, Chytrý M, Kühn I, Hájek O, Horáková V, Pyšek P, Tichý L. 2006. Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8:69–81.
- McDonnell MJ, Hahs AK. 2015. Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46:261–280.
- McDonnell MJ, Hahs AK, Breuste JH, editors. 2009. *Ecology of cities and towns: a comparative approach*. Cambridge: Cambridge University Press.
- McDonnell MJ, Pickett STA. 1990. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology* 71:1232–1237.
- McDonnell MJ, Pickett STA, Groffman P, Bohlen P, Pouyat RV, Zipperer WC, Parmelee RW, Carreiro MM, Medley K. 1997. Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. *Urban Ecosystems* 1:21–36.
- McKinney ML. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience* 52:883–890.
- McKinney ML. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127:247–260.
- Muratet A, Lehane F, Turcati L, Vergin A, Cudennec N, Duron Q. 2015. *La clé des prairies: flore des prairies urbaines de la moitié Nord de la France*. Paris: Natureparif.
- Muratet A, Lorrillière R, Clergeau P, Fontaine C. 2013. Evaluation of landscape connectivity at community level using satellitederived NDVI. *Landscape Ecology* 28:95–105.
- Muratet A, Porcher E, Devictor V, Arnal G, Moret J, Wright S, Machon N. 2008. Evaluation of floristic diversity in urban areas as a basis for habitat management. *Applied Vegetation Science* 11:451–460.
- Niemelä J. 2014. Ecology of urban green spaces: the way forward in answering major research questions. *Landscape and Urban Planning* 125:298–303.
- Palma E, Catford JA, Corlett RT, Duncan RP, Hahs AK, McCarthy MA, McDonnell MJ, Thompson K, Williams NSG, Veski PA. 2017. Functional trait changes in the floras of 11 cities across the globe in response to urbanization. *Ecography* 40:875–886.
- Pavoine S, Vallet J, Dufour A-B, Gachet S, Daniel H. 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118:391–402.
- QGIS Development Team. 2015. QGIS geographic information system [Internet]. Open Source Geospatial Foundation. Available from: <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team. 2015. R: a language and environment for statistical computing [Internet]. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. Available from: <https://www.R-project.org/>
- Rupprecht CDD, Byrne JA. 2014. Informal urban greenspace: comparison of quantity and characteristics in Brisbane, Australia and Sapporo, Japan. *PLoS One* 9: e99784.
- Schleicher A, Biedermann R, Kleyer M. 2011. Dispersal traits determine plant response to habitat connectivity in an urban landscape. *Landscape Ecology* 26:529–540.
- Ter Braak CJF. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167–1179.
- Ter Braak CJF, Šmilauer P. 2012. *CANOCO reference manual and user's guide: software for ordination (version 5.0)*. Ithaca, NY: Biometris Ithaca.
- Thomson FJ, Moles AT, Auld TD, Kingsford RT. 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology* 99:1299–1307.
- Tison JM, De Foucault B. 2014. *Flora Gallica - Flore de France*. Mèze: Biotope Éditions.
- Ullmann I, Heindl B. 1989. Geographical and ecological differentiation of roadside vegetation in temperate Europe. *Botanica Acta* 102:261–269.
- Vakhlamova T, Rusterholz H-P, Kanibolotskaya Y, Baur B. 2016. Effects of road type and urbanization on the diversity and abundance of alien species in roadside verges in Western Siberia. *Plant Ecology* 217:241–252.
- Vallet J, Daniel H, Beaujouan V, Rozé F. 2008. Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France. *Landscape Ecology* 23:1205–1217.
- Vallet J, Daniel H, Beaujouan V, Rozé F, Pavoine S. 2010. Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science* 13:412–424.
- Van Der Ree R. 2009. The ecology of roads in urban and urbanising landscapes. In: McDonnell MJ, Hahs AK, Breuste JH, editors. *Ecology of cities and towns: a comparative approach*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Van DerWalt L, Cilliers SS, Toit MJD, Kellner K. 2015. Conservation of fragmented grasslands as part of the urban green infrastructure: how important are species diversity, functional diversity and landscape functionality? *Urban Ecosystems* 18:87–113.
- Vittoz P, Engler R. 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica* 117:109–124.
- Von Der Lippe M, Kowarik I. 2008. Do cities export biodiversity? Traffic as dispersal vector across urban-rural gradients: traffic as dispersal vector across urban-rural gradients. *Diversity and Distributions* 14:18–25.
- Walsh C, MacNally R. 2013. hier.part: hierarchical Partitioning. R package version 1.0-4 [Internet]. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=hier.part>.



- Wania A, Kühn I, Klotz S. 2006. Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany—spatial gradients of species richness. *Landscape and Urban Planning* 75:97–110.
- Ward JJ. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association* 58:236–244.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:125–159.
- Williams NSG, Hahs AK, Vesk PA. 2015. Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17:78–86.
- Williams NSG, Morgan JW, McDonnell MJ, McCarthy MA. 2005. Plant traits and local extinctions in natural grasslands along an urban–rural gradient. *Journal of Ecology* 93:1203–1213.
- Williams NSG, Schwartz MW, Vesk PA, McCarthy MA, Hahs AK, Clemants SE, Corlett RT, Duncan RP, Norton BA, Thompson K, et al. 2009. A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology* 97:4–9.
- Wood S. 2006. *Generalized additive models: an introduction with R*. Boca Raton, FL: Chapman and Hall/CRC.
- Zuur AF, editor. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York (NY): Springer.

## Appendix A

Distribution of sampling points according to distance from the centre, for each city (NAN: Nantes. LRY: La Roche-sur-Yon; ANG: Angers).



Appendix B: Species codes; full names and family (nomenclature following Tison and De Foucault, 2014); number of occurrences (296 samples); preferential habitat derived from Julve (2015) and Tison and De Foucault (2014); Life span, Pollination and dispersal mode based on Julve (2015) and BioFlor (Klotz et al, 2002); Summary of the Generalized Additive Modelling regression, showing those species for which regression models appeared better than null models.

Names	Full names	Families	Occ.	Preferential Habitat	Life span	Pollination mode	Dispersal mode	Emergent Group	GAMs-models		
									Affinity	F	P value
Ach.mil	<i>Achillea millefolium</i> L.	Asteraceae	164	grassland	perennial	insect	anemochory	C	rural	1.79	0.180
Agr.cap	<i>Agrostis capillaris</i> L.	Poaceae	209	grassland	perennial	wind	barochory	D	ns	-	-
Alo.pra	<i>Alopecurus pratensis</i> L. subsp. <i>pratensis</i>	Poaceae	27	grassland	perennial	wind	barochory	D	ns	-	-
Ant.odo	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	Poaceae	143	grassland	perennial	wind	zoochory	E	rural	11.33	< 0.001
Arr.ela	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl	Poaceae	191	grassland	perennial	wind	zoochory	E	ns	-	-
Ave.bar	<i>Avena barbata</i> Link	Poaceae	81	ruderal	annual	selfing	zoochory	A	urban	14.62	< 0.001
Bel.per	<i>Bellis perennis</i> L.	Asteraceae	67	grassland	perennial	insect	barochory	F	ns	-	-
Bro.hor	<i>Bromus hordeaceus</i> L.	Poaceae	135	ruderal	annual	selfing	zoochory	A	rural	1.66	0.200
Cam.rap	<i>Campanula rapunculus</i> L.	Campanulaceae	26	grassland	biennial	insect	barochory	A	rural	4.31	0.033
Cen.dec	<i>Centaurea decipiens</i> Thuill.	Asteraceae	111	grassland	perennial	insect	barochory	F	rural	6.34	0.008
Cer.fon	<i>Cerastium fontanum</i> Baumg. subsp. <i>vulgare</i> (Hartm.) Greuter & Burdet	Caryophyllaceae	79	grassland	perennial	selfing	anemochory	C	ns	-	-
Cir.arv	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	Asteraceae	53	ruderal	perennial	insect	anemochory	C	ns	-	-
Cir.vul	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Asteraceae	36	ruderal	perennial	insect	anemochory	C	rural	2.51	0.108
Con.arv	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	Convolvulaceae	97	ruderal	perennial	insect	barochory	F	urban	8.70	0.002
Cre.cap	<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.	Asteraceae	76	grassland	annual	insect	anemochory	A	urban	2.69	0.092
Cyn.cri	<i>Cynosurus cristatus</i> L.	Poaceae	11	grassland	perennial	wind	zoochory	E	periurban	6.74	< 0.001
Dac.glo	<i>Dactylis glomerata</i> L.	Poaceae	211	grassland	perennial	wind	zoochory	E	rural	16.80	< 0.001
Dau.car	<i>Daucus carota</i> L.	Apiaceae	188	ruderal	biennial	insect	zoochory	A	periurban	3.57	0.030
Ely.rep	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski	Poaceae	24	ruderal	perennial	wind	zoochory	E	ns	-	-
Gal.mol	<i>Galium mollugo</i> L.	Rubiaceae	86	grassland	perennial	insect	barochory	F	rural	8.36	< 0.001
Gau.fra	<i>Gaudinia fragilis</i> (L.) P.Beauv.	Poaceae	23	grassland	annual	wind	zoochory	A	ns	-	-
Ger.col	<i>Geranium columbinum</i> L.	Geraniaceae	17	grassland	annual	selfing	barochory	B	rural	6.62	< 0.001
Ger.dis	<i>Geranium dissectum</i> L.	Geraniaceae	125	ruderal	annual	selfing	barochory	B	rural	9.32	0.001
Ger.mol	<i>Geranium molle</i> L.	Geraniaceae	26	ruderal	perennial	selfing	barochory	B	urban	1.85	0.172
Hel.ech	<i>Helminthotheca echioides</i> (L.) Holub	Asteraceae	23	ruderal	perennial	insect	anemochory	C	ns	-	-
Her.sph	<i>Heracleum sphondylium</i> L.	Apiaceae	31	grassland	perennial	insect	anemochory	C	ns	-	-
Hol.lan	<i>Holcus lanatus</i> L. subsp. <i>lanatus</i>	Poaceae	226	grassland	perennial	wind	zoochory	E	rural	13.99	< 0.001
Hor.mur	<i>Hordeum murinum</i> L.	Poaceae	12	ruderal	annual	wind	zoochory	A	urban	2.63	0.093
Hyp.per	<i>Hypericum perforatum</i> L.	Hypericaceae	58	ruderal	perennial	insect	anemochory	C	urban	2.22	0.130
Hyp.rad	<i>Hypochaeris radicata</i> L.	Asteraceae	154	grassland	perennial	insect	anemochory	C	ns	-	-
Jac.vul	<i>Jacobaea vulgaris</i> Gaertn. subsp. <i>vulgaris</i>	Asteraceae	156	ruderal	perennial	insect	anemochory	C	ns	-	-
Lap.com	<i>Lapsana communis</i> L.	Asteraceae	22	ruderal	annual	selfing	barochory	B	ns	-	-
Lat.pra	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	Fabaceae	10	grassland	perennial	insect	barochory	F	ns	-	-

(Continued)

(Continued).

Names	Full names	Families	Occ.	Preferential Habitat	Life span	Pollination mode	Dispersal mode	Emergent Group	GAMs-models		
									Affinity	F P value	
Leu.vul	<i>Leucanthemum vulgare</i> (Vaill.) Lam.	Asteraceae	131	grassland	perennial	insect	barochory	F	rural	2.16	0.137
Lin.vul	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	Plantaginaceae	13	ruderal	perennial	insect	anemochory	C	urban	2.20	0.131
Lol.per	<i>Lolium perenne</i> L.	Poaceae	98	grassland	perennial	wind	barochory	D	rural	2.19	0.133
Lot.cor	<i>Lotus corniculatus</i> L.	Fabaceae	110	grassland	perennial	insect	barochory	F	rural	6.37	0.008
Lys.arv	<i>Lysimachia arvensis</i> (L.) U.Manns & Anderb.	Primulaceae	16	ruderal	annual	selfing	barochory	B	ns	-	-
Mal.mos	<i>Malva moschata</i> L.	Mahvaceae	13	grassland	perennial	insect	anemochory	C	urban	3.02	0.069
Med.ara	<i>Medicago arabica</i> (L.) Huds.	Fabaceae	28	ruderal	annual	insect	zoochory	A	ns	-	-
Phl.pra	<i>Phleum pratense</i> L.	Poaceae	71	grassland	perennial	wind	zoochory	E	rural	9.32	0.001
Pic.hie	<i>Picris hieracioides</i> L.	Asteraceae	55	ruderal	perennial	insect	anemochory	C	Urban	5.22	0.001
Pla.lan	<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plantaginaceae	251	grassland	perennial	wind	barochory	D	periurban	3.97	0.020
Pla.maj	<i>Plantago major</i> L.	Plantaginaceae	36	grassland	perennial	wind	barochory	D	rural	5.48	0.015
Poa.tri	<i>Poa trivialis</i> L.	Poaceae	91	grassland	perennial	wind	barochory	D	rural	4.96	0.020
Pot.rep	<i>Potentilla reptans</i> L.	Rosaceae	122	grassland	perennial	insect	barochory	F	rural	2.43	0.112
Pot.san	<i>Poterium sanguisorba</i> L.	Rosaceae	17	grassland	perennial	wind	barochory	D	rural	7.35	< 0.001
Pru.vul	<i>Prunella vulgaris</i> L.	Lamiaceae	54	grassland	perennial	insect	barochory	F	ns	-	-
Ran.acr	<i>Ranunculus acris</i> L.	ranunculaceae	59	grassland	perennial	insect	zoochory	E	periurban	6.93	0.001
Ran.bul	<i>Ranunculus bulbosus</i> L.	ranunculaceae	29	grassland	perennial	insect	zoochory	E	rural	3.65	0.014
Ran.rep	<i>Ranunculus repens</i> L.	ranunculaceae	71	grassland	perennial	insect	zoochory	E	rural	4.64	0.025
Rum.ace	<i>Rumex acetosa</i> L.	Polygonaceae	158	grassland	perennial	wind	barochory	D	rural	7.98	< 0.001
Rum.cri	<i>Rumex crispus</i> L.	Polygonaceae	76	grassland	perennial	wind	anemochory	C	ns	-	-
Sil.lat	<i>Silene latifolia</i> Poir.	Caryophyllaceae	31	ruderal	perennial	insect	anemochory	C	ns	-	-
Son.asp	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	Asteraceae	43	ruderal	annual	insect	barochory	A	periurban	2.21	0.089
Tar.rud	<i>Taraxacum sect. ruderalia</i>	Asteraceae	86	grassland	perennial	insect	anemochory	C	periurban	4.17	0.017
Tri.pra	<i>Trifolium pratense</i> L.	Fabaceae	151	grassland	perennial	insect	zoochory	E	periurban	7.08	0.001
Tri.rep	<i>Trifolium repens</i> L.	Fabaceae	146	grassland	perennial	insect	zoochory	E	rural	5.30	0.015
Urt.dio	<i>Urtica dioica</i> L.	Urticaceae	20	ruderal	perennial	wind	zoochory	E	ns	-	-
Ver.off	<i>Verbena officinalis</i> L.	Verbenaceae	10	ruderal	perennial	insect	barochory	F	ns	-	-
Vic.hir	<i>Vicia hirsuta</i> (L.) S.F. Gray	Fabaceae	103	ruderal	annual	selfing	barochory	B	rural	7.25	0.005
Vic.sat	<i>Vicia sativa</i> L.	Fabaceae	184	ruderal	annual	selfing	barochory	B	rural	7.53	0.003
Vul.bro	<i>Vulpia bromoides</i> (L.) Gray	Poaceae	140	grassland	annual	selfing	zoochory	A	urban	4.06	0.035

### Appendix C

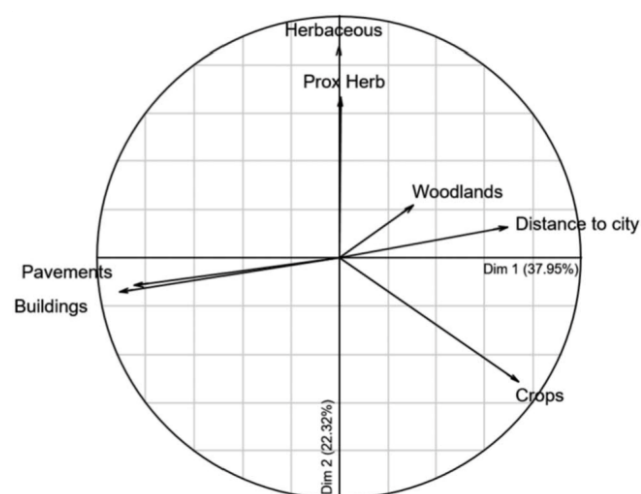
Using Hier.part packages (Walsh and MacNally 2013), we performed a hierarchical partitioning to select the buffer size with the strongest independent influence on biodiversity indices of interest (Muratet et al. 2008). Five buffer sizes (radius of 50, 100, 250, 500, 1000 m) are commonly used in vegetation landscape ecology since they represent range of dispersal capacities for plant species (Vittoz and Engler 2007; Thomson et al. 2011). Total independent variance ( $r^2$ ) explained by a model including the following proportions of land cover: Buildings, Pavement, Woodland habitats, Herbaceous habitats and Crops at each buffer size, for each variable of floristic interest (total richness, ruderal species richness, grassland species richness, species composition). This latter was analysed through samples coordinates on first and second axis in Correspondence analysis using Canoco 5 (Ter Braak and Šmilauer 2012).

Total and grassland species richness, and the species composition on the first axis of CA are better explained when considering landscape variables in a 500m buffer, whereas ruderal species richness and composition on second axis are better explained at 50m scale.

Buffer_size	Total Richness	Grassland Richness	Ruderals Richness	Composition on Axis 1	Composition on Axis 2
50	0,0667	0,1456	0,1008	0,0998	0,0966
100	0,0870	0,1831	0,0568	0,1134	0,0874
250	0,0953	0,1923	0,0559	0,1309	0,0668
500	0,0975	0,1966	0,0884	0,1790	0,0295
1000	0,0842	0,1722	0,0638	0,1564	0,0102

### Appendix D

Using R software (R Core Team 2015), with ade4 (Dray and Dufour 2007) package, we performed a Principal Component Analysis in order to examine landscape structure using the different landscape variables. The proportions of the five land cover classes are calculated within a 500m buffer around each sampling point (buildings, pavements, woodlands, crops and herbaceous vegetation). The variable Prox\_Herb corresponds to the proportion of herbaceous areas within a 50m buffer.



En se positionnant sur un type de milieu, relativement homogène, largement distribué tant en contexte urbain et rural, nous avons pu mettre en évidence des distributions contrastées d'espèces communément inventoriées dans ces milieux prairiaux. Dans l'optique d'augmenter le nombre de stations tout en restreignant les biais liés à l'identification, notamment face à plusieurs observateurs, nous avons fait le choix de se restreindre à une liste de 75 espèces. Il ressort de cet article que ces espèces peuvent présenter des distributions contrastées le long de gradient urbain-rural. En particulier, certaines espèces prairiales montrent des probabilités de présence relativement faible en contexte urbain. On peut maintenant baser des comparaisons sur des relevés exhaustifs de végétation.

### 3. Article 2: Grassland vegetation along an urban-rural gradient: implications for common biodiversity in urban areas

---

Soumis dans la revue "*Landscape and Urban Planning*"

Ce deuxième article élargit les questionnements en élargissant le recueil de données à des habitats présentant des usages différents (bord de route, espace vert, prairie à usage agricole, prairie abandonnée/friche). De même, cet article se base sur des données exhaustives, recueillies au sein de fenêtres paysagères identifiées au sein d'un double gradient d'urbanisation et de connectivité des habitats herbacés. La variété d'usage nous a conduit à **interroger l'influence de l'usage sur la composition et richesse floristique**, permettant ainsi d'évaluer la contribution de chacun d'entre eux à la biodiversité globale de cet habitat ordinaire. A l'instar du précédent, nous avons cherché à **évaluer et hiérarchiser l'influence des facteurs paysagers sur la composition floristique**. Enfin, nous avons mis en relation les deux premiers questionnements pour étudier, au sein des quatre milieux identifiés, les **variations de richesse selon un gradient urbain-rural**.

## Grassland vegetation along an urban-rural gradient: implications for common biodiversity in urban areas

Arnaud Cochard, Joséphine Pithon, Véronique Beaujouan, Guillaume Pain and Hervé Daniel\*

BAGAP, INRA, Agrocampus Ouest, ESA, 49000 Angers, France

Habitat heterogeneity has a well-known influence on plant species richness in urban contexts, but a better understanding of processes associated with individual types of habitat is needed, at landscape scale. Many studies have focused on woodland vegetation while herbaceous habitats have received less attention though they form a major part of green infrastructure at the urban-rural interface. The aims of this study were to assess the plant diversity of common, mesophilic grassland habitats, associated with several types of land-use, and to analyse the influence of landscapes variables on species richness and composition. The study was carried out in three cities of north-western France, where 97 1-km<sup>2</sup> square landscapes were selected to maximise variation in both extent of urbanisation and connectivity of herbaceous habitat. Abundance data for all plant species were collected in 388 quadrats. These herbaceous habitats harboured high plant diversity (298 species) and only 13 exotic species. Whereas the urban-rural gradient did not influence total species richness, it appeared to be the most significant predictor of species composition, shaping plant communities through ecological preferences. Plant species assemblages were not influenced by connectivity of herbaceous habitat. Despite a generally homogenous global species pool, there were some differences in plant community composition between land-use categories. Road verges presented the highest diversity while indicator species varied between land-use types. Finally variations in species richness along the urban-rural gradient also depended on land-use. We conclude that preserving non-built space within urban areas may be more effective than enhancing habitat connectivity, for grassland biodiversity.

Key words: Plant community; Land use; Connectivity; Landscape composition; Herbaceous habitat; Green infrastructure

### Highlights

- Urbanisation modifies plant species composition in common, mesophilic grasslands
- Grassland and forest species richness decrease in urban contexts
- Herbaceous habitat connectivity does not influence plant species composition
- Road verges are the land use type that contributes most to regional biodiversity

### Introduction

The role of vegetation in cities is being redefined as the positive contributions of ecosystems in urban settings are increasingly recognised. By supporting high animal and plant biodiversity (Pickett *et al.* 2011), urban vegetation patches can be integrated into regional ecological networks (Jongman, Küllvik & Kristiansen 2004) which aim to enhance biodiversity maintenance and dispersal in and through cities (Clergeau & Blanc 2013). Urban planning is therefore evolving to integrate such environmental objectives (McDonnell, Hahs & Breuste 2009).

While early research on plant assemblages in urban environments focused on local factors, particularly management and abiotic conditions (De Blois, Domon & Bouchard 2002), the influence of landscape structure is now widely studied and highly relevant for urban planners (Goddard, Dougill & Benton 2010). Landscapes encompass both structural connectivity and matrix composition and heterogeneity (Murphy & Lovett-Doust 2004). Structural connectivity, determined by composition and configuration at habitat-level (Moilanen & Nieminen 2002; Brückmann, Krauss & Steffan-Dewenter 2010), may influence plant species richness and composition (De Blois *et al.* 2002). The design of ecological networks is often guided purely by the assessment of such connectivity. However, comparisons of plant communities of rural and urban landscapes have demonstrated that the urban matrix may also be important, especially for woodlands (Godefroid & Koedam 2007; Hahs & McDonnell 2007; Vallet *et al.* 2008) which are subjected to exogenous disturbance and edge effects (Williams *et al.* 2006). A better understanding of the complex relationships between ecological processes and landscape structure might

aid planners for the design of ecologically friendly cities (Breuste, Niemelä & Snep 2008; McDonnell & Hahs 2013).

Many studies in urban ecology have shown how environmental heterogeneity can explain variations in plant community richness and composition (Wania *et al.* 2006; Fischer, von der Lippe & Kowarik 2013b). At large scales, urban areas have been found to be more species rich than surrounding rural areas because of their highly heterogeneous habitat mosaics (Wania *et al.* 2006). Within cities, the type of built-up area, such as residential, boulevard, or historic centre, has been shown to influence species richness and composition (Godefroid & Koedam 2007; Lososová *et al.* 2011), as environmental conditions vary within the city. Finally, studies examining variation in plant communities within land use types such as wastelands (Angold *et al.*, 2006; Godefroid, Monbaliu, & Koedam, 2007; Muratet, Machon, Jiguet, Moret, & Porcher, 2007), green spaces (Cornelis & Hermy, 2004; Threlfall *et al.*, 2016) or private gardens (Bossu, Marco, Manel, & Bertaudière-Montes, 2014; Politi Bertoncini, Machon, Pavoine, & Muratet, 2012) have shown the importance of local heterogeneity and vegetation structure to explain differences in plant richness and composition. But these studies encompass a large range of habitat types whereas it has been shown that habitat-specific conditions act as strong filters determining which species may occur based on ecological requirements (Williams *et al.* 2009; Kalusová, Čeplová & Lososová 2016). Habitat-based approaches have mainly focused on woodlands (Sadler *et al.* 2006; Vallet *et al.* 2008) or grasslands of high ecological value (Williams *et al.* 2006; Albrecht & Haider 2013; du Toit, Kotze & Cilliers 2016). Common, mesophilic herbaceous habitats, which form a

large part of urban green infrastructure (Rupprecht *et al.* 2015) and have a potential for conserving grassland biodiversity (Kowarik 2011; Fischer *et al.* 2013b) have not been studied in this way (but see Rudolph, Velbert, Schwenzfeier, Kleinebecker, & Klaus, 2017). Moreover, recent studies have highlighted the importance of considering such common forms of biodiversity, which dominate ecosystem composition and function (Gaston & Fuller 2008). Such habitats may be of particular interest for interpreting changes in biodiversity, as they are likely to be shared across cities at continental or national scales, and therefore can be used to investigate ecological processes through comparative studies (McDonnell *et al.* 2009; Niemelä *et al.* 2010).

These common, herbaceous habitats, resulting from dynamic processes of habitat destruction, transformation and creation (McKinney 2002; Kowarik 2011), present a large diversity in terms of land-use types and trajectories. Therefore, they may contribute differently to urban biodiversity, both in terms of richness and composition (Kowarik 2011; Fischer *et al.* 2013b). For example, abandoned farmlands and wastelands contribute significantly to the spread of exotic species in urban areas (Bonthoux *et al.* 2014), where such species thrive (Godefroid *et al.* 2007; Muratet *et al.* 2007), but they can also constitute important secondary habitat for native plant species adapted to dry conditions (Filibeck, Petrella & Cornelini 2016). Other urban land use types such as historic parks or green spaces may be species rich (Maurer, Peschel & Schmitz 2000; Threlfall *et al.* 2016), especially if they cover large areas and contain semi-natural habitats (Cornelis & Hermy 2004). Linear habitat elements, such as road verges, may harbour high grassland species richness in human-dominated landscapes (Cousins 2006; Lindborg *et al.* 2014), by acting as ecological corridors (Tikka, Högmander & Koski 2001) but may also have negative effects by promoting invasion by non-indigenous species (Gelbard & Belnap 2003).

In this study, we were interested in the effects of urban context and connectivity on plant communities in common, mesophilic grassland habitats. We aimed to address the following specific questions:

- What diversity of vascular plants can be found in such common habitats?
- Does landscape structure and in particular urban context or grassland habitat connectivity influence plant species composition in such habitats?
- How does plant species richness vary in response to variation in landscape structure according to land use?

## Method

### Study area

The study was carried out in three urban areas of north-western France: Nantes (47°13' N, 1°33' W), Angers (47°28' N, 0°33' W) and La Roche-sur-Yon (46°42' N, 1°25' W).

All have a temperate oceanic climate (average annual precipitation and average annual temperature close to 670 mm and 12-13 °C) and belong to the same geological area, the armorican Massif, mainly composed of acidic schists and granites. The conurbation areas cover 523, 540 and 499 km<sup>2</sup> respectively, and have between 100 000 and 609 000 inhabitants. Each city has undergone a process of urban expansion, leading to the development of residential areas at the surroundings of core cities' and peripheral villages' limits. This urbanisation has mainly occurred to the detriment of agricultural lands, in particular permanent grassland and hedgerow networks.

### Landscape description and site selection

We produced maps of the three urban areas by combining public land-cover databases coupled with land-use data. Land-cover occupations (buildings, roads, woodlands and hedges, water surfaces) were extracted from the French BD TOPO database (IGN®). Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) estimated from Rapideye satellite imagery (5 m x 5 m resolution) was used to discriminate vegetation and mineral surfaces. Crops and herbaceous vegetation were distinguished by graphical land parcel registration declarations made by farmers in the context of CAP subsidies.

The obtained maps were analysed through square moving windows approach, using Chloé2012 (Boussard & Baudry 2014), a freeware especially designed for landscape analysis. Our aim was to select 1km<sup>2</sup> sites so as to maximise variation in extent of urbanisation and herbaceous connectivity. Within each 1km<sup>2</sup> window, we therefore computed the proportion of following land cover types based on the number of 5 m pixels: built-up areas (including roads and pavements), crops, woodlands (including hedges) and herbaceous vegetation. At this 1km<sup>2</sup>-window scale, compositional habitat heterogeneity was calculated using a Shannon diversity index. To characterize the spatial arrangement of herbaceous vegetation, we calculated an aggregation index, describing the compactness of the focal habitat and measuring structural connectivity and edge density as measures of landscape fragmentation (McGarigal 2002). From the generated 1km<sup>2</sup> squares, 97 sites were selected to present the widest possible range of variation in landscape context, while avoiding correlation between key landscape variables. These were the proportion of built-up area (often shown to be a good proxy for the urban-rural gradient; (Hahs & McDonnell 2006; Vallet *et al.* 2008; Toit & Cilliers 2011) and the proportion of herbaceous vegetation, a measure of habitat connectivity (Moilanen & Nieminen 2002; Brückmann *et al.* 2010).

### Quadrat location and vegetation surveys

In each selected site, we defined a core area of 250m x 250m for the plant relevés in order to avoid sampling close to window margins. Within these core areas, all exotic and native spontaneous plants, defined as species that grow and reproduce without human help, were recorded in four 8m<sup>2</sup>



quadrats (388 in total) between May and July 2015, within common, mesophilic grassland habitat. We used the Braun-Blanquet scale (Braun-Blanquet 1932) to estimate species abundances in each quadrat. The biological nomenclature followed (Tison & De Foucault 2014).

As we wanted to test the effect of landscape on plant communities, sampling quadrats were located to minimise variation in local environmental variables and were selected according to the following rules. They presented established vegetation with at least 95% plant cover, dominated by grasses so highly disturbed sites were avoided. They were situated in full sun without shade and in flat, mesophilic environments therefore excluding particularly dry or wet grasslands. These conditions were met in four land use types: meadows, currently farmed for production of hay; road verges, excluding ditch and embankment; green spaces, i.e. public spaces mainly recreational (excluding lawns); abandoned farmlands, resulting from recent agricultural decline or planned urbanisation. Management methods at the sampled sites were relatively homogeneous and involved mowing only from one to three times a year, between June and October, according to interviews with a large panel of land managers. Finally, we took care to maximise the diversity of the four land use types within each selected windows.

Habitat preferences were assigned to each species according to (Julve 2015). Species characterising meadows and grasslands (including swards or lawns) were considered as grassland species, those related to wastelands and crops as ruderal species and those of understorey vegetation as forest species. Ecotone species of fringes or edges were classed following Tison and De Foucault (2014).

### Statistical analyses

To examine differences in species richness between land use types, we calculated the average richness per quadrat for each land use type. We used the function *specpool*, included in the *vegan* package (Oksanen *et al.* 2016) to extrapolate predicted species richness for each land use type, based on species incidences at sampled sites. Overall predicted species richness was obtained by pooling the land use types. We used indicator species analysis to identify those species that were most typical of each land use type (Dufrene & Legendre 1997). This analysis takes into account the frequency and abundance of species in a particular group, i.e. land use type, and produces an indicator value for each species. We tested the significance of these values using Monte Carlo permutations (999 permutations). We used the package *indicspecies* (De Caceres, Jansen & De Caceres 2016).

Partial canonical correspondence analysis (pCCA) was used to assess variation in plant community composition explained by landscape variables and land use types, after removing potential effects of city location. Analysis was performed on herb species after excluding rarely collected taxa (less than 3 occurrences) to prevent distortion in our analysis, and downweighting rare species. We selected the variables that explained plant community composition using a forward selection procedure. A split-plot restriction in the permutation was applied to take into account the nested

structure of our sampling quadrats (four quadrats in each 1km<sup>2</sup> square windows) (Lepš & Šmilauer 2003).

We used GLMM to explore the effects of the selected landscape variables on plant species richness, with all sites pooled, or subsequently considering each land use type independently. The effect of sampled landscape square was fitted as a random variable to account for the nested structure of our sampling protocol. We used a Poisson distribution with log link function, as recommended by (Zuur 2009). No over-dispersion and spatial-autocorrelation were found on residuals. Statistical tests were performed using the *lme4* package for generalized linear mixed-effects models (Bates *et al.* 2015), the *RVAideMemoire* package for over-dispersion testing (Hervé 2017), and the *ncf* package for spatial-autocorrelation test (Bjornstad 2016). All statistical analyses were carried out using R software 3.3.1 (R Core Team 2017) except for the pCCA for which we used Canoco 5 (Ter Braak & Šmilauer 2012).

## Results

### Comparison of species richness and indicator species between land use types

A total of 295 spontaneous plant species were recorded in the 388 quadrats. 283 of these species were indigenous to the region, whereas only 15 were exotic. Species richness found in 8m<sup>2</sup> quadrats ranged from 4 to 46 (mean  $\pm$ sd = 22  $\pm$ 7.86). The most frequent species were: *Holcus lanatus* (87%), *Plantago lanceolata* (76%), *Dactylis glomerata* (72%), *Rumex acetosa* (67%), *Geranium dissectum* (66%), *Vicia sativa* (60%), *Anthoxanthum odoratum* (85%) and *Poa trivialis* (53%). Exotic species were scarce: *Lolium multiflorum* (7%), *Veronica persica* (6%), *Erigeron canadensis* (4%), *Erigeron sumatrensis* (2%).

Meadows and green spaces presented the lowest mean number of species per quadrat, with 17 and 18 species respectively (Figure 1). The highest alpha diversity was in road verges with 25 species per quadrat. The overall predicted species richness calculated for the whole data set reached 358 species. The extrapolated species richness for each land use types varied from 138 (green spaces) to 294 species (road verges), representing between 38 to 82% of the overall predicted species pool (Figure 1). Whereas abandoned farmland showed a greater mean species richness per plot, meadows appeared to support a more diverse species richness at regional scale, with a higher predicted species richness than abandoned farmland.

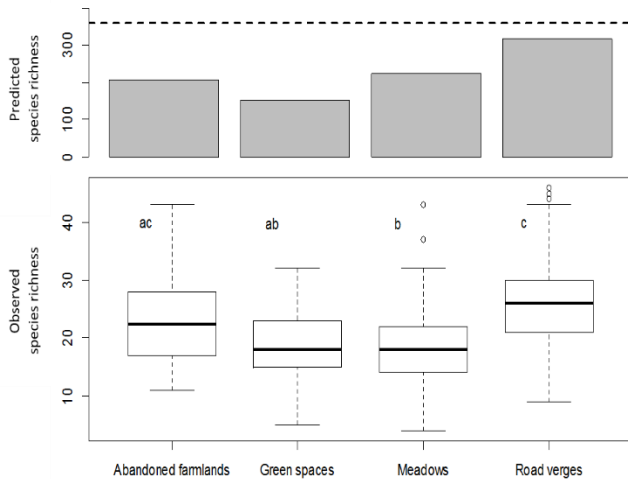


Figure 1: Observed species richness per plot (below) and predicted species richness (above) for different land use types. The dashed line represents predicted overall species richness for the whole data set. Lower case letters show significant differences in species richness (Kruskal-Wallis test, with Bonferroni correction for pairwise comparisons).

Almost all the most abundant species, occurring in more than 30 quadrats, are shared between the four different land use types, representing 88 of the 295 species. 103 species were found only once. The indicator species analysis showed that 44 species were typical of a particular land use type (Table 1). In abandoned farmlands, the majority of indicator species were native ruderal species, commonly associated with crops (*Convolvulus arvensis*, *Lysimachia arvensis*) and wasteland (*Carduus tenuiflorus*, *Epilobium tetragonum*, *Helminthotheca echioides*, *Sonchus asper*), or exotic species (*Erigeron canadensis*, *Erigeron sumatrensis*, *Lolium multiflorum*). For meadows, the only 3 indicator species (*Anthoxanthum odoratum*, *Holcus lanatus*, and *Ranunculus acris*) were characteristic species of such mowed mesophilic meadows, although these species were also common in the other habitats. Green spaces were characterised by both grassland and ruderal species commonly found in urban lawns, such as *Bellis perennis*, *Medicago arabica*, *Trifolium subterraneum* or *Festuca rubra*. Finally, species associated with road verges were mainly grassland species (*Dactylis glomerata*, *Achillea millefolium*, *Vicia sativa*, *Galium mollugo*, *Poterium sanguisorba*) along with species more often found near edges such as *Geranium columbinum* or *Glechoma hederacea*.

*Influence of landscape on community composition*

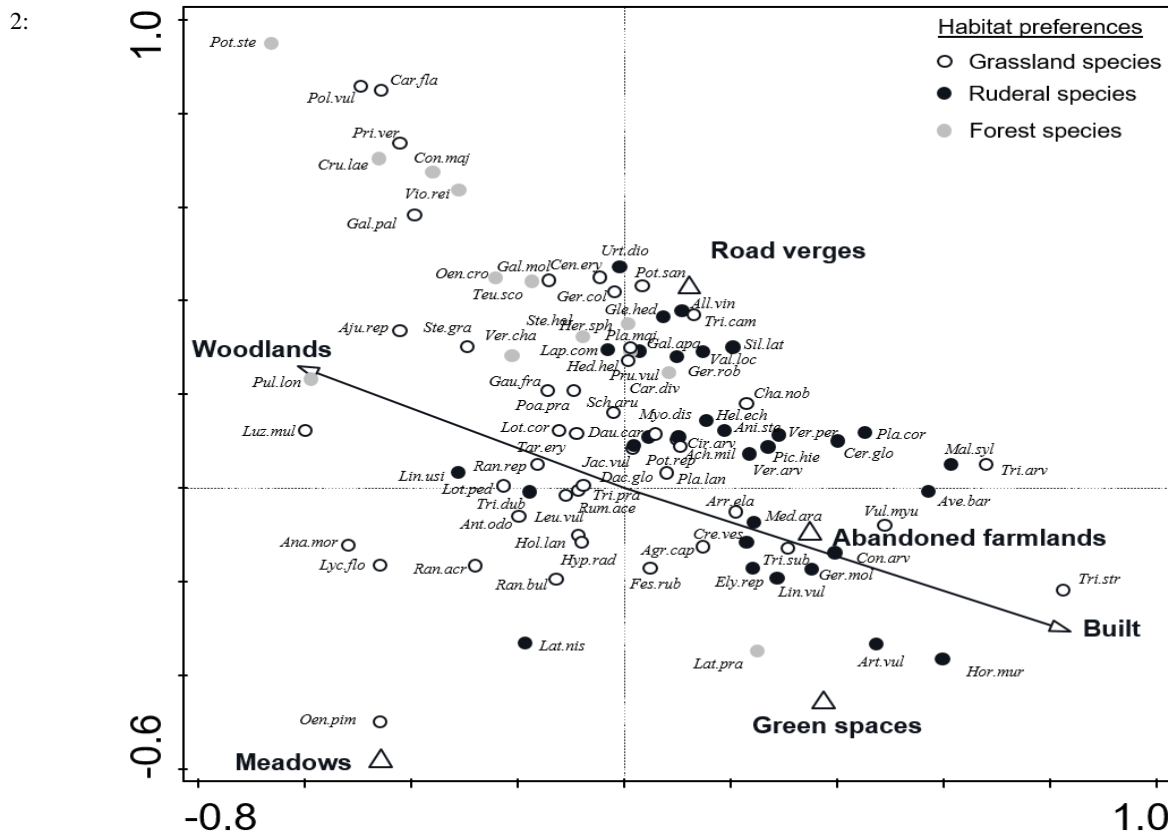
The pCCA included 159 herb species with more than 3 occurrences and was based on abundance values. Three variables selected by the forward selection procedure were proportion of built area, land use type and proportion of woodlands, the former contributed most to the variance explained. The first axis explained 36.9% of the fitted variation and was clearly associated with proportion of built areas as opposed to proportion of woodlands.

Table 1: Indicator species significantly associated with each herbaceous land use type. † represents exotic species

Herbaceous Land use types	Habitat preferences	Indicator species
Abandoned farmlands	Grassland species	<i>Rumex crispus</i> , <i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Hypericum humifusum</i> , <i>Juncus bufonius</i>
	Ruderal species	<i>Epilobium tetragonum</i> , <i>Cirsium arvense</i> , <i>Convolvulus arvensis</i> , <i>Erigeron canadensis</i> †, <i>Sonchus asper</i> , <i>Lysimachia arvensis</i> , <i>Helminthotheca echioides</i> , <i>Cerastium glomeratum</i> , <i>Lolium multiflorum</i> †, <i>Carduus tenuiflorus</i> , <i>Erigeron sumatrensis</i> †, <i>Cirsium vulgare</i>
	Forest species	<i>Convolvulus sepium</i>
Meadows	Grassland species	<i>Holcus lanatus</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Ranunculus acris</i>
Green spaces	Grassland species	<i>Poa trivialis</i> , <i>Agrostis capillaris</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Bellis perennis</i> , <i>Trifolium subterraneum</i> , <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>Malva moschata</i>
	Ruderal species	<i>Geranium dissectum</i> , <i>Medicago arabica</i> , <i>Geranium molle</i> , <i>Hordeum murinum</i>
Road verges	Grassland species	<i>Dactylis glomerata</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Galium mollugo</i> , <i>Schedonorus arundinaceus</i> , <i>Trifolium campestre</i> , <i>Poterium sanguisorba</i> , <i>Geranium columbinum</i>
	Ruderal species	<i>Daucus carota</i> , <i>Vicia sativa</i> , <i>Jacobaea vulgaris</i> , <i>Allium vineale</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Glechoma hederacea</i>

The second axis (percentage variance explained: 24.7%) revealed differences in species composition according to land use type, opposing meadows and road verges in particular. Finally, landscape variables associated with herbaceous connectivity appeared to have no influence on species composition. The distinction made between species according to their habitat preferences (grassland, ruderal, forest) appears clearly on the ordination; the first axis of the ordination (Figure 2), corresponding to the urban–rural gradient, associates high levels of sealed area with ruderal species whereas grassland and forest species are more often associated with rural and wooded areas. The species associated with higher proportion of buildings were *Artemisia vulgaris*, *Trifolium striatum*, *Avena barbata*, *Hordeum murinum*, *Malva sylvestris*, *Trifolium arvense* and *Vulpia myuros* while those associated with a higher proportion of woodlands were *Pulmonaria longifolia*, *Luzula multiflora*, *Potentilla sterilis*, *Polygala vulgaris*, *Conopodium majus*, *Viola reichenbachiana* and *Primula veris*. Meadows were mainly associated with grassland species such as *Oenanthe pimpinelloides*, *Lathyrus nissolia*, *Ranunculus bulbosus*, *Ranunculus acris*, *Lychnis flos cuculi* or *Anacamptis morio* while road verges were mainly associated with forest species such as *Conopodium majus*, *Viola reichenbachiana*, *Teucrium scorodonia*, or species commonly found in ditches such as *Oenanthe crocata* and *Galium palustre*.

Figure



Species ordination diagram resulting from a partial Canonical Correspondence Analysis. Explanatory variables resulting from the forward selection procedure are shown. Species abbreviations correspond to the first three letters of genus and species names.

*Variation in species richness along the urban-rural gradient*

The forward selection selected land use type and proportions of built and wooded areas. We subsequently tested the effect of the latter two variables on species richness, for the whole dataset and also for each individual land use type. We only present the results using proportion of built areas as the explanatory variable because models with proportion of woodlands yielded the same results. Total species richness did not vary along the urban-rural gradient (Figure 3). However, we observed that grassland species richness decreased significantly in all land-use types combined as well as in green spaces, meadows and road verges. Forest species richness decreased in all land use types combined as well as in road verges. In abandoned farmlands, both total and ruderal species richness increased with the proportion of built areas.

**Discussion**

*Value of common, grassland habitats for urban biodiversity*

The total species richness found in common, grassland habitats appeared to be relatively high (295 species observed, 358 species predicted), representing almost 9% to 11% of the total number of species occurring in the region (Bousquet *et al.* 2015). The importance of such common spaces for supporting high species richness in urbanised environments

has already been demonstrated for road verges (Cilliers & Bredenkamp 2000; Ranta *et al.* 2015), green spaces (Cornelis & Hermy 2004; Threlfall *et al.* 2016) as well as other habitats, such as wastelands (Angold *et al.* 2006; Muratet *et al.* 2007; Bonthoux *et al.* 2014). Whereas most of the research focused on naturally vegetated or highly managed spaces (Rupprecht *et al.* 2015), these results confirm the potential contribution of these widely distributed habitats for biodiversity in urban environments.

As opposed to several studies, which observed a substantial fraction of exotic species in urban areas (Pyšek 1998; Kowarik 2008b), we found only 15 infrequent exotic species (4% of total richness). In Germany, Albrecht & Haider (2013), focusing on calcareous grasslands managed in an extensive traditional way, also found a low richness of exotic species. Contrary to wastelands, where management practices have been partially or totally abandoned, the land use types studied here were extensively managed, with one to three annual cuts. The positive effects of such management techniques on biodiversity have been demonstrated for example in road verges (Jantunen *et al.* 2007), meadows (Knop *et al.* 2006; Kleijn *et al.* 2006) or public urban grasslands (Rudolph *et al.* 2017). Furthermore, such forms of management may favour native competitive species and inhibit colonisation by exotic species.

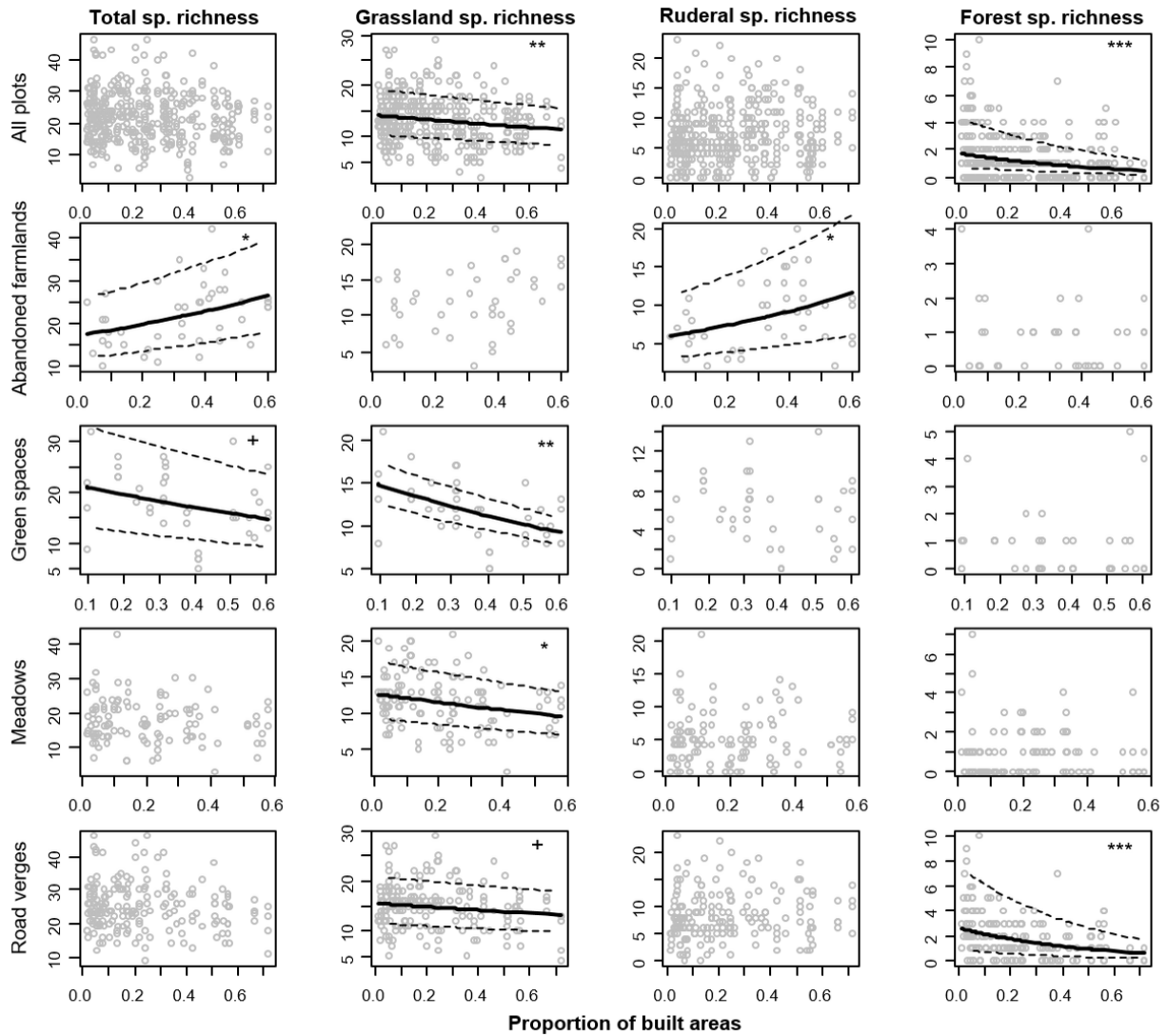


Figure 3: Relationships between plant species richness (total, grassland ruderal or forest species) and proportion of built areas. Bold lines are fitted line and dashed lines represent confidence intervals for the significant models based on GLMM (P-value:  $0.1 < + < 0.05$ ;  $0.05 < * < 0.01$ ;  $0.01 < ** < 0.001$ ;  $0.001 < ***$ )

The four land use types shared a relatively homogenous composition of the most abundant species, confirming that our sampling choices had indeed limited local environmental variations. Despite this, there were some clear differences between species richness and composition of land use each type. Road verges contributed greatly to plant biodiversity at regional scale, confirming their importance in human-dominated landscapes (Lindborg *et al.* 2014). As road verges have a widespread distribution along the urban-rural gradient, they benefit from diverse adjacent habitats that may act as propagule sources (Tikka *et al.* 2000). This may explain why species of both semi-natural grassland habitats (*Dactylis glomerata*, *Achillea millefolium*) and ruderal habitats (*Urtica dioica*, *Jacobaea vulgaris*) are indicator species of this land use. Unsurprisingly, the indicator species associated with abandoned farmlands were consistent with other studies focusing on derelict sites such as wastelands or brownfields (Maurer *et al.* 2000; Muratet *et al.* 2007; Filibeck *et al.* 2016). According to these studies, ruderal (*Epilobium tetragonum*, *Convolvulus arvensis*, *Cirsium arvense*) and exotic species (*Erigeron canadensis*, *E. sumatrensis*) benefit from an absence

of management and higher levels of disturbance. Also, soil seed banks in highly altered sites often contain more ruderal than grassland species (Bakker & Berendse 1999). Finally, public green spaces appeared to be homogenous and less rich, although with richness values close to those found in public urban grasslands under low-maintenance in a recent studies in Germany (Rudolph *et al.* 2017). This land use is characterised by trampling-resistant species commonly found in urban lawns (*Medicago arabica*, *Bellis perennis*, *Trifolium subterraneum*) or species included in sown mixtures (*Festuca rubra*, *Poa trivialis*). Though we focused on green spaces which were extensively managed, we can assume that most were formerly managed more intensively. The legacy of past management may therefore have influenced current species richness and composition, as public lawns are less species-rich (Rudolph *et al.* 2017).

*Lack of influence of grassland connectivity but clear modifications in response to the urban-rural gradient*

In our study, species composition and richness within these types of grassland were mainly affected by the urban-rural gradient, whereas grassland connectivity seemed to have little influence. Such findings agreed with results indicating the importance of landscape composition compared to spatial attributes such as connectivity (Williams *et al.* 2006; Öckinger *et al.* 2012).

We found no evidence that connectivity of grassland habitats would have positive or negative effects on plant composition. These results are quite similar to those obtained by Krauss, Klein, Steffan-Dewenter, & Tscharnke (2004) and Öckinger *et al.* (2012), who found that isolation or amount of agricultural grasslands had no effects on plants. Observed relationships linking spatial attributes such as isolation or connectivity on plant species have nonetheless mainly been found in forest habitats (Honnay *et al.* 2002; Sonnier, Jamoneau & Decocq 2014). Wooded habitat communities, especially forest interior species, may be more sensitive to connectivity than grassland communities because of their higher degree of specialization (Krauss *et al.* 2004) and lower dispersal capacities (Grashof-Bokdam 1997). Since we focused on common grassland habitats, the sampled communities were mainly composed of generalist species, for which connectivity seems unimportant. Other studies have reached different conclusions (e.g. Muratet, Lorrillière, Clergeau, & Fontaine, 2013) and it may be necessary to test connectivity effects at other spatial scales and using a variety of connectivity measures to better understand plant communities' dynamics.

The urban-rural gradient had a major influence on the structure of grassland communities and this influence was stronger even than that of land use type. In particular, we noted a significant decrease in grassland species richness, for almost all land use types, and a differentiation in composition between grassland species and ruderal species. The influence of landscape structure may be related to the distribution of specific land use types, such as meadows or wastelands, which are characterized by different species. The uneven distribution of these habitats along the urban-rural gradient may modify local species pools, soil seed banks and propagule pressures (Bakker & Berendse 1999; Muratet *et al.* 2007; Williams *et al.* 2009; Schleicher *et al.* 2011), and therefore influence species composition at site level.

However, these results confirmed patterns observed in a previous study led in the same region focusing only on road verges (Cochard *et al.* 2017). This study showed negative species-specific responses to urbanisation, even for widespread species such as *Holcus lanatus* or *Dactylis glomerata* (respectively observed in 87% and 72% in our quadrats in the present study). Focusing on common species with broad ecological niches, such decreases reveal the strength of pressure exerted by urban environments on plant communities. Such modifications may therefore be explained by disturbances associated with urban environments. In this way, the probability of higher levels of direct soil disturbance (e.g. trampling effects and soil compaction associated with human disturbance or civil engineering) may influence species

composition (McKinney 2002). On the other hand, urban environments are characterized by specific abiotic conditions, such as increased temperature, nutrient levels or pH (McKinney 2002; Godefroid *et al.* 2007; Albrecht & Haider 2013), and these may lead to divergence in plant community composition between rural and urban contexts. Several studies have shown that such differences may be related to species traits (Vallet *et al.* 2010; Williams, Hahs & Vesk 2015). For example, urban heat islands may favour species preadapted to cope with drought, such as *Hordeum murinum*, *Avena barbata* or *Trifolium striatum*, which Ellenberg Indicator values define as Mediterranean and adapted to dry conditions (Julve 2015). These species may therefore find some structural resemblances with their optimal natural habitat in urban areas (Lundholm & Richardson 2010). Further research is needed to determine how these factors may shape plant species composition of such common habitats through selection of certain functional traits. Several studies have begun to reveal how urban environments may select plant species showing traits favoured by urban conditions (Vallet *et al.* 2010; Williams *et al.* 2015). The results of this study suggest that similar processes may be at work, even in common, herbaceous habitats.

### Conclusion

Our study has highlighted that built up contexts strongly modifies plant composition and richness within common, grassland habitats, while the spatial arrangement and connectivity of herbaceous patches seem to have no influence. Thus, to maintain grassland plant diversity, it may not be so important to specifically take into account such connectivity between grassland habitats in order to counteract urban constraints. Instead, preserving non-built areas within the urban matrix may be a more effective method for minimising the negative effects of urbanisation. Currently, public policies are encouraging increasingly dense forms of urbanisation in order to limit urban sprawl on the margins of cities. But our results suggest such policies, along with new building projects on 'vacant' areas, such as wastelands, are likely to have negative impacts on the biodiversity of grassland habitats. As establishment of species-rich urban grassland is gaining popularity, both for nature conservation, aesthetic or financial purposes (Fischer *et al.* 2013a; Rudolph *et al.* 2017), our study has shown that it may be important to plan grassland restoration or creation actions according to their position within urban areas.

## References

- Albrecht, H., & Haider, S. (2013). Species diversity and life history traits in calcareous grasslands vary along an urbanization gradient. *Biodiversity and Conservation*, 22(10), 2243–2267. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0437-0>
- Angold, P. G., Sadler, J. P., Hill, M. O., Pullin, A., Rushton, S., Austin, K., ... Thompson, K. (2006). Biodiversity in urban habitat patches. *Science of The Total Environment*, 360(1–3), 196–204. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2005.08.035>
- Bakker, J. P., & Berendse, F. (1999). Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(2), 63–68. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01544-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01544-4)
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bjornstad, O. N. (2016). ncf: Spatial Nonparametric Covariance Functions. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=ncf>
- Bonthoux, S., Brun, M., Di Pietro, F., Greulich, S., & Bouché-Pillon, S. (2014). How can wastelands promote biodiversity in cities? A review. *Landscape and Urban Planning*, 132, 79–88. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.08.010>
- Bossu, A., Marco, A., Manel, S., & Bertaudière-Montes, V. (2014). Effects of built landscape on taxonomic homogenization: Two case studies of private gardens in the French Mediterranean. *Landscape and Urban Planning*, 129, 12–21. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.05.002>
- Bousquet, T., Dortel, F., Quere, E., Geslin, J., Magnanon, S., & Brindejonc, O. (2015). Catalogue interrégional de la flore vasculaire des régions Basse-Normandie, Bretagne et Pays de la Loire. Conservatoire Botanique national de Brest.
- Boussard, H., & Baudry, J. (2014). Chloe212 : a software for landscape pattern analysis. Retrieved from <http://www.rennes.inra.fr/sad/Outils-Produits/Outils-informatiques/Chloe>
- Braun-Blanquet, J. (1932). Plant sociology. The study of plant communities. *Plant Sociology. The Study of Plant Communities*. First Ed.
- Breuste, J., Niemelä, J., & Snep, R. P. H. (2008). Applying landscape ecological principles in urban environments. *Landscape Ecology*, 23(10), 1139–1142. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9273-0>
- Brückmann, S. V., Krauss, J., & Steffan-Dewenter, I. (2010). Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 799–809. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01828.x>
- Cilliers, S. S., & Bredenkamp, G. J. (2000). Vegetation of road verges on an urbanisation gradient in Potchefstroom, South Africa. *Landscape and Urban Planning*, 46(4), 217–239.
- Clergeau, P., & Blanc, N. (2013). Trames vertes: pratique des trames vertes en milieu urbain. Paris: Moniteur.
- Cochard, A., Pithon, J., Jagaille, M., Beaujouan, V., Pain, G., & Daniel, H. (2017). Grassland plant species occurring in extensively managed road verges are filtered by urban environments. *Plant Ecology & Diversity*, 0(0), 1–13. <https://doi.org/10.1080/17550874.2017.1350764>
- Cornelis, J., & Hermy, M. (2004). Biodiversity relationships in urban and suburban parks in Flanders. *Landscape and Urban Planning*, 69(4), 385–401. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2003.10.038>
- Cousins, S. A. O. (2006). Plant species richness in midfield islets and road verges – The effect of landscape fragmentation. *Biological Conservation*, 127(4), 500–509. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.009>
- De Blois, S., Domon, G., & Bouchard, A. (2002). Landscape issues in plant ecology. *Ecography*, 25(2), 244–256. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250212.x>
- De Caceres, M., Jansen, F., & De Caceres, M. M. (2016). Package ‘indicpecies.’
- du Toit, M. J., Kotze, D. J., & Cilliers, S. S. (2016). Landscape history, time lags and drivers of change: urban natural grassland remnants in Potchefstroom, South Africa. *Landscape Ecology*, 31(9), 2133–2150. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0386-6>
- Dufrene, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345–366.
- Filibeck, G., Petrella, P., & Cornolini, P. (2016). All ecosystems look messy, but some more so than others: A case-study on the management and acceptance of Mediterranean urban grasslands. *Urban Forestry & Urban Greening*, 15, 32–39. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2015.11.005>
- Fischer, L. K., Lippe, M. von der, Rillig, M. C., & Kowarik, I. (2013). Creating novel urban grasslands by reintroducing native species in wasteland vegetation. *Biological Conservation*, 159, 119–126. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.11.028>
- Fischer, L. K., von der Lippe, M., & Kowarik, I. (2013). Urban land use types contribute to grassland conservation: The example of Berlin. *Urban Forestry & Urban Greening*, 12(3), 263–272. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2013.03.009>
- Gaston, K. J., & Fuller, R. A. (2008). Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(1), 14–19. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.001>
- Gelbard, J. L., & Belnap, J. (2003). Roads as conduits for exotic plant invasions in a semiarid landscape. *Conservation Biology*, 17(2), 420–432.
- Goddard, M. A., Dougill, A. J., & Benton, T. G. (2010). Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(2), 90–98. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.016>
- Godefroid, S., & Koedam, N. (2007). Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecology*, 22(8), 1227–1239. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9102-x>
- Godefroid, S., Monbaliu, D., & Koedam, N. (2007). The role of soil and microclimatic variables in the distribution



- patterns of urban wasteland flora in Brussels, Belgium. *Landscape and Urban Planning*, 80(1–2), 45–55. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2006.06.001>
- Grashof-Bokdam, C. (1997). Forest species in an agricultural landscape in the Netherlands: effects of habitat fragmentation. *Journal of Vegetation Science*, 8(1), 21–28.
- Hahs, A. K., & McDonnell, M. J. (2006). Selecting independent measures to quantify Melbourne's urban-rural gradient. *Landscape and Urban Planning*, 78(4), 435–448. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2005.12.005>
- Hahs, A. K., & McDonnell, M. J. (2007). Composition of the plant community in remnant patches of grassy woodland along an urban-rural gradient in Melbourne, Australia. *Urban Ecosystems*, 10(4), 355–377. <https://doi.org/10.1007/s11252-007-0034-7>
- Hervé, M. (2017). RVAideMemoire: Diverse Basic Statistical and Graphical Functions. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>
- Honnay, O., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., & Hermy, M. (2002). Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters*, 5(4), 525–530. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00346.x>
- Jantunen, J., Saarinen, K., Valtonen, A., & Saarnio, S. (2007). Flowering and seed production success along roads with different mowing regimes. *Applied Vegetation Science*, 10(2), 285–292. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2007.tb00528.x>
- Jongman, R. H. G., Kùlvik, M., & Kristiansen, I. (2004). European ecological networks and greenways. *Landscape and Urban Planning*, 68(2–3), 305–319. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(03\)00163-4](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(03)00163-4)
- Julve, P. (2015). Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France, version 2015. Retrieved from <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>
- Kalusová, V., Čeplová, N., & Lososová, Z. (2016). Which traits influence the frequency of plant species occurrence in urban habitat types? *Urban Ecosystems*, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s11252-016-0588-3>
- Kleijn, D., Baquero, R. A., Clough, Y., Díaz, M., De Esteban, J., Fernández, F., ... Yela, J. L. (2006). Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. *Ecology Letters*, 9(3), 243–254. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00869.x>
- Knop, E., Kleijn, D., Herzog, F., & Schmid, B. (2006). Effectiveness of the Swiss agri-environment scheme in promoting biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, 43(1), 120–127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01113.x>
- Kowarik, I. (2008). On the Role of Alien Species in Urban Flora and Vegetation. In J. M. Marzluff, E. Shulenberg, W. Endlicher, M. Alberti, G. Bradley, C. Ryan, ... C. ZumBrunnen (Eds.), *Urban Ecology* (pp. 321–338). Springer US. Retrieved from [http://link.springer.com/buadistant.univ-angers.fr/chapter/10.1007/978-0-387-73412-5\\_20](http://link.springer.com/buadistant.univ-angers.fr/chapter/10.1007/978-0-387-73412-5_20)
- Kowarik, I. (2011). Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environmental Pollution*, 159(8–9), 1974–1983. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.02.022>
- Krauss, J., Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I., & Tschardtke, T. (2004). Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiversity & Conservation*, 13(8), 1427–1439.
- Lepš, J., & Šmilauer, P. (2003). *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge, UK; New York: Cambridge University Press.
- Lindborg, R., Plue, J., Andersson, K., & Cousins, S. A. O. (2014). Function of small habitat elements for enhancing plant diversity in different agricultural landscapes. *Biological Conservation*, 169, 206–213. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.015>
- Lososová, Z., Horsák, M., Chytrý, M., Čejka, T., Danihelka, J., Fajmon, K., Tichý, L. (2011). Diversity of Central European urban biota: effects of human-made habitat types on plants and land snails. *Journal of Biogeography*, 38(6), 1152–1163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02475.x>
- Lundholm, J. T., & Richardson, P. J. (2010). MINI-REVIEW: Habitat analogues for reconciliation ecology in urban and industrial environments. *Journal of Applied Ecology*, 47(5), 966–975. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01857.x>
- Maurer, U., Peschel, T., & Schmitz, S. (2000). The flora of selected urban land-use types in Berlin and Potsdam with regard to nature conservation in cities. *Landscape and Urban Planning*, 46(4), 209–215. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(99\)00066-3](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(99)00066-3)
- McDonnell, M. J., & Hahs, A. K. (2013). The future of urban biodiversity research: Moving beyond the 'low-hanging fruit.' *Urban Ecosystems*, 16(3), 397–409. <https://doi.org/10.1007/s11252-013-0315-2>
- McDonnell, M. J., Hahs, A. K., & Breuste, J. H. (Eds.). (2009). *Ecology of Cities and Towns: A Comparative Approach*. Cambridge: Cambridge University Press. Retrieved from <http://ebooks.cambridge.org/ref/id/CBO9780511609763>
- McGarigal, K. (2002). Landscape pattern metrics. In *Encyclopedia of environmetrics* (Vol. 2, pp. 1135–1142). Chichester; New York: Wiley. Retrieved from <https://www.umass.edu/landeco/pubs/mcgarigal.2002.pdf>
- McKinney, M. L. (2002). Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience*, 52(10), 883–890. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0883:UBAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2)
- Moilanen, A., & Nieminen, M. (2002). Simple Connectivity Measures in Spatial Ecology. *Ecology*, 83(4), 1131–1145. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1131:SCMISE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1131:SCMISE]2.0.CO;2)
- Muratet, A., Lorrillière, R., Clergeau, P., & Fontaine, C. (2013). Evaluation of landscape connectivity at community level using satellite-derived NDVI. *Landscape Ecology*, 28(1), 95–105. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9817-1>
- Muratet, A., Machon, N., Jiguet, F., Moret, J., & Porcher, E. (2007). The Role of Urban Structures in the Distribution of Wasteland Flora in the Greater Paris Area, France. *Ecosystems*, 10(4), 661–671. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9047-6>
- Murphy, H. T., & Lovett-Doust, J. (2004). Context and connectivity in plant metapopulations and landscape

- mosaics: does the matrix matter? *Oikos*, 105(1), 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12754.x>
- Niemelä, J., Saarela, S.-R., Söderman, T., Kopperoinen, L., Yli-Pelkonen, V., Väre, S., & Kotze, D. J. (2010). Using the ecosystem services approach for better planning and conservation of urban green spaces: a Finland case study. *Biodiversity and Conservation*, 19(11), 3225–3243. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9888-8>
- Öckinger, E., Lindborg, R., Sjödin, N. E., & Bommarco, R. (2012). Landscape matrix modifies richness of plants and insects in grassland fragments. *Ecography*, 35(3), 259–267. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06870.x>
- Oksanen, J., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'hara, R., & others. (2016). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-4 [WWW document].
- Pickett, S. T. A., Cadenasso, M. L., Grove, J. M., Boone, C. G., Groffman, P. M., Irwin, E., ... Warren, P. (2011). Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental Management*, 92(3), 331–362. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.08.022>
- Politi Bertoncini, A., Machon, N., Pavoine, S., & Muratet, A. (2012). Local gardening practices shape urban lawn floristic communities. *Landscape and Urban Planning*, 105(1–2), 53–61. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.11.017>
- Pyšek, P. (1998). Alien and native species in Central European urban floras: a quantitative comparison. *Journal of Biogeography*, 25(1), 155–163. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.251177.x>
- R Core Team. (2017). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Ranta, P., Kesulahti, J., Tanskanen, A., Viljanen, V., & Virtanen, T. (2015). Roadside and riverside green – urban corridors in the city of Vantaa, Finland. *Urban Ecosystems*, 18(2), 341–354. <https://doi.org/10.1007/s11252-014-0402-z>
- Rudolph, M., Velbert, F., Schwenzfeier, S., Kleinebecker, T., & Klaus, V. H. (2017). Patterns and potentials of plant species richness in high- and low-maintenance urban grasslands. *Applied Vegetation Science*, 20(1), 18–27. <https://doi.org/10.1111/avsc.12267>
- Rupprecht, C. D. D., Byrne, J. A., Garden, J. G., & Hero, J.-M. (2015). Informal urban green space: A trilingual systematic review of its role for biodiversity and trends in the literature. *Urban Forestry & Urban Greening*, 14(4), 883–908. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2015.08.009>
- Sadler, J. P., Small, E. C., Fiszpan, H., Telfer, M. G., & Niemelä, J. (2006). Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban–rural gradient using woodland carabid assemblages. *Journal of Biogeography*, 33(6), 1126–1138. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01476.x>
- Schleicher, A., Biedermann, R., & Kleyer, M. (2011). Dispersal traits determine plant response to habitat connectivity in an urban landscape. *Landscape Ecology*, 26(4), 529–540. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9579-1>
- Sonnier, G., Jamoneau, A., & Decocq, G. (2014). Evidence for a direct negative effect of habitat fragmentation on forest herb functional diversity. *Landscape Ecology*, 29(5), 857–866. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0022-2>
- Ter Braak, C. J. F., & Šmilauer, P. (2012). *CANOCO reference manual and user's guide: software for ordination (version 5.0)*. Biometris Ithaca.
- Threlfall, C. G., Ossola, A., Hahs, A. K., Williams, N. S. G., Wilson, L., & Livesley, S. J. (2016). Variation in Vegetation Structure and Composition across Urban Green Space Types. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00066>
- Tikka, P. M., Högmander, H., & Koski, P. S. (2001). Road and railway verges serve as dispersal corridors for grassland plants. *Landscape Ecology*, 16(7), 659–666.
- Tikka, P. M., Koski, P. S., Kivelä, R. A., & Kuitunen, M. T. (2000). Can grassland plant communities be preserved on road and railway verges? *Applied Vegetation Science*, 3(1), 25–32. <https://doi.org/10.2307/1478915>
- Tison, J. M., & De Foucault, B. (2014). *Flora Gallica - Flore de France*. Biotope Éditions Mèze.
- Toit, M. J. du, & Cilliers, S. S. (2011). Aspects influencing the selection of representative urbanization measures to quantify urban–rural gradients. *Landscape Ecology*, 26(2), 169–181. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9560-4>
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., & Rozé, F. (2008). Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France. *Landscape Ecology*, 23(10), 1205–1217. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9293-9>
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F., & Pavoine, S. (2010). Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science*, 13(4), 412–424. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2010.01087.x>
- Wania, A., Kühn, I., & Klotz, S. (2006). Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany—spatial gradients of species richness. *Landscape and Urban Planning*, 75(1–2), 97–110. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.12.006>
- Williams, N. S. G., Hahs, A. K., & Vesk, P. A. (2015). Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.10.002>
- Williams, N. S. G., Morgan, J. W., McCarthy, M. A., & McDonnell, M. J. (2006). Local Extinction of Grassland Plants: The Landscape Matrix Is More Important Than Patch Attributes. *Ecology*, 87(12), 3000–3006. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[3000:LEOGPT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[3000:LEOGPT]2.0.CO;2)
- Williams, N. S. G., Schwartz, M. W., Vesk, P. A., McCarthy, M. A., Hahs, A. K., Clemants, S. E., ... McDonnell, M. J. (2009). A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology*, 97(1), 4–9. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01460.x>
- Zuur, A. F. (Ed.). (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York, NY: Springer.



A travers l'article précédent, nous avons pu évaluer le fort potentiel de biodiversité floristique de ces espaces herbacés ordinaires. Ce potentiel est d'autant plus intéressant du fait du faible nombre d'espèces exotiques inventoriées, dont la plupart à des fréquences très faibles. En étudiant différents types de milieux, liés à leurs usages, nous avons montré que leur contribution à la diversité floristique globale variait fortement entre ces différents milieux, reflétant pour une part le degré de perturbations subies. L'importance de cet usage sur la composition spécifique reste cependant moindre au regard de l'influence d'autres variables, en particulier le gradient urbain-rural.

Ce gradient illustre, comme dans le premier article, une nette distinction des espèces sur la base de leurs préférences d'habitat. L'influence de cette matrice urbaine sur ces habitats relativement ordinaires démontre l'importance de prendre en compte cet environnement urbain comme variable agissant sur la structure des communautés. On remarque aussi que la connectivité des habitats herbacés, calculée comme la proportion d'habitats au sein de la fenêtre, n'a aucune influence sur la composition. Les résultats des travaux évaluant les effets de la connectivité sur la flore restent cependant très contrastés, selon le type d'habitat étudié, l'échelle à laquelle est évalué cette connectivité, la spécialisation des espèces et leur capacité de dispersion. En considérant des espèces relativement généralistes (au regard d'autres espèces plus spécialistes comme des espèces forestières strictes) et aptes à se disperser sur des distances pouvant être grandes, il n'est pas surprenant d'observer cette absence de réponse.

Les variations de diversité à l'échelle des quadrats ne montrent pas de *patterns* particuliers, tous types de milieux et d'espèces confondus. Alors que la richesse floristique est souvent considérée comme plus élevée en ville que dans leurs environs immédiats, nos résultats relativisent ce résultat dès lors que l'on soustrait des facteurs d'influence la forte hétérogénéité des habitats en ville. On observe cependant que la diversité à l'échelle des quadrats diminue si l'on considère les espèces prairiales et forestières seules, que ce soit en prenant en compte conjointement l'ensemble des milieux ou certains milieux particuliers comme les bords de route.

Dans cette étude, nous avons seulement considéré des variations de diversité à l'échelle du quadrat, avec pour seul facteur d'influence, la proportion de surfaces bâties qui apparaissaient comme la variable la plus influente pour expliquer nos variations de composition. Il est intéressant maintenant d'évaluer non seulement les facteurs influençant la diversité au sein de la fenêtre dans son ensemble, mais également entre les fenêtres.

## 4. Article 3 : Plant diversity patterns along an urban-rural gradient in grassland habitat: the role of native ruderal species in process of biotic differentiation

---

*Article en préparation*

Cet article s'attache ainsi à évaluer les facteurs permettant d'expliquer les trois facettes de la diversité taxonomique : la diversité alpha (diversité moyenne des quadrats au sein d'une fenêtre), la diversité gamma (diversité cumulée au sein d'une fenêtre) et la diversité bêta (similarité de composition entre les différents quadrats d'une fenêtre). A travers des modèles de régression moyen (*model averaging*), nous évaluerons la façon dont le gradient urbain-rural, la connectivité, la diversité des habitats ou celle des milieux inventoriés peuvent agir sur les différentes facettes de cette diversité à l'échelle des fenêtres paysagères.

Ces variations de diversité peuvent aussi être intéressantes à examiner à une échelle plus large, en examinant notamment les variations de diversités bêta entre des fenêtres situées au sein de différents contextes d'urbanisation. Cette problématique liée au concept d'homogénéisation biotique (les compositions spécifiques tendent à être plus similaires sous l'effet de l'urbanisation) ou, à l'inverse, de différenciation biotique, a fait l'objet de nombreuses recherches ces dernières années. La complexité des résultats obtenus, suivant les différentes échelles, les différents habitats ou la contribution de certaines espèces particulières laissent en suspens certaines réflexions. Dans notre article, l'objectif sera d'une part d'évaluer ce processus d'homogénéisation ou de différenciation au sein de notre habitat d'étude, mais également d'analyser la façon dont des espèces indigènes, présentant des affinités écologiques différentes, pouvaient contribuer à ces processus.

## Plant diversity patterns along an urban-rural gradient: the contribution of native, ruderal species to biotic differentiation in grassland habitats

### Introduction

Urbanization has been identified as a major driver of biodiversity loss at global scale (McKinney 2002). However, the growing recognition that urban areas may also contribute to conservation and enhancement of biodiversity (Trzyna *et al.* 2014), through effective spatial planning (Soga *et al.* 2014; Norton, Evans & Warren 2016), city-dweller participation (Schwartz *et al.* 2012, Black *et al.* 2017) is encouraging ecologists to examine the determinants of biological diversity in such areas. At local scale, urbanization lead to increases in plant species richness along urban-rural gradients, associated with higher presence of exotic species (Pyšek 1998; Kowarik 2008) and habitats heterogeneity (Deutschewitz *et al.* 2003; Wania, Kühn & Klotz 2006; Matthies *et al.* 2017). Such variations in diversity have often been described at city or site scale, however, relatively fewer studies have addressed the question of variation in diversity within a single habitat type (Vallet *et al.* 2008; Albrecht & Haider 2013), although management or conservation actions are often decided at this level.

Landscape-scale studies have highlighted how plant diversity distributions depend on the structure of the landscape matrix (Wania *et al.* 2006; Williams *et al.* 2006). The urban matrix represent a major driver of plant species composition, considerably modifying the regional species pool (Williams *et al.* 2009; Aronson *et al.* 2016), disrupting propagule dispersal between habitats (Cheptou *et al.* 2008), and influencing ecological conditions of patch habitat (Williams *et al.* 2005). Landscape structure has been shown to influence both within-site or  $\alpha$  diversity as well as between-site  $\beta$ -diversity through dispersal limitation, edge effects or exogenous disturbance (Williams *et al.* 2006; Öckinger, Dannestam & Smith 2009). Habitat connectivity may counteract the potentially negative effects of urban fragmentation by maintaining dispersal possibilities between patches (Muratet *et al.* 2013). An increase in the proportion of focal habitat in the landscape, which can be considered as a measure of connectivity (Moilanen & Nieminen 2002), may lead to increased compositional similarity between sites i.e. lower  $\beta$ -diversity and to increased regional or  $\gamma$  diversity (Öckinger *et al.* 2009; Muratet *et al.* 2013). And as we have seen, landscape matrix heterogeneity may also influence diversity at site or habitat level in urban contexts increasing regional or  $\gamma$  diversity (Deutschewitz *et al.* 2003; Wania *et al.* 2006).

Studies comparing different landscapes, for example urban versus rural landscapes, have often demonstrated how urbanization can lead to biotic homogenization (Kühn & Klotz 2006; McKinney 2006) i.e. the process by which similarity in species composition between sample sites increases over time and spatial gradients, determined by relative rates of immigration and extinction (McKinney & Lockwood 1999; Olden & Rooney 2006). This process has been clearly illustrated by comparisons of the biotas of different cities throughout the world, and for a range of taxa

such as birds (Clergeau *et al.* 2006; Ferenc *et al.* 2014), insects (Knop 2016), fishes (Marchetti, Lockwood & Light 2006) or plants (La Sorte *et al.* 2014). This global loss of beta-diversity is generally explained by the replacement of native, specialist species with non-indigenous, generalist species (McKinney & Lockwood 1999; Olden *et al.* 2004; Naaf & Wulf 2010; Clavel, Julliard & Devictor 2011).

This does not mean that the long-term ecological changes following urbanisation necessarily result in biotic homogenization (Olden & Poff 2003; Kühn & Klotz 2006) and several studies have documented how similarities in species composition can be scale-dependent (Marchetti *et al.* 2006; Qian & Ricklefs 2006; Rooney *et al.* 2007) or habitat-dependent (Qian & Guo 2010). Urban-rural gradient studies have thus detected examples of biotic differentiation in urban areas (Vallet 2009; Bossu *et al.* 2014; Brice, Pellerin & Poulin 2017). These may be explained by increases in local richness associated with the more or less recent introduction of numerous exotic species in urban parts of the gradient (Olden & Poff 2003; Bossu *et al.* 2014; Brice *et al.* 2017). Recent studies have also pointed that the contribution of exotic species may differ according to their residence times (Lososová *et al.* 2012): newly established species (i.e. neophytes) may contribute to higher beta-diversity in urban areas suggesting biotic differentiation (Kühn & Klotz 2006; Ricotta *et al.* 2012). Variation in  $\beta$ -diversity may either be due to species turnover (or replacement) or richness difference between two sites (Baselga 2010; Legendre 2014). Disentangling this two process is important to interpret the effects of urban environments on species composition (Lososová *et al.* 2016). Finally, native species may also contribute to variation in beta diversity (Zeeman *et al.* 2017). Vallet (2009) showed biotic differentiation was related to decreases in compositional similarity along the urban-rural gradient for native forest species, whereas no trend was observed for non-forest species. This underlines the relevance of considering habitat affinity groups. For example, since urban-induced disturbance and concentration of unused and vacant habitats such as wastelands are likely to promote ruderal species in urban areas (Hill, Roy & Thompson 2002; Muratet *et al.* 2007; Bonthoux *et al.* 2014), distinguishing grassland from ruderal native species may be of interest for understanding vegetation assembly in urban areas.

We focused on species diversity of ordinary grassland habitats at two scales: firstly within 1-km<sup>2</sup> landscapes and secondly between landscapes from different contexts (rural, periurban or urban). We analyzed how landscape structure influenced three facets dimensions of taxonomic diversity ( $\alpha$ -,  $\beta$ - and  $\gamma$ - diversities) at the within-landscape scale. Then, we compared  $\beta$ -diversity between landscapes of the different urbanization contexts, to assess biotic homogenization or differentiation that could be detected within this single habitat type. Finally, we performed the same analysis using groups of species defined according their habitat affinity (grassland or ruderal species).

## Methods

### *Study area and landscape selection*

Data were collected in three urban areas of north-western France: Nantes (47°13' N, 1°33' W), Angers (47°28' N, 0°33' W) and La Roche-sur-Yon (46°42' N, 1°25' W). All have a temperate oceanic climate (average annual precipitation and average annual temperature close to 670 mm and 12-13 °C) and belong to the same geological area, the Armorican massif, mainly composed of acidic schists and granites. These medium-sized cities have undergone a process of urban expansion, leading to the development of residential areas around the cities' core areas and on the outskirts of peripheral villages. This urbanisation has mainly occurred to the detriment of agricultural lands, in particular permanent grassland and hedgerow networks.

The land-cover of the three conurbations was mapped using a combination of public land-cover databases and land-use data. Land-cover occupations (buildings, roads, woodlands and hedges, water surfaces) were extracted from the French BD TOPO database (IGN®). Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) estimated from Rapideye satellite imagery (5 m x 5 m resolution) was used to distinguish vegetation from mineral surfaces. Crops and herbaceous vegetation were obtained from graphical land parcel registration declarations made by farmers in the context of CAP subsidies.

The obtained maps were analysed using a square moving windows approach, with Chloé2012 (Boussard & Baudry 2014), a freeware especially designed for landscape analysis. Our aim was to select 1km<sup>2</sup> sites so as to maximise variation in the extent of urbanisation and herbaceous connectivity. Within each 1km<sup>2</sup> window, we therefore computed the proportion of following land cover types based on the number of 5 m pixels: built-up areas (including roads and pavements), crops, woodlands (including hedges) and herbaceous vegetation. At this 1km<sup>2</sup>-window scale, compositional habitat heterogeneity was calculated using a Shannon diversity index and landscape fragmentation was assessed using an edge density index (McGarigal 2002). To characterize the spatial arrangement of herbaceous vegetation, we calculated an aggregation index, describing the compactness of the focal habitat and measuring structural connectivity. From the generated 1km<sup>2</sup> squares, 64 sites were selected to present the widest possible range of variation in landscape context, while avoiding correlation between key landscape variables. These were the proportion of built-up area (often shown to be a good proxy for the urban-rural gradient; Hahs & McDonnell, 2006; Toit & Cilliers, 2011; Vallet et al., 2008) and the proportion of herbaceous vegetation, a measure of habitat connectivity (Moilanen & Nieminen 2002; Brückmann, Krauss & Steffan-Dewenter 2010).

Following Trentanovi *et al.* (2013), each 1km<sup>2</sup> square was assigned to an *urbanisation context*, defined according to proportion of built-up land. Three classes of *urbanisation context* were defined: rural ( $\leq 0.12$ , n= 17), periurban ( $> 0.12$ ,  $\leq 0.32$ ; n=24) and urban ( $\geq 0.32$ ; n=23).

### *Plant sampling and species characteristics*

Within each selected site, all exotic and native spontaneous plants, defined as species that grow and reproduce without human help, were recorded in eight 8m<sup>2</sup> plots (512 in total) between May and July, in 2015 and 2016. These plots were located within common, mesophilic grassland habitats dominated by grasses, with at least 95% plant cover. We excluded disturbed sites, and wet, dry or understorey grasslands and all sites were managed similarly with one to three mowings per year. We used the Braun-Blanquet scale (Braun-Blanquet 1932) to estimate species abundances in each quadrat.

Habitat preferences were assigned to each species according to Julve (2015) and Tison and De Foucault (2014). Species characterising meadows and grasslands (including swards or lawns) were considered as grassland species, those related to wastelands and crops as ruderal species and those of understorey vegetation as forest species.

### *Statistical analyses*

In order to assess how landscape variables influenced diversity measures within each 1-km<sup>2</sup> landscape, we firstly calculated  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversity at this within-landscape scale. Using Shannon diversity indices, we calculated  $\alpha$  diversity within each of the 8 plots per landscape and  $\gamma$  diversity, based on pooled data from the 8 plots, for each 1km<sup>2</sup> square. Differences in species composition ( $\beta$ -diversity) were assessed by creating a pair-wise dissimilarity matrix between all 8 plots within each square using Bray-Curtis distance (Anderson *et al.* 2011) and calculating the mean dissimilarity of individual plots from their square centroid in ordination space following Anderson (2006), using the R function *betadisper* of the *vegan* package (Dray, Dufour & others 2007). These three types of diversity were calculated for the whole dataset and then for grassland and ruderal species separately.

Secondly, at landscape scale, data from the 8 plots per 1km<sup>2</sup> square were pooled, and  $\beta$ -diversity was assessed in a similar way to specifically examine differences in species composition along the urban-rural gradient. The mean dissimilarity of individual 1km<sup>2</sup> square from their *urbanisation context* centroid was calculated. We then tested for differences in mean dissimilarity from the group centroid with a *t-test*. P-values were obtained using 9999 pair-wise permutations. To explore potential differences between landscape contexts, all analyses were first performed on the total species pool and then separately on grassland and ruderal species. To distinguish the effects of species turnover between assemblages from richness differences (Baselga 2010; Legendre 2014; Podani and Schmera 2011), we used the *beta.div.comp* function of the *adespatial* package (Dray et al 2017). This calculates the relative contribution of richness difference (or nestedness) and species turnover (or replacement) on total  $\beta$ -diversity.

We firstly assessed correlations between landscape variables, and eliminated variables showing high correlations ( $r_s < 0.6$ ) with the two key variables (built and herb proportion). Four land-use types were among the

sampled grasslands: road verges, meadows, public green spaces and abandoned farmlands and we expected that this diversity might influence floristic diversity within 1km<sup>2</sup> landscapes. We therefore calculated a Simpson diversity index to assess the evenness of the distribution of sampling plots among the different land-types (the lower the index value, the more even the distribution of samples among each land-use type). We assessed the effects of these landscape variables on each diversity index using multi-model inference (MMI) and averaging of Linear Models. MMI deals with model selection uncertainty (Burnham & Anderson 2003) and is robust against correlation among descriptors (Smith *et al.* 2009). All landscapes variables were mean-centered and divided by standard deviation to make the coefficients comparable (Smith *et al.* 2009). Following the MMI procedure, all models including all combination of variables were ranked base on Akaike Information Criterion (AICc). Then, we computed standardized average regression coefficients weighted by the Akaike weights across supported best models ( $\Delta AICc < 2$ ) (Burnham & Anderson 2003; Smith *et al.* 2009). Residuals of averaged models were tested for normality (Shapiro-Wilcoxon test and quantile-quantile plots) and spatial auto-correlation (Moran correlogram).

## Results

Within the 512 sampled quadrats, 263 herb species were found, of which only 12 were exotic (*Brassica napus*, *Briza maxima*, *Dianthus barbatus*, *Erigeron canadensis*, *Erigeron sumatrensis*, *Euphorbia lathyris*, *Lolium multiflorum*, *Oxalis fontana*, *Senecio inaequidens*, *Triticum aestivum*, *Trifolium hybridum*, *Veronica persica*).

Richness varied between 5 and 46 species within sampled plots (8 m<sup>2</sup>), and between 40 and 87 species within 1km<sup>2</sup> landscapes (8 plots combined). Number of grassland species varied between 3 and 29 within plots, and between 22 and 46 within landscapes. Number of ruderal species varied between 2 and 22 within plots, and between 11 and 39 within landscapes.

Variation in different types of diversity within each 1km<sup>2</sup> landscape were poorly explained by the final landscape variables (Table 1). Interestingly, proportion of built land and habitat heterogeneity within landscapes did not explain any diversity measure, and the proportion of herbaceous habitat only slightly influenced  $\alpha$ -diversity, suggesting a weak influence of habitat connectivity for species of these grasslands. The diversity of land-use types sampled influenced within-landscape diversity: alpha grassland diversity increased with decreasing diversity of land-use types sampled, suggesting that certain land-use types may have contributed more than others to the regional species pool. However,  $\beta$ -diversity for ruderal species tended to increase with increasing diversity of land-use types sampled. This may be because each land-use type presents a different set of ruderal species, contributing in different ways to overall diversity. Finally, proportion of woodland was positively related to  $\alpha$ -diversity for both total and grassland species, whereas  $\beta$ -diversity decreased with increasing proportion of woodland.

Table 1: Relationships between environmental variables and diversity measures based on model averaging procedures. + and - indicate positive and negative relationships between variables and diversity. ns indicates a variable included in the final model but not significant whereas empty cases indicate that the variable is not included in the final model. P<0.1 † P<0.05 \* P<0.01 \*\* P<0.001 \*\*\*.

	Diversity Indexes	Built Proportion	Herbs Proportion	Wood Proportion	Shannon Index	Habitat index
Allspecies	Alpha		- (†)	+ (*)	ns	ns
	Gamma		ns			ns
	Beta	ns			ns	ns
Grassland	Alpha		ns	+ (*)	ns	+ (†)
	Gamma	ns	ns	ns	ns	ns
	Beta	ns	ns	- (†)		ns
Ruderal	Alpha		ns	ns	ns	ns
	Gamma			ns	ns	ns
	Beta					- (*)

Table 2: Results of permutational tests of multivariate dispersion between urbanization context and  $\beta$ -diversity of total, grassland and ruderal species (9999 permutations) and analysis of the relative contribution of species replacements (*Repl.*) and species richness differences (*Rich. Diff.*) to total  $\beta$ -diversity. *Total  $\beta$ -diversity* indicates that the permutational tests were made on the total dissimilarity matrices whereas *Repl.  $\beta$ -diversity* indicates that the tests were made only on the matrices after excluding the effects of richness differences. Significant results of permutational tests are shown in bold.

Species	Total $\beta$ -diversity		Repl. /	Rich. Diff. /	Repl. $\beta$ -diversity	
	F-test	p-values	Total $\beta$ -div	Total $\beta$ -div	F-test	p-values
All species	2.17	0.12	0.823	0.177	2.69	<b>0.07</b>
Grassland species	1.46	0.25	0.754	0.246	0.80	0.45
Ruderal species	4.73	<b>0.01</b>	0.542	0.458	0.67	0.51

At landscape scale, total  $\beta$ -diversity did not differ between urbanization contexts for total and grassland species, indicating that neither biotic homogenization nor differentiation could be detected (Table 2; Figure 1a-b), though trends tend towards differentiation. Dispersion (i.e. distance to centroid) was higher in periurban and urban contexts compared to rural. However total  $\beta$ -diversity variation in ruderal species is significant (Figure 1c) indicating that these species do contribute to differentiation between communities of different urbanization contexts.

We found that species replacements explained more variation for grassland species and the whole dataset, whereas richness differences contributed half the of variation for ruderal species. When focusing only on replacement dissimilarity matrices, we found that urban context tended to differentiate total species communities (Figure 1d) but not other subsets of species (ruderal or grassland species). These results suggest that variation in  $\beta$ -diversity for ruderal species is exclusively explained by

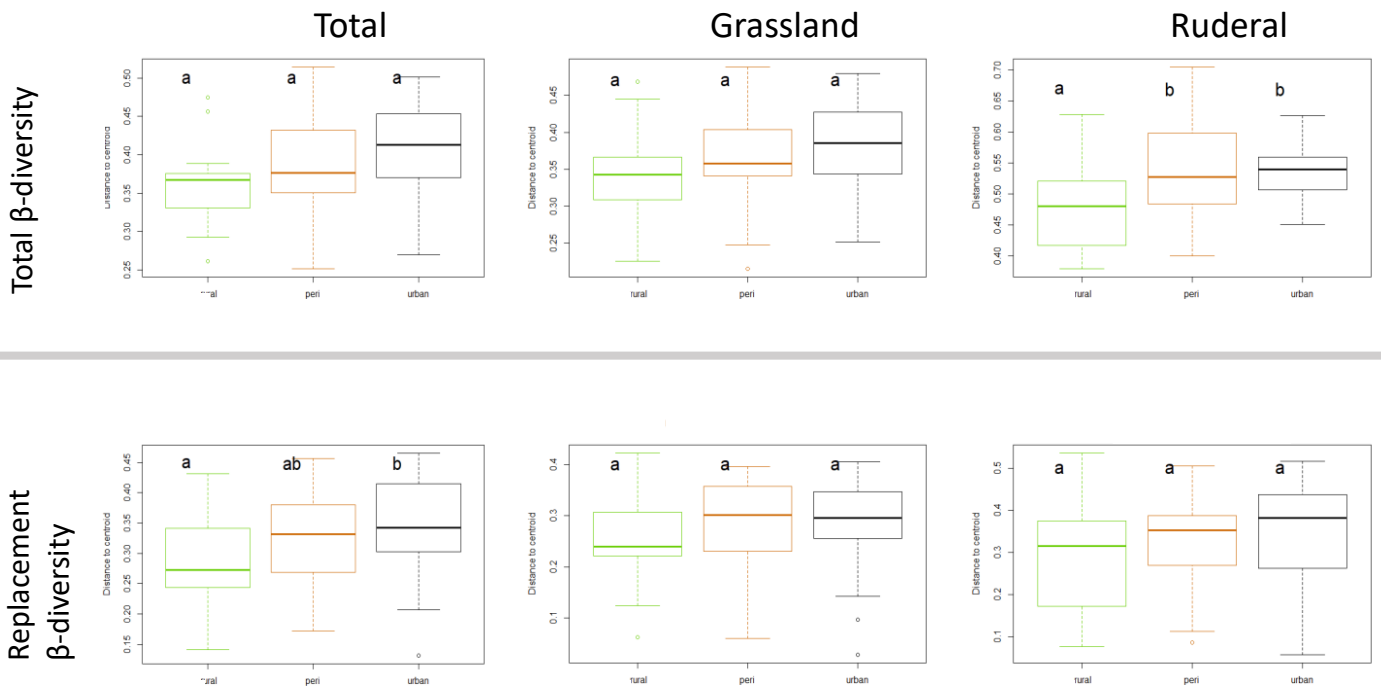


Figure 3: Differences in  $\beta$ -diversity between the three urbanization contexts based on multivariate dispersion (Bray-Curtis distance) of species composition for total (a-d), grassland (b-e) and ruderal species (c-f).  $\beta$ -diversity is measured as the average distance of sites to their group centroid, represented using a boxplot (median and quartiles) of the sites-to-centroid distance. Changes in total  $\beta$ -diversity (a, b, c) or including only species replacements (d, e, f) are shown separately. Letters indicate significance of differences between each urbanization context according to Tukey tests

species richness difference between rural and periurban/urban contexts.

### Discussion

In this study, we analyzed patterns of species diversity in 64 1km<sup>2</sup>-landscapes distributed, from low to highly urbanized landscapes, in three French cities. We focused especially in diversity variations within a same ordinary grassland habitat, allowing us to disentangle the influence of habitat heterogeneity considered from previous studies as an important driver of diversity in urban environments (Deutschewitz *et al.* 2003; Wania *et al.* 2006). Firstly, we attempted to understand how the landscape structure within these landscapes, including habitat connectivity, landscape heterogeneity and fragmentation, and between-landscapes, according to their situations along an urban-rural gradient, might influence these three facets of diversity.

At the landscape scale, we found that environmental variables did not significantly influence on three types of taxonomic diversity: alpha, beta and gamma. Contrary to expectations, we did not find any influence of the urban-rural gradient, usually associated with higher plant species richness (Wania *et al.* 2006). Habitat connectivity did not influence species richness either, which may support the hypothesis that this variable has more influence for specialized species, such as forest plant species (Brückmann *et al.* 2010; Lindborg *et al.* 2012). By focusing on a homogenous species assemblage along this gradient, we confirmed that the role of heterogeneity is key to explaining changes in diversity (Zhou, Pickett & Cadenasso 2016; Pickett & Cadenasso 2017). Nevertheless, we found that proportion of woodland in the landscape contributed to explaining variation in alpha diversity for both total and grassland species. The presence of this land cover type may be related to more natural or less disturbed contexts even within urban areas, which tend to increase diversity. The presence of woodland cover is also associated with permanent grasslands in rural areas of northwestern France, and such landscapes may support higher grassland diversity at local level.

As expected, the heterogeneity of land-use types sampled in each landscape did not have a great influence on species diversity, perhaps because these habitats were relatively homogeneous despite their different uses. This result confirms that our selection of sampled quadrats succeeded in minimizing local environmental variation, allowing us to concentrate on variation at landscape-scale. Nevertheless, we showed that higher diversity of land-use types increased both  $\gamma$ - and  $\beta$ - diversities for ruderal species. Therefore, grasslands with different functions (meadows, road verges, green spaces and abandoned farmlands) presented differences in their ruderal species composition, affecting their relative contributions to the regional ruderal species pool. These differences have also been highlighted using an indicator species analysis which showed that different ruderal species were characteristic of each land use type (Cochard *et al.*, submitted).

Our study reinforces the idea that biotic homogenization caused by urbanization is scale-dependent: such phenomena

have been observed at larger scales, among different cities (La Sorte *et al.* 2014), while at local scales, i.e. along urban-rural gradients biotic differentiation has been noted (Bossu *et al.* 2014; Brice *et al.* 2017). Our results show neither significant homogenization nor differentiation between the different urbanization contexts for total species, but the observed trends suggest more differentiation than homogenization. This is explained by increases in  $\beta$ -diversity for both ruderal species, mostly influenced by species richness differences, and total species, influenced by species turnover. Previous studies have highlighted how variation in distributions of exotic species, based on their times of residence (i.e. neophytes or archaeophytes), can lead to differentiation (Lososová *et al.* 2012; Ricotta *et al.* 2012). Our study showed that variation in distributions of native species, according to their ecological requirements, may also provide insights for analyzing  $\beta$ -diversity patterns. Cities are described as highly dynamic landscapes where habitat configuration and composition are continuously changing (Ramalho & Hobbs 2012), resulting in a high concentration of young, early-successional and disturbed habitats (Lososová *et al.* 2006; Knapp *et al.* 2008). Such conditions have been shown to promote ruderal species (Hill *et al.* 2002), as they have an ability to thrive in disturbed habitats (Grime, Hodgson & Hunt 1988). Previous studies dealing with these kinds of habitats, such as wasteland, have underlined the high diversity of ruderal species (Muratet *et al.* 2007; Bonthoux *et al.* 2014). Our study provides evidence that urban landscape promote high diversity of these species, even in extensively managed grassland habitats. We suspect that the abundance and diversity of ruderal species in cities increases propagule pressure leading to the better establishment of these species in grassland habitats. This effect has been observed for exotic species, explaining their spread and establishment in cities (McKinney 2002; Gavier-Pizarro *et al.* 2010; Ricotta, Godefroid & Rocchini 2010), but is just as likely to concern native, ruderal species. However it should be noted that some habitats in rural environments, such as crops or abandoned farmlands, can also support numerous ruderal species (Fried, Norton & Reboud 2008). We found that changes in  $\beta$ -diversity were explained by both species turnover and richness differences. This indicates that urban habitats can support both 'rural' ruderal species and specifically urban ruderal species. Specifically urban ruderal species might include invasive species such as *Erigeron spp.* or *Senecio inaequidens* which are frequently abundant in cities (Muratet *et al.* 2007; Bossu *et al.* 2014), garden escape species such as *Euphorbia lathyris*, *Briza maxima* or *Dianthus barbatus*, or meridional and Mediterranean species, such as *Andryala integrifolia*, *Foeniculum vulgare* or *Avena barbata*, that find the climatic conditions that favor their establishment in urban environments.

### Conclusion

Our study has shown that commonly observed patterns of diversity may differ depending on the spatial scale and

the type of habitat under consideration. In particular, we have shown that diversity does not appear to be greater in urban contexts, when examining a homogeneous type of habitat distributed along the urban-rural gradient. Moreover, our study reinforces the idea that biotic homogenization is a scale- and habitat-dependent concept. At local scale, and focusing on a single habitat, urban environments tend to differentiate communities. This differentiation is thought to be dependent on exotic species, but may also be influenced by native, ruderal species. Urban landscapes can promote specific ruderal species whose taxonomic and functional characteristics merit further attention.

## References

- Albrecht, H. & Haider, S. (2013) Species diversity and life history traits in calcareous grasslands vary along an urbanization gradient. *Biodiversity and Conservation*, **22**, 2243–2267.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. & Swenson, N.G. (2011) Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist: Roadmap for beta diversity. *Ecology Letters*, **14**, 19–28.
- Aronson, M.F., Nilon, C.H., Lepczyk, C.A., Parker, T.S., Warren, P.S., Cilliers, S.S., Goddard, M.A., Hahs, A.K., Herzog, C., Katti, M. & others. (2016) Hierarchical filters determine community assembly of urban species pools. *Ecology*, **97**, 2952–2963.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134–143.
- Bonthoux, S., Brun, M., Di Pietro, F., Greulich, S. & Bouché-Pillon, S. (2014) How can wastelands promote biodiversity in cities? A review. *Landscape and Urban Planning*, **132**, 79–88.
- Bossu, A., Marco, A., Manel, S. & Bertaudière-Montes, V. (2014) Effects of built landscape on taxonomic homogenization: Two case studies of private gardens in the French Mediterranean. *Landscape and Urban Planning*, **129**, 12–21.
- Boussard, H. & Baudry, J. (2014) Chloe212 : a software for landscape pattern analysis.
- Braun-Blanquet, J. (1932) Plant sociology. The study of plant communities. *Plant sociology. The study of plant communities. First ed.*
- Brice, M.-H., Pellerin, S. & Poulin, M. (2017) Does urbanization lead to taxonomic and functional homogenization in riparian forests? *Diversity and Distributions*, **23**, 828–840.
- Brückmann, S.V., Krauss, J. & Steffan-Dewenter, I. (2010) Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 799–809.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2003) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer Science & Business Media.
- Cheptou, P.-O., Carrue, O., Rouifed, S. & Cantarel, A. (2008) Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 3796–3799.
- Clavel, J., Julliard, R. & Devictor, V. (2011) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**, 222–228.
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M.-L. & Dinetti, M. (2006) Avifauna homogenisation by urbanisation: Analysis at different European latitudes. *Biological Conservation*, **127**, 336–344.
- Deutschewitz, K., Lausch, A., Kühn, I. & Klotz, S. (2003) Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 299–311.
- Dray, S., Dufour, A.-B. & others. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software*, **22**, 1–20.
- Ferenc, M., Sedláček, O., Fuchs, R., Dinetti, M., Fraissinet, M. & Storch, D. (2014) Are cities different? Patterns of species richness and beta diversity of urban bird communities and regional species assemblages in Europe: Urban bird species richness and beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 479–489.
- Fried, G., Norton, L.R. & Reboud, X. (2008) Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **128**, 68–76.
- Gavier-Pizarro, G., Radeloff, V., Stewart, S., Huebner, C. & S Keuler, N. (2010) Housing is positively associated with invasive exotic plant species richness in New England, USA. *Ecological applications*, **20**, 1913–25.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. (1988) Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. , ix + 742 pp.
- Hahs, A.K. & McDonnell, M.J. (2006) Selecting independent measures to quantify Melbourne's urban-rural gradient. *Landscape and Urban Planning*, **78**, 435–448.
- Hill, M.O., Roy, D.B. & Thompson, K. (2002) Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 708–720.
- Julve, P. (2015) Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France, version 2015.
- Knapp, S., Kühn, I., Wittig, R., Ozinga, W.A., Poschlod, P. & Klotz, S. (2008) Urbanization causes shifts in species' trait state frequencies. *Preslia*, **80**, 375–388.
- Knop, E. (2016) Biotic homogenization of three insect groups due to urbanization. *Global Change Biology*, **22**, 228–236.
- Kowarik, I. (2008) On the Role of Alien Species in Urban Flora and Vegetation. *Urban Ecology* (eds J.M. Marzluff, E. Shulenberg, W. Endlicher, M. Alberti, G. Bradley, C. Ryan, U. Simon & C. ZumBrunnen), pp. 321–338. Springer US, Boston, MA.



- Kühn, I. & Klotz, S. (2006) Urbanization and homogenization – Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation*, **127**, 292–300.
- La Sorte, F.A., Aronson, M.F.J., Williams, N.S.G., Celesti-Grapow, L., Cilliers, S., Clarkson, B.D., Dolan, R.W., Hipp, A., Klotz, S., Kühn, I., Pyšek, P., Siebert, S. & Winter, M. (2014) Beta diversity of urban floras among European and non-European cities. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 769–779.
- Legendre, P. (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 1324–1334.
- Lindborg, R., Helm, A., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Kühn, I., Pykälä, J. & Pärtel, M. (2012) Effect of habitat area and isolation on plant trait distribution in European forests and grasslands. *Ecography*, **35**, 356–363.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Danihelka, J., Tichý, L. & Ricotta, C. (2016) Biotic homogenization of urban floras by alien species: the role of species turnover and richness differences. *Journal of Vegetation Science*, **27**, 452–459.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Kühn, I., Hájek, O., Horáková, V., Pyšek, P. & Tichý, L. (2006) Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **8**, 69–81.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Tichý, L., Danihelka, J., Fajmon, K., Hájek, O., Kintrová, K., Láníková, D., Otýpková, Z. & Řehorek, V. (2012) Biotic homogenization of Central European urban floras depends on residence time of alien species and habitat types. *Biological Conservation*, **145**, 179–184.
- Marchetti, M.P., Lockwood, J.L. & Light, T. (2006) Effects of urbanization on California's fish diversity: Differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation*, **127**, 310–318.
- Matthies, S.A., Rüter, S., Schaarschmidt, F. & Prasse, R. (2017) Determinants of species richness within and across taxonomic groups in urban green spaces. *Urban Ecosystems*, 1–13.
- McGarigal, K. (2002) Landscape pattern metrics. *Encyclopedia of environmetrics*, pp. 1135–1142. Wiley, Chichester ; New York.
- McKinney, M.L. (2002) Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience*, **52**, 883–890.
- McKinney, M.L. (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, **127**, 247–260.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 450–453.
- Moilanen, A. & Nieminen, M. (2002) Simple Connectivity Measures in Spatial Ecology. *Ecology*, **83**, 1131–1145.
- Muratet, A., Lorrillière, R., Clergeau, P. & Fontaine, C. (2013) Evaluation of landscape connectivity at community level using satellite-derived NDVI. *Landscape Ecology*, **28**, 95–105.
- Muratet, A., Machon, N., Jiguet, F., Moret, J. & Porcher, E. (2007) The Role of Urban Structures in the Distribution of Wasteland Flora in the Greater Paris Area, France. *Ecosystems*, **10**, 661–671.
- Naaf, T. & Wulf, M. (2010) Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological Conservation*, **143**, 848–855.
- Norton, B.A., Evans, K.L. & Warren, P.H. (2016) Urban Biodiversity and Landscape Ecology: Patterns, Processes and Planning. *Current Landscape Ecology Reports*, **1**, 178–192.
- Öckinger, E., Dannestam, Å. & Smith, H.G. (2009) The importance of fragmentation and habitat quality of urban grasslands for butterfly diversity. *Landscape and Urban Planning*, **93**, 31–37.
- Olden, J.D., LeRoy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 18–24.
- Olden, J.D. & Poff, N.L. (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, **162**, 442–460.
- Olden, J.D. & Rooney, T.P. (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 113–120.
- Pickett, S.T.A. & Cadenasso, M.L. (2017) How many principles of urban ecology are there? *Landscape Ecology*, 1–7.
- Pyšek, P. (1998) Alien and native species in Central European urban floras: a quantitative comparison. *Journal of Biogeography*, **25**, 155–163.
- Qian, H. & Guo, Q. (2010) Linking biotic homogenization to habitat type, invasiveness and growth form of naturalized alien plants in North America: Biotic homogenization of vascular floras. *Diversity and Distributions*, **16**, 119–125.
- Qian, H. & Ricklefs, R.E. (2006) The role of exotic species in homogenizing the North American flora. *Ecology Letters*, **9**, 1293–1298.
- Ramalho, C.E. & Hobbs, R.J. (2012) Time for a change: dynamic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 179–188.
- Ricotta, C., Godefroid, S. & Rocchini, D. (2010) Invasiveness of alien plants in Brussels is related to their phylogenetic similarity to native species. *Diversity and distributions*, **16**, 655–662.
- Ricotta, C., La Sorte, F.A., Pyšek, P., Rapson, G.L., Celesti-Grapow, L. & Thompson, K. (2012) Phylogenetic beta diversity of native and alien species in European urban floras. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 751–759.
- Rooney, T., Olden, J., Leach, M. & Rogers, D. (2007) Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation*, **134**, 447–450.
- Smith, A.C., Koper, N., Francis, C.M. & Fahrig, L. (2009) Confronting collinearity: comparing methods for disentangling the effects of habitat loss and fragmentation. *Landscape Ecology*, **24**, 1271–1285.
- Soga, M., Yamaura, Y., Koike, S. & Gaston, K.J. (2014) Land sharing vs. land sparing: does the compact city reconcile urban development and biodiversity conservation? *Journal of Applied Ecology*, **51**, 1378–1386.

- Tison, J.M. & De Foucault, B. (2014) Flora Gallica - Flore de France. *Biotope Éditions Mèze*.
- Toit, M.J. du & Cilliers, S.S. (2011) Aspects influencing the selection of representative urbanization measures to quantify urban–rural gradients. *Landscape Ecology*, **26**, 169–181.
- Trentanovi, G., von der Lippe, M., Sitzia, T., Ziechmann, U., Kowarik, I. & Cierjacks, A. (2013) Biotic homogenization at the community scale: disentangling the roles of urbanization and plant invasion (ed P Pyšek). *Diversity and Distributions*, **19**, 738–748.
- Vallet, J. (2009) *Gradient d'urbanisation et communautés végétales d'espaces boisés* / *Approche à plusieurs échelles dans trois agglomérations du Massif armoricain*. phdthesis, Université d'Angers.
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V. & Rozé, F. (2008) Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France. *Landscape Ecology*, **23**, 1205–1217.
- Wania, A., Kühn, I. & Klotz, S. (2006) Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany—spatial gradients of species richness. *Landscape and Urban Planning*, **75**, 97–110.
- Williams, N.S.G., Morgan, J.W., McCarthy, M.A. & McDonnell, M.J. (2006) Local Extinction of Grassland Plants: The Landscape Matrix Is More Important Than Patch Attributes. *Ecology*, **87**, 3000–3006.
- Williams, N.S.G., Morgan, J.W., McDonnell, M.J. & McCarthy, M.A. (2005) Plant traits and local extinctions in natural grasslands along an urban–rural gradient. *Journal of Ecology*, **93**, 1203–1213.
- Williams, N.S.G., Schwartz, M.W., Vesk, P.A., McCarthy, M.A., Hahs, A.K., Clemants, S.E., Corlett, R.T., Duncan, R.P., Norton, B.A., Thompson, K. & McDonnell, M.J. (2009) A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology*, **97**, 4–9.
- Zeeman, B.J., McDonnell, M.J., Kendal, D. & Morgan, J.W. (2017) Biotic homogenization in an increasingly urbanized temperate grassland ecosystem (ed S Schmidtlein). *Journal of Vegetation Science*.
- Zhou, W., Pickett, S.T.A. & Cadenasso, M.L. (2016) Shifting concepts of urban spatial heterogeneity and their implications for sustainability. *Landscape Ecology*.



## 5. Conclusion du chapitre

---

En analysant les variations de diversité, de composition spécifique à travers la traditionnelle approche taxonomique, nous avons pu mettre en évidence l'influence des différentes variables paysagères, avec notamment, le rôle primordial du gradient urbain-rural sur la structure des communautés végétales. En caractérisant nos espèces selon leurs préférences écologiques (prairiale, rudérale, forestière), nous avons pu mettre en lumière certaines variations selon cet attribut. Cette distinction a permis de mettre en exergue cette influence de l'environnement urbain, créant des séparations nettes entre groupes d'espèces. Dans le dernier article de ce chapitre, nous montrons notamment que le processus d'homogénéisation biotique communément observé à des échelles larges, se révèle plus questionnable à une échelle fine. Notamment, nous montrons dans notre étude les différents rôles que peuvent avoir les espèces indigènes en relation avec cette préférence d'habitat. De telles observations avaient été établies pour les espèces exotiques, pour lesquelles le temps de résidence (néophytes, archéophytes) se révélait être un facteur important dans la compréhension de ces processus. Nous montrons dans notre étude que les espèces rudérales tendent à différencier les communautés végétales en ville, en lien notamment avec la plus grande diversité de ces espèces en ville.

Il n'est cependant pas aisé de relier les processus observés avec des mécanismes écologiques sous-jacents. De même, ces classifications d'espèces se basant sur des affinités en termes d'habitats, basées sur des bases de données ou de flore portant sur l'ensemble de la flore française (principalement la base Catminat, Julve 2015, et Flora Gallica, Tison et De Foucault 2014), permettent davantage de classer ces espèces selon leurs optimums, mais ne reflètent pas cependant réellement des conditions écologiques.

Une seconde approche, ancienne dans ses réflexions, mais relativement récente dans les études en écologie consiste à dépasser l'identité taxonomique des espèces, en caractérisant les espèces sur la base de leurs traits fonctionnels. La prise en compte de ces traits fonctionnels a favorisé ainsi un regard nouveau sur l'écologie des communautés végétales permettant notamment d'améliorer la compréhension des processus écologiques sous-tendant certaines questions comme par exemple la distribution des organismes le long de gradients environnementaux, l'identification de règles gouvernant l'assemblage des espèces ou le fonctionnement des sites et écosystèmes (McGill *et al.* 2006; Garnier & Navas 2013). Une ébauche de cette approche figure dans le premier article

présenté dans de ce chapitre. Elle laisse entrevoir notamment que certains traits fonctionnels semblent répondre positivement au gradient urbain-rural. Il apparait pertinent de coupler dès lors cette approche taxonomique avec une approche fonctionnelle afin d'aborder de manière plus fine les mécanismes régissant les différences de composition observées dans ce premier chapitre.

## Chapitre 3 : Le rôle des traits fonctionnels pour comprendre l'assemblage des communautés sous influence urbaine

---

*Un travail sur la flore des ruines des monuments anciens commencé en 1880 aux Arènes de Nîmes et continué depuis sur divers monuments, m'ayant amené à étudier la flore des ruines du Conseil d'Etat, j'ai été conduit, dans le but de rechercher d'où proviennent les plantes de ces rues, à dresser la liste des espèces qui croissent spontanément au centre de Paris [...].*

*Les plantes qui croissent entre les pavés n'ont pas ordinairement le même aspect que celles que l'on trouve dans la campagne. Venues dans les fissures étroites d'un terrain maigre et extrêmement sec, souvent détruites par les pas des promeneurs ou par les instruments des balayeurs, elles sont en général beaucoup plus petites, à structure plus ramassée, à tige trapue, à racine grosse et rampante. Aussi sont-elles souvent assez difficiles à reconnaître et à nommer avec certitude*

**Essai sur la flore du pavé de Paris limité aux boulevards extérieurs, ou Catalogue des plantes qui croissent spontanément dans les rues et sur les quais ; suivi d'une florule des ruines du Conseil d'État - 1883**

Joseph Vallot



## 1. Introduction

---

Comme énoncé en introduction de cette thèse, un des intérêts de l'approche par les traits fonctionnels est de relier la distribution des espèces à des mécanismes et les processus écologiques par la prise en compte des fonctions en lien avec des facteurs environnementaux. En raison de l'accessibilité de bases de données nationales et internationales, disponibles pour de nombreux traits et espèces, cette approche a contribué à mieux comprendre la façon dont les espèces végétales s'organisent dans des paysages sous influence urbaine. Un grand nombre d'études portant sur la comparaison de grandes métropoles à travers le monde ou à des échelles locales, le long de gradient urbain-rural, ont ainsi pu mettre en valeur l'utilisation de ces bases de données pour caractériser ces processus écologiques sous-jacents. La profusion des travaux « hors milieu urbain » traitant cette approche fonctionnelle pour comprendre l'assemblage des espèces a fait émerger depuis quelques années certains concepts et méthodes qu'il nous paraît important à considérer dans les études en écologie urbaine. Ceci permettra ainsi d'améliorer la compréhension des éléments spécifiques de l'environnement urbain qui influe directement sur la biodiversité végétale.

L'arrangement des espèces au sein d'une communauté révèle souvent une distribution particulière des espèces, illustrée notamment par les courbes rang-fréquence (Whittaker 1965) ou rang-abondance (Grime 1998 ; Mariotte 2014). Dès ses premiers travaux, Whittaker (1965) suppose que les espèces ayant une place différente dans la hiérarchie faite par ces courbes n'ont pas le même rôle fonctionnel au sein de la communauté. Grime (1998) dans la suite de ces travaux a suggéré que la contribution des espèces aux propriétés des écosystèmes devait être proportionnelle à leur contribution en termes d'abondance ou de productivité (« *mass ratio hypothesis* »). Cette hypothèse implique alors que les propriétés des écosystèmes sont principalement dictées par les espèces abondantes, dominantes ou participant le plus à la biomasse d'une communauté (et leurs traits fonctionnels associés) plutôt que par la richesse spécifique pour laquelle les espèces rares contribuent largement (Grime 1998 ; Lavorel & Garnier 2002). Certains auteurs soulignent tout de même le rôle de la richesse (ou diversité) spécifique, à travers notamment la variabilité des traits des individus qui constituent ces communautés, permettant une utilisation complémentaire des ressources



du milieu (« hypothèse de complémentarité de niche » : Petchey & Gaston 2006). Cette richesse permettrait ainsi le maintien d'autres processus à l'échelle des communautés ou des écosystèmes, comme le montre l'étude de Hooper *et al.* (2005): résistance des communautés aux invasions biologiques, effets de certaines espèces en tant qu'espèce clé de voûte ou espèce ingénier, stabilité des écosystèmes soumis à des perturbations ou variations des conditions environnementales.

De récentes études ont mis en évidence que l'ensemble des espèces constituant une communauté peut ne pas être influencé par les mêmes lois d'assemblage des communautés (Mariotte 2014 ; Kumordzi, Wardle & Freschet 2015). La distinction des espèces d'une communauté sur la base de leur fréquence ou abondance (espèces dominantes, subordonnées ou transitoires par exemple<sup>1</sup>) a révélé des divergences, tant dans les traits fonctionnels caractérisant ces groupes d'espèces, que dans leur réponse en relation avec des facteurs environnementaux (Grime 1998 ; Mariotte 2014). Ces observations ont été mises en évidence à l'échelle des communautés, en pondérant des valeurs des traits des espèces selon l'abondance des espèces (« *Community weighted mean* ») ou non (« *simple average* »), permettant de donner une importance différente aux espèces selon leur position dans les courbes rang-abondance (Violle *et al.* 2007). Ces méthodes ont permis d'illustrer l'hypothèse selon laquelle les espèces dominantes dans une communauté sont le plus en adéquation avec les facteurs environnementaux locaux (Garnier *et al.* 2007 ; Cingolani *et al.* 2007). La différence entre les réponses obtenues selon la prise en compte de l'abondance des espèces permet d'évaluer la force des deux processus de filtres (i.e. probabilité de présence dans un habitat et probabilité de devenir abondante) conduisant à l'assemblage d'une communauté. Enfin, une dernière étude a permis de montrer que l'échelle spatiale à laquelle on considère la fréquence ou l'abondance des espèces peut révéler des *patterns* différents. Ainsi, les traits liés à l'abondance au niveau local peuvent ne pas l'être au niveau du paysage (Cornwell & Ackerly 2010).

---

<sup>1</sup> Cette classification (DST) énoncée dans les travaux de Whittaker (1965) consiste à séparer les espèces selon un diagramme abondance-fréquence. Les espèces dominantes et subordonnées sont presque toujours présentes dans la communauté étudiée et se distinguent des espèces transitoires qui ont des fréquences plus faibles (< 50% généralement). La distinction entre ces deux premiers groupes se fait selon leur abondance cumulée relative : les espèces abondantes contribuent plus fortement à l'abondance totale (environ 10%) alors que les espèces subordonnées y contribuent moins (Mariotte 2014).

De nombreux travaux en écologie urbaine ont pu mettre en évidence la première succession de filtres hiérarchiques déterminant la probabilité pour les espèces d'un pool global d'être présentes au sein d'un habitat urbain sur la base de leur traits fonctionnels. Cependant, il est intéressant d'évaluer la façon dont l'urbanisation agit en essayant de distinguer les filtres agissant sur la présence d'une espèce de ceux déterminant son abondance au sein d'une communauté. Ainsi, on peut émettre l'hypothèse que certaines espèces peuvent être présentes aussi bien en contexte rural qu'en contexte urbain, mais que leurs abondances varient au sein des communautés herbacées selon ces différents contextes. Cela peut s'expliquer potentiellement par le fait que certains traits ne participent pas de façon explicite à distinguer les espèces selon le gradient urbain-rural, mais agissent davantage pour structurer les communautés au niveau local.



## 2. Article 4 : Urban filtering of plant functional traits in grassland habitats differs according to local or regional scale species abundance

---

*Article en préparation*

Dans cette partie de chapitre, nous explicitons ainsi l'influence de l'environnement urbain sur l'assemblage des espèces à travers la prise en compte de 18 traits fonctionnels issus de bases de données. En mettant en relation ces traits avec les variables environnementales à travers une analyse RLQ (Dolédec *et al.* 1996), **nous évaluons dans un premier temps si la distribution des espèces observées au sein des espaces herbacés ordinaires peut être expliquée par leurs traits fonctionnels.** Cela a déjà été mis en évidence pour certains habitats semi-naturels tels que les boisements (Vallet *et al.* 2010b) ou les prairies patrimoniales (Williams *et al.* 2005 ; Albrecht et Haider 2013) mais demeure inexplorée pour ce type d'habitat. Dans un second temps, **nous analyserons la similitude des réponses fonctionnelles en distinguant les espèces sur la base de leur fréquence à une échelle régionale, et de leur abondance à une échelle locale.** De nouvelles analyses RLQ nous permettront d'évaluer la façon dont l'environnement urbain opère sur la structure de ces communautés.

## Urban filtering of plant functional traits in grassland habitats differs according to local or regional scale species abundance

Urbanization has been shown to structure plant communities in similar ways throughout the world. Previous studies have used trait-based approaches, mainly within habitats of high ecological value, to reveal functional attributes filtered by urban environments. These studies have considered plant assemblages as a whole, in which urban filtering acts in the same way on every species forming the community. Outside urban contexts, it has more recently been shown that individual species may respond differently to the same filtering process, depending on their local abundance or regional frequency. We examined here whether urban filtering process operate homogeneously in plant communities of common grassland habitats.

In three French cities, we sampled grassland vegetation within 97 1km<sup>2</sup>-square landscapes along the urban-rural gradient and species were characterized by eighteen functional traits, extracted from databases. Four data subsets were distinguished according to regional species frequency (frequent or rare) or local species abundance (abundant or non-abundant). We used RLQ analyses to analyse trait-environment relationships for the whole community and each data subsets.

Species more likely to be found in urban grassland habitats were filtered according to traits related to resource requirements (affinity for sunlight and base-rich, dryer soils), disturbance (annual, reproduction by seed, persistent seed bank) and flowering time. Regionally rare and frequent, and locally non-abundant species showed quite similar trait response patterns to the whole community, while locally abundant species differed in their response to the urban-rural gradient. In urban areas, the latter tended to be nitrophilous and to share similar competitive strategies (taller plants and heavier seeds).

Our study highlights that urban environments influence functional traits for plant species occurring in widely distributed, common grassland habitats revealing the importance of this landscape variable for structuring plant communities. Furthermore, we have shown how urban filtering processes might influence species in different ways depending on their local abundance. Understanding the influence exerted by urban environments on plant communities may help to assess how habitats function in different parts of the urban-rural gradient.

**Key words:** frequency-rank curves; RLQ analysis; urban-rural gradient; urban ecology; common biodiversity; community assembly; grassland; functional trait; abundance

### Introduction

Urbanisation has been described as a shared, broad suite of transformations and perturbations (Grimm et al. 2008; Pickett et al. 2011) including higher degree of anthropogenic disturbance (Kowarik 2011), air and soil pollution, urban heat island effects (Oke 1987) or spatial arrangement of habitat patches (Cadenasso et al. 2007). These general phenomena, operating at both local and landscape scales, structure plant communities in similar ways in cities throughout the world (McKinney 2006; Williams et al. 2009). Their effects have been taken into consideration for management of urban habitats (Filibeck et al. 2016) or spatial planning (e.g. green infrastructure: Clergeau & Blanc 2013; land-sparing: Soga et al. 2014), but also offer promising opportunities for examining processes of community assembly (Aronson et al. 2016).

According to environmental filtering theory (Keddy 1992; Lortie et al. 2004), the effects of urbanization on floras have been conceptualized as a series of environmental, biotic and anthropogenic filters operating at different scales (Williams et al. 2009; Aronson et al. 2016). These urban filters include habitat transformations (e.g. loss of natural or agricultural habitats, novel habitat creation) and fragmentation, environmental changes due to urban conditions (e.g. soil and air pollution, temperature) and human preferences (e.g. introduction of ornamental species that may become invasive). The filtering concept may help to explain species' ability to successfully establish and persist in urban areas according to their traits (Aronson et al. 2016).

Previously, analyses of trait-environment relationships in response to urban environments have either considered the whole flora or plant communities of only one habitat. In the first case, comparisons of functional traits related to urban versus rural floras (Hill et al. 2002; Knapp et al. 2008; Thompson & McCarthy 2008) or historical and current plant

lists, i.e. before/after urbanization (Duncan et al. 2011; Aronson et al. 2014; Palma et al. 2017) reveal phenotypic similarities shared by urban species among cities. In the second case, studies have encompassed the potential role of habitat requirements (and subsequently the filter of habitat transformation: (Williams et al. 2009) by restricting their studies to habitat level. This approach may provide insights not discernible when considering whole urban flora, by restricting filtering processes to functional traits (or ranges of trait values) realistically present in the community (Williams et al. 2015). For example, wetland habitat loss frequently observed with urbanisation effectively eliminates species with particular traits associated with these habitats, such as oligotrophic hydrophyte species (Thompson & McCarthy 2008). These studies have mainly concerned habitats of high ecological value (woodlands: Vallet et al. 2010; Schwoertzig et al. 2016; calcareous grasslands: Albrecht & Haider 2013; native temperate grasslands: Williams et al. 2005) whereas habitat harbouring common biodiversity have received less attention. Better knowledge of widespread, mesophilic grassland habitats might contribute to the consideration of biodiversity in urban areas, given their importance in terms of surface, management or ecological corridors (Clergeau & Blanc 2013; Rupprecht et al. 2015).

Plant communities often exhibit uneven species distributions, usually depicted using abundance rank curves in which species are ranked in order of decreasing commonness, i.e. abundance or frequency (Whittaker 1965; Grime 1998; Mariotte 2014). Leading on from this observation, the 'mass ratio hypothesis' suggests that species contribute differently to ecosystem process, as a function of their abundance (Grime 1998). More recently, several studies have highlighted the potential for distinct species of a given plant community to respond differently to the same filtering processes (Cingolani

et al. 2007), suggesting that plant communities are not homogeneously assembled (Kumordzi et al. 2015). These recent studies have shown that different subsets of species (such as dominant or subordinate/rare species) may differ in their response to environmental gradients. Furthermore, commonness (and conversely rarity) may be considered at two scales (Cornwell & Ackerly 2010) – regional, based on species frequencies in the species pool, or local, determined by abundance relationships between co-occurring species within a plant community. These two measures, species abundance and frequency, tend to be positively correlated (Gaston 2011), i.e. locally abundant species tend to be widely distributed and non-abundant species tend to be narrowly distributed. However, this abundance-range relationship has not always been verified (Thompson et al. 1998) and some species often present high frequency at regional scale but low abundance at local scale (e.g. subordinate species *sensu* Grime 1998; Mariotte 2014). Moreover, a comparison of urban and rural floras of England, Hill et al. (2002) showed that plant species distributed only in urban contexts (due to strong environmental filtering effects) were relatively rare at regional scale and locally abundant species in urban environments were those with wide distributions in both rural and urban areas. Therefore, we suspected that filtering processes exerted by urban environments might not act in the same way on species with differing abundance or frequency, at local and landscape scales, as ecological mechanisms governing these patterns (such as environmental filtering, niche differentiation, stochastic events or even meta-population dynamics) may be differently expressed (Cornwell & Ackerly 2010). Finally, previous studies examining trait-environment relationships along urban-rural gradients have mainly considered the plant community as a whole, whereas distinguishing species according to abundance or frequency might reveal contrasting patterns.

In this paper, we examine trait-environment relationships of plant communities of common grassland habitats, considering both the whole community and subsets of communities defined by local abundance and regional frequency. We specifically focused on the following questions: i) which functional traits are filtered by urban environments at community scale and are these traits the same as previously found in semi-natural habitats? and ii) are the functional traits filtered by urban environments the same for species regardless of their abundance or frequency at local or regional scale?

## Method

### *Study area*

The study was carried out in three urban areas of north-western France: Nantes (47°13' N, 1°33' W), Angers (47°28' N, 0°33' W) and La Roche-sur-Yon (46°42' N, 1°25' W). All have a temperate oceanic climate (average annual precipitation and average annual temperature close to 670 mm and 12.5 °C)

and belong to the same geological area, the Armorican massif, mainly composed of acidic schists and granites. The conurbation areas cover 523, 540 and 499 km<sup>2</sup> respectively, and have between 100 000 and 609 000 inhabitants.

We produced maps of the three urban areas by combining public land-cover databases (French BD TOPO® database and Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) estimated from Rapideye satellite imagery) coupled with land-use data (Common Agricultural Policy farmer declarations). The final maps were based on five land cover types: built areas, crops, woodlands, herbaceous habitats and water. These were analysed using a square moving windows approach, with Chloé2012 freeware (Boussard & Baudry 2014). For each potential 1km<sup>2</sup> square, we calculated landscape composition as the proportion of each land cover type and landscape configuration combining landscape heterogeneity, grassland aggregation and edge density. The latter two metrics related to grassland arrangement and fragmentation respectively (McGarigal 2002) which might influence functional trait distributions. From the generated 1km<sup>2</sup> squares, 97 sites were selected for vegetation surveys so as to maximize landscape variation, especially the extent of urbanisation defined as the proportion of built-up areas (Hahs & McDonnell 2006; Vallet et al. 2008).

### *Field surveys of grassland habitat*

In each selected site, we defined a core area of 250m x 250m for the plant surveys in order to avoid sampling close to window margins. Within these core areas, all exotic and native spontaneous plants, defined as species that grow and reproduce spontaneously, were recorded in four 8m<sup>2</sup> plots within common, mesophilic grassland habitats, between May and July 2015. Sampling plots were dominated by grasses with at least 95% plant cover and defined to minimize variation in local environments. We therefore excluded disturbed sites, and wet, dry or understorey grasslands. All sites were managed similarly with one to three mowings per year. We used the Braun-Blanquet scale to estimate species abundances in each plot. Finally, we pooled the data collected within each plot at site-level for the following analyses.

### *Plant functional traits data*

Eighteen functional traits were extracted from four databases (Hill 1999; Klotz et al. 2002; Kleyer et al. 2008; Julve 2015). These traits were selected to represent functional significance for plant species in terms of persistence, regeneration, dispersal and resource requirements (Westoby et al. 2002; Kleyer et al. 2008) and to reflect environmental constraints associated with urbanisation (e.g. limited dispersal due to landscape fragmentation, environmental changes, higher degree of disturbance) (Thompson & McCarthy 2008; Vallet et al. 2010; Williams et al. 2015).

Table 1: Presentation of the biological traits used in the analyses. Four groups of biological traits were distinguished: traits associated with the persistence, regeneration, dispersal and resource requirements of species. The statistical nature, the description of each trait and the percentage of missing data are provided. The bibliographic sources of traits are indicated by superscript numbers: <sup>1</sup> LEDA Trait database (Kleyer et al. 2008); <sup>2</sup> Biolflor (Klotz et al. 2002); <sup>3</sup> Catminat (Julve 2015); <sup>4</sup> Ecological flora of the British Isles (Hill 1999).

Traits	Statistical type	Description	Missing data %
<b>Persistence</b>			
<b>Plant height</b>	Quantitative	Mean canopy height <sup>1</sup>	2.9
<b>Specific Leaf Area</b>	Quantitative	one-sided area of a fresh leaf, divided by its oven-dry mass <sup>1</sup>	5.3
<b>Reproduction</b>	Categorical	Mode of reproduction (by seed, mostly by seed and rarely vegetatively, by seed and vegetatively) <sup>2</sup>	
<b>Leaf persistence</b>	Categorical	Leaf phenology (summer green, overwintering green, persistent) <sup>2</sup>	1.8
<b>Shoot growth form</b>	Categorical	Shoot architecture (stems erect, stems ascending to prostrate) <sup>1</sup>	0
<b>regeneration</b>			
<b>Life span</b>	Categorical	Annual/monocarpic or polycarpic life span <sup>2</sup>	0
<b>Seed longevity</b>	Categorical	Transient, short-term persistent, long-term persistent <sup>2</sup>	8.3
<b>Pollination</b>	Fuzzy	Respective frequency of self-, insect- and wind pollination <sup>2</sup>	1.8
<b>Month of flowering</b>	Circular	Month when the flowering period starts <sup>2-3</sup>	0
<b>Length of flowering</b>	Quantitative	Number of months of the flowering period <sup>2-3</sup>	0
<b>Seed number</b>	Quantitative	Logarithm of seed number per shoot <sup>1</sup>	14.2
<b>Seed mass</b>	Quantitative	Mean weight of germinule <sup>2</sup>	13.6
<b>Resource requirements</b>			
<b>Light</b>	Ordinal	Preference of species for 1: low to 9: levels of light <sup>4</sup>	3.6
<b>Moisture</b>	Ordinal	Preference of species for 1: low to 9: soil humidity <sup>4</sup>	3.6
<b>Reaction</b>	Ordinal	Preference of species for 1: low to 9: soil pH <sup>4</sup>	3.6
<b>Nitrogen</b>	Ordinal	Preference of species for 1: low to 9: soil fertility <sup>4</sup>	3.6
<b>Dispersal</b>			
<b>Fruit dispersal</b>	Categorical	Agent of dispersal (zoochory, anemochory, autochory) <sup>3</sup>	0
<b>Terminal velocity</b>	Quantitative	Rate of fall of seeds in air <sup>1</sup>	18.3

### Statistical analyses

In order to answer to our questions on how urbanisation filters plant functional traits according to their regional frequency or local abundance, we examined subsets of data (Figure 1). We used Gaston's quartile criterion (Gaston 1994; Zeeman et al. 2017) to distinguish regionally frequent versus rare species, and locally abundant versus not abundant species. A first separation was made by ranking species from most to least frequent based on the number of sites in which they occurred, and considering the top 25% as frequent and the others as rare. A second separation distinguished locally abundant species from those that were not abundant. Again species were ranked, this time from most to least abundant in terms of cover at each site, and the top 25% were considered locally abundant, and the others not abundant. Finally, we analysed differences in results when considering the whole community as compared with each subset.

We analysed the whole data set as well as each data subset using RLQ analysis (Dolédec et al. 1996), a three-table ordination method that can be used to link functional traits (Q-table: species x functional traits) with environmental variables (R-table: sites x environmental variables) via a sampling matrix (L-table: sites x species). Correspondence Analysis (CA) was used to analyse the L-table after removing rarely collected taxa (occurring in less than three sites) to prevent distortion. CA, upon which RLQ ordinations depend, is sensitive to rare taxa because they strongly attract principal axes, leading to mathematical bias rather than biological

results (Jongman et al. 1995). The environmental R-tables were analysed using Principal Correspondence Analysis (PCA). Functional traits Q-tables were analysed using Principal Coordinate Analysis (PCoA), applied to distance matrices computed with the mixed-variable coefficient of distance (Pavoine et al. 2009) based on a generalization of Gower's distance. The latter allowed us to compute a distance matrix from variables of different statistical types (numeric, factor, ordinal, circular, fuzzy) as well as missing data (Vallet et al. 2010). The significance of relationships between traits and environmental variables detected by RLQ analyses were tested by permutation tests, as recommended in (Dray & Legendre 2008), where sites were permuted in the R-table (null model 2), species were permuted in the Q-table (null model 4) and both species and sites were simultaneously permuted in R- and Q-tables (null model 5). We tested relationships between landscape variables and the first RLQ axes with Spearman's rank correlations, to determine which major environmental gradients structured each dataset. Finally, we analysed the relationships between species trait values and standardized species scores on the RLQ axes. To test the link between species scores and quantitative, circular and ordinal variables, we used Spearman's rank correlations. For categorical and fuzzy traits, we used Kruskal-Wallis tests adjusted for multiple comparisons with the Hochberg procedure.

All these analyses were processed using R software (R Core Team 2017) and the ade4 package (Dray et al. 2007).

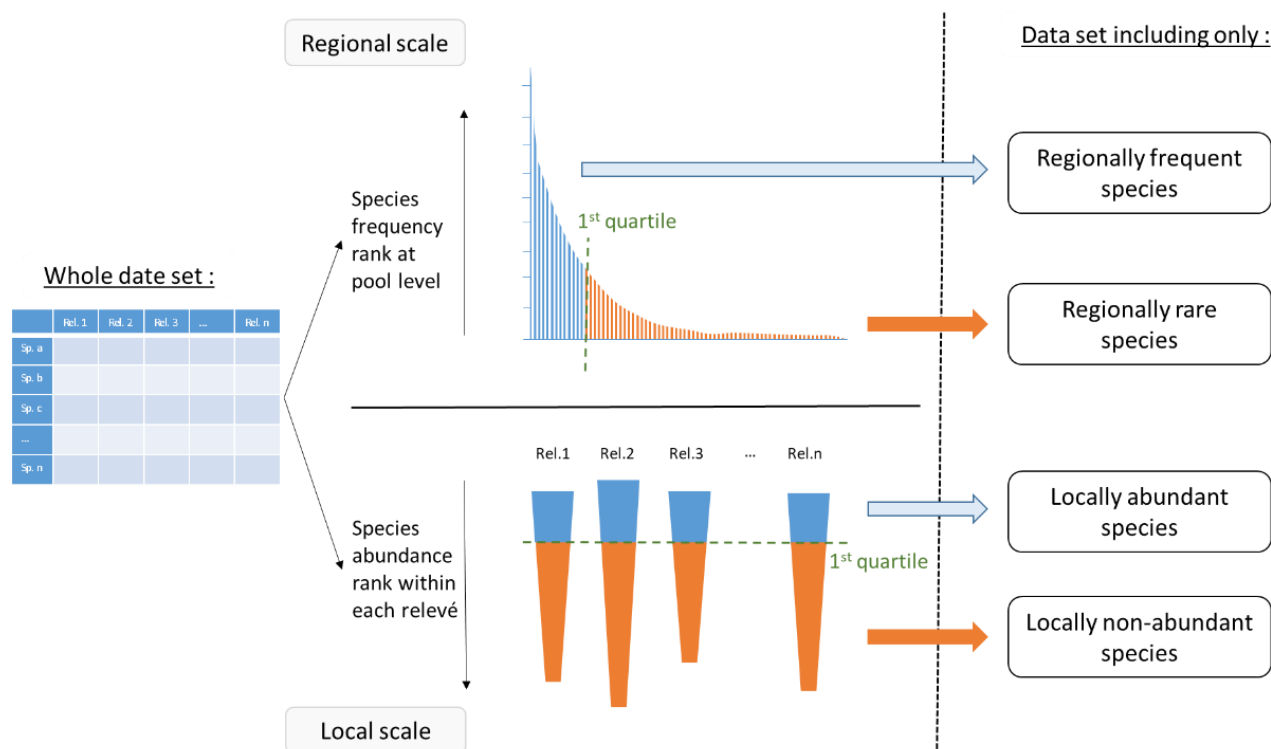


Figure 1: Schematic framework for the analysis of trait-based community filtering processes. The whole dataset (i.e. all sites sampled) may be divided considering two scales: at the regional scale, species were ranked based on their frequencies (regional frequency-rank curve), and the separation between regionally frequent and rare species was made with a 1<sup>st</sup> quartile cut-off; at the local scale, species within each site were ranked based on their abundances (local abundance-rank curves), and the separation between locally abundant and non-abundant species was also made with a 1<sup>st</sup> quartile cut-off.

## Results

### *Changing distributions of functional traits of grassland species along the urban-rural gradient*

The RLQ analysis based on the whole dataset revealed a significant structure between the R- and Q-tables ( $p < 0.001$  for each null model) suggesting a strong link between functional traits and landscape variables. The first axis of the RLQ analysis extracted 58.8 % of the total variance (Table 2a) and was clearly related to the urban-rural gradient as shown by variables significantly correlated with this axis (Table 2b). The proportion of built-up land ( $\rho = 0.85$ ) and edge density ( $\rho = 0.58$ ) increased, while the proportion of woodland ( $\rho = -0.72$ ) and crops ( $\rho = -0.54$ ) and the herbaceous aggregation index ( $\rho = 0.56$ ) decreased ( $p$ -value  $< 0.001$  for all variables).

Table 2: Summary of RLQ analyses. (a) Percentage of total variance (inertia) accounted for by the first RLQ axis and comparison of the RLQ analysis with the separate analyses (R/RLQ, L/RLQ, Q/RLQ). (b) Results of the association between environmental variables and the position of the plots along the first axis tested with Spearman rank correlation (ns  $> 0.05$ ;  $0.05 > * > 0.01$ ;  $0.01 > ** > 0.001$ ;  $0.001 > ***$ ).

(a) RLQ summary	All Species	Abundant	Non-abundant	Frequent	Rare
Projected inertia (%)	58,79	60,92	50,95	60,69	60,08
R/RLQ	64.8	87.1	74.9	67.6	68.6
Q/RLQ	59.6	54.2	47.2	68.9	61.9
L/RLQ	28.0	33.2	27.5	26.7	39.9
(b) Correlation of landscape variables on the first Axis					
Built	0,85 (***)	0,95 (***)	0,9 (***)	0,82 (***)	0,87 (***)
Woodland	-0,72 (***)	-0,48 (***)	-0,61 (***)	-0,69 (***)	-0,68 (***)
Crops	-0,54 (***)	-0,71 (***)	-0,55 (***)	-0,63 (***)	-0,53 (***)
Herbs	-0,03 (ns)	-0,06 (ns)	-0,19 (ns)	0,11 (ns)	-0,07 (ns)
Aggregation	-0,56 (***)	-0,72 (***)	-0,71 (***)	-0,48 (***)	-0,61 (***)
Herbs	-0,37 (***)	-0,3 (**)	-0,29 (**)	-0,45 (***)	-0,3 (**)
Shannon Index	0,58 (***)	0,78 (***)	0,66 (***)	0,59 (***)	0,63 (***)
Density					



Twelve functional traits were significantly associated with the first RLQ axis (Figure 2 – Table 3). Concerning resource requirements (Ellenberg values), species that preferred base-rich, dry and sunny environments were favoured in urban contexts. For traits related to reproduction, we found that monocarpic species with later flowering occurred more frequently in urban stations. Species with short-term persistent seed banks were favoured compared to species with transient seed bank. Self-pollination was favoured in urban contexts whereas insect-pollination appeared less frequently. Regarding persistence traits, species associated with urban contexts tended to have erect stems, persisting by seed reproduction. They also often had overwintering or summer green leaves whereas species with persistent leaves tended to be rural. Finally, species with lowest seed terminal velocities were favoured in urban environments.

*Differences in trait-environment relationships according to species frequencies and abundances*

The analyses based on subsets (abundant, non-abundant, frequent and rare species) also revealed significant structures between the R- and Q-tables (significant p-values for each null model). The first two axes of the RLQ analyses extracted between 71.4% and 85.6% of the total variance whereas the first axis alone extracted from 50.9 to 60.9% of the total

variance. The first axes of each subset analysis showed highly significant correlations with the same variables as the previous analysis (Table 2b): proportion of built-up land and edge density generally opposed herbaceous and crop proportions, and the herbaceous aggregation index.

Three functional traits that were significantly associated with the first axes of each RLQ were consistent between analyses (Table 3): life span, mode of reproduction and leaf persistence. Thus, monocarpic species, reproducing only by seed, with overwintering or summer green leaves showed high preferences for urban contexts, regardless of their abundance in local communities or frequencies in the species pool. We also found that analyses of locally non-abundant and regionally rare species were mostly consistent with the whole dataset analysis, for mode of pollination, shoot growth form, seed longevity, first month of flowering and seed terminal velocity. Traits related to resource requirements were also similar when considering both the whole dataset and regionally frequent and rare or locally non-abundant species. Thus, species adapted to urban areas showed a preference for sunny, dry and alkaline environments. However, for locally abundant species the functional traits that responded significantly to urban-rural gradient showed clear differences compared to the other datasets. Locally abundant species at urban sites tended to have greater canopy heights and heavier seeds as well as a reduced flowering period and a preference for high-nutrient environments.

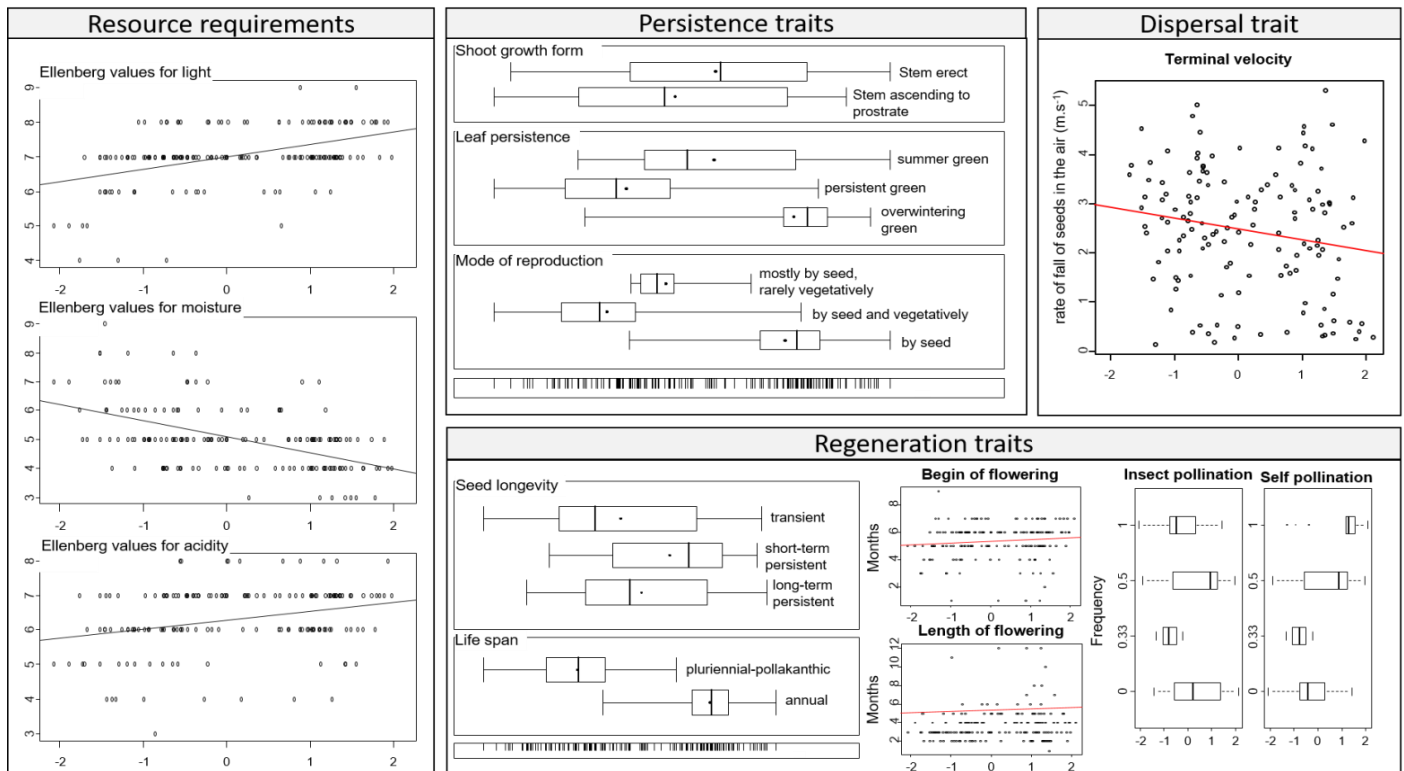


Figure 2: Synthesis of biological traits which are significantly associated with the first ordination axis of the RLQ analysis considering the whole dataset. For each graph, the x-axis represents the rural-urban gradient, with rural to the left and urban to the right. For quantitative and ordinal variables, we display a graph of the correlation between the species scores along the first axis of the RLQ and the values of the biological traits for each species. For fuzzy, multi-choice and nominal variables, we display the mean (dot), median (line) and the standard deviations (whisker) of each category of the variable.

### Chapitre 3 : Approches fonctionnelles des communautés végétales

Table 3: Summary of the RLQ analyses based on the whole dataset and each sub dataset considering both frequency at regional scale or abundance at local scale (n is the number of species in each dataset). For quantitative, ordinal and circular traits (see methods for more precision), numbers correspond to Pearson correlation coefficient (positive values indicate that this trait is favoured in urban areas, negative values the opposite response). For qualitative and fuzzy traits, results were summarised according to Kruskal-Wallis tests. The > sign and expression 'favoured' mean 'favoured in urban contexts'. Signs in brackets showed statistical significance (0.1 < † < 0.05; 0.05 < \* < 0.01; 0.01 < \*\* < 0.001; 0.001 < \*\*\*).

Strategies	Traits	All species (n=169)	Locally-abundant species (n=59)	Locally non-abundant species (n=166)	Regionally frequent Species (n=69)	Regionally Rare Species (n=100)
Persistence	<b>Reproduction</b>	by seed > mostly by seed > vegetatively (***)	by seed & mostly by seed > vegetatively (**)	by seed > mostly by seed > vegetatively (***)	by seed > mostly by seed & vegetatively (***)	by seed > mostly by seed > vegetatively (***)
	<b>Leaf persistence</b>	Overwinter green > summer green > persistent (***)	Overwinter green & summer green > persistent (***)	Overwinter green > summer green > persistent (***)	Overwinter green > summer green > persistent (***)	Overwinter green > summer green > persistent (***)
	<b>Shoot growth form</b>	stem erect > stem prostrate to ascending (*)	ns	stem erect > stem prostrate to ascending (*)	ns	stem erect > stem prostrate to ascending (*)
	<b>Specific Leaf Area</b>	ns	ns	ns	ns	ns
	<b>Plant height</b>	ns	0,36 (**)	ns	ns	ns
Regeneration	<b>Life span</b>	Annual / biennial > perennial (***)	Annual / biennial > perennial (**)	Annual / biennial > perennial (***)	Annual / biennial > perennial (**)	Annual / biennial > perennial (***)
	<b>Seed longevity</b>	Short-term persistent > transient (**)	Short-term persistent > transient > long-term persistent (**)	Short-term persistent > transient (*)	ns	short term & long term persistent > transient (**)
	<b>Insect pollination</b>	insect pollination mostly disfavored (**)	insect pollination mostly disfavored (*)	strictly insect pollination disfavored (*)	inconsistent (*)	strictly insect pollination disfavored (*)
	<b>Self-pollination</b>	obligate self-pollinated favored (***)	ns	obligate self-pollinated favored (***)	inconsistent (**)	obligate self-pollinated favored (**)
	<b>Wind pollination</b>	ns	wind pollination mostly favored (*)	ns	ns	ns
	<b>Length of flowering</b>	0,14 (+)	- 0,26 (*)	0,17 (*)	ns	ns
	<b>Month of flowering</b>	0,17 (*)	0,26 (*)	0,13 (+)	- 0,21 (+)	0,44 (***)
	<b>Seed mass</b>	ns	0,42 (**)	ns	ns	ns
	<b>Seed number</b>	ns	ns	ns	ns	0,21 (+)
	Resource requirements	<b>Light</b>	0,43 (***)	ns	0,55 (***)	ns
<b>Moisture</b>		- 0,49 (***)	ns	- 0,54 (***)	- 0,41 (***)	- 0,52 (***)
<b>Reaction</b>		0,29 (***)	ns	0,23 (**)	0,34 (**)	0,26 (*)
<b>Nitrogen</b>		ns	0,35 (**)	ns	ns	ns
Dispersion	<b>Fruit dispersal</b>	ns	ns	anemochorous > autochorous (**)	ns	ns
	<b>Terminal velocity</b>	- 0,17 (*)	0,27 (+)	- 0,25 (**)	ns	- 0,27 (*)

## Discussion

### *Common responses of plant functional traits to urban filtering*

The hierarchical filtering model, as theorized by Lortie et al. (2004), proposes that local community composition is determined by biological processes relating to species dispersal ability, specific tolerance to abiotic conditions and biotic interactions with others organisms. However, we have shown how these filters might be altered by environmental modifications caused by urbanisation, as recently suggested (Williams et al. 2009; Aronson et al. 2016). We found that traits filtered in common, urban grassland habitats were similar to those observed in more natural habitats.

Thus, the prevalence of species with preference for sunlight, base-rich and dry soils in urban areas, confirmed patterns observed in woodlands (Godefroid & Koedam 2007; Vallet et al. 2010) or calcareous grassland (Albrecht & Haider 2013). These preferences are now widely recognized and relate to environmental modifications caused by urbanisation. For example, alcalinophilous species have been shown to be favoured in urban soils due to pH enrichment cause by construction materials (Godefroid & Koedam 2007; Grimm et al. 2008; Pickett et al. 2011). Species preferences for dry, compact soils may be explained by increased human trampling or civil engineering, as well as warmer and drier climates in urban areas (Pickett et al. 2011). Focusing on a single habitat, our study may relate species distributions directly to ecological constraints without considering habitat requirement effects. City-scale studies have shown similar resource requirements (Hill et al. 2002; Thompson & McCarthy 2008), indicating that species distributions may depend strongly on habitat loss or availability (e.g. wetland loss in urban areas) (Knapp et al. 2009; Williams et al. 2015). We agree, but suggest that ecological conditions within habitats may also contribute to structuring plant communities.

Cities are also described as highly dynamic landscapes, where habitat configuration and composition are continuously changing (Ramalho & Hobbs 2012), resulting in a high concentration of young, early-successional and fragmented habitats (Lososová et al. 2006; Knapp et al. 2008). This dynamic process, associated with vegetation control exercised by human management (Aronson et al. 2016), results in a relative instability of urban habitats with high levels of disturbance. Our observations also confirm how disturbance acts as an important driver of trait differentiation as demonstrated by several previous studies (Hill et al. 2002; Grime 2006). Such conditions tend to favour short-life span (monocarpic species), reproduction by seeds and persistent seed banks, which are adaptations frequently observed for ruderal species living in intermittently favourable habitats (Grime 1998; Kleyer 2002). Indeed, we found strong relationships between these trait modalities and ruderality according to the Grime C-S-R classification (Grime et al. 1988). Patterns for these functional traits also remained consistent among the studied sub-communities, clearly demonstrating the importance of ruderality for coping with disturbance effects (Hodgson et al. 1999) for both locally abundant or not abundant, regionally frequent or rare species.

The concentration of disturbed habitats tends also to act on pollination mode, by favouring specialized self-pollinated species. In accordance with previous studies (Lososová et al. 2006; Williams et al. 2015), we suggest that this attribute might be advantageous for plant species in urban areas, as it confers independence from biotic pollinators (Prach & Pyšek 1999) and the benefits of self-pollination (“stay in suitable site”) in response to random dispersal of populations in fragmented landscapes (Cheptou et al. 2008; Dubois & Cheptou 2017).

The question of whether abiotic- or biotic-pollinated species are favoured in urban areas is difficult to analyse because several species show multiple pollination modes with unknown proportions. We tried to overcome this difficulty by using a fuzzy variable in our analyses that allowed a species to be pollinated in different ways, thereby allowing us to distinguish more or less specialized pollination strategies. We observed that all strategies were widely distributed along the urban-rural gradient, but there were nonetheless some differences. Species depending only on insects for pollination were less frequent in urban areas compared to species with less specialized strategies. Such specialists might indirectly suffer from urban pressure on insect communities (Pellissier et al. 2013), such as reduced diversity and abundance (Bates et al. 2011), lack of availability of nesting sites (Kearns & Oliveras 2009), or increasing distance between flower resources (Pellissier et al. 2013). Nevertheless, others factors might be included in future studies in order to confirm the response of this functional trait under urban constraints: plant phylogeny (Knapp et al. 2009; Albrecht & Haider 2013), interactions between functional traits (Knapp et al. 2009), impacts of urban and rural pollution on pollinators (Knapp et al. 2008), abundance of available nectar due to horticultural plants (Bates et al. 2011) or human preferences when gardening (Knapp et al. 2012).

Contrary to our expectation that we would find more early-flowering species in urban areas due to urban heat island effects (Neil & Wu 2006), this was not the case. Previous observations, linking warmer urban habitats and advances in phenological stages, were mainly carried out at population-level, concluding that urban populations flower earlier than rural (Roetzer et al. 2000; Neil & Wu 2006). However, at community-level, previous results have been mainly based on species warm affinity in urban areas rather than on measured advances in phenological timing (Knapp et al. 2009). In our case, urban areas tended to promote more late-flowering species than rural areas, especially for regionally rare species. Further investigation would be required to explain this finding, which may involve urban heat island effects, community assembly processes and species-specific strategies (Craine et al. 2012; Miller et al. 2017). Grassland species promoted in urban areas in our study are mainly exotic (*Erigeron canadensis*, *E. sumatrensis*) or meridional (*Andryala integrifolia*, *Foeniculum vulgare*, *Avena barbata*, *Helminthotheca echioides*, *Filago germanica* ...) (Julve 2015; www.siflore.fcbn.fr). We hypothesize that meridional species need to avoid adverse climatic conditions (including low winter temperatures and spring frosts) to successfully establish in northern latitudes. Such conditions favour late-flowering

species, that find more ideal climatic conditions in urban environments. Furthermore, we might suggest that as these species have to compete with well-established, spring-flowering species, by flowering later, they benefit from reduced competition for biotic and abiotic resources (Godoy et al. 2009). For this trait, urban filtering processes may not reduce the probability for a species to occur at a certain part of the urban-rural gradient, but rather modify the expression of this trait according to position on the gradient.

#### *Locally abundant species respond differently to urban constraints*

Whereas locally non-abundant species showed quite similar patterns to the whole community, locally abundant species differed in their response to the environmental gradient. Our findings agree with previous studies highlighting contrasted responses of dominant vs subordinate/rare species to environmental gradients, based on functional traits (Mariotte et al. 2013; Kumordzi et al. 2015). In particular, we observed an absence of correlation between abundant species distribution along the ordination axis and resource requirements (Ellenberg values for light, moisture and alkalinity), now largely recognized (Godefroid & Koedam 2007; Vallet et al. 2010). These abundant species are more related to a gradient of fertility towards urban cores. Similarly, these locally abundant species favoured in urban contexts, show higher seed mass and plant height than locally abundant species in rural areas. This suggests that the filter determining species probability of becoming locally dominant affects species distribution differently to the filter determining species presence-absence along the urban-rural gradient (Cingolani et al. 2007). These traits associated with locally abundant species in urban areas (seed mass, plant height, nutrient niche indicator) have been used to describe functional differences between abundant and rarer species in grassland communities (Grime 1998; Prach & Pyšek 1999; Mariotte 2014) because of their relationships with physiological functions such as competitive strategy, light capture or resource acquisition strategy (Westoby et al. 2002; Garnier & Navas 2012). For herbaceous species, these correlated traits have been described to respond to landscape and biotic factors that may occur in urban environments. Thus, a higher reproductive height may enhance pollination and efficiency of seed dispersal (Thomson et al. 2011; Garnier & Navas 2012), which appeared to be an important response to fragmented urban environments (Cheptou et al. 2008; Dubois & Cheptou 2017). Similarly, seed mass seems to be a key trait in unfavourable environments including drought and disturbance since it relates to soil seed bank persistence or germination potential (Westoby et al. 2002; Williams et al. 2015).

Interestingly, we found at local scale that non-abundant species showed opposite patterns to abundant species in terms of flowering date. The former tend to flower earlier in urban areas whereas the latter flower later. We may suggest that, non-abundant species may be able to persist in competitive communities by exhibiting phenological niche differentiation, or temporal partitioning with dominant species (Craine et al. 2012).

#### **Conclusion**

We have demonstrated that clear assembly rules result from filtering processes imposed by urban environments. This consideration had been previously demonstrated at larger scales by comparing urban and rural floras, but we showed that these urban constraints also operate at habitat-level, including grassland habitats harbouring common biodiversity. By analysing the relationships between the urban-rural gradient and functional traits for several subsets of species, we have demonstrated that these filtering processes operate in a homogenous way for traits relating to disturbance suggesting its importance for plant community assembly. However, other assembly mechanisms seemed to operate at local scale for abundant species because their distributions along the urban-rural gradient were best explained by competitive traits. This result seems to indicate that previous studies may have been focused on responses of rare (and more numerous) species, rather than on those of locally abundant species. This may be restrictive given that the latter appear to be potentially better adapted to local ecological conditions and to participate more significantly in terms of ecosystem functioning (Grime 1998; Cingolani et al. 2007). Although we have shown how interspecific trait variation can be influenced by urban environments, it may also be worthwhile examining intraspecific trait variation, which may reinforce urban filtering processes, by acting at both community and species levels.

#### **Acknowledgements**

This study was financed by the “Conseil Régional des Pays de la Loire” (URBIO: Biodiversity of Urban Areas). We thank F. Braud and J. Guy for their help in collecting field data, M. Jagaille and V. Guichet for producing maps, R. Dufлот for advice on landscape metrics, A. Bischoff and J. Vallet for useful comments on early draft of the manuscript.

#### **References**

- Albrecht, H. & Haider, S. (2013) Species diversity and life history traits in calcareous grasslands vary along an urbanization gradient. *Biodiversity and Conservation*, **22**, 2243–2267.
- Aronson, M.F., Nilon, C.H., Lepczyk, C.A., Parker, T.S., Warren, P.S., Cilliers, S.S., Goddard, M.A., Hahs, A.K., Herzog, C., Katti, M. & others. (2016) Hierarchical filters determine community assembly of urban species pools. *Ecology*, **97**, 2952–2963.
- Aronson, M.F.J., Sorte, F.A.L., Nilon, C.H., Katti, M., Goddard, M.A., Lepczyk, C.A., Warren, P.S., Williams, N.S.G., Cilliers, S., Clarkson, B., Dobbs, C., Dolan, R., Hedblom, M., Klotz, S., Kooijmans, J.L., Kühn, I., MacGregor-Fors, I., McDonnell, M., Mörtberg, U., Pyšek, P., Siebert, S., Sushinsky, J., Werner, P. & Winter, M. (2014) A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **281**, 20133330.
- Bates, A.J., Sadler, J.P., Fairbrass, A.J., Falk, S.J., Hale, J.D. & Matthews, T.J. (2011) Changing Bee and Hoverfly Pollinator Assemblages along an Urban-Rural Gradient. *PLoS ONE*, **6**, e23459.

- Bekker, R.M., Bakker, J.P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschod, P., Thompson, K. & Willems, J.H. (1998) Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology*, **12**, 834–842.
- Boussard, H. & Baudry, J. (2014) Chloé212 : a software for landscape pattern analysis.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T. & Schwarz, K. (2007) Spatial heterogeneity in urban ecosystems : reconceptualizing land cover and a framework for classification. *Front Ecol Environ*, **5**, 80–88.
- Cheptou, P.-O., Carrue, O., Rouified, S. & Cantarel, A. (2008) Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 3796–3799.
- Cingolani, A.M., Cabido, M., Gurvich, D.E., Renison, D. & Díaz, S. (2007) Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science*, **18**, 911–920.
- Clergeau, P. & Blanc, N. (2013) Trames vertes urbaines. *Le Moniteur, Paris*.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2010) A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. *Journal of Ecology*, **98**, 814–821.
- Craine, J.M., Wolkovich, E.M., Gene Towne, E. & Kembel, S.W. (2012) Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *New Phytologist*, **193**, 673–682.
- Dolédec, S., Chessel, D., Ter Braak, C.J.F. & Champely, S. (1996) Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, **3**, 143–166.
- Dray, S., Dufour, A.-B. & others. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software*, **22**, 1–20.
- Dray, S. & Legendre, P. (2008) Testing the species traits–environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, **89**, 3400–3412.
- Dubois, J. & Cheptou, P.-O. (2017) Effects of fragmentation on plant adaptation to urban environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **372**, 20160038.
- Duncan, R.P., Clemants, S.E., Corlett, R.T., Hahs, A.K., McCarthy, M.A., McDonnell, M.J., Schwartz, M.W., Thompson, K., Veski, P.A. & Williams, N.S.G. (2011) Plant traits and extinction in urban areas: a meta-analysis of 11 cities. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 509–519.
- Filibeck, G., Petrella, P. & Cornelini, P. (2016) All ecosystems look messy, but some more so than others: A case-study on the management and acceptance of Mediterranean urban grasslands. *Urban Forestry & Urban Greening*, **15**, 32–39.
- Fortel, L., Henry, M., Guilbaud, L., Guirao, A.L., Kuhlmann, M., Mouret, H., Rollin, O. & Vaissière, B.E. (2014) Decreasing Abundance, Increasing Diversity and Changing Structure of the Wild Bee Community (Hymenoptera: Anthophila) along an Urbanization Gradient. *PLoS ONE*, **9**, e104679.
- Garnier, E. & Navas, M.-L. (2012) A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **32**, 365–399.
- Gaston, K.J. (1994) Abundances and range sizes: measuring rarity. *Rarity, Population and Community Biology Series*, pp. 22–56. Springer, Dordrecht.
- Gaston, K.J. (2011) Common Ecology. *BioScience*, **61**, 354–362.
- Godefroid, S. & Koedam, N. (2007) Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecology*, **22**, 1227–1239.
- Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902–910.
- Grime, J. p. (2002) Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? *Journal of Vegetation Science*, **13**, 457–460.
- Grime, J.P. (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 255–260.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. (1988) Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. , ix + 742 pp.
- Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski, N.E., Redman, C.L., Wu, J., Bai, X. & Briggs, J.M. (2008) Global Change and the Ecology of Cities. *Science*, **319**, 756–760.
- Hahs, A.K. & McDonnell, M.J. (2006) Selecting independent measures to quantify Melbourne’s urban–rural gradient. *Landscape and Urban Planning*, **78**, 435–448.
- Hahs, A.K., McDonnell, M.J., McCarthy, M.A., Veski, P.A., Corlett, R.T., Norton, B.A., Clemants, S.E., Duncan, R.P., Thompson, K., Schwartz, M.W. & Williams, N.S.G. (2009) A global synthesis of plant extinction rates in urban areas. *Ecology Letters*, **12**, 1165–1173.
- Hill, M.O. (ed). (1999) *Ellenberg’s Indicator Values for British Plants*. Center for Ecology and Hydrology, Natural Environment research Council, Abbots Ripton, Huntingdon.
- Hill, M.O., Roy, D.B. & Thompson, K. (2002) Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 708–720.
- Hodgson, J., Wilson, P., Hunt, R., Grime, J. & Thompson, K. (1999) Allocating CSR plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, 282–294.
- Jongman, R.H., Ter Braak, C.J. & Van Tongeren, O.F. (1995) *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge university press, Cambridge, UK.
- Julve, P. (2015) Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France, version 2015.
- Kalusová, V., Čeplová, N. & Lososová, Z. (2016) Which traits influence the frequency of plant species occurrence in urban habitat types? *Urban Ecosystems*, 1–11.
- Kearns, C.A. & Oliveras, D.M. (2009) Environmental factors affecting bee diversity in urban and remote grassland plots in Boulder, Colorado. *Journal of Insect Conservation*, **13**, 655–665.

- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157–164.
- Kleyer, M. (2002) Validation of plant functional types across two contrasting landscapes. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 167–178.
- Kleyer, M., Bekker, R. m., Knevel, I. c., Bakker, J. p., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J. m., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G. m., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J. g., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W. a., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H. j., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J. h. c., Eriksson, O., Garnier, E. & Peco, B. (2008) The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, **96**, 1266–1274.
- Klotz, S., Kuhn, I. & Durka, W. (2002) BiolFlor – Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. URL <http://www2.ufz.de/biolflor/index.jsp> [accessed 1 September 2015]
- Knapp, S., Kühn, I., Wittig, R., Ozinga, W.A., Poschlod, P. & Klotz, S. (2008) Urbanization causes shifts in species' trait state frequencies. *Preslia*, **80**, 375–388.
- Kowarik, I. (2011) Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environmental Pollution*, **159**, 1974–1983.
- Kumordzi, B.B., Wardle, D.A. & Freschet, G.T. (2015) Plant assemblages do not respond homogenously to local variation in environmental conditions: functional responses differ with species identity and abundance. *Journal of Vegetation Science*, **26**, 32–45.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433–438.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Kühn, I., Hájek, O., Horáková, V., Pyšek, P. & Tichý, L. (2006) Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **8**, 69–81.
- Maire, V., Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L. da S., Soussana, J.-F. & Louault, F. (2012) Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist*, **196**, 497–509.
- Mariotte, P. (2014) Do subordinate species punch above their weight? Evidence from above-and below-ground. *New Phytologist*, **203**, 16–21.
- Mariotte, P., Vandenberghe, C., Kardol, P., Hagedorn, F. & Buttler, A. (2013) Subordinate plant species enhance community resistance against drought in semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, **101**, 763–773.
- McDonnell, M.J. & Hahs, A.K. (2013) The future of urban biodiversity research: Moving beyond the 'low-hanging fruit.' *Urban Ecosystems*, **16**, 397–409.
- McGarigal, K. (2002) Landscape pattern metrics. *Encyclopedia of environmetrics*, pp. 1135–1142. Wiley, Chichester ; New York.
- McKinney, M.L. (2002) Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience*, **52**, 883–890.
- Miller, J.E.D., Ives, A.R., Harrison, S.P. & Damschen, E.I. (2017) Early- and late-flowering guilds respond differently to landscape spatial structure. *Journal of Ecology*, n/a-n/a.
- Neil, K. & Wu, J. (2006) Effects of urbanization on plant flowering phenology: A review. *Urban Ecosystems*, **9**, 243–257.
- Oke, T.R. (1987) *Boundary Layer Climates*. Methuen.
- Palma, E., Catford, J.A., Corlett, R.T., Duncan, R.P., Hahs, A.K., McCarthy, M.A., McDonnell, M.J., Thompson, K., Williams, N.S.G. & Vesk, P.A. (2017) Functional trait changes in the floras of 11 cities across the globe in response to urbanization. *Ecography*, **40**, 875–886.
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.-B., Gachet, S. & Daniel, H. (2009) On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, **118**, 391–402.
- Pellissier, V., Maurel, N. & Machon, N. (2013) Multi-scale assessment of pollination of *Lotus corniculatus* (L.) in a peri-urban fringe. *Plant Ecology & Diversity*, **6**, 195–203.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., Grove, J.M., Boone, C.G., Groffman, P.M., Irwin, E., Kaushal, S.S., Marshall, V., McGrath, B.P., Nilon, C.H., Pouyat, R.V., Szlavecz, K., Troy, A. & Warren, P. (2011) Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental Management*, **92**, 331–362.
- Prach, K. & Pyšek, P. (1999) How do species dominating in succession differ from others? *Journal of Vegetation Science*, **10**, 383–392.
- R Core Team. (2017) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramallo, C.E. & Hobbs, R.J. (2012) Time for a change: dynamic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 179–188.
- Roetzer, T., Wittenzeller, M., Haeckel, H. & Nekovar, J. (2000) Phenology in central Europe – differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas. *International Journal of Biometeorology*, **44**, 60–66.
- Soga, M., Yamaura, Y., Koike, S. & Gaston, K.J. (2014) Land sharing vs. land sparing: does the compact city reconcile urban development and biodiversity conservation? *Journal of Applied Ecology*, **51**, 1378–1386.
- Soons, M.B., Heil, G.W., Nathan, R. & Katul, G.G. (2004) DETERMINANTS OF LONG-DISTANCE SEED DISPERSAL BY WIND IN GRASSLANDS. *Ecology*, **85**, 3056–3068.
- Thompson, K., Hodgson, J.G. & Gaston, K.J. (1998) Abundance–range size relationships in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology*, **86**, 439–448.
- Thompson, K. & McCarthy, M.A. (2008) Traits of British alien and native urban plants. *Journal of Ecology*, **96**, 853–859.
- Thomson, F.J., Moles, A.T., Auld, T.D. & Kingsford, R.T. (2011) Seed dispersal distance is more strongly correlated

- with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, **99**, 1299–1307.
- Toit, M.J. du & Cilliers, S.S. (2011) Aspects influencing the selection of representative urbanization measures to quantify urban–rural gradients. *Landscape Ecology*, **26**, 169–181.
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V. & Rozé, F. (2008) Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France. *Landscape Ecology*, **23**, 1205–1217.
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F. & Pavoine, S. (2010) Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science*, **13**, 412–424.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. (1999) Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609–620.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 125–159.
- Whittaker, R.H. (1965) Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, **147**, 250–260.
- Williams, N.S.G., Hahs, A.K. & Vesk, P.A. (2015) Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **17**, 78–86.
- Williams, N.S.G., Schwartz, M.W., Vesk, P.A., McCarthy, M.A., Hahs, A.K., Clemants, S.E., Corlett, R.T., Duncan, R.P., Norton, B.A., Thompson, K. & McDonnell, M.J. (2009) A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology*, **97**, 4–9.
- Zeeman, B.J., McDonnell, M.J., Kendal, D. & Morgan, J.W. (2017) Biotic homogenization in an increasingly urbanized temperate grassland ecosystem (ed S Schmidtlein). *Journal of Vegetation Science*.

Nous avons pu mettre en évidence dans l'article précédent la façon dont l'environnement urbain conditionne la distribution des espèces des espaces herbacés sur la base de leurs traits fonctionnels. En particulier, l'importance du degré de perturbation et les conditions écologiques caractérisant le milieu urbain apparaissent comme des facteurs clés pour expliquer l'assemblage des espèces. Nous avons notamment pu mettre en évidence que les différentes espèces composant une communauté ne répondent pas toujours de façon similaire au gradient urbain-rural, selon l'échelle à laquelle on considère l'abondance ou la fréquence des espèces.

Cette approche fonctionnelle, selon les disciplines qui s'y réfèrent, peut s'appréhender selon différents niveaux d'organisation : entre les différents organes d'un seul individu, entre les individus d'une espèce, entre les espèces d'une communauté, ou entre communautés (Messier, McGill & Lechowicz 2010 ; Siefert *et al.* 2015). En écologie des communautés végétales, les études portant sur les variations de traits le long de gradients environnementaux se sont principalement focalisées sur des moyennes ou des valeurs de traits agrégées au niveau des communautés (Albert *et al.* 2010 ; Messier *et al.* 2010). Ces études considéraient alors les espèces comme fonctionnellement homogènes, assumant que la variabilité intraspécifique était négligeable en comparaison de la variabilité interspécifique (Garnier *et al.* 2001 ; Weiher *et al.* 2011 ; Chalmandrier *et al.* 2017). Un nombre croissant d'études a remis en cause cette affirmation en considérant que cette variabilité intraspécifique pouvait néanmoins apparaître non négligeable dans sa contribution à la variabilité totale (Albert *et al.* 2010), et permettait de mieux expliquer les processus d'assemblage des communautés (Jung *et al.* 2010 ; Siefert 2012) ou les réponses des espèces aux gradients environnementaux (Lepš *et al.* 2011 ; Kichenin *et al.* 2013 ; Lajoie & Vellend 2015). Cette contribution a notamment été démontrée comme dépendant de l'échelle à laquelle celle-ci était évaluée : elle apparaît importante à des échelles spatiales larges (par exemple le long de gradients climatiques) présentant de fait une forte hétérogénéité de conditions environnementales et une large étendue de valeurs de traits entre les espèces. Au contraire, elle apparaît plus importante sur des échelles fines (par exemple le long de gradients édaphiques) en raison d'un pool d'espèces plus restreint et une importance donnée à la variabilité intraspécifique plus forte (Messier *et al.* 2010 ; Siefert *et al.* 2015 ; Chalmandrier *et al.* 2017). La contribution de cette variabilité intraspécifique a été évaluée le long de nombreux



gradients, de gestion (Lepš *et al.* 2011 ; Bouchet, Cheptou & Munoz 2017), d'altitude (Kichenin *et al.* 2013 ; Lajoie & Vellend 2015), de profondeur de sols (Bernard-Verdier *et al.* 2012) mais n'a, à notre connaissance, pas encore été explorée au sein de gradients urbain-rural.

### 3. Article 5 : Intraspecific trait variation of grassland species along the urban-rural gradient

---

*Article en preparation*

Cet article s'attache, suite à la mesure de trois traits fonctionnels (hauteur reproductive, surface spécifique foliaire et phénologie), à **évaluer les contributions respectives de la variabilité interspécifique** (entre les différentes espèces des communautés prairiales) **et de la variabilité intraspécifique** (au sein de ces mêmes espèces) **pour expliquer la variabilité fonctionnelle totale de communautés prairiales distribuées le long d'un gradient urbain-rural.**

## Intraspecific trait variation of grassland species along the urban-rural gradient

**Key words:** environmental filtering; ordinary biodiversity; functional trait variability, urbanization

### Introduction

Numerous studies have documented how plant community assembly is influenced by urban environments (Williams *et al.* 2009; Aronson *et al.* 2016), and how plant functional traits can be favoured or inhibited as a result of perturbations induced by urbanization (Grimm *et al.* 2008). Climatic conditions are altered in cities for plant species through increasing drought and low water availability due to soils compaction (Godefroid, Monbaliu & Koedam 2007; Pickett *et al.* 2011) and higher temperatures resulting from urban heat island (Oke 1987). Urban activities increases nutrient sources and nitrogen deposition rate, leading to eutrophication (Kaye *et al.* 2006). Trait-based approaches have compared both urban and rural floras at large scale (Knapp *et al.* 2009; Duncan *et al.* 2011; Williams, Hahs & Vesk 2015), or species distribution at finer scale along urban-rural gradients (Vallet *et al.* 2010; Albrecht & Haider 2013). These previous studies, based on the mean trait value of large databases, have shown how urban environments can filter functional traits. Environmental filtering means that species with certain functional traits are more likely to succeed in establishing and persisting in a community because they can deal with the environmental conditions they encounter (Keddy 1992; Lortie *et al.* 2004; Aronson *et al.* 2016). For example, plant species with shorter life spans are typically thought to increase in cities due to the prevalence of disturbance and higher soil fertility (Hill, Roy & Thompson 2002; Williams *et al.* 2015). Nevertheless, the next step for improving knowledge on the ecological mechanisms underlying this filtering process need more precise studies including observed trait values (Lavorel *et al.* 2008). These field measurements would enable to take into account the intraspecific variation for study functional community response to urban-rural gradient.

Most studies have focused on the effects of interspecific trait variation for explaining community assembly, since trait differences between species are commonly thought to be more variable than differences within species (Garnier *et al.* 2001; McGill *et al.* 2006). More recently, a growing number of studies have shown that intraspecific trait variation along environmental gradients may also play a significant role in determining community structure (Cornwell & Ackerly 2010; Albert *et al.* 2010; Kichenin *et al.* 2013; Lajoie & Vellend 2015). Several types of environmental gradient have been studied to determine the relative contribution of inter- and intraspecific trait variation; for example elevation gradients (Kichenin *et al.* 2013; Lajoie & Vellend 2015), gradient of soil depth gradients and resource availability (Bernard-Verdier *et al.* 2012) or management gradients (Lepš *et al.* 2011; Bouchet, Cheptou & Munoz 2017). However, despite growing interest in the “functional signature” left by urban environments (Alberti 2015;

Donihue & Lambert 2015; McDonnell & Hahs 2015; Johnson, Thompson & Saini 2015), to our knowledge no study has examined how intraspecific variation in traits responds to complex urban-rural gradients, at community-scale.

At population scale however, previous studies have demonstrated how intraspecific variations may occur between urban and rural populations. For example several authors have highlighted the effects of urban heat islands which tend to lead to earlier blooming and flowering periods in spring-flowering species (Roetzer *et al.* 2000; Neil & Wu 2006; Jochner & Menzel 2015). Other traits also vary at population level, providing illustrations of how city environments can influence species (McDonnell & Hahs 2015; Aronson *et al.* 2016). For example, Cheptou *et al.* (2008) revealed evolutionary responses of *Crepis sancta*, occurring over only a few generations; individuals in landscapes fragmented by urbanization produced a higher proportion of nondispersing than dispersing seeds. Similarly, Yakub & Tiffin (2017) showed differences between rural and urban populations of *Lepidium virginicum*, observing in experimental common gardens that plants grown from seeds collected in urban areas bolted sooner, grew larger, had fewer leaves, had an extended time between bolting and flowering, and produced more seeds than plants grown from seeds collected in rural areas.

We therefore hypothesized that the urban-rural gradient should influence the different species forming a community through adjustment of species trait values in response to environmental conditions, and reinforced trait selection effects (Lepš *et al.* 2011; Kichenin *et al.* 2013). Three functional traits were selected to represent major axes of adaptive plant strategies and for their ecological significance regardless of specific urban-induced perturbations; these were Specific Leaf Area (SLA), maximum height and phenology. Specific leaf area - the one-sided area of a fresh leaf divided by its oven-dry mass - reflects a trade-off between resource capture and conservation (Westoby *et al.* 2002). Previous studies using this trait to investigate species distribution between urban and rural contexts found positive relationships for this trait with environmental changes induced by urbanisation (Thompson & McCarthy 2008; Knapp *et al.* 2009; Vallet *et al.* 2010). More precisely, nutrient-rich (Cornelissen *et al.* 2003; Ordoñez *et al.* 2009; Poorter *et al.* 2009) or more-disturbed environments (Garnier *et al.* 2007; Bouchet *et al.* 2017) tend to lead to increases in SLA. Maximum height - the distance between the ground and the highest reproductive tissue at maturity - determines competitive strategy through access to light and resources, and better seed dissemination (Westoby *et al.* 2002). Interspecific studies investigating response of plant height to urbanisation revealed a positive correlation for this trait (Thompson & McCarthy 2008; Vallet *et al.* 2010;

Williams *et al.* 2015) as this trait may be related to level of fertility (i.e. fertilization favors tall plant species, and species grow taller in fertilized plots: Lepš *et al.* 2011) and higher temperatures (Williams *et al.* 2015). Finally, phenology, or the timing of periodic life cycle events, plays a crucial role in plant fitness as the survival and reproduction of a plant depend on the adequate timing of phenological events, especially under strong abiotic (Chuine 2010). Phenology also defines a plant's ability to exploit favorable climatic conditions and avoid unfavorable ones, and thus represents a selective driver of species distributions along gradients (Chuine 2010). Climatic conditions in cities alter the phenological development of plant species, resulting in advances in phenological stages in cities compared to surrounding areas (Neil & Wu 2006). This has been demonstrated at species-level (Roetzer *et al.* 2000; Mimet *et al.* 2009; Jochner & Menzel 2015) or at ecosystem-level using remotely sensed data (Zhang *et al.* 2004; Elmore *et al.* 2012; Dallimer *et al.* 2016). However, the influence of cities on this trait has rarely been considered at community-level despite its importance for understanding plant community assembly (Craine *et al.* 2012; CaraDonna, Iler & Inouye 2014).

Recent studies have considered links between functional traits and ecosystems services (Bello *et al.* 2010; Kremer *et al.* 2016; Goodness *et al.* 2016), and the divergence of the traits between organisms present in both urban and rural contexts could lead to changes in ecosystem function (Alberti 2015). We addressed the influence of urban-rural gradient on plant species in grassland habitats distributed in two French cities. We examined community-level changes (i.e. interspecific trait variation) as well as within-species trait variation (intra-specific variation) for SLA, maximum height and phenology. We further assessed the relative contribution of each of these two types of variation to explaining total trait variability along this anthropogenic environmental gradient.

## Method

### Study area

The study was carried out in two urban areas of northwestern France: Nantes (47°13' N, 1°33' W) and Angers (47°28' N, 0°33' W). Both have a temperate oceanic climate (average annual precipitation and average annual temperature close to 670 mm and 12-13 °C) and belong to the same geological area, the armorican Massif, mainly composed of acidic schists and granites. The conurbation areas cover 523 and 540 km<sup>2</sup> respectively, and have between 609 000 and 270 000 inhabitants.

### Field surveys of grassland habitat

In each city, we established sampling stations along the urban-rural gradient using the proportion of sealed areas in 500m buffers as a proxy for degree of urbanization (Cochard *et al.* 2017). This proportion increased from 0.01 to 0.57 in Nantes and from 0.06 to 0.78 in Angers. In each station, we established two permanent plots of 20 m<sup>2</sup> in grassland habitats in which we estimated the abundance of 26 grassland species (Appendix A) that were frequent both in urban and rural grassland habitats. We selected species

representing 80% of total cover, all plots combined (Lavorel *et al.* 2008). These grassland habitats presented established vegetation dominated by perennial grasses and with similar management (extensive, with 1 or 2 mowings per year), soil humidity (mesophilic conditions) and plant cover (95 to 98 %).

### Environmental variables and relationships with the urban-rural gradient

Three soil samples per station were collected from the surface soil profile using a measuring cylinder, dried and weighed to determine bulk density, as a proxy of soil compaction. For chemical indicators, in each station five sample of soil were collected randomly (approximately 500 g of soil, without vegetation and roots, at a depth of 2 to 5 cm) and mixed. Sampling was carried out on the same date at all plots (late June 2017). Soil samples were analyzed using standardized protocols for the following indicators: pH, extractable NH<sub>4+</sub>/N concentration, extractable NO<sub>3</sub>-/N concentration, extractable phosphate/P concentration, percentage of organic matter, total soil carbon, total nitrogen concentration, and C:N ratio. Finally, we used climatic models produced by Bernard *et al.* (2017) to derive growing degree-days as proposed by Ansquer *et al.* (2009) for grassland species, i.e. cumulative temperature above 0°C, from January to April 2016.

To explore the relationships between soil variables and the urban-rural gradient, we performed a Principal Components Analysis (PCA) using *Factominer* package (Lê, Josse & Husson 2008). Our goal being to characterize the urban-rural gradient, all soil factors were included as active variables, whereas proportion of sealed areas and growing degree-days were considered to be illustrative, as they were correlated (Bernard *et al.* 2017).

The first two axes of the PCA together explained 56 % of the total inertia of the dataset. The first axis of the PCA was related to nitrate concentration, whereas the second axis opposed pH levels, extractable P and soil compaction, with concentration in organic matter and total nitrogen (Appendix B). The urban-rural gradient could therefore be described in terms of increasing pH, soil compaction, extractable P and NO<sub>3</sub>- concentrations.

### Trait selection and measurement

For assessing both SLA and maximum height, we followed standardized protocols (Cornelissen *et al.* 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). For estimating SLA, one healthy leaf of five mature individuals was collected, digitally scanned at 600 dpi and its area determined using software ImageJ after pixel calibration. Leaves were then dried at 60°C for 72 h before weighing (resolution 0.0001g). For analyses, SLA was log-transformed to meet the assumptions of normality. Maximum reproductive height of ten mature individuals was measured in the field to the nearest centimeter using a measuring tape.

We assessed flowering phenology between April and June 2016 with one record every week or 10-days. Each plot was divided into ten 2m<sup>2</sup> quadrats in which we assessed, for each species, the most advanced phenological stage: 1: vegetative, 2: pre-flowering, 3: flowering and 4: fruiting. We

calculated for each date mean phenological scores (the arithmetic mean across all species in each station) as an indicator or the average phenological progression of the community (Bernard-Verdier 2012).

### Statistical analyses

In order to evaluate the relative importance of intraspecific and interspecific variations in determining trait variation along environmental gradient, we used the method proposed initially by Lepš *et al.* 2011) modified for application to continuous gradients (Kichenin *et al.* 2013; Lajoie & Vellend 2015). For each plot, we computed Community Weighted Means (CWM) using i) trait values measured locally for each population of each species occurring in that plot (“specific”, i.e. intra + interspecific variation), ii) trait values for each species averaged over all stations (“fixed”, i.e. interspecific variation only), and iii) the difference between the two (intraspecific variation only). For each trait, we performed three separate linear regressions (one for each CWM) with proportion of built areas as the explanatory variable. Then we extracted the sums of squares (SS) for each of the three measures ( $SS_{\text{specific}}$ ,  $SS_{\text{fixed}}$ , and  $SS_{\text{intraspecific}}$ ) explained by our environmental gradient. Regressions were performed using both linear and quadratic models, and the models obtained for each trait-environment combination were compared using the AIC function. Finally, we calculated the  $SS_{\text{cov}}$  component, which is the effect of covariation between inter- and intraspecific trait variability, by subtracting  $SS_{\text{fixed}}$  and  $SS_{\text{intraspecific}}$  from  $SS_{\text{specific}}$  (Kichenin *et al.* 2013). All these analyses were processed using R software (R Core Team 2017).

Finally, to compare the phenological progression along the sampling period, we calculated linear correlations between mean phenological scores and the urban-rural gradient at each date.

### Results

Overall, the responses of individual species’ maximum heights and mean phenologies to urbanization were similar. Of the 18 species sampled in more than seven plots, 14 showed a positive relationship between plant height and the urbanisation gradient (Fig. 1 and Appendix C), i.e. individuals were taller in cities than in rural areas. These relationships were only significant in three cases: for *Centaurea decipiens*, *Rumex acetosa* and *Poa trivialis*. Similarly, the mean phenological stages of all but one species (*Potentilla reptans*) were positively correlated with the urbanisation gradient, i.e. individuals of each species growing in urban areas presented advanced phenological development compared to those growing in rural areas. For this trait, 14 species showed positive significant correlations between mean development stage and the urbanisation gradient. Individual species responses to urbanisation appeared more variable for Specific Leaf Area, though no relationships were significant (10 positive and 8 negative trends). Community weighted mean values for SLA did not vary either, in relation to the urbanisation gradient. CWM for height increased with urbanisation, whether or not intraspecific variation was considered (Fig. 1). For

phenology, the relationship between CWM and urbanization is opposite depending on whether ITV is included in the analysis. Phenology is significantly more advanced in urban areas when CWM is calculated including ITV, but less advanced when this is not taken into consideration (negative but non-significant relationship).

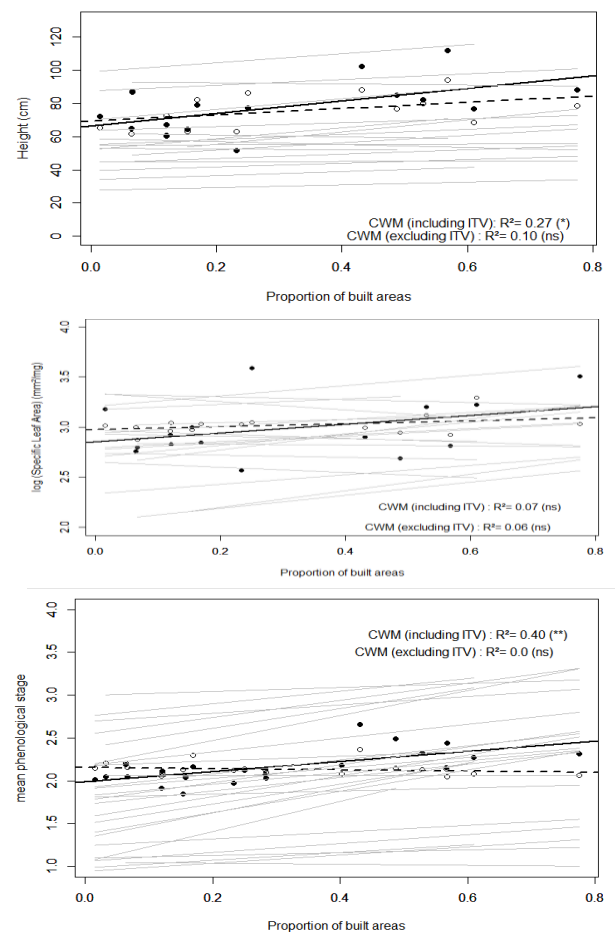


Figure 4: relationships between trait variation and proportion of built areas among communities for height (a), SLA (b) and phenology (c). Filled circles and solid lines (a et b) represent the community weight mean (CWM) calculated with plot-level trait values (i.e. including intraspecific trait value), and open circles and dashed line represent those calculated with species-level trait means (i.e. excluding ITV). Gray lines show linear responses for species occurring in at least seven plots.

The contribution of intraspecific variability to explaining total trait variability appeared to be similar or larger than the contribution of interspecific variation (Fig. 2). Intraspecific variability accounted for 98.7% of variation in phenology, 79.4 % of variation in specific leaf area and 49.5% of variation in plant height along the urban-rural gradient. Between the two components of trait variability, positive covariance was observed for specific leaf area and height, and negative covariance for phenology.

Table 1: Summary statistics of regression models between traits and the urban-rural gradient. + & - in brackets are related to the slope of the estimates.

Trait	Model	Statistic	Urban-rural gradient
Height	total	R <sup>2</sup>	<b>0.276 (+)</b>
		p value	<b>0.026</b>
	SPT	R <sup>2</sup>	0.104 (+)
		p value	0.129
	ITV	R <sup>2</sup>	<b>0.246 (+)</b>
		p value	<b>0.035</b>
SLA	total	R <sup>2</sup>	0.063 (+)
		p value	0.187
	SPT	R <sup>2</sup>	0.073 (+)
		p value	0.17
	ITV	R <sup>2</sup>	<0.001 (+)
		p value	0.335
Phenology	total	R <sup>2</sup>	<b>0.402 (+)</b>
		p value	<b>0.001</b>
	SPT	R <sup>2</sup>	- 0.007 (-)
		p value	0.365
	ITV	R <sup>2</sup>	<b>0.595 (+)</b>
		p value	<b>&lt;0.001</b>

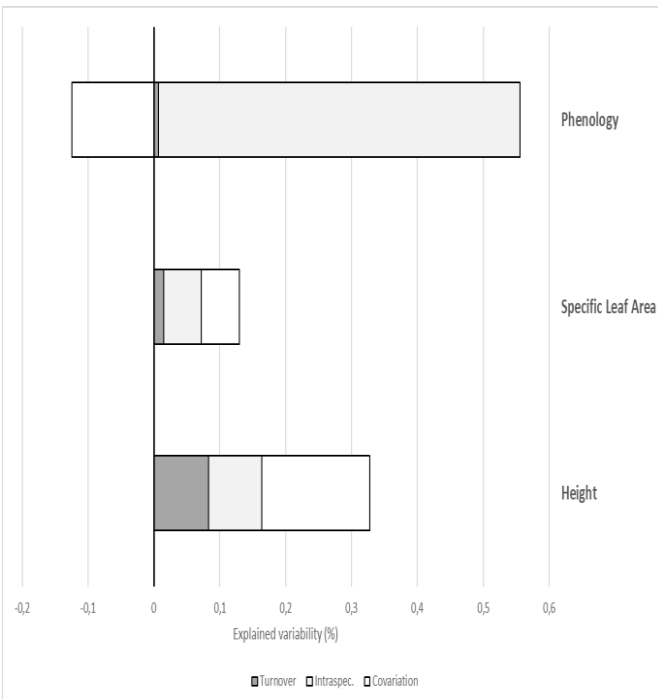


Figure 5: decomposition of the total variability in intraspecific and interspecific sources of trait variation along the urban-rural gradient. Turnover correspond to the contribution of interspecific variability only, intraspecific to intraspecific variability only, and covariation the amount of the variability explained by both of them. Positive covariation indicates that the effect of the gradient reinforce the relation between the trait-environment relationships, whereas negative covariation indicates that these species mean trait and average intraspecific response showed opposed response

## Discussion

While previous studies using trait-based approach to highlighting the influence of urban constraints on plant vegetation have focused only on species mean traits (e.g. Vallet *et al.* 2010; Albrecht & Haider 2013), we also considered in this present study the interest of field trait measurement to assess the potential of intraspecific variability along an urban-rural gradient in two French cities. Considering three functional traits measured on 26 dominant species of grassland habitats, we found that intraspecific trait variation contributed more than interspecific trait variation to overall variation in trait distributions along our studied gradients. This is in contradiction with previous generalizations arguing that trait values are more variable between species than within species (Garnier *et al.* 2001). Since we restricted our analysis to homogenous plant communities of a single habitat type, it is perhaps less surprising that potential species turnover appeared relatively weak, with therefore relatively greater contribution of intraspecific variability. Similarly, previous studies have reported larger variation explained by ITV (Lepš *et al.* 2011; Lajoie & Vellend 2015). Furthermore, the strength and spatial extent of environmental gradients have been shown to influence the relative importance of intraspecific variation (Siefert, Fridley & Ritchie 2014). Broad-scale climatic gradients have been shown to filter species mostly based on their mean trait value (i.e. species turnover) whereas intraspecific variation are more important along finer-scale edaphic gradient (Albert *et al.* 2011; Siefert *et al.* 2014). The surveyed urban-rural gradient represent thus a fine-scale gradient, for which taking into account the intraspecific variability appear to be important.

The quantification of intraspecific variability can reveal developmental differences between populations of a single species occurring along the urban-rural gradient. For example, the positive covariance between intra and interspecific trait variability for height shows that the urban context tends to select both taller species at community level and taller individuals at population level. Therefore, abiotic forces selecting species along the gradient also affect trait plasticity reinforcing trait selection effects (Lepš *et al.* 2011; Kichenin *et al.* 2013). By measuring plant height *in situ*, we confirmed the positive relationship between this trait and the urban-rural gradient as previously observed at community-level using trait databases (Thompson & McCarthy 2008; Palma *et al.* 2017). However, our study goes further, demonstrating how urban environments cause direct shifts at species-level. These trends have been observed in field studies focusing on a single species model, or in experimental studies mimicking urban conditions. For example, Ziska, Bunce & Goins (2004) found significant increases in plant height for *Chenopodium album* due to temperature and CO<sub>2</sub> concentration elevation in urban context. Similarly, populations of *Lepidium virginicum* collected in metropolitan areas were taller than rural populations and this difference was consistent among all five metropolitan areas sampled (Yakub & Tiffin 2017). This result is in line with previous studies showing that plant height within species is highly responsive to available

phosphorus and that intraspecific variation contributes strongly to community-level variation in height (Lepš *et al.* 2011; Siefert *et al.* 2014).

Previous studies showed positive correlations between SLA and nutrient availability, especially nitrogen N and phosphorus P, but also with water availability (Garnier *et al.* 2001; Westoby *et al.* 2002; Dwyer, Hobbs & Mayfield 2014). In our study, these three resources appeared to be opposed on our urban-rural gradient. In particular, nitrogen increased in rural environments, contrary to our expectations. Decreasing N in rural contexts has often been measured in forest stands along urban-rural gradients (Lovett, Weathers & Sobczak 2000; Carreiro & Tripler 2005; Pouyat *et al.* 2007). In our case, the rural environment is mainly composed of crops and permanent pastures where nitrogen enrichment is to be expected. Hence the vegetation of herbaceous habitats may be more strongly influenced by direct (or very nearby) nutrient enrichment in rural habitats, than indirect enrichment, through deposition, in urban habitats. Finally, SLA has been shown to be a highly variable trait, both at intra- and interspecific level (Garnier *et al.* 2001; Westoby *et al.* 2002), which was confirmed by the divergent species responses we observed along the urban-rural gradient.

The consistent patterns observed for phenology, at both community and species-level are in accordance with our expectations. Large amount of studies have identified how urban climate may modified plant species phenology at both species- and ecosystem-level (Zhang *et al.* 2004; Neil & Wu 2006; Jochner & Menzel 2015). In this study, we have shown that the phenological progression of the overall grassland community shift along an urban-rural gradient. Previous studies had identified similar patterns along soil depth gradient for which water constrained tend to produce earlier phenology (Bernard-Verdier 2012). The urban-rural gradient may be characterized here by an increase in soil compaction, limiting water availability for plants and increasing soil surface temperature. At species-level, we found high convergence in phenological stages along the urbanisation gradient. However, the strength of intraspecific variation for this trait (i.e. the slope of regression analysis, Appendix C-c) was higher for early flowering species (Pearson correlation between slope and first flowering date: - 0.47, p-value = 0.015) confirming previous phenological patterns suggesting early-flowering plants tend to be more sensitive to climatic changes induced by urban environments (Neil & Wu 2006). Nevertheless, that confirmed that early-flowering species in grassland plant communities may advance earlier as thermal sums required to trigger flowering are met earlier in urban environments (Roetzer *et al.* 2000; Craine *et al.* 2012). Surprisingly, we found negative covariation for this trait, i.e. opposite response of intra- and interspecific trait variability for this trait to urban-rural gradient.

As expressed by Donihue & Lambert (2015), the potential of adaptive responses of plant species to urbanisation should be tested in three steps: i) identification of trait variations in response to ecological context based on surveys; ii) differentiation of phenotypic and genetic explanations using *common garden* or reciprocal

transplantation; and iii) experimental manipulation to identify ecological drivers of these changes. Our study, based on the first step, has provided indications that the grassland plant community as a whole shows phenotypic trait changes in response to urbanisation. Furthermore, the consistent trait responses between species present in such communities, especially for height and phenological development, pose the question of whether such differentiation is phenotypically or genetically based (Cheptou *et al.* 2008). This will need to be tested through experimental studies including common garden experiments or reciprocal translocations in order to provide better insights into the potential of genotypic adaptation of plant communities.

Differences in plant traits in urban grassland communities may have implications for ecosystem function as this trait relates to ecosystem processes such as carbon sequestration, itself related to plant biomass, or forage productivity (Moles *et al.* 2009; Bello *et al.* 2010). This may therefore have relevance for urban carbon storage policies, or for the development of urban agriculture including hay-production, if grassland habitats in urban or periurban contexts are shown to have a particular agronomic value. The observed trait variations may also have implications for the management of grassland habitats such as green spaces or road verges. For example, the timing of extensive management usually employed for biodiversity conservation purposes in road verges, is mainly based on the flowering date of selected species. Our results suggest that these management actions could take into account phenological differences occurring between urban and rural contexts, for example for optimization of mowing operations in urban and rural road verges. Finally, urban-rural gradients may provide a good surrogate for studying global changes (Donihue & Lambert 2015; Johnson *et al.* 2015), as spatial variation in environmental conditions along the gradient can mimic temporal changes in such conditions, also referred to as space-for-time substitutions (Carreiro & Tripler 2005; Buyantuyev *et al.* 2012). Therefore, developing trait-based approaches at community-level, including intra- and interspecific trait variability, may help to predict potential future changes.

### Conclusion

Following previous trait-based approaches analyzing the ecological mechanisms explaining community assembly in urban environments, our study has revealed the importance of taking into account intraspecific variability. This variation, measured in the field at within-species level, may be considerable and give more insight as to the underlying reasons for strong observed differences in urban and rural plant community structure.

## References

- Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G. & Violle, C. (2011) When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **13**, 217–225.
- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Douzet, R., Aubert, S. & Lavorel, S. (2010) A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits: Intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, **24**, 1192–1201.
- Alberti, M. (2015) Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet. *Trends in Ecology & Evolution*, **30**, 114–126.
- Albrecht, H. & Haider, S. (2013) Species diversity and life history traits in calcareous grasslands vary along an urbanization gradient. *Biodiversity and Conservation*, **22**, 2243–2267.
- Ansquer, P., Al Haj Khaled, R., Cruz, P., Theau, J.-P., Therond, O. & Duru, M. (2009) Characterizing and predicting plant phenology in species-rich grasslands. *Grass and Forage Science*, **64**, 57–70.
- Aronson, M.F., Nilon, C.H., Lepczyk, C.A., Parker, T.S., Warren, P.S., Cilliers, S.S., Goddard, M.A., Hahs, A.K., Herzog, C., Katti, M. & others. (2016) Hierarchical filters determine community assembly of urban species pools. *Ecology*, **97**, 2952–2963.
- Bello, F. de, Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J.H.C., Bardgett, R.D., Berg, M.P., Cipriotti, P., Feld, C.K., Hering, D., Silva, P.M. da, Potts, S.G., Sandin, L., Sousa, J.P., Storkey, J., Wardle, D.A. & Harrison, P.A. (2010) Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2873–2893.
- Bernard, J., Musy, M., Calmet, I., Bocher, E. & Keravec, P. (2017) Urban heat island temporal and spatial variations: Empirical modeling from geographical and meteorological data. *Building and Environment*.
- Bernard-Verdier, Maud. (2012) *Structure et Assemblage Des Communautés Végétales de Parcours Des Grands Causses - Approches Fonctionnelles, Phénologiques et Phylogénétiques*.
- Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A. & Garnier, E. (2012) Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, **100**, 1422–1433.
- Bouchet, D.C., Cheptou, P.-O. & Munoz, F. (2017) Mowing influences community-level variation in resource-use strategies and flowering phenology along an ecological succession on Mediterranean road slopes (ed G Overbeck). *Applied Vegetation Science*, **20**, 376–387.
- Buyantuyev, A., Xu, P., Wu, J., Piao, S. & Wang, D. (2012) A Space-For-Time (SFT) Substitution Approach to Studying Historical Phenological Changes in Urban Environment. *PLoS ONE*, **7**.
- CaraDonna, P.J., Iler, A.M. & Inouye, D.W. (2014) Shifts in flowering phenology reshape a subalpine plant community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 4916–4921.
- Carreiro, M.M. & Tripler, C.E. (2005) Forest Remnants Along Urban-Rural Gradients: Examining Their Potential for Global Change Research. *Ecosystems*, **8**, 568–582.
- Cheptou, P.-O., Carrue, O., Rouifed, S. & Cantarel, A. (2008) Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 3796–3799.
- Chuine, I. (2010) Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 3149–3160.
- Cochard, A., Pithon, J., Jagaille, M., Beaujouan, V., Pain, G. & Daniel, H. (2017) Grassland plant species occurring in extensively managed road verges are filtered by urban environments. *Plant Ecology & Diversity*, **0**, 1–13.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H. ter, Morgan, H.D., Heijden, M.G.A. van der, Pausas, J.G. & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2010) A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. *Journal of Ecology*, **98**, 814–821.
- Craine, J.M., Wolkovich, E.M., Gene Towne, E. & Kembel, S.W. (2012) Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *New Phytologist*, **193**, 673–682.
- Dallimer, M., Tang, Z., Gaston, K.J. & Davies, Z.G. (2016) The extent of shifts in vegetation phenology between rural and urban areas within a human-dominated region. *Ecology and Evolution*, **6**, 1942–1953.
- Donihue, C.M. & Lambert, M.R. (2015) Adaptive evolution in urban ecosystems. *Ambio*, **44**, 194–203.
- Duncan, R.P., Clemants, S.E., Corlett, R.T., Hahs, A.K., McCarthy, M.A., McDonnell, M.J., Schwartz, M.W., Thompson, K., Vesk, P.A. & Williams, N.S.G. (2011) Plant traits and extinction in urban areas: a meta-analysis of 11 cities. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 509–519.
- Dwyer, J.M., Hobbs, R.J. & Mayfield, M.M. (2014) Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time. *Ecology*, **95**, 399–410.
- Elmore, A.J., Guinn, S.M., Minsley, B.J. & Richardson, A.D. (2012) Landscape controls on the timing of spring, autumn, and growing season length in mid-Atlantic forests. *Global Change Biology*, **18**, 656–674.
- Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelot, P., Ducout, B., Roumet, C. & Navas, M.-L. (2001) Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, **152**, 69–83.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepš, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V.P., Quested, H., Quéfier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J.-P., Thébault, A.,



- Vile, D. & Zarovali, M.P. (2007) Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany*, **99**, 967–985.
- Godefroid, S., Monbaliu, D. & Koedam, N. (2007) The role of soil and microclimatic variables in the distribution patterns of urban wasteland flora in Brussels, Belgium. *Landscape and Urban Planning*, **80**, 45–55.
- Goodness, J., Andersson, E., Anderson, P.M.L. & Elmqvist, T. (2016) Exploring the links between functional traits and cultural ecosystem services to enhance urban ecosystem management. *Ecological Indicators*, **70**, 597–605.
- Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski, N.E., Redman, C.L., Wu, J., Bai, X. & Briggs, J.M. (2008) Global Change and the Ecology of Cities. *Science*, **319**, 756–760.
- Hill, M.O., Roy, D.B. & Thompson, K. (2002) Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 708–720.
- Jochner, S. & Menzel, A. (2015) Urban phenological studies – Past, present, future. *Environmental Pollution*, **203**, 250–261.
- Johnson, M.T.J., Thompson, K.A. & Saini, H.S. (2015) Plant evolution in the urban jungle. *American Journal of Botany*, **102**, 1951–1953.
- Kaye, J.P., Groffman, P.M., Grimm, N.B., Baker, L.A. & Pouyat, R.V. (2006) A distinct urban biogeochemistry? *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 192–199.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157–164.
- Kichenin, E., Wardle, D.A., Peltzer, D.A., Morse, C.W. & Freschet, G.T. (2013) Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional Ecology*, **27**, 1254–1261.
- Knapp, S., Kühn, I., Bakker, J.P., Kleyer, M., Klotz, S., Ozinga, W.A., Poschlod, P., Thompson, K., Thuiller, W. & Römermann, C. (2009) How species traits and affinity to urban land use control large-scale species frequency. *Diversity and Distributions*, **15**, 533–546.
- Kremer, P., Hamstead, Z., Haase, D., McPhearson, T., Frantzeskaki, N., Andersson, E., Kabisch, N., Larondelle, N., Rall, E., Voigt, A., Baró, F., Bertram, C., Gómez-Baggethun, E., Hansen, R., Kaczorowska, A., Kain, J.-H., Kronenberg, J., Langemeyer, J., Pauleit, S., Rehdanz, K., Schewenius, M., van Ham, C., Wurster, D. & Elmqvist, T. (2016) Key insights for the future of urban ecosystem services research. *Ecology and Society*, **21**.
- Lajoie, G. & Vellend, M. (2015) Understanding context dependence in the contribution of intraspecific variation to community trait–environment matching. *Ecology*, **96**, 2912–2922.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quéfier, F., Thébault, A. & Bonis, A. (2008) Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology*, **22**, 134–147.
- Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P. & Doležal, J. (2011) Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, **34**, 856–863.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433–438.
- Lovett, G.M., Weathers, K.C. & Sobczak, W.V. (2000) Nitrogen saturation and retention in forested watersheds of the Catskill Mountains, New York. *Ecological Applications*, **10**, 73–84.
- McDonnell, M.J. & Hahs, A.K. (2015) Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **46**, 261–280.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178–185.
- Mimet, A., Pellissier, V., Quéñol, H., Aguejdad, R., Dubreuil, V. & Rozé, F. (2009) Urbanisation induces early flowering: evidence from *Platanus acerifolia* and *Prunus cerasus*. *International Journal of Biometeorology*, **53**, 287–298.
- Moles, A.T., Warton, D.I., Warman, L., Swenson, N.G., Laffan, S.W., Zanne, A.E., Pitman, A., Hemmings, F.A. & Leishman, M.R. (2009) Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, **97**, 923–932.
- Neil, K. & Wu, J. (2006) Effects of urbanization on plant flowering phenology: A review. *Urban Ecosystems*, **9**, 243–257.
- Oke, T.R. (1987) *Boundary Layer Climates*. Methuen.
- Ordoñez, J.C., van Bodegom, P.M., Witte, J.-P.M., Wright, I.J., Reich, P.B. & Aerts, R. (2009) A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 137–149.
- Palma, E., Catford, J.A., Corlett, R.T., Duncan, R.P., Hahs, A.K., McCarthy, M.A., McDonnell, M.J., Thompson, K., Williams, N.S.G. & Vesk, P.A. (2017) Functional trait changes in the floras of 11 cities across the globe in response to urbanization. *Ecography*, **40**, 875–886.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quéfier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S. & Cornelissen, J.H.C. (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **61**, 167.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., Grove, J.M., Boone, C.G., Groffman, P.M., Irwin, E., Kaushal, S.S., Marshall, V., McGrath, B.P., Nilon, C.H., Pouyat, R.V., Szlavecz, K., Troy, A. & Warren, P. (2011) Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental Management*, **92**, 331–362.

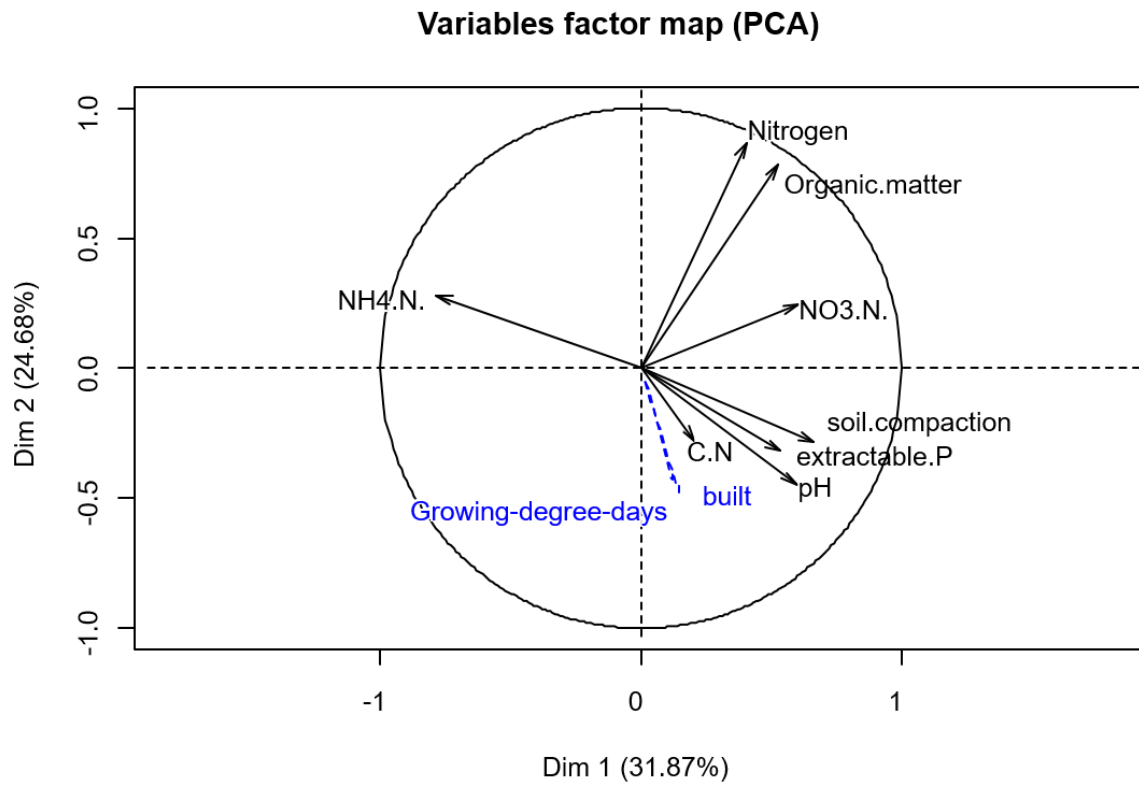
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, **182**, 565–588.
- Pouyat, R.V., Yesilonis, I.D., Russell-Anelli, J. & Neerchal, N.K. (2007) Soil Chemical and Physical Properties That Differentiate Urban Land-Use and Cover Types. *Soil Science Society of America Journal*, **71**, 1010.
- R Core Team. (2017) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roetzer, T., Wittenzeller, M., Haeckel, H. & Nekovar, J. (2000) Phenology in central Europe – differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas. *International Journal of Biometeorology*, **44**, 60–66.
- Siefert, A., Fridley, J.D. & Ritchie, M.E. (2014) Community Functional Responses to Soil and Climate at Multiple Spatial Scales: When Does Intraspecific Variation Matter? (ed S Rutherford). *PLoS ONE*, **9**, e111189.
- Thompson, K. & McCarthy, M.A. (2008) Traits of British alien and native urban plants. *Journal of Ecology*, **96**, 853–859.
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F. & Pavoine, S. (2010) Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science*, **13**, 412–424.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 125–159.
- Williams, N.S.G., Hahs, A.K. & Vesk, P.A. (2015) Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **17**, 78–86.
- Williams, N.S.G., Schwartz, M.W., Vesk, P.A., McCarthy, M.A., Hahs, A.K., Clemants, S.E., Corlett, R.T., Duncan, R.P., Norton, B.A., Thompson, K. & McDonnell, M.J. (2009) A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology*, **97**, 4–9.
- Yakub, M. & Tiffin, P. (2017) Living in the city: urban environments shape the evolution of a native annual plant. *Global Change Biology*, **23**, 2082–2089.
- Zhang, X., Friedl, M.A., Schaaf, C.B., Strahler, A.H. & Schneider, A. (2004) The footprint of urban climates on vegetation phenology. *Geophysical Research Letters*, **31**, L12209.
- Ziska, L.H., Bunce, J.A. & Goins, E.W. (2004) Characterization of an urban-rural CO<sub>2</sub> /temperature gradient and associated changes in initial plant productivity during secondary succession. *Oecologia*, **139**, 454–458.

### Chapitre 3 : Approches fonctionnelles des communautés végétales

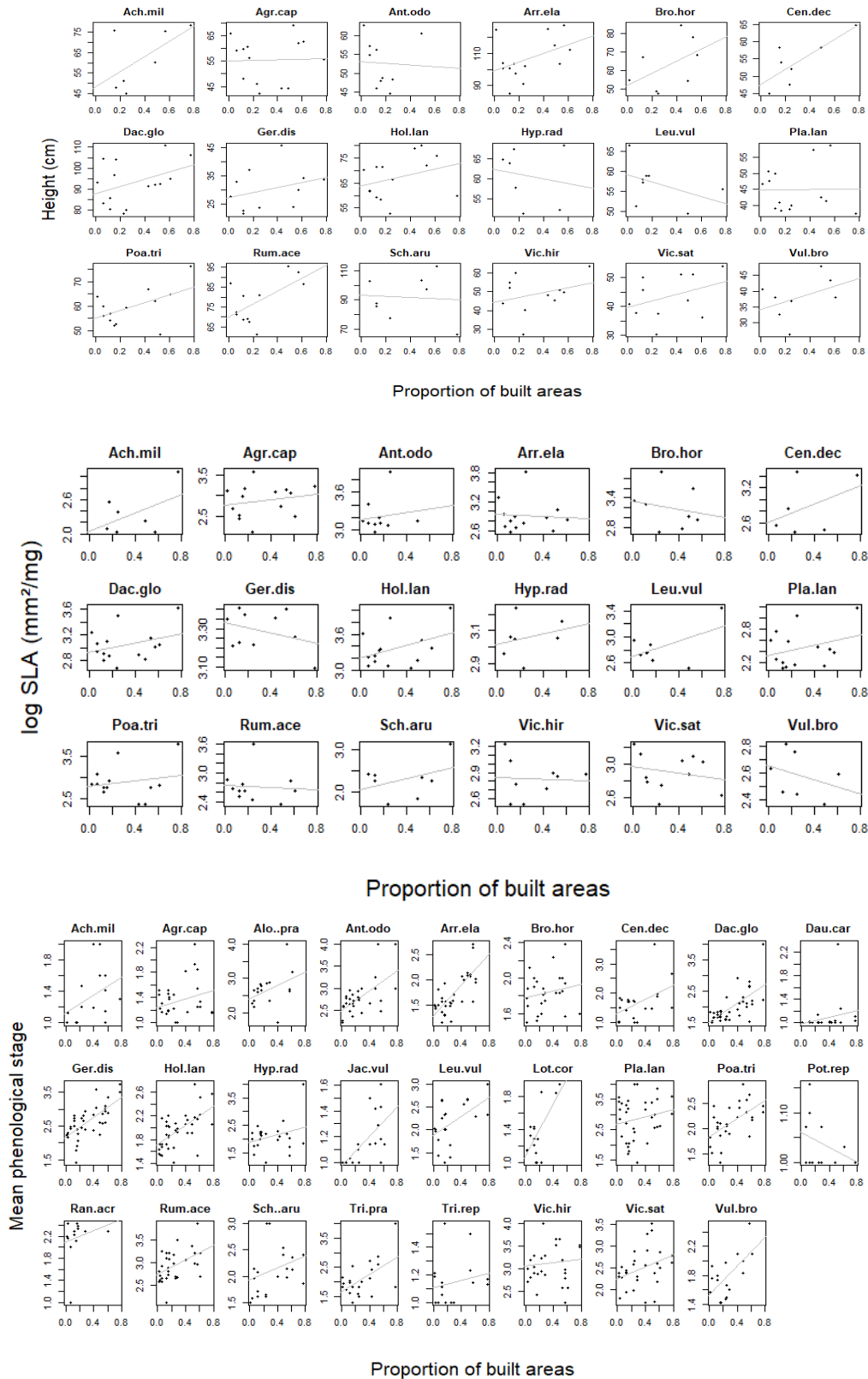
Appendix A: List of the 26 species surveyed during this study and their distribution across sampling stations

Species	Balzac	Bernardiere	Breil	Cens	Chevire	Chezine	Ebaupin	Epuration	Gare	Gournerie	Guillou	Laennec	Militaire	Oblates	PetitAnjou	PetitParis	Piscine	Pompier	Reze	Rocade	Tunnel
<i>Achillea millefolium</i> L.		x	x	x	x		x		x		x	x							x	x	
<i>Agrostis capillaris</i> L.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x		x
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	x	x	x			x		x		x	x		x	x	x	x	x	x	x		
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex PP	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x			x		x	x	x
<i>Centaurea decipiens</i> Thuill.	x	x	x			x	x		x		x	x		x	x	x	x		x	x	
<i>Dactylis glomerata</i> L.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Daucus carota</i> L.	x	x		x	x		x	x	x		x	x	x	x	x		x		x	x	x
<i>Geranium dissectum</i> L.	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Holcus lanatus</i> L.	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Hypochaeris radicata</i> L.		x	x	x	x	x			x	x	x	x		x	x				x	x	x
<i>Jacobaea vulgaris</i> Gaertn.		x			x		x	x			x	x		x		x	x	x	x	x	
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.			x	x		x	x	x	x		x	x			x	x		x		x	x
<i>Lotus corniculatus</i> L.			x	x		x	x	x			x	x			x	x				x	x
<i>Plantago lanceolata</i> L.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Poa trivialis</i> L.	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Potentilla reptans</i> L.	x			x				x	x	x			x		x	x	x	x		x	
<i>Ranunculus acris</i> L.			x	x		x	x	x		x	x		x		x			x			
<i>Rumex acetosa</i> L.	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Schedonorus arundinaceus</i> (Schreb) Dum	x	x	x				x	x	x			x		x	x	x	x	x		x	
<i>Trifolium pratense</i> L.	x	x	x	x			x	x	x	x	x	x		x	x		x				x
<i>Trifolium repens</i> L.	x		x	x	x	x	x	x	x	x				x	x		x				
<i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray	x		x	x	x	x		x	x			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Vicia sativa</i> L.	x	x	x				x	x	x			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Vulpia bromoides</i> (L.) Gray	x	x	x	x	x	x	x					x			x		x	x		x	

Appendix B: Results of the Principal Component Analysis using soils factors as active variable (black arrows), the urban-rural gradient (proportion of built areas) and growing degree days as illustrative variables (dashed blue arrows).



Appendix C: Species-specific responses for each trait considered in this study: height (a), SLA (b) and mean phenological stage (c) along the urban-rural gradient. Graphs are displayed for species occurring in at least seven plots.



### Bilan de l'article des articles 5 : intérêt des traits mesurés *in situ*

Nous avons ainsi montré que la variabilité fonctionnelle au sein d'une même espèce contribuait davantage que celle présente entre les espèces. Ces résultats sont cohérents avec le fait que notre analyse porte sur des communautés relativement homogènes au sein desquelles le remplacement d'espèces est limité, mais également en raison de l'étendue spatiale fine de notre gradient. Notre étude renforce l'intérêt de dépasser la prise en compte seule des variations interspécifiques pour expliquer l'assemblage des espèces le long du gradient urbain-rural.

Les bases de données de traits fonctionnels, disponibles pour un nombre considérable d'espèces et de traits, constituent un atout indéniable qui a permis la prise en compte croissante de cette approche fonctionnelle dans les études sur les communautés végétales. Elles permettent, et nous l'avons vu précédemment, de mieux comprendre certains mécanismes écologiques sous-tendant la distribution des espèces. Elles présentent néanmoins certaines limites : hétérogénéité des stations de récolte (habitat, géographie), des protocoles (bien que de plus en plus standardisés), de répliques (nombre d'individus, de

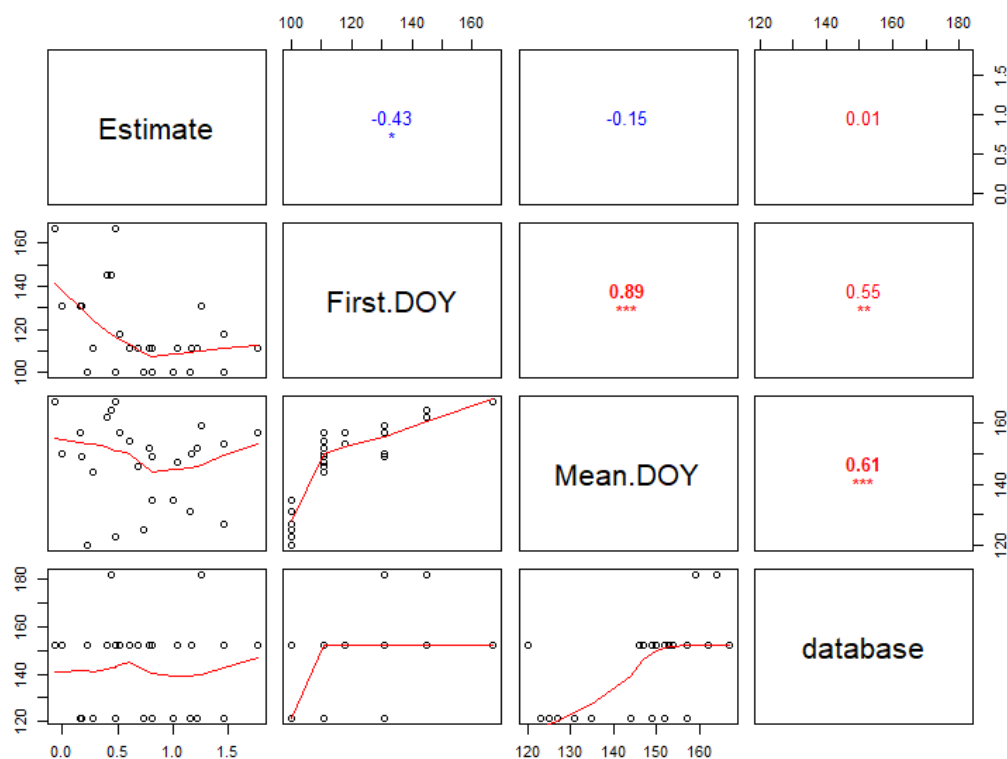


Figure 1 : Corrélations entre la pente de la droite de régression (estimate), calculé entre l'indice de développement phénologique pour chacune des espèces et le gradient urbain-rural, et chacun des 3 dates de floraison : 1<sup>ère</sup> date de floraison observée (first DOY), date moyenne observée (mean doy) et date issue de base de données (database).

stations...), de disponibilité selon les territoires. L'usage des bases de données peut limiter des interprétations, et c'est ce que nous illustrons par rapport à la phénologie. Dans l'article 5, les suivis de phénologie au niveau des communautés prairiales nous ont permis de définir pour 26 espèces leurs premières dates de floraison, leurs dates moyennes de floraison et la date de floraison telle qu'indiquée dans des bases de données (pour ce trait, selon la base de données *Catminat* (Julve 2015)). Les trois dates restent relativement bien corrélées entre elles, avec une corrélation plus forte entre « 1<sup>ère</sup> date » et « date moyenne », qu'entre ces deux dates avec « base de données » (Figure 1).

Nous avons ensuite extrait les valeurs des pentes des régressions linéaires (*estimate*) calculées entre l'indice de développement phénologique mesuré sur le terrain, pour chacune des espèces et le gradient urbain-rural (annexe C-c de l'article 5). Cet *estimate* traduit l'avancement de floraison lié au gradient ville-campagne. Ces valeurs ont alors été comparées à chacune des 3 estimations de phénologie (1<sup>ère</sup>, moyenne et base de données) (figure 1). Il apparaît que seule la 1<sup>ère</sup> date est significativement corrélée avec ces valeurs d'*estimate*. Le sens de la corrélation indique également que l'avancement de floraison lié au gradient ville-campagne est plus important pour les espèces à floraison précoce que pour les espèces à floraison tardive. Ce résultat est en accord avec les observations de nombreuses études portant sur les modifications de phénologie de différentes espèces vernales et printanières (synthèses bibliographiques par Neil & Wu 2006; Jochner & Menzel 2015). Ce résultat n'aurait pu être détecté en considérant les dates de floraison issues des bases de données, démontrant par-là une des limites possibles à leur utilisation.

## 4. Article 6 : Suivis phénologiques d'une espèce automnale le long d'un gradient urbain-rural : le cas du lierre (*Hedera helix L.*)

---

*Article en préparation*

Une dernière étude a été mise en place durant cette thèse dans l'optique **d'analyser plus finement ce lien entre phénologie et gradient urbain-rural**. Cette étude porte sur une espèce particulière, le Lierre (*Hedera helix L.*) qui se développe spontanément tant en contexte urbain que rural. Le choix de cette espèce tient du fait de sa très large distribution, en particulier en ville, et du caractère automnal de sa floraison. Par rapport aux espèces spontanées de nos régions, elle demeure une des dernières espèces à fleurir. En intégrant des analyses climatiques de l'îlot de chaleur urbain développées dans la thèse de Bernard (2017), et conduite au sein du même du projet de recherche URBIO, nous analysons la façon dont cette espèce fleurit selon sa situation au sein de l'aire urbaine d'Angers.



## Introduction

La plupart des études portant sur des suivis de phénologie en lien avec l'environnement urbain se sont portées sur des espèces arborées ou herbacées, présentant une floraison précoce (Roetzer *et al.* 2000; Mimet *et al.* 2009; Jochner *et al.* 2013). Les raisons de suivre la phénologie de ces espèces sont multiples : des espèces qui répondent davantage aux changements climatiques du dernier siècle (Fitter & Fitter 2002), la facilité de détection de ces événements à une saison où peu d'espèces sont en période floraison, mais également un possible attachement humain pour l'arrivée du printemps (Gallinat, Primack & Wagner 2015). Un grand nombre de ces études (Neil & Wu 2006; Jochner & Menzel 2015) montre une tendance de développement précoce dans les villes, avec des avances de quelques jours à environ trois semaines. Les variations de températures moyennes entre les centres urbains et leurs campagnes environnantes sont comprises entre 0.5 et 3°C (Neil & Wu 2006; Mimet *et al.* 2009). Ces écarts peuvent atteindre jusqu'à 15°C dans certaines conditions avec des conséquences fortes sur la phénologie des espèces (Jochner & Menzel 2015).

Il subsiste néanmoins un manque de connaissances à des échelles fines, sur les modifications phénologiques possibles le long d'un gradient d'urbanisation (Daniel & Lecamp 2004; Mimet *et al.* 2009; Jochner & Menzel 2015). De même, les phénomènes automnaux n'ont reçu que très peu d'attention dans le cadre de ces recherches (Gallinat *et al.* 2015), si ce n'est de rares études ayant porté sur la sénescence des feuilles montrant un allongement de la période de végétation en ville (Vitasse *et al.* 2009; Fridley 2012). L'objectif de cette étude est donc d'évaluer la réponse phénologique d'une espèce à floraison tardive, le lierre (*Hedera helix L.*).

## Méthodes

### Espèce étudiée

Le lierre (*Hedera helix L.*) est une liane de la famille des Araliaceae, largement distribuée en Europe, naturalisée à invasif en Amérique du nord (USA, Canada, Hawaii) et du sud (Brésil), Australie et Nouvelle-Zélande. Il se développe dans la plupart des sous-bois, est relativement commun dans les prairies et sur les murs en contexte urbain (Metcalf 2005). Il est une des dernières espèces à fleurir sur son aire d'indigénat (septembre-octobre) et représente une source de nourriture de première importance pour les nombreux pollinisateurs à l'entrée de l'hiver (Jacobs *et al.* 2010; Garbuzov & Ratnieks 2014). L'observation du développement physiologique du lierre en condition contrôlée a mis en évidence une initiation florale dépendante de la photopériode, à savoir un processus d'induction de jours courts (12h) suivies d'une expression de jours long (16h), à une température spécifique de 16°C de façon optimale (Metcalf 2005). Cette température explique sa floraison automnale, reflétant notamment son origine ancienne (tertiaire) durant lequel les températures été plus élevées (Ackerfield & Wen 2003). Le suivi de floraison le long d'un gradient urbain-rural permet de contrôler ce facteur contrairement à un gradient latitudinal.

### Résultats de l'étude préliminaire

Dans le cadre de cette étude préparatoire (août – octobre 2015), un dispositif de suivi a été mis en place sur l'aire urbaine d'Angers afin d'évaluer la méthode de suivi et la pertinence des résultats observés. Ce dispositif expérimental a pour objectif d'étudier le rôle direct du climat urbain sur la phénologie printanière, par la mise en relation directe entre les données phénologiques et les données climatiques des sites.

Huit stations d'observation (entre 1 à 3 patchs de lierre par station) ont été réparties le long d'un gradient urbain-rural, à proximité des stations météorologiques installées dans le cadre de la thèse de J. Bernard (figure 1) (Bernard 2017). L'analyse des données climatiques a mis en évidence des différences de température, notamment nocturnes. Durant cette période, des écarts de l'ordre de 2°C ont été mis en évidence entre les stations urbaines et rurales, avec des différences plus marquées en été et au printemps.

Les données phénologiques expriment assez nettement une différenciation spatiale le long du gradient urbain – rural. Ainsi, en mettant en relation l'évolution de la floraison des patchs de lierre en différenciant les stations selon qu'elles soient plutôt urbaines, suburbaines ou périurbaines, on remarque assez bien une différenciation entre les stations situées dans des zones très urbanisées par rapport aux autres stations situées dans des contextes d'habitats moins denses. Cela confirme en premier abord un début de floraison pour cette espèce plus précoce en ville comme cela a déjà été montré pour d'autres espèces (Roetzer *et al.* 2000; Mimet *et al.* 2009). Les autres stations suburbaines et périurbaines quant à elle ne montrent pas de réelles différenciations de phénologie selon leurs distances au centre-ville.

### Suivi phénologique étendu

Durant la seconde année (août – octobre 2016), nous avons élargi ce protocole à 15 sites pour prendre en compte une distance étendue le long du gradient ville campagne (Figure 1a). Au sein de chacune des 15 stations, 10 patchs de lierre sont marqués, référencés et suivis. Afin de garantir une homogénéité dans l'estimation de la floraison, 30 inflorescences par patchs sont observées lors de chaque passage. Ainsi, sur chacun des patchs est calculé le pourcentage d'inflorescences présentant des fleurs en boutons, des fleurs ouvertes sur l'ombellule terminale, et des fleurs ouvertes sur l'ensemble des ombellules (Figure 1b, c, d).

### Analyse

L'évolution du développement phénologique de chaque station de lierre (% d'inflorescences en fleurs) est analysé en considérant la situation des stations au sein de l'aire urbaine d'Angers (urbaines, périurbaines et rurales).

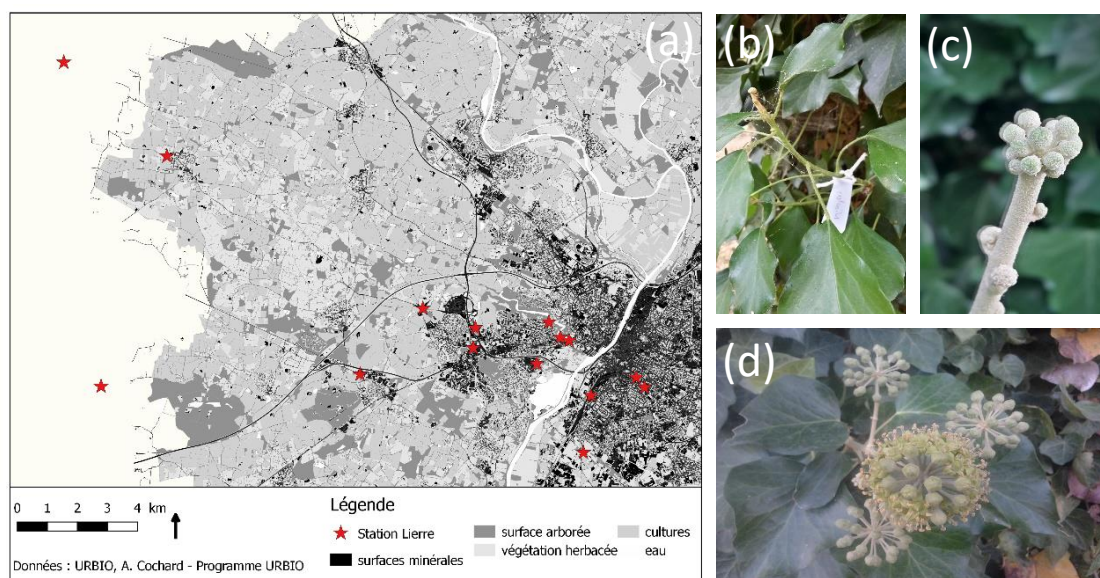


Figure 1 : Distribution des stations de lierre au sein de l'aire urbaine d'Angers (a). Présentation du protocole de marquage (b) et de divers stades phénologiques : boutons (c) et première floraison (d).

Parmi les 15 stations suivies, 10 stations ont pu être analysées à travers le modèle climatique proposé par Bernard (2017), tenant compte de la possibilité de calcul par rapport aux conditions de calibrage du modèle et aux données à l'extrémité rurale. Ce modèle climatique nous a permis d'extraire deux indicateurs climatiques, à savoir la somme des degrés-jours supérieurs à  $16^{\circ}$  et la moyenne des températures minimales journalières (caractérise l'îlot de chaleur nocturne). Ces deux indicateurs ont été calculés pour l'ensemble de l'année, ainsi que pour les 3 saisons (hiver, printemps, été). Ces indicateurs climatiques sont mis en relation avec quatre indicateurs de stade phénologique :

- les dates auxquelles 10 et 20% des observations de la station sont en début de floraison (respectivement 1Flor10 et 1Flor20) ;
- les dates auxquelles 10 et 20% des observations de la station sont en pleine floraison (PIFlo10 et PIFlo20).

Ces relations sont évaluées à travers des régressions linéaires simples entre chaque indicateur climatique et phénologique.

### Résultats

La mise en relation du développement phénologique des stations de lierre avec la situation de ces stations (urbaines, périurbaines et rurales) montre des observations similaires aux résultats de l'étude préliminaire (Figure 2). Ainsi, on observe un décalage dans les dates de première floraison de l'ordre d'une quinzaine de jours entre les stations urbaines et les autres stations. Les stations rurales et périurbaines quant à elle ne montrent pas de réelles différenciations de phénologie.

Tableau 2 : Résultats des modèles de régression linéaire entre chacun des 4 indicateurs climatiques, et les différents indicateurs climatiques calculés. Les chiffres indiqués correspondent à la *p-value* associée à chaque modèle de régression. DJU : Somme des degrés-jour. Pri : Printemps. Hiv : Hiver. Min : moyennes des températures minimales. Moy : moyenne des températures.

	DJU16 2016	DJU16 Pri	DJU16 Ete	Min 2016	Min Hiv	Min Pri	Min Ete	Moy 2016	Moy Hiv	Moy Pri	Moy Ete
1Flor10	Ns	ns	ns	0,09	0,05	ns	ns	0,09	0,05	ns	ns
1Flor20	Ns	ns	ns	0,07	0,03	ns	ns	0,07	0,03	ns	ns
PIFlo10	Ns	ns	ns	0,09	0,04	ns	ns	0,09	0,04	ns	ns
PIFlo20	0,08	0,1	0,08	0,05	0,05	ns	0,08	0,05	0,06	0,07	0,08

Les résultats des modèles de régression montrent que ces quatre indicateurs phénologiques répondent de façon similaire aux indicateurs climatiques : moyenne des températures minimales journalières, hivernales ou annuelles, et les températures moyennes, hivernales ou annuelles (tableau 1). L'indicateur phénologique traduisant que 20% des observation de la station sont en pleine floraison (PIFlo20) est également expliqué par la somme des degrés-jours (base : 16°C), cumulée sur l'année ou seulement sur l'été, ainsi que par la moyenne des températures printanières, estivales et celle des minimales estivales. La relation entre ces différents indicateurs climatiques et phénologiques présente globalement les mêmes résultats (figure 3). On observe ainsi un décalage de phénologie d'environ 10 à 15 jours en relation avec un écart de température entre les stations les plus urbaines et celles plus rurales estimé à 1° (contre 2°C l'année passée).

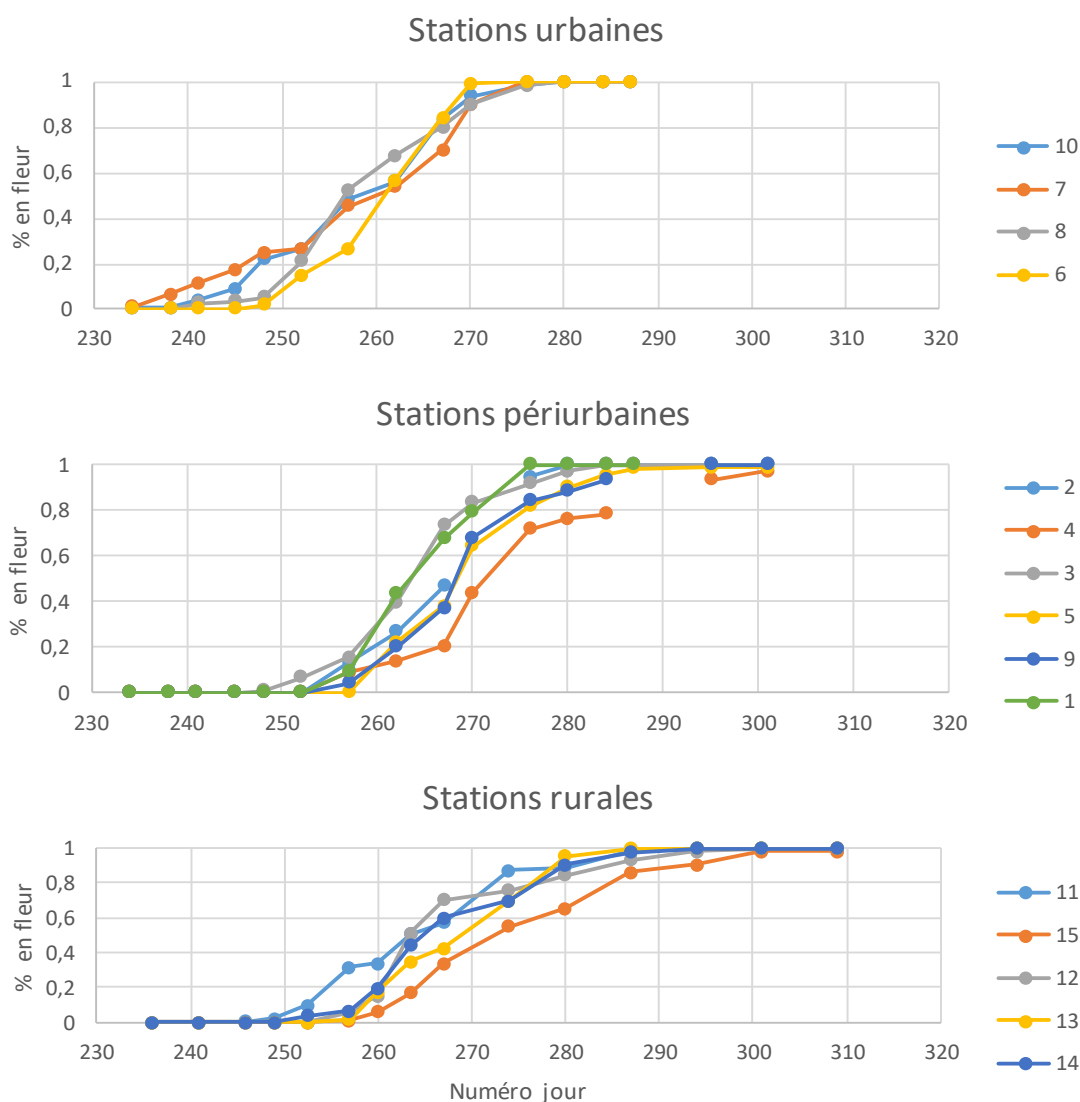


Figure 2 : Evolution de la floraison des stations de lierre au cours du temps, distinguées selon la position des stations le long du gradient urbain-rural au sein de l'aire urbaine d'Angers

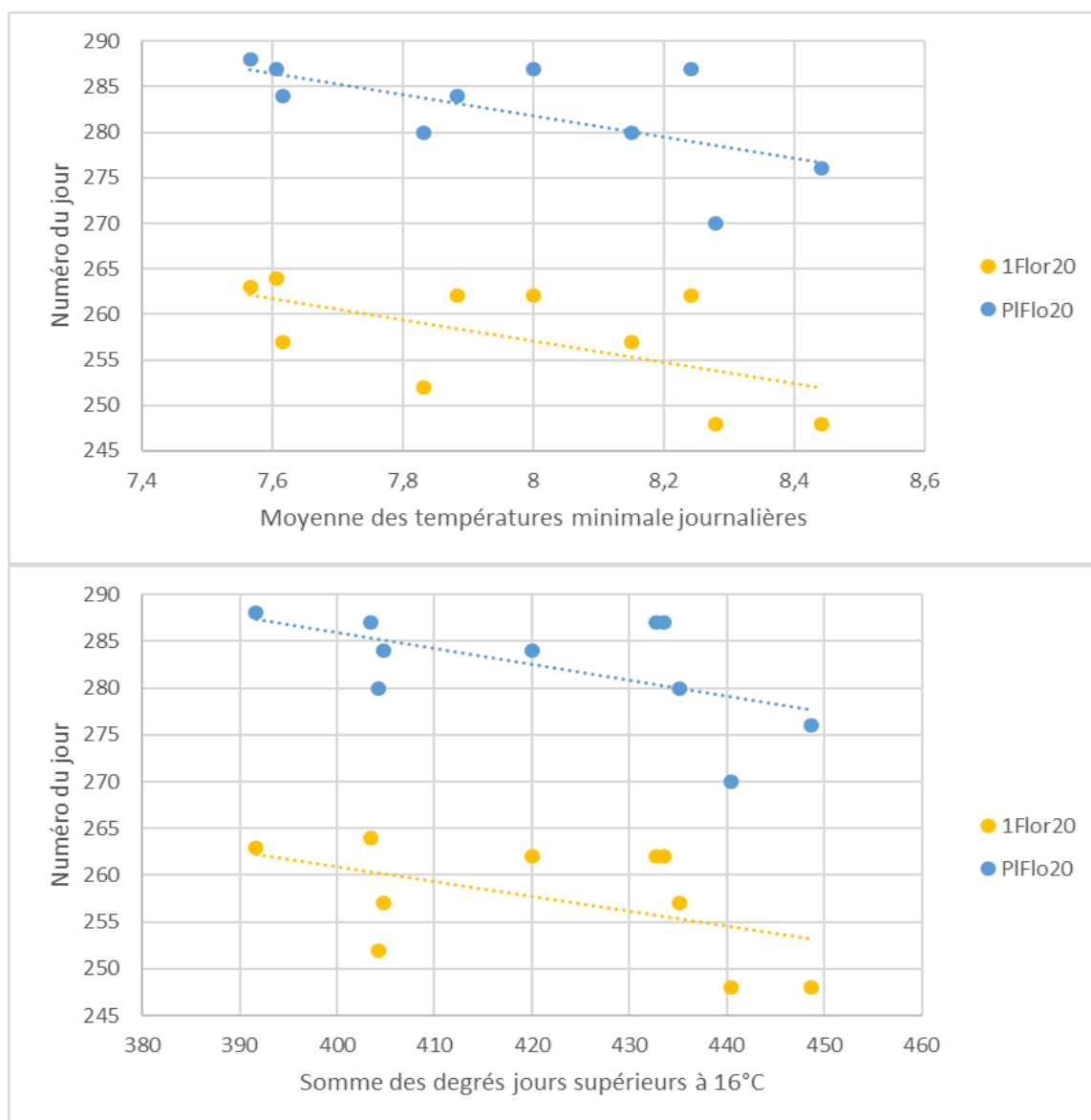


Figure 3 : Relation entre la date d'observation de deux indicateurs phénologiques observée sur chacune des 10 stations et deux indicateurs climatiques

### Discussion

Les données phénologiques expriment assez nettement une différenciation spatiale le long du gradient urbain – rural. Ainsi, en mettant en relation l'évolution de la floraison des patchs de lierre en différenciant les stations selon qu'elles soient plutôt urbaines, périurbaines ou rurales, on remarque assez bien une différenciation entre les stations situées dans des zones très urbanisées par rapport aux autres stations situées dans des contextes d'habitats moins denses. Ainsi, l'effet îlot de chaleur urbain est concentré essentiellement dans le centre urbain pour la ville Angers et tend à s'estomper assez rapidement en s'éloignant du centre-ville. Cette homogénéité entre ces stations suburbaines et périurbaines peut notamment s'expliquer par le contexte paysager proche de ces stations. En effet, les zones d'étude situées à moyenne distance du centre-ville se

situent à proximité d'un espace semi-naturel relativement étendu, le parc Saint-Nicolas. Résultat d'une ancienne carrière de schiste, cet espace long de 4 km offre une végétation arborée entourant un plan d'eau. Ces éléments agissent sur le climat local en rafraichissant les températures par évapotranspiration et accumulation de chaleur.

Les récentes études menées en climatologie urbaine cherchent ainsi à identifier les modéliser le climat urbain à différentes échelles (rue, îlot, quartier, agglomération) (Bernard *et al.* 2017). Les résultats observés en lien avec la phénologie du lierre questionnent sur l'échelle à laquelle ces processus physiques doivent être pris en compte, mais également sur l'extrapolation possible de résultats entre les différentes échelles.

Ce phénomène d'avancement de floraison avait été largement illustré pour des espèces vernaies, mais rarement pour des espèces tardives (Gallinat *et al.* 2015). Détecter un *pattern* semblable peut laisser penser que les conditions

climatiques urbaines influencent l'ensemble des espèces et non seulement une partie d'entre elles. Appliqués aux travaux de recherche menés en écologie urbaine, ces résultats questionnent d'une part sur la composante majeure que représente l'environnement urbain sur le développement des espèces, mais également sur la potentielle adaptation des plantes à ces conditions. De même, ces résultats interrogent sur les conséquences potentielles de ce décalage entre des populations urbaines et rurales de lierre, en particulier sur les communautés d'insectes pollinisateurs pour lesquels ses ressources florales sont indispensables à l'arrivée de l'hiver.

### Références

- Ackerfield, J. & Wen, J. (2003) Evolution of *Hedera* (the Ivy Genus, Araliaceae): Insights from Chloroplast DNA Data. *International Journal of Plant Sciences - INT J PLANT SCI*, **164**, 593–602.
- Bernard, J. (2017) *Signature Géographique et Météorologique Des Variations Spatiales et Temporelles de La Température de l'air Au Sein d'une Zone Urbaine*. École Centrale Nantes.
- Bernard, J., Musy, M., Calmet, I., Bocher, E. & Keravec, P. (2017) Urban heat island temporal and spatial variations: Empirical modeling from geographical and meteorological data. *Building and Environment*.
- Daniel, H. & Lecamp, E. (2004) Distribution of three indigenous fern species along a rural–urban gradient in the city of Angers, France. *Urban Forestry & Urban Greening*, **3**, 19–27.
- Fitter, A.H. & Fitter, R.S.R. (2002) Rapid Changes in Flowering Time in British Plants. *Science*, **296**, 1689–1691.
- Fridley, J.D. (2012) Extended leaf phenology and the autumn niche in deciduous forest invasions. *Nature*, **485**, 359–362.
- Gallinat, A.S., Primack, R.B. & Wagner, D.L. (2015) Autumn, the neglected season in climate change research. *Trends in Ecology & Evolution*.
- Garbuzov, M. & Ratnieks, F.L.W. (2014) Ivy: an underappreciated key resource to flower-visiting insects in autumn (eds SR Leather and D Roubik). *Insect Conservation and Diversity*, **7**, 91–102.
- Jacobs, J.H., Clark, S.J., Denholm, I., Goulson, D., Stoate, C. & Osborne, J.L. (2010) Pollinator effectiveness and fruit set in common ivy, *Hedera helix* (Araliaceae). *Arthropod-Plant Interactions*, **4**, 19–28.
- Jochner, S., Alves-Eigenheer, M., Menzel, A. & Morellato, L.P.C. (2013) Using phenology to assess urban heat islands in tropical and temperate regions. *International Journal of Climatology*, **33**, 3141–3151.
- Jochner, S. & Menzel, A. (2015) Urban phenological studies – Past, present, future. *Environmental Pollution*, **203**, 250–261.
- Metcalfe, D.J. (2005) *Hedera helix* L. *Journal of Ecology*, **93**, 632–648.
- Mimet, A., Pellissier, V., Quénol, H., Aguejdad, R., Dubreuil, V. & Rozé, F. (2009) Urbanisation induces early flowering: evidence from *Platanus acerifolia* and *Prunus cerasus*. *International Journal of Biometeorology*, **53**, 287–298.
- Neil, K. & Wu, J. (2006) Effects of urbanization on plant flowering phenology: A review. *Urban Ecosystems*, **9**, 243–257.
- Roetzer, T., Wittenzeller, M., Haeckel, H. & Nekovar, J. (2000) Phenology in central Europe – differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas. *International Journal of Biometeorology*, **44**, 60–66.
- Vitasse, Y., Porté, A.J., Kremer, A., Michalet, R. & Delzon, S. (2009) Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. *Oecologia*, **161**, 187–198.

## DISCUSSION GENERALE

---

*Ce travail, étant une flore des rues, doit, pour répondre à son titre, être limité absolument aux voies publiques. Je n'ai donc pénétré ni dans les terrains vagues, ni dans les cours non publiques, ni dans aucune clôture quelle qu'elle soit. Par la même raison, je me suis limité à l'ancien Paris, pour ne pas arriver aux quartiers non encore bâtis, où se trouvent de véritables prairies, dont la végétation n'offre aucun intérêt au point de vue où je me suis placé*

**Essai sur la flore du pavé de Paris limité aux boulevards extérieurs, ou Catalogue des plantes qui croissent spontanément dans les rues et sur les quais ; suivi d'une florule des ruines du Conseil d'État - 1883**

**Joseph Vallot**



---

# 1. Quelles influences du gradient urbain-rural et de la connectivité sur la distribution des espèces à l'échelle du paysage

---

## 1.1. Une influence urbaine qui modifie la composition spécifique des habitats herbacés

Au cours de ce travail de thèse, nous avons pu analyser les variations dans la distribution de la flore dans des paysages sous influence urbaine plus ou moins forte. Différentes méthodes ont été mises en œuvre, mais une première approche porte couramment sur des comparaisons des richesses des communautés. Ces variations peuvent s'appréhender de diverses manières, et nous avons observé au travers de nos travaux que celles-ci ne répondent pas uniformément aux facteurs paysagers étudiés ici.

La richesse et la diversité spécifique sont des variables clés dans les études en écologie, mais dont les variations en lien avec les gradients analysés, notamment le gradient urbain-rural et le gradient de connectivité, offrent des réponses contrastées au vu des études précédentes. Nous avons pu montrer que, dans le cas des espaces herbacés étudiés, la richesse totale ne varie pas le long du gradient urbain-rural, alors qu'il est généralement observé une augmentation de la richesse en contexte urbain, en lien notamment avec une hétérogénéité des habitats en ville (Wania, Kühn & Klotz 2006) et une richesse accrue en espèces exotiques (Pyšek 1998 ; Kowarik 2008). Malgré une forte pression d'échantillonnage, seulement 24 espèces exotiques ont été inventoriées durant notre étude, soit 7% des espèces. De même, la fréquence à laquelle ont été collectées ces espèces est très faible : 14 espèces parmi les 24 inventoriées n'ont été vues qu'une seule fois et les espèces rencontrées le plus sont *Lolium multiflorum* Lam. (8% des relevés), *Veronica persica* Poir. (4%) et *Erigeron canadensis* L. (4%). Ces chiffres reposent la question de la place des espèces exotiques dans des paysages sous influence urbaine. Elles restent vraisemblablement peu fréquentes et abondantes au sein d'habitats herbacés tels qu'on les a pris en compte durant cette thèse.

Au-delà de cette richesse totale, l'analyse de groupe d'espèces, distingués selon leurs affinités d'habitats, a permis de mettre en évidence une diminution du nombre d'espèces



prairiales et forestières en ville. Et c'est bien au niveau de la composition spécifique des communautés que l'influence du gradient ville-campagne a été montrée. Un remplacement d'espèces le long du gradient urbain-rural est ainsi observé, avec des distinctions assez nettes entre les espèces prairiales et forestières (associées au milieu rural) et les espèces rudérales (associées au milieu urbain), que ce soit au sein des bords de route pris individuellement (article 1), qu'au sein de l'ensemble des espaces herbacés étudiés (article 2). Un travail complémentaire a par ailleurs été réalisé pour évaluer l'influence des pratiques de gestion de la végétation au sein d'une partie de l'échantillon (fréquence et type de fauche, export de la biomasse...) à partir d'enquêtes conduites auprès des gestionnaires (annexe IV). Il en ressort que l'influence du contexte paysager sur la flore apparaît bien souvent plus importante que celle de ces pratiques de gestion.

L'ensemble de ces résultats traduit que l'influence de l'environnement urbain sur la flore est bien réelle, y compris pour des espèces communes distribuées au sein d'espaces ordinaires, mais peut se traduire par des facteurs différents selon les milieux considérés. Il est donc important de pouvoir mettre en œuvre de telles démarches au sein de nombreux milieux présents en ville pour éviter de trop larges généralisations.

### ***1.2. Liens aux processus d'homogénéisation et de différenciation biotique***

Ces remplacements d'espèces le long du gradient questionnent également les variations de diversité au sein des fenêtres paysagères (diversité  $\beta$ ) et nous ont conduit à évaluer la possible homogénéisation biotique des communautés sous l'influence des villes. Dans notre étude (article 3), nous n'avons pu mettre en évidence des résultats significatifs permettant d'affirmer le processus à l'œuvre à notre échelle et au sein de notre habitat d'étude. Cela peut s'expliquer par l'absence d'espèces exotiques, ou par des variations de richesses minimales entre les différents niveaux d'urbanisation. Cependant, certaines tendances laissent à penser que les communautés végétales des paysages situés en contexte urbain tendent à être un peu moins similaires entre elles que celles des paysages situés dans des contextes plus ruraux. Nous avons pu mettre en évidence que le remplacement d'espèces *sensu stricto* contribue à cette tendance, auquel s'ajoute une augmentation de la diversité  $\beta$  au sein des seules espèces rudérales, expliquée

notamment par une plus forte richesse en ville. Pour ces espèces rudérales, il semble donc que les villes partagent les mêmes espèces rudérales que leurs environs, mais en présentent de plus certaines qui leur sont propres. Alors qu'un certain nombre d'études portant sur des échelles larges insistent sur le fait que les villes tendent à homogénéiser les communautés (composition floristique de plus en plus similaire, et donc diversité  $\beta$  plus faible) (La Sorte *et al.* 2014), de précédents travaux ont démontré qu'à une échelle locale, les villes tendent à différencier les communautés floristiques (Bossu *et al.* 2014 ; Brice, Pellerin & Poulin 2017). Ce processus de différenciation biotique est notamment expliqué dans ces études par la contribution forte des espèces exotiques.

### **1.3. - Rôle de la connectivité des espaces herbacés**

#### **1.3.1. Le rôle important de la matrice**

Les résultats de nos travaux montrent une influence négligeable de la connectivité des espaces herbacés pour expliquer la composition spécifique des communautés, du moins dans la façon et à l'échelle auxquelles nous l'avons prise en compte. Nous avons essentiellement pris en compte la connectivité structurelle des habitats, notamment à travers la composition et la configuration des habitats herbacés. Les résultats contrastés des travaux précédents permettent de poser des hypothèses quant à cette absence de relations positives.

Plus que la connectivité, il semble que ce soit la matrice, c'est-à-dire l'ensemble des occupations du sol hors habitats herbacés, qui influence la composition spécifique. L'importance de cette matrice a été maintes fois observée, notamment en contexte urbain où les conditions environnementales entre l'habitat d'étude et ses environs apparaissent très différents. Ainsi, Williams *et al.* (2006) observe que les facteurs associés à la matrice urbaine (perturbations extérieures, effet de lisière ...) influencent davantage les processus se déroulant au sein de taches de prairies que les attributs spatiaux relatifs à la taille et à l'isolement des taches dans le paysage. En évaluant la corrélation entre des distances floristiques (similarité de composition) et géographiques (distances entre habitat), Muratet *et al.* (2013) observent que la prise en compte de l'hétérogénéité de la matrice permet de mieux expliquer les liens entre les différentes taches d'habitats. Il reste néanmoins difficile de discriminer des habitats favorables ou défavorables pour des espèces végétales relativement généralistes telles que celles étudiées durant cette

thèse (Freckleton & Watkinson 2002 ; Murphy & Lovett-Doust 2004). Une application intéressante pour discriminer totalement ces deux composantes du paysage dans l'optique d'évaluer l'effet de la connectivité sur la dispersion des espèces en contexte urbain serait de focaliser sur une ou plusieurs espèces particulières. Par exemple, évaluer les liens entre des populations d'orobanche du lierre (*Orobanche hederæ* L.), une plante parasite du lierre, qui se développe autant spontanément sur des lierres sauvages qu'au sein des lierres horticoles des parterres urbains, permettrait de contourner ce problème. Certaines études argumentent ainsi que l'évaluation de la connectivité doit se limiter à l'échelle des populations, qui apparaissent différentes en terme de niche écologique ou de capacité de dispersion propres à chaque espèce (Freckleton & Watkinson 2002 ; Hodgson *et al.* 2009 ; Schleicher, Biedermann & Kleyer 2011), alors que d'autres estiment que cette connectivité peut s'évaluer au niveau des communautés, argumentant le fait que les espèces présentent des caractéristiques fonctionnelles similaires (Doerr, Barrett & Doerr 2011 ; Muratet *et al.* 2013). Coupler cette seconde approche en tenant compte des justifications de la première consisterait à évaluer au sein de communautés floristiques la réponse de sous-groupes définis à travers certains traits fonctionnels, en particulier ceux relatifs à la dispersion. Cette approche a été mise en œuvre en considérant des traits un à un, pour des communautés floristiques distribuées au sein d'infrastructures linéaires (Tikka *et al.* 2000 ; Penone *et al.* 2012), mais pourrait être élargi pour prendre en compte certaines interactions entre traits dont l'importance a été démontrée en contexte urbain (Schleicher *et al.* 2011).

### **1.3.2. La prise en compte des trajectoires temporelles des milieux pour mieux comprendre l'influence de la connectivité actuelle**

Certains résultats de notre étude indiquent également le potentiel héritage des usages passés des espaces étudiés à travers la présence d'espèces assez caractéristiques. Ainsi, la présence au sein d'espaces verts urbains de certaines espèces semées (*Festuca rubra*) ou typiques d'espaces plus fréquentés et gérés (*Medicago arabica*, *Bellis perennis*, *Trifolium subterraneum*) peuvent refléter le mode de gestion passé. Cette perspective temporelle apparaît donc importante à considérer. Les analyses par gradient en écologie urbaine sont souvent une

manière plus ou moins explicite d'aborder les effets des dynamiques temporelles de l'urbanisation sur les communautés végétales (Carreiro & Tripler 2005 ; Kühn & Klotz 2006). Cependant, cette dimension temporelle n'est pas totalement induite dans ces variations spatiales, en raison notamment de la complexité du phénomène d'urbanisation : les aires urbaines contemporaines croissent de manière rapide, complexe, de façon non-linéaire et dispersée (Ramalho & Hobbs 2012). Par conséquent, des espaces à caractère naturel en ville (ou proche de la ville) ne sont pas nécessairement isolés depuis plus longtemps que des espaces en contexte rural, et des espaces connectés les uns des autres peuvent avoir été isolés par le passé (Ramalho & Hobbs 2012). Les formes et les tailles des habitats peuvent également avoir évolué de façon différente au cours du temps. Le contexte paysager passé peut également avoir une influence sur les communautés végétales actuelles, en raison notamment de leur exposition à des activités humaines et des usages différents (par exemple matrice agricole ou matrice urbaine).

Cette perspective temporelle aurait été un apport pertinent pour évaluer la façon dont les communautés végétales répondent aux transformations à l'échelle du paysage. Un certain nombre d'études souligne l'importance de considérer le paysage passé pour expliquer la distribution actuelle des espèces même si des résultats apparaissent parfois contrastés (Lindborg & Eriksson 2004 ; Cousins, Ohlson & Eriksson 2007 ; Krauss *et al.* 2010 ; Jamoneau *et al.* 2012 ; Adriaens, Honnay & Hermy 2006). Pour des espèces présentant des cycles de vie long (en particulier les espèces clonales) et/ou de faibles capacités de dispersion, ces observations ont amené au concept de dette d'extinction, qui correspond au temps nécessaire pour observer l'extinction d'une espèce suite à la modification de son habitat ou de son paysage environnant (Tilman *et al.* 1994 ; Vellend *et al.* 2006). Malgré tout, les espèces étudiées au sein de cette thèse ne présentent pas forcément les caractéristiques évoquées ci-dessus. Nous pouvons émettre l'hypothèse qu'elles répondent de façon rapide au changement de leur environnement. De même, on peut penser que les modifications induites par l'urbanisation perturbent plus fortement et de manière plus rapide les communautés végétales, par rapport à d'autres processus de fragmentation ou d'érosion d'habitats sur des temps longs. Il n'en demeure pas moins qu'évaluer cette potentielle réponse décalée des communautés aux modifications passées du paysage permettrait d'éclaircir certains résultats portant sur la dynamique des communautés herbacées. Il serait ainsi intéressant de prendre différents pas de temps permettant de préciser ce temps de réponse.

---

## 2. Apports des traits fonctionnels pour expliciter les mécanismes de filtres urbains : intérêts, limites et perspectives

---

### *2.1. L'importance des traits fonctionnels en lien avec les conditions écologiques des environnements urbains et de leurs degrés de perturbation*

La prise en compte des traits fonctionnels des espèces dans les analyses a permis de préciser certaines caractéristiques propres à l'environnement urbain pouvant être mis en relation avec leurs distributions. Cela est d'autant plus intéressant du fait que, ayant restreint notre échantillonnage de façon à conserver une forte homogénéité entre nos différents relevés, nous avons limité de fait les processus plus locaux conduisant également à des différences de traits fonctionnels (par exemple, la capacité à persister en condition de forte hydromorphie en prairie humide, ou à persister sous des modes de gestion plus intensifs).

Nos observations confirment l'importance du degré de perturbation d'une part, et des conditions écologiques particulières liées à l'environnement urbain d'autre part. En se basant sur les valeurs d'Ellenberg comme indicateur reflétant les conditions écologiques du milieu, nous avons conforté les résultats d'un certain nombre de travaux présentant les espèces ayant des affinités pour les milieux urbains comme plus basophiles, adaptées à des milieux plus secs et ensoleillés (Godefroid, Monbaliu & Koedam 2007 ; Vallet *et al.* 2010b ; Albrecht & Haider 2013 ; Williams, Hahs & Vesk 2015). Bien que les conditions réelles du milieu ont davantage été mises en évidence indépendamment des observations floristiques (Lovett, Weathers & Sobczak 2000 ; Kaye *et al.* 2006 ; Pouyat *et al.* 2007), ces résultats reflètent une certaine cohérence avec ces facteurs du milieu.

Deux autres conditions écologiques sont souvent exprimées à travers ces valeurs d'Ellenberg par des distributions en milieu urbain d'espèces présentant des affinités pour les milieux riches en nutriment (fertilité) et adaptées aux températures plus élevées. Par rapport à cette première condition, nos résultats n'indiquent pas de distribution des espèces liées à ce

facteur en particulier, bien que les résultats de l'article 4 montrent une distribution des espèces localement abondantes en relation avec ce facteur exclusivement. Deux hypothèses peuvent être exprimées ici. D'une part, les habitats herbacés comme ceux étudiés durant cette thèse, et à l'inverse d'autres habitats plus communément étudiés comme les boisements, peuvent subir des apports directs (prairies agricoles par exemple) mais également être en proie plus facilement à des enrichissements indirects en nutriments. Ces apports peuvent se faire sous la forme de lessivage des nutriments incorporés en zone rurale au sein de cultures, mais également à travers la déposition de particules azotées (notamment NOx) qui peut s'avérer particulièrement importante en bords de route (Forman & Alexander 1998 ; Forman *et al.* 2002 ; Truscott *et al.* 2005). En ce qui concerne la distribution des espèces adaptées aux températures plus élevées, nous avons considéré les périodes de floraison (début et longueur) comme indicatrices de ces températures. Les études se basant sur les valeurs d'Ellenberg de température ont démontré que les espèces distribuées en contexte urbain présentaient des valeurs plus élevées que celles distribuées en contexte rural, en raison notamment de l'îlot de chaleur urbain (Knapp *et al.* 2009 ; Schmidt, Poppendieck & Jensen 2014). Dans notre article 4, nous observons une relation négative entre le début de la période de floraison et le gradient urbain-rural (c'est-à-dire des espèces qui fleurissent tardivement en ville), contrairement à cette même hypothèse. A l'échelle de la communauté, nous pensons que d'autres causes interviennent dans ce processus d'assemblage. En particulier, l'environnement urbain apparaît peut-être davantage propice à l'établissement d'espèces méridionales (méditerranéennes dans notre cas) et exotiques, du fait, non pas qu'elles préfèrent les chaleurs plus élevées de la ville, mais qu'elles ne peuvent (ou du moins avec une probabilité moindre) persister sous les climats plus frais des environnements ruraux. Ces espèces qui remontent en latitude ne fleurissent peu ou pas en début de saison (espèces vernaies) en raison potentiellement de leur inaptitude à subir des conditions trop froides.

## ***2.2. Apport des mesures de traits fonctionnels in situ et perspectives de recherches sur l'influence de l'environnement urbain sur les traits fonctionnels des plantes***

En intégrant dans nos travaux des mesures de traits fonctionnels sur les espèces dominantes dans nos communautés prairiales, nous avons également mis en lumière l'intérêt de

prendre en compte la variabilité intra spécifique des traits fonctionnels dans des études en écologie urbaine. D'une part, nous avons ainsi pu montrer des co-variations positives entre variations inter- et intra-spécifiques pour la hauteur des plantes et la surface spécifique foliaire. Cette co-variation traduit le fait que les conditions particulières du milieu urbain tendent à exercer les mêmes pressions, que ce soit au niveau des communautés que celui des espèces les composant. L'environnement urbain pourrait donc tendre à sélectionner des espèces abondantes plus grandes, et à augmenter la taille des espèces de façon plus importante en ville qu'en milieu rural. D'autre part, la contribution de la variabilité intraspécifique sur la variabilité totale apparaît relativement forte au regard d'autres études. De précédentes études ont observé que la variabilité des traits sur des longs gradients (climatiques par exemple) est davantage influencée par les valeurs moyennes des traits (importance du turnover d'espèces), alors que les variations intra-spécifiques expliquent davantage cette variabilité sur des gradients courts (édaphiques par exemple) (Albert *et al.* 2011 ; Siefert, Fridley & Ritchie 2014).

Les résultats des récentes études portant sur les capacités adaptatives des populations confrontées aux environnements urbains offrent enfin des perspectives riches pour les travaux en écologie urbaine. La capacité d'« *adaptation* » au sens de McDonnell & Hahs (2015) commence à devenir assez documentée (Donihue & Lambert 2014 ; Johnson, Thompson & Saini 2015 ; Alberti 2015 ; Cheptou *et al.* 2017), pour les espèces animales, mais demeure relativement moins connue pour les espèces végétales (voir Cheptou *et al.* 2008 ; Yakub & Tiffin 2017). Cette capacité adaptative démontrée des plantes interroge sur les changements potentiels au niveau des communautés.

Comme évoqué par Donihue & Lambert (2014), le potentiel de réponses adaptatives des plantes en lien avec les modifications induites par l'urbanisation peut (ou doit) être testé selon un protocole en 3 étapes : identifier les variations phénotypiques de traits à travers des techniques de suivis en lien avec des contextes écologiques différents ; différencier les bases phénotypiques et génotypiques de ces variations à travers des expérimentations en jardin partagé (« *common garden* ») ou transplantation réciproque ; et identifier les processus écologiques sous-jacents à travers des manipulations expérimentales. Notre étude, se basant sur la première étape de ce protocole a mis en évidence à l'échelle des communautés, et pour presque l'ensemble des espèces composant ces communautés, des différences pour certains traits fonctionnels (phénologie, hauteur reproductive). Afin d'explorer plus en profondeur les mécanismes potentiels conduisant à ces différences le long du gradient d'urbanisation, un

protocole expérimental avait été mis en place sur les deux villes ciblées par cette étude (Nantes et Angers). Ce protocole a consisté en la mise en place, le suivi et la mesure de traits de vesce commune (*Vicia sativa*) et marguerite (*Leucanthemum vulgare*) semées dans des pots placés en terre à proximité des 23 stations suivies dans le cadre des mesures *in situ* (cf. article 5). Ce protocole n'a malheureusement pas pu être mené à son terme en raison des dégâts occasionnés par les herbivores présents à proximité des stations (limaces notamment). Cette manipulation plus expérimentale aurait permis d'évaluer si les variations établies au niveau des populations *in situ* reflétaient une adaptation immédiate et temporaire aux conditions locales, ou si ces variations ouvraient la voie à des réflexions plus avancées sur des potentiels mécanismes adaptatifs en contexte urbain. Dans l'optique de compléter ces questions, il serait ainsi intéressant de pouvoir mener d'autres expérimentations, notamment des transplantations réciproques entre diverses populations urbaines et rurales, afin d'évaluer à l'échelle des communautés, les potentiels adaptatifs de communautés en lien avec les conditions abiotiques et biotiques (Donihue & Lambert 2014).

### 3. Liens avec les enjeux appliqués de nature en ville

---

#### 3.1. Enjeux de patrimoine naturel en ville

Les travaux conduits dans cette thèse contribuent à montrer les intérêts écologiques et même naturalistes que peuvent présenter les milieux herbacés étudiés et ainsi renouveler le regard sur ces milieux ordinaires. Ces milieux apparaissent en effet relativement riches en espèces : 328 espèces inventoriées au sein de 648 quadrats, soit environ 1/6 de la biodiversité floristique actuelle de la région Pays de la Loire (ecalluna)<sup>17</sup>. En tenant compte, d'une part, de l'éloignement de nos zones d'études de milieux particuliers et riches en espèces (zones littorales, milieux calcaires), et, d'autre part, d'un choix rigoureux de nos stations dans l'objectif de focaliser sur un type d'habitat et diminuer les potentielles sources de variations au niveau local (humidité, pente, gestion, recouvrement, dominance, ...), notre étude montre réellement que la biodiversité n'est pas si ordinaire dans ces habitats ordinaires. Aucune espèce inventoriée n'apparaît

---

<sup>17</sup> <http://www.cbnbrest.fr/observatoire-plantes/cartes-de-repartition/ecalluna> (consulté le 15/10/2017)



cependant protégée en Pays de la Loire. Néanmoins certaines espèces inventoriées durant cette thèse apparaissent relativement rares à l'échelle régionale. C'est le cas par exemple de *Vicia bithynica* (L.) L. ou *Ophioglossum vulgatum* L. (*Liste rouge du massif armoricain – Ecalluna*), relevées depuis 2000 dans seulement 59 communes sur les quelques 1400 communes de la région (*Vicia bythinca* étant présent pour moitié dans des communes littorales, *Ophioglossum vulgatum* étant souvent présente dans le Bassin parisien) (ecalluna).

Mais les enjeux de nature en ville ne concernent pas seulement le naturaliste ou l'écologue. Les espaces à caractère naturel que tout citoyen croise dans son quotidien offrent également un cadre essentiel pour faire émerger une prise de conscience collective relative aux préoccupations de conservation d'une biodiversité qui peut être aussi ordinaire. Ces espaces peuvent faire l'objet d'une première expérience de nature pour certains, le lieu d'actions de sensibilisation ou d'éducation environnementale pour d'autres, parfois l'objet de mobilisation pour la conservation de certains espaces. Ces finalités peuvent ne pas être directement associées à des préoccupations liées à la biodiversité en elle-même, parfois pour d'autres valeurs culturelles, esthétiques ou sociales, mais elles participent constamment à sauvegarder une grande part de cette biodiversité ordinaire. Ces atteintes à cette biodiversité « de tous les jours » peuvent faire prendre conscience que les menaces écologiques ne concernent pas seulement des emblèmes de nature en lien avec des changements globaux.

Le développement des politiques urbaines en faveur de la biodiversité conduit actuellement à une multiplication de projets d'aménagement incluant la création ou le maintien d'espaces herbacés prairiaux. La mise en valeur de la biodiversité en ville ne demande pas forcément de chercher à introduire de nouvelles espèces pour ces espaces herbacés.

Nous avons également mis en évidence l'intérêt de dépasser les seuls inventaires d'espèces. Ceux-ci apportent un niveau de connaissance parfois considérables<sup>18</sup>, et permettent d'apporter des connaissances sur certains paramètres (diversité floristique d'une agglomération par exemple), mais également de renseigner sur la chorologie des espèces sur de larges échelles, comme par exemple l'expansion d'espèces méditerranéennes vers des régions plus septentrionales (Abadie 2008 ; Preston, Pearman, & Dines, 2002) ou la réduction des aires de répartition de certaines plantes typiques de certains habitats. La mise en évidence de déclin à

---

<sup>18</sup> L'atlas floristique de Maine-et-Loire compte à lui seul près de 650 000 observations actuelles ou anciennes sur plus 2200 taxons répertoriés au sein de 357 communes (Geslin *et al.* 2015)

grande échelle pour des espèces communes ne pourrait se faire par d'autres démarches (Smart *et al.* 2005). Les résultats des travaux présentés durant cette thèse apportent d'autres informations essentielles pour analyser et comprendre la dynamique des communautés végétales. Par exemple, l'article 1 évalue la distribution de 75 espèces prairiales communes au sein de bords de routes présents le long de gradients urbain-rural. Ces espèces sont présentes pour la majorité dans plus de 75 % des mailles de 10 km<sup>2</sup>, échelle sur laquelle se base les atlas floristiques régionaux (Dupont 1990 ; Geslin *et al.* 2015). L'analyse de ces distributions révèle que ces espèces présentent des distributions très contrastées en lien avec ce gradient, certaines espèces comme les principales espèces composant nos communautés prairiales (*Holcus lanatus* L., *Dactylis glomerata* L., *Vicia sativa* L., *Rumex acetosa* L., *Anthoxanthum odoratum* L.) montrent des probabilités d'occurrences diminuées par deux entre les contextes ruraux et urbains. Ces *patterns* ont pour conséquence une diminution de la richesse en espèces prairiales le long du gradient urbain-rural, quel que soit le type d'espace considéré (prairies, espaces verts ou bords de route). Les espèces ordinaires peuvent ainsi présenter des distributions contrastées, sans pour autant disparaître de ce territoire, de sorte que les méthodes classiques d'inventaire, qui ne prennent en compte que la présence des espèces dans une zone relativement grande (maille de quelques kilomètres de côté) ne détecteront pas de changement d'occurrence de ces espèces (Leon-Cortes, Cowley, & Thomas, 1999).

### ***3.2. La définition et l'intégration d'espèces indicatrices pour évaluer les milieux herbacés***

Les connaissances acquises sur l'écologie des milieux à caractère naturel en contexte urbain peuvent aussi aider à orienter des démarches de conservation de la biodiversité, mais il faut encore parvenir à préciser les outils pertinents et répondant à des besoins identifiés. Il est fréquemment demandé de pouvoir disposer de systèmes d'indicateurs écologiques, et les résultats obtenus dans ce travail pourraient être prolongés dans ce sens.

Le développement de ces méthodes d'évaluation en zone urbaine ou périurbaine demeure une préoccupation récente (Hermy et Cornelys 2000), en raison notamment du basculement relativement récent des questions relatives au maintien de la biodiversité en ville,

mais également parce que d'autres acteurs, ne disposant pas toujours de connaissances naturalistes et/ou écologiques, se retrouvent confrontés à mettre en place, gérer des espaces à caractère naturel, parfois avec des objectifs (affichés) de biodiversité. Ces indicateurs sont souvent en lien avec les pratiques de gestion, et permettent de renseigner de la dynamique de milieu selon le type de matériel utilisé ou la fréquence de gestion par exemple. C'est le cas des programmes « Florilèges-Prairies urbaines<sup>19</sup> » ou de « l'observatoire des pratiques de tonte et de fauche<sup>20</sup> » à destination des gestionnaires d'espaces verts urbains. On peut cependant imaginer dépasser l'échelle du site pour reconsidérer ces objectifs de « nature en ville » en intégrant la multitude d'espaces à caractère naturel dans ces réflexions. Il s'agit dès lors d'élargir le niveau de connaissance, non plus à la richesse d'un site, mais aux différents processus, dynamiques, fonctionnements écologiques inclus dans un territoire plus vaste, comme par exemple une agglomération. Ces objectifs de « nature en ville » impliquent pour ces acteurs de disposer d'outils leur permettant d'évaluer le niveau d'intégrité (naturalité) de leurs sites d'étude vis-à-vis des conditions urbaines.

Un indicateur écologique peut se définir comme « une mesure, généralement quantitative, qui peut être utilisée pour illustrer et faire connaître de façon simple des phénomènes complexes relatifs à la biodiversité, y compris des tendances et des progrès dans le temps » (IUCN 2014). La définition d'un indicateur, scientifiquement pertinent, doit cependant être simple, de façon à rester compréhensible et facilement mis en œuvre par des personnes non-écologues (Kohsaka *et al.* 2013). Un indicateur (le plus) couramment employé est la richesse ou diversité spécifique (Hermy and Cornelis 2004). Nous avons montré dans notre étude que les variations de richesses peuvent être minimes à l'échelle du paysage. Cette richesse (ou diversité) étant fortement en lien avec l'hétérogénéité des habitats présents dans un lieu, il apparaît moins opportun de considérer ces indices comme des indicateurs écologiques pertinents, dès lors que le but est d'avoir des connaissances sur un seul type d'habitat. Se placer à l'échelle d'une tache d'habitat (un espace vert, une prairie), ou d'un ensemble de taches d'un même habitat (réseau d'espaces verts à l'échelle d'une agglomération) peut s'avérer pertinent : les enjeux et politiques de gestion se définissent souvent à cette échelle. De même, et notre étude l'a démontré, la structure taxonomique et fonctionnelle des communautés peut révéler certains *patterns* alors que la richesse ne varie pas.

---

<sup>19</sup> [www.florileges.info/](http://www.florileges.info/)

<sup>20</sup> [www.plante-et-cite.fr](http://www.plante-et-cite.fr)

Un suivi de la réponse de la flore à l'urbanisation ne devrait pas se contenter d'utiliser des indicateurs globaux de diversités mais devrait prendre en compte l'identité des espèces (Godefroid et Koedam 2003) au moins à travers des groupes d'espèces à écologie contrastée. Pour être suffisamment pertinent, une espèce prise comme indicateur doit répondre à certaines spécificités : biologie et écologie connues, facilité d'identification, large distribution, sensibilité aux facteurs environnementaux étudiés ... (Dale et Beyeler 2001 ; Moffatt et McLachlan 2004 ; Bergeron et Pellerin 2014). Nous avons montré que certains taxons (ou groupe de taxons) peuvent refléter le changement global de la communauté vis-à-vis des perturbations induites par l'urbanisation. La mise en relation de ces taxons avec des traits fonctionnels peut s'avérer une voie prometteuse pour distinguer certains groupes fonctionnels (guildes) qui permettraient d'évaluer rapidement un site. Une ébauche de cette mise en relation est présente dans l'article 1, à travers la constitution de groupes émergents. Bien que cette méthode d'analyse fonctionnelle soit moins utilisée aujourd'hui en raison notamment de la multiplication d'autres méthodes d'analyses statistiques, il n'en demeure pas moins qu'elle permet d'évaluer d'une manière assez simple et réaliste les changements induits par l'environnement urbain.

Dans cet article, nous avons pu mettre en évidence que les 6 groupes émergents identifiés sont bien représentés au sein des milieux en contexte rural. En comparant avec les espèces à affinités plus urbaines, nous pouvons voir que certains groupes émergents disparaissent (notamment les groupes d'espèces pérennes, pollinisées par le vent et non anémochores) alors que certains groupes tendent à être favorisés (en particulier les espèces annuelles, zoochores et entomogames, produisant de nombreuses graines, mais également les espèces pérennes anémochores entomogames).

L'objectif premier de cet article n'était pas de définir des espèces indicatrices, mais bien de mettre en évidence la façon dont des espèces apparemment communes peuvent montrer des distributions contrastées. Cependant, et au vu des résultats présentés durant cette thèse, il apparaît clairement qu'elles peuvent justifier leur place dans la définition d'espèces indicatrices. Nous avons mis en évidence dans l'article 4, à travers la prise en compte plus spécifique des traits fonctionnels, les facteurs clés caractérisant l'influence urbaine, à savoir le degré de perturbation et les conditions écologiques. Ces résultats nous permettent à présent d'affiner cette démarche dans le choix des espèces et des traits pour une adéquation entre la répartition de différents groupes fonctionnels ainsi formés en tant qu'indicateurs d'urbanité ou de ruralité d'un site. L'apport de cette démarche apparaît double : une appropriation potentielle de la part des acteurs

du territoire urbain dont les objectifs de gestion, d'aménagement sont de prendre en compte cette biodiversité ordinaire ; mais également, elle permet de passer d'une approche fonctionnelle, scientifique, vers une approche opérationnelle, appliquée qui peut aboutir à une meilleure compréhension des services écosystémiques.

## 4. Conclusion

---

L'ensemble des résultats de cette thèse fait ressortir l'importance de ce facteur « urbain » à l'échelle des communautés végétales, même dans le cas des espaces herbacés extensifs et très ordinaires. Intégrer cet environnement urbain en écologie est nécessaire, autant parce qu'elle représente une opportunité pour étudier la structure et les fonctions des écosystèmes, mais également parce qu'elle apparaît comme une variable majeure dans la structuration des communautés. La place occupée par la ville est en pleine expansion, et cette croissance urbaine fait également prendre conscience de l'intérêt d'étudier et de comprendre ces relations entre biodiversité et environnement urbain, pour faire en sorte que ces relations soient prises en compte, intégrées au mieux dans le futur.

## Bibliographie générale

- Abadie, J.-C. (2008) La nature ordinaire face aux pressions humaines : le cas des plantes communes. Muséum national d'histoire naturelle.
- Adriaens, D., Honnay, O. & Hermy, M. (2006) No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biological Conservation*, 133, 212–224.
- Ahern, J. (2007) Green infrastructure for cities: the spatial dimension. *Cities of the Future: Towards Integrated Sustainable Water and Landscape Management*. IWA Publishing, p. Citeseer.
- Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G. & Violle, C. (2011) When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13, 217–225.
- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Douzet, R., Aubert, S. & Lavorel, S. (2010) A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24, 1192–1201.
- Alberti, M. (2015) Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 114–126.
- Alberti, M., Marzluff, J.M., Shulenberger, E., Bradley, G., Ryan, C. & Zumbrunnen, C. (2003) Integrating Humans into Ecology: Opportunities and Challenges for Studying Urban Ecosystems. *BioScience*, 53, 1169–1179.
- Albrecht, H. & Haider, S. (2013) Species diversity and life history traits in calcareous grasslands vary along an urbanization gradient. *Biodiversity and Conservation*, 22, 2243–2267.
- Allen, T. F. H., & Starr, T. B. (1982) Hierarchy: perspectives for ecological diversity. *Chicago UP*
- Aronson, M.F.J., Handel, S.N., Puma, I.P.L. & Clemants, S.E. (2015) Urbanization promotes non-native woody species and diverse plant assemblages in the New York metropolitan region. *Urban Ecosystems*, 18, 31–45.
- Aronson, M.F., Nilon, C.H., Lepczyk, C.A., Parker, T.S., Warren, P.S., Cilliers, S.S., Goddard, M.A., Hahs, A.K., Herzog, C., Katti, M. & others. (2016) Hierarchical filters determine community assembly of urban species pools. *Ecology*, 97, 2952–2963.
- Auestad, I., Rydgren, K. & Austad, I. (2011) Road verges: potential refuges for declining grassland species despite remnant vegetation dynamics. *Annales Botanici Fennici*, 48, 289–303.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143.
- Bastin, L. & Thomas, C.D. (1999) The distribution of plant species in urban vegetation fragments. *Landscape Ecology*, 14, 493–507.
- Bates, A.J., Sadler, J.P., Fairbrass, A.J., Falk, S.J., Hale, J.D. & Matthews, T.J. (2011) Changing Bee and Hoverfly Pollinator Assemblages along an Urban-Rural Gradient. *PLoS ONE*, 6, e23459.
- Bello, F. de, Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C.H., Boulangeat, I., Mazel, F. & Thuiller, W. (2013) Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography*, 36, 393–402.
- Bennett, A.F., Bennett, G., IUCN--The World Conservation Union & IUCN Forest Conservation Programme (eds). (2003) Linkages in the Landscape: The Role of Corridors and Connectivity in Wildlife Conservation. IUCN, Gland, Switzerland; Cambridge.

- Bergeron, A. & Pellerin, S. (2014) Pteridophytes as indicators of urban forest integrity. *Ecological Indicators*, 38, 40–49.
- Bernard, J. (2017) Signature Géographique et Météorologique Des Variations Spatiales et Temporelles de La Température de l'air Au Sein d'une Zone Urbaine. École Centrale Nantes.
- Bernard-verdier, Maud. (2012) Structure et Assemblage Des Communautés Végétales de Parcours Des Grands Causses.
- Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A. & Garnier, E. (2012) Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 100, 1422–1433.
- Blair, R.B. (2001) Birds and Butterflies Along Urban Gradients in Two Ecoregions of the United States: Is Urbanization Creating a Homogeneous Fauna? *Biotic Homogenization* (eds J.L. Lockwood & M.L. McKinney), pp. 33–56. Springer US.
- Bonthoux, S., Brun, M., Di Pietro, F., Greulich, S. & Bouché-Pillon, S. (2014) How can wastelands promote biodiversity in cities? A review. *Landscape and Urban Planning*, 132, 79–88.
- Boone, C.G., Cook, E., Hall, S.J., Nation, M.L., Grimm, N.B., Raish, C.B., Finch, D.M. & York, A.M. (2012) A comparative gradient approach as a tool for understanding and managing. *Urban Ecosystems*, 15, 795–807.
- Bossu, A., Marco, A., Manel, S. & Bertaudière-Montes, V. (2014) Effects of built landscape on taxonomic homogenization: Two case studies of private gardens in the French Mediterranean. *Landscape and Urban Planning*, 129, 12–21.
- Botzat, A., Fischer, L.K. & Kowarik, I. (2016) Unexploited opportunities in understanding liveable and biodiverse cities. A review on urban biodiversity perception and valuation. *Global Environmental Change*, 39, 220–233.
- Bouchet, D.C., Cheptou, P.-O. & Munoz, F. (2017) Mowing influences community-level variation in resource-use strategies and flowering phenology along an ecological succession on Mediterranean road slopes (ed G Overbeck). *Applied Vegetation Science*, 20, 376–387.
- Bousquet, T., Dortel, F., Quere, E., Geslin, J., Magnanon, S. & Brindejonc, O. (2015) Catalogue interrégional de la flore vasculaire des régions Basse-Normandie, Bretagne et Pays de la Loire.
- Boussard, H. & Baudry, J. (2014) Chloé212 : a software for landscape pattern analysis.
- Braun-Blanquet, J. (1932) Plant sociology. The study of plant communities. *Plant sociology. The study of plant communities*. First ed.
- Brice, M.-H., Pellerin, S. & Poulin, M. (2016) Environmental filtering and spatial processes in urban riparian forests. *Journal of Vegetation Science*, 27, 1023–1035.
- Brice, M.-H., Pellerin, S. & Poulin, M. (2017) Does urbanization lead to taxonomic and functional homogenization in riparian forests? *Diversity and Distributions*, 23, 828–840.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. (1977) Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58, 445–449.
- Brown, R.N. & Sawyer, C.D. (2012) Plant species diversity of highway roadsides in Southern New England. *Northeastern Naturalist*, 19, 25–42.
- Brückmann, S.V., Krauss, J. & Steffan-Dewenter, I. (2010) Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 47, 799–809.

- Brun, M. (2015) Biodiversité Végétale et Délaissés Dans l'aménagement Urbain-Contribution Potentielle Des Délaissés Urbains Aux Continuités Écologiques. Université de Tours.
- Brun, M., Di Pietro, F. & Bonthoux, S. (2017) Residents' perceptions and valuations of urban wastelands are influenced by vegetation structure. *Urban Forestry & Urban Greening*.
- Burel, F. & Baudry, J. (1999) *Landscape ecology : concepts, methods, and applications*. Éd. Tec & doc.
- Burton, M.L., Samuelson, L.J. & Mackenzie, M.D. (2009) Riparian woody plant traits across an urban-rural land use gradient and implications for watershed function with urbanization. *Landscape and Urban Planning*, 90, 42–55.
- Buyantuyev, A., Xu, P., Wu, J., Piao, S. & Wang, D. (2012) A Space-For-Time (SFT) Substitution Approach to Studying Historical Phenological Changes in Urban Environment. *PLoS ONE*, 7.
- Cadenasso, M.L. & Pickett, S.T. (2008) Urban principles for ecological landscape design and maintenance: scientific fundamentals. *Cities and the Environment (CATE)*, 1, 4.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T. & Schwarz, K. (2007) Spatial heterogeneity in urban ecosystems : reconceptualizing land cover and a framework for classification. *Front Ecol Environ*, 5, 80–88.
- Cadotte, M.W., Arnillas, C.A., Livingstone, S.W. & Yasui, S.-L.E. (2015) Predicting communities from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 510–511.
- Carreiro, M.M. & Tripler, C.E. (2005) Forest Remnants Along Urban-Rural Gradients: Examining Their Potential for Global Change Research. *Ecosystems*, 8, 568–582.
- Čeplová, N., Kalusová, V. & Lososová, Z. (2017) Effects of settlement size, urban heat island and habitat type on urban plant biodiversity. *Landscape and Urban Planning*, 159, 15–22.
- Chalmandrier, L., Münkemüller, T., Colace, M.-P., Renaud, J., Aubert, S., Carlson, B.Z., Clément, J.-C., Legay, N., Pellet, G., Saillard, A. & others. (2017) Spatial scale and intraspecific trait variability mediate assembly rules in alpine grasslands. *Journal of Ecology*, 105, 277–287.
- Chase, J.M. (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136, 489–498.
- Chase, J.M. (2014) Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, 25, 319–322.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press.
- Cheptou, P.-O., Carrue, O., Rouifed, S. & Cantarel, A. (2008) Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 3796–3799.
- Cheptou, P.-O., Hargreaves, A.L., Bonte, D. & Jacquemyn, H. (2017) Adaptation to fragmentation: evolutionary dynamics driven by human influences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, 20160037.
- Chocholoušková, Z. & Pyšek, P. (2003) Changes in composition and structure of urban flora over 120 years: a case study of the city of Plzeň. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 198, 366–376.
- Chaine, I. (2010) Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 3149–3160.
- Cilliers, S.S. & Bredenkamp, G.J. (2000) Vegetation of road verges on an urbanisation gradient in Potchefstroom, South Africa. *Landscape and Urban Planning*, 46, 217–239.



- Cilliers, S.S., Williams, N.S.G. & Barnard, F.J. (2008) Patterns of exotic plant invasions in fragmented urban and rural grasslands across continents. *Landscape Ecology*, 23, 1243–1256.
- Cingolani, A.M., Cabido, M., Gurvich, D.E., Renison, D. & Díaz, S. (2007) Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science*, 18, 911–920.
- Clanché, F. & Rascol, O. (2011) L'espace urbain augmente de 19% en une décennie. *Insee Première*.
- Clavel, J., Julliard, R. & Devictor, V. (2011) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 222–228.
- Cleland, E.E., Chiariello, N.R., Loarie, S.R., Mooney, H.A. & Field, C.B. (2006) Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 13740–13744.
- Clements, F.E. (1916) *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington.
- Clergeau, P. & Blanc, N. (2013) *Trames vertes urbaines*. Le Moniteur, Paris.
- Colin M Donihue, M.R.L. (2014) Adaptive evolution in urban ecosystems. *AMBIO A Journal of the Human Environment*.
- Collins, J.P., Kinzig, A., Grimm, N.B., Fagan, W.F., Hope, D., Wu, J. & Borer, E.T. (2000) A New Urban Ecology Modeling human communities as integral parts of ecosystems poses special problems for the development and testing of ecological theory. *American scientist*, 88, 416–425.
- Cornelis, J. & Hermy, M. (2004) Biodiversity relationships in urban and suburban parks in Flanders. *Landscape and Urban Planning*, 69, 385–401.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H. ter, Morgan, H.D., Heijden, M.G.A. van der, Pausas, J.G. & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335.
- Cornut, J. (1635) *Canadensium Plantarum Historia*. Le Moyne, Paris.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2010) A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. *Journal of Ecology*, 98, 814–821.
- Cousins, S.A.O. (2006) Plant species richness in midfield islets and road verges – The effect of landscape fragmentation. *Biological Conservation*, 127, 500–509.
- Cousins, S.A.O., Ohlson, H. & Eriksson, O. (2007) Effects of historical and present fragmentation on plant species diversity in semi-natural grasslands in Swedish rural landscapes. *Landscape Ecology*, 22, 723–730.
- Craine, J.M., Wolkovich, E.M., Gene Towne, E. & Kembel, S.W. (2012) Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *New Phytologist*, 193, 673–682.
- Curtis, J. T. (1959) *The vegetation of Wisconsin: an ordination of plant communities*. University of Wisconsin Press.
- Dale, V.H. & Beyeler, S.C. (2001) Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological indicators*, 1, 3–10.
- Dallimer, M., Tang, Z., Gaston, K.J. & Davies, Z.G. (2016) The extent of shifts in vegetation phenology between rural and urban areas within a human-dominated region. *Ecology and Evolution*, 6, 1942–1953.
- Damschen, E.I., Brudvig, L.A., Haddad, N.M., Levey, D.J., Orrock, J.L. & Tewksbury, J.J. (2008) The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes.

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105, 19078–19083.
- Daniel, H. & Lecamp, E. (2004) Distribution of three indigenous fern species along a rural–urban gradient in the city of Angers, France. *Urban Forestry & Urban Greening*, 3, 19–27.
- De Blois, S., Domon, G. & Bouchard, A. (2002) Landscape issues in plant ecology. *Ecography*, 25, 244–256.
- De Candolle, A. (1855) *Géographie Botanique Raisonnée: Ou, Exposition Des Faits Principaux et Des Lois Concernant La Distribution Géographique Des Plantes de l'époque Actuelle*. V. Masson.
- Del Tredici, P. (2010) Spontaneous Urban Vegetation: Reflections of Change in a Globalized World. *Nature and Culture*, 5.
- Deutschewitz, K., Lausch, A., Kühn, I. & Klotz, S. (2003) Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 299–311.
- Diamond, J. (1975) Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities*, 342–344.
- Doerr, V.A.J., Barrett, T. & Doerr, E.D. (2011) Connectivity, dispersal behaviour and conservation under climate change: a response to Hodgson et al. *Journal of Applied Ecology*, 48, 143–147.
- Dolédec, S., Chessel, D., Ter Braak, C.J.F. & Champely, S. (1996) Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, 3, 143–166.
- Dray, S. & Legendre, P. (2008) Testing the species traits–environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, 89, 3400–3412.
- Duncan, R.P., Clemants, S.E., Corlett, R.T., Hahs, A.K., McCarthy, M.A., McDonnell, M.J., Schwartz, M.W., Thompson, K., Vesik, P.A. & Williams, N.S.G. (2011) Plant traits and extinction in urban areas: a meta-analysis of 11 cities. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 509–519.
- Dupont, P. (1990) *Atlas Partiel de La Flore de France*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Elmore, A.J., Guinn, S.M., Minsley, B.J. & Richardson, A.D. (2012) Landscape controls on the timing of spring, autumn, and growing season length in mid-Atlantic forests. *Global Change Biology*, 18, 656–674.
- Endlicher, W. (ed). (2011) *Perspectives in Urban Ecology*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Esparrago, J. & Kricsfalussy, V. (2015) Traditional grassland management and surrounding land use drive the abundance of a prairie plant species in urban areas. *Landscape and Urban Planning*, 142, 1–6.
- Fahrig, L. (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515.
- Filibek, G., Petrella, P. & Cornelini, P. (2016) All ecosystems look messy, but some more so than others: A case-study on the management and acceptance of Mediterranean urban grasslands. *Urban Forestry & Urban Greening*, 15, 32–39.
- Fitter, A.H. & Fitter, R.S.R. (2002) Rapid Changes in Flowering Time in British Plants. *Science*, 296, 1689–1691.
- Forman, R.T.T. (2016) Urban ecology principles: are urban ecology and natural area ecology really different? *Landscape Ecology*, 31, 1653–1662.

- Forman, R.T.T. & Alexander, L.E. (1998) Roads and Their Major Ecological Effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 207–231.
- Forman, R.T.T., Sperling, D., Bissonette, J.A., Clevenger, A.P., Cutshall, C.D. & Dale, V.H. (2002) *Road Ecology: Science and Solutions*. Island Press.
- Fortel, L., Henry, M., Guilbaud, L., Guirao, A.L., Kuhlmann, M., Mouret, H., Rollin, O. & Vaissière, B.E. (2014) Decreasing Abundance, Increasing Diversity and Changing Structure of the Wild Bee Community (Hymenoptera: Anthophila) along an Urbanization Gradient. *PLoS ONE*, 9, e104679.
- Freckleton, R.P. & Watkinson, A.R. (2002) Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *Journal of Ecology*, 90, 419–434.
- Fukami, T. & Wardle, D.A. (2005) Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 2105–2115.
- Fuller, R.A., Irvine, K.N., Devine-Wright, P., Warren, P.H. & Gaston, K.J. (2007) Psychological benefits of greenspace increase with biodiversity. *Biology Letters*, 3, 390–394.
- Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelot, P., Ducout, B., Roumet, C. & Navas, M.-L. (2001) Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152, 69–83.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepš, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V.P., Quested, H., Quétier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J.-P., Thébaud, A., Vile, D. & Zarovali, M.P. (2007) Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany*, 99, 967–985.
- Garnier, E. & Navas, M.-L. (2012) A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32, 365–399.
- Garnier, E. & Navas, M.-L. (2013) *Diversité fonctionnelle des plantes*. De Boeck, Bruxelles.
- Gaston, K.J. (2011) Common Ecology. *BioScience*, 61, 354–362.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M., Greenwood, J.J.D., Gregory, R.D., Quinn, R.M. & Lawton, J.H. (2000) Abundance–occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology*, 37, 39–59.
- Gaston, K.J. & Fuller, R.A. (2008) Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 14–19.
- Gaujour, E., Amiaud, B., Mignolet, C. & Plantureux, S. (2011) Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32, 133–160.
- Geslin, J., Lacroix, P., Bail, J.L. & Guyader, D. (2015) *Atlas de la flore de Maine-et-Loire : flore vasculaire*. Naturalia Publications.
- Gillet, F. (2000) *La phytosociologie synusiale intégrée Guide méthodologique*. Université de Neuchâtel, Institut de Botanique, Doc Labo Ecol Vég, 1.
- gleason. (1926) the individualistic concept of the plant association. URL <http://www.unc.edu/courses/2006spring/geog/144/001/www/readings/gleason.pdf> [accessed 29 July 2015]

- Goddard, M.A., Dougill, A.J. & Benton, T.G. (2010) Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 90–98.
- Godefroid, S. & Koedam, N. (2003) Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city–forest ecotone. *Landscape and Urban Planning*, 65, 169–185.
- Godefroid, S. & Koedam, N. (2007) Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecology*, 22, 1227–1239.
- Godefroid, S., Monbaliu, D. & Koedam, N. (2007) The role of soil and microclimatic variables in the distribution patterns of urban wasteland flora in Brussels, Belgium. *Landscape and Urban Planning*, 80, 45–55.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K. & Zobel, M. (2012) Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87, 111–127.
- Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. (1988) *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species.* , ix + 742 pp.
- Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski, N.E., Redman, C.L., Wu, J., Bai, X. & Briggs, J.M. (2008) Global Change and the Ecology of Cities. *Science*, 319, 756–760.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147–186.
- Hahs, A.K. & McDonnell, M.J. (2006) Selecting independent measures to quantify Melbourne’s urban–rural gradient. *Landscape and Urban Planning*, 78, 435–448.
- Hahs, A.K. & McDonnell, M.J. (2007) Composition of the plant community in remnant patches of grassy woodland along an urban–rural gradient in Melbourne, Australia. *Urban Ecosystems*, 10, 355–377.
- Hansen, A.J., Knight, R.L., Marzluff, J.M., Powell, S., Brown, K., Gude, P.H. & Jones, K. (2005) EFFECTS OF EXURBAN DEVELOPMENT ON BIODIVERSITY: PATTERNS, MECHANISMS, AND RESEARCH NEEDS. *Ecological Applications*, 15, 1893–1905.
- Hanski, I. (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press.
- Hejkal, J., Buttschardt, T.K. & Klaus, V.H. (2017) Connectivity of public urban grasslands: implications for grassland conservation and restoration in cities. *Urban Ecosystems*, 20, 511–519.
- Hepper, F.N. (2003) Phenological records of English garden plants in Leeds (Yorkshire) and Richmond (Surrey) from 1946 to 2002. An analysis relating to global warming. *Biodiversity & Conservation*, 12, 2503–2520.
- Hill, M.O. (ed). (1999) *Ellenberg’s Indicator Values for British Plants*. Center for Ecology and Hydrology, Natural Environment research Council, Abbots Ripton, Huntingdon.
- Hill, M.O., Roy, D.B. & Thompson, K. (2002) Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology*, 39, 708–720.
- Honnay, O., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Bossuyt, B. & Hermy, M. (2002) Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters*, 5, 525–530.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. (2005) Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.

- Huang, L., Chen, H., Ren, H., Wang, J. & Guo, Q. (2013) Effect of urbanization on the structure and functional traits of remnant subtropical evergreen broad-leaved forests in South China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 185, 5003–5018.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of species abundance and diversity*. Princeton University Press, Princeton, NJ. Hubbell, SP (2004) *Quarterly Review of Biology*, 79, 96–97.
- Ichter, J., Evans, D., Richard, D., Poncet, L., Spyropoulou, R., Pereira Martins, I., European Environment Agency & Museum national d'Histoire naturelle (MNHN). (2015) *Terrestrial Habitat Mapping in Europe: An Overview*. Publications Office, Luxembourg.
- Inger, R., Gregory, R., Duffy, J.P., Stott, I., Voříšek, P. & Gaston, K.J. (2015) Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising. *Ecology Letters*, 18, 28–36.
- INSEE. (2010) *En Pays de La Loire, La Ville Déborde de plus En plus Sur La Campagne*. INSEE.
- Irl, S.D.H., Steinbauer, M.J., Epperlein, L., Harter, D.E.V., Jentsch, A., Pätz, S., Wohlfart, C. & Beierkuhnlein, C. (2014) The Hitchhiker's guide to island endemism: biodiversity and endemic perennial plant species in roadside and surrounding vegetation. *Biodiversity and Conservation*, 23, 2273–2287.
- Jacquemyn, H., Butaye, J. & Hermy, M. (2003) Influence of environmental and spatial variables on regional distribution of forest plant species in a fragmented and changing landscape. *Ecography*, 26, 768–776.
- Jamoneau, A., Chabrierie, O., Closset-Kopp, D. & Decocq, G. (2012) Fragmentation alters beta-diversity patterns of habitat specialists within forest metacommunities. *Ecography*, 35, 124–133.
- Jamoneau, A., Sonnier, G., Chabrierie, O., Closset-Kopp, D., Saguez, R., Gallet-Moron, E. & Decocq, G. (2011) Drivers of plant species assemblages in forest patches among contrasted dynamic agricultural landscapes. *Journal of Ecology*, 99, 1152–1161.
- Jochner, S., Alves-Eigenheer, M., Menzel, A. & Morellato, L.P.C. (2013a) Using phenology to assess urban heat islands in tropical and temperate regions. *International Journal of Climatology*, 33, 3141–3151.
- Jochner, S., Caffarra, A. & Menzel, A. (2013b) Can spatial data substitute temporal data in phenological modelling? A survey using birch flowering. *Tree Physiology*, tpt079.
- Jochner, S. & Menzel, A. (2015) Urban phenological studies – Past, present, future. *Environmental Pollution*, 203, 250–261.
- Johnson, M.T.J., Thompson, K.A. & Saini, H.S. (2015) Plant evolution in the urban jungle. *American Journal of Botany*, 102, 1951–1953.
- Joly, M., Bertrand, P., Gbangou, R.Y., White, M.-C., Dubé, J. & Lavoie, C. (2011) Paving the Way for Invasive Species: Road Type and the Spread of Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Environmental Management*, 48, 514–522.
- Jongman, R.H.G., Külvik, M. & Kristiansen, I. (2004) European ecological networks and greenways. *Landscape and Urban Planning*, 68, 305–319.
- Jorgensen, A. & Tylecote, M. (2007) Ambivalent landscapes—wilderness in the urban interstices. *Landscape Research*, 32, 443–462.
- Julve, P. (2015) *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France, version 2015*.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134–1140.

- Kalwij, J.M., Milton, S.J. & McGeoch, M.A. (2008) Road verges as invasion corridors? A spatial hierarchical test in an arid ecosystem. *Landscape Ecology*, 23, 439–451.
- Kaye, J.P., Groffman, P.M., Grimm, N.B., Baker, L.A. & Pouyat, R.V. (2006) A distinct urban biogeochemistry? *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 192–199.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164.
- Kichenin, E., Wardle, D.A., Peltzer, D.A., Morse, C.W. & Freschet, G.T. (2013) Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional Ecology*, 27, 1254–1261.
- Kindlmann, P. & Burel, F. (2008) Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology*.
- Kleyer, M., Bekker, R. m., Knevel, I. c., Bakker, J. p., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J. m., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G. m., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J. g., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W. a., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H. j., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J. h. c., Eriksson, O., Garnier, E. & Peco, B. (2008) The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96, 1266–1274.
- Klotz, S. (1990) Species/area and species/inhabitants relations in European cities. *Urban ecology: plants and plant communities in urban environment*. SPB Academic Publishing, The Hague, 99–103.
- Klotz, S., Kuhn, I. & Durka, W. (2002) BiolFlor – Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. URL <http://www2.ufz.de/biolflor/index.jsp> [accessed 1 September 2015]
- Knapp, S., Dinsmore, L., Fissore, C., Hobbie, S.E., Jakobsdottir, I., Kattge, J., King, J.Y., Klotz, S., McFadden, J.P. & Cavender-Bares, J. (2012) Phylogenetic and functional characteristics of household yard floras and their changes along an urbanization gradient. *Ecology*, 93, S83–S98.
- Knapp, S., Kühn, I., Bakker, J.P., Kleyer, M., Klotz, S., Ozinga, W.A., Poschlod, P., Thompson, K., Thuiller, W. & Römermann, C. (2009) How species traits and affinity to urban land use control large-scale species frequency. *Diversity and Distributions*, 15, 533–546.
- Knapp, S., Kühn, I., Stolle, J. & Klotz, S. (2010) Changes in the functional composition of a Central European urban flora over three centuries. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12, 235–244.
- Knapp, S., Kühn, I., Wittig, R., Ozinga, W.A., Poschlod, P. & Klotz, S. (2008) Urbanization causes shifts in species' trait state frequencies. *Preslia*, 80, 375–388.
- Kohsaka, R., Pereira, H.M., Elmqvist, T., Chan, L., Moreno-Peñaranda, R., Morimoto, Y., Inoue, T., Iwata, M., Nishi, M., da Luz Mathias, M., Cruz, C.S., Cabral, M., Brunfeldt, M., Parkkinen, A., Niemelä, J., Kulkarni-Kawli, Y. & Pearsell, G. (2013) Indicators for Management of Urban Biodiversity and Ecosystem Services: City Biodiversity Index. *Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities* (eds T. Elmqvist, M. Fragkias, J. Goodness, B. Güneralp, P.J. Marcotullio, R.I. McDonald, S. Parnell, M. Schewenius, M. Sendstad, K.C. Seto & C. Wilkinson), pp. 699–718. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Kolb, A. & Diekmann, M. (2005) Effects of Life-History Traits on Responses of Plant Species to Forest Fragmentation. *Conservation Biology*, 19, 929–938.
- Kowarik, I. (1990) Some response of flora and vegetation to urbanization in central Europe. *Urban ecology*, 45–74.

- Kowarik, I. (2005) Wild Urban Woodlands: Towards a Conceptual Framework. Wild Urban Woodlands (eds I. Kowarik & S. Körner), pp. 1–32. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg.
- Kowarik, I. (2011) Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environmental Pollution*, 159, 1974–1983.
- Kowarik, I. (2017) Urban wilderness: Supply, demand, and access. *Urban Forestry & Urban Greening*.
- Kowarik, I. & others. (1995) Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. *Plant invasions: general aspects and special problems*, 15–38.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M. & Steffan-Dewenter, I. (2010) Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels: Immediate and time-delayed biodiversity loss. *Ecology Letters*, 13, 597–605.
- Krauss, J., Klein, A.-M., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2004) Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiversity & Conservation*, 13, 1427–1439.
- Kuhn, I., Brandl, R. & Klotz, S. (2004) The flora of German cities is naturally species rich. *EVOLUTIONARY ECOLOGY RESEARCH.*, 6, 749–764.
- Kühn, I. & Klotz, S. (2006) Urbanization and homogenization – Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation*, 127, 292–300.
- Kumordzi, B.B., Wardle, D.A. & Freschet, G.T. (2015) Plant assemblages do not respond homogeneously to local variation in environmental conditions: functional responses differ with species identity and abundance. *Journal of Vegetation Science*, 26, 32–45.
- La Sorte, F.A., Aronson, M.F.J., Williams, N.S.G., Celesti-Grapow, L., Cilliers, S., Clarkson, B.D., Dolan, R.W., Hipp, A., Klotz, S., Kühn, I., Pyšek, P., Siebert, S. & Winter, M. (2014) Beta diversity of urban floras among European and non-European cities. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 769–779.
- Lafage, D., Maugenest, S., Bouzillé, J.-B. & Pétilion, J. (2015) Disentangling the influence of local and landscape factors on alpha and beta diversities: opposite response of plants and ground-dwelling arthropods in wet meadows. *Ecological Research*, 30, 1025–1035.
- Laille, P., Provendier, D., Colson, F. & Salanié, J. (2013) Les bienfaits du végétal en ville. Synthèse des travaux scientifiques et méthode d'analyse, Angers, Plante & Cité.
- Lajoie, G. & Vellend, M. (2015) Understanding context dependence in the contribution of intraspecific variation to community trait–environment matching. *Ecology*, 96, 2912–2922.
- Landsberg, H.E. (1981) *The Urban Climate*. Academic Press.
- LaPoint, S., Balkenhol, N., Hale, J., Sadler, J. & van der Ree, R. (2015) Ecological connectivity research in urban areas. *Functional Ecology*, 29, 868–878.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Lefcheck, J.S., Bastazini, V.A.G. & Griffin, J.N. (2015) Choosing and using multiple traits in functional diversity research. *Environmental Conservation*, 42, 104–107.
- Legendre, P. (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1324–1334.
- Legendre, P. & De Cáceres, M. (2013) Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning (ed H Morlon). *Ecology Letters*, 16, 951–963.

- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- León-Cortés, J.L., Cowley, M.J. & Thomas, C.D. (1999) Detecting decline in a formerly widespread species: how common is the common blue butterfly *Polyommatus icarus*? *Ecography*, 22, 643–650.
- Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P. & Doležal, J. (2011) Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34, 856–863.
- Levins, R. (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *American Entomologist*, 15, 237–240.
- Lin, B.B. & Fuller, R.A. (2013) FORUM: Sharing or sparing? How should we grow the world's cities? *Journal of Applied Ecology*, 50, 1161–1168.
- Lindborg, R., Helm, A., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Kühn, I., Pykälä, J. & Pärtel, M. (2012) Effect of habitat area and isolation on plant trait distribution in European forests and grasslands. *Ecography*, 35, 356–363.
- Lizet, B., Wolf, A.-E. & Celecia, J. (1999) Sauvages dans la ville: de l'inventaire naturaliste à l'écologie urbaine : hommage à Paul Jovet, 1896-1991. Publications scientifiques du Muséum, Paris.
- Loram, A., Thompson, K., Warren, P.H. & Gaston, K.J. (2008) Urban domestic gardens (XII): The richness and composition of the flora in five UK cities. *Journal of Vegetation Science*, 19, 321–330.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107, 433–438.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Danihelka, J., Tichý, L. & Ricotta, C. (2016) Biotic homogenization of urban floras by alien species: the role of species turnover and richness differences. *Journal of Vegetation Science*, 27, 452–459.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Tichý, L., Danihelka, J., Fajmon, K., Hájek, O., Kintrová, K., Láníková, D., Otýpková, Z. & Řehořek, V. (2012) Biotic homogenization of Central European urban floras depends on residence time of alien species and habitat types. *Biological Conservation*, 145, 179–184.
- Lososová, Z., Horsák, M., Chytrý, M., Čejka, T., Danihelka, J., Fajmon, K., Hájek, O., Juříčková, L., Kintrová, K., Láníková, D., Otýpková, Z., Řehořek, V. & Tichý, L. (2011) Diversity of Central European urban biota: effects of human-made habitat types on plants and land snails. *Journal of Biogeography*, 38, 1152–1163.
- Lovett, G.M., Weathers, K.C. & Sobczak, W.V. (2000) Nitrogen saturation and retention in forested watersheds of the Catskill Mountains, New York. *Ecological Applications*, 10, 73–84.
- Luck, M. & Wu, J. (2002) A gradient analysis of urban landscape pattern: a case study from the Phoenix metropolitan region, Arizona, USA. *Landscape Ecology*, 17, 327–339.
- van der Maarel, E. (2005) Vegetation ecology—an overview. *Vegetation ecology*, 1–51.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1964) Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 51, 1207–1210.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, 373–387.



- MacGregor-Fors, I., Escobar, F., Rueda-Hernández, R., Avendaño-Reyes, S., Baena, M.L., Bandala, V.M., Chacón-Zapata, S., Guillén-Servent, A., González-García, F., Lorea-Hernández, F., Montes de Oca, E., Montoya, L., Pineda, E., Ramírez-Restrepo, L., Rivera-García, E. & Utrera-Barrillas, E. (2016) City “Green” Contributions: The Role of Urban Greenspaces as Reservoirs for Biodiversity. *Forests*, 7, 146.
- Madre, F., Vergnes, A., Machon, N. & Clergeau, P. (2014) Green roofs as habitats for wild plant species in urban landscapes: First insights from a large-scale sampling. *Landscape and Urban Planning*, 122, 100–107.
- Maes, J., Barbosa, A., Baranzelli, C., Zulian, G., Silva, F.B. e, Vandecasteele, I., Hiederer, R., Liqueste, C., Paracchini, M.L., Mubareka, S., Jacobs-Crisioni, C., Castillo, C.P. & Laval, C. (2014) More green infrastructure is required to maintain ecosystem services under current trends in land-use change in Europe. *Landscape Ecology*, 30, 517–534.
- Marchetti, M.P., Lockwood, J.L. & Light, T. (2006) Effects of urbanization on California’s fish diversity: Differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation*, 127, 310–318.
- Marco, A., Dutoit, T., Deschamps-Cottin, M., Mauffrey, J.-F., Vennetier, M. & Bertaudière-Montes, V. (2008) Gardens in urbanizing rural areas reveal an unexpected floral diversity related to housing density. *Comptes Rendus Biologies*, 331, 452–465.
- Mariotte, P. (2014) Do subordinate species punch above their weight? Evidence from above- and below-ground. *New Phytologist*, 203, 16–21.
- Mason, N.W.H. & de Bello, F. (2013) Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science*, 24, 777–780.
- Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. & Dray, S. (2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients (ed M Zobel). *Journal of Vegetation Science*, 24, 794–806.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.
- Maurer, U., Peschel, T. & Schmitz, S. (2000) The flora of selected urban land-use types in Berlin and Potsdam with regard to nature conservation in cities. *Landscape and Urban Planning*, 46, 209–215.
- McDonnell, M.J. & Hahs, A.K. (2008) The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: current status and future directions. *Landscape Ecology*, 23, 1143–1155.
- McDonnell, M.J. & Hahs, A.K. (2013) The future of urban biodiversity research: Moving beyond the ‘low-hanging fruit.’ *Urban Ecosystems*, 16, 397–409.
- McDonnell, M.J. & Hahs, A.K. (2015) Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 261–280.
- McDonnell, M.J., Hahs, A.K. & Breuste, J.H. (eds). (2009) *Ecology of Cities and Towns: A Comparative Approach*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McDonnell, M.J. & Pickett, S.T.A. (1990) Ecosystem Structure and Function along Urban-Rural Gradients: An Unexploited Opportunity for Ecology. *Ecology*, 71, 1232.
- McDonnell, M.J., Pickett, S.T.A., Groffman, P., Bohlen, P., Pouyat, R.V., Zipperer, W.C., Parmelee, R.W., Carreiro, M.M. & Medley, K. (1997) Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. *Urban Ecosystems*, 1, 21–36.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.

- McKinney, M.L. (2002) Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience*, 52, 883–890.
- McKinney, M.L. (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127, 247–260.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 450–453.
- Meier, U., Bleiholder, H., Buhr, L., Feller, C., Hack, H., Heß, M., Lancashire, P.D., Schnock, U., Stauss, R., Van Den Boom, T. & others. (2009) The BBCH system to coding the phenological growth stages of plants—history and publications. *Journal für Kulturpflanzen*, 61, 41–52.
- Messier, J., McGill, B.J. & Lechowicz, M.J. (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13, 838–848.
- Millennium Ecosystem Assessment (Program) (ed). (2005) *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Miller, J.R. & Hobbs, R.J. (2002) Conservation where people live and work. *Conservation biology*, 16, 330–337.
- Miller-Rushing, A.J., Inouye, D.W. & Primack, R.B. (2008) How well do first flowering dates measure plant responses to climate change? The effects of population size and sampling frequency. *Journal of Ecology*, 96, 1289–1296.
- Mimet, A., Pellissier, V., Quénol, H., Aguejidad, R., Dubreuil, V. & Rozé, F. (2009) Urbanisation induces early flowering: evidence from *Platanus acerifolia* and *Prunus cerasus*. *International Journal of Biometeorology*, 53, 287–298.
- Moffatt, S. & McLachlan, S. (2004) Understorey indicators of disturbance for riparian forests along an urban–rural gradient in Manitoba. *Ecological Indicators*, 4, 1–16.
- Moilanen, A. & Nieminen, M. (2002) Simple Connectivity Measures in Spatial Ecology. *Ecology*, 83, 1131–1145.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Bellwood, D.R. (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 167–177.
- Mouquet, N. & Loreau, M. (2003) Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist*, 162, 544–557.
- Muratet, A., Lehane, F., Turcati, L., Vergin, A., Cudennec, N. & Duron, Q. (2015) *La Clé Des Prairies: Flore Des Prairies Urbaines de La Moitié Nord de La France*. Natureparif.
- Muratet, A., Lorrillière, R., Clergeau, P. & Fontaine, C. (2013) Evaluation of landscape connectivity at community level using satellite-derived NDVI. *Landscape Ecology*, 28, 95–105.
- Muratet, A., Machon, N., Jiguet, F., Moret, J. & Porcher, E. (2007) The Role of Urban Structures in the Distribution of Wasteland Flora in the Greater Paris Area, France. *Ecosystems*, 10, 661–671.
- Murphy, H.T. & Lovett-Doust, J. (2004) Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? *Oikos*, 105, 3–14.
- Neil, K. & Wu, J. (2006) Effects of urbanization on plant flowering phenology: A review. *Urban Ecosystems*, 9, 243–257.
- Nielsen, A.B., Bosch, M. van den, Maruthaveeran, S. & Bosch, C.K. van den. (2014) Species richness in urban parks and its drivers: A review of empirical evidence. *Urban Ecosystems*, 17, 305–327.
- Niemelä, J. (1999) Ecology and urban planning. *Biodiversity & Conservation*, 8, 119–131.
- Niemelä, J. & Kotze, D.J. (2009) Carabid beetle assemblages along urban to rural gradients: A review. *Landscape and Urban Planning*, 92, 65–71.

- Nylander, M. (1866) Les lichens du Jardin du Luxembourg. *Bulletin de la Société botanique de France*, 13, 364–371.
- Oke, T.R. (1987) *Boundary Layer Climates*. Methuen.
- Olden, J.D., LeRoy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 18–24.
- Olden, J.D. & Poff, N.L. (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, 162, 442–460.
- Olden, J.D. & Rooney, T.P. (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 113–120.
- Palma, E., Catford, J.A., Corlett, R.T., Duncan, R.P., Hahs, A.K., McCarthy, M.A., McDonnell, M.J., Thompson, K., Williams, N.S.G. & Vesk, P.A. (2017) Functional trait changes in the floras of 11 cities across the globe in response to urbanization. *Ecography*, 40, 875–886.
- Panaroli, A. (1643) *Plantarum Amphitheatralium Catalogus*.
- Pasher, J., Mitchell, S.W., King, D.J., Fahrig, L., Smith, A.C. & Lindsay, K.E. (2013) Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landscape Ecology*, 28, 371–383.
- Pautasso, M. (2007) Scale dependence of the correlation between human population presence and vertebrate and plant species richness. *Ecology Letters*, 10, 16–24.
- Penone, C., Machon, N., Julliard, R. & Le Viol, I. (2012) Do railway edges provide functional connectivity for plant communities in an urban context? *Biological Conservation*, 148, 126–133.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402–411.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9, 741–758.
- Pickett, S.T.A. & Cadenasso, M.L. (1995) Landscape Ecology: Spatial Heterogeneity in Ecological Systems. *Science*, 269, 331–334.
- Pickett, S.T.A. & Cadenasso, M.L. (2017) How many principles of urban ecology are there? *Landscape Ecology*, 1–7.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., Childers, D.L., McDonnell, M.J. & Zhou, W. (2016) Evolution and future of urban ecological science: ecology in , of , and for the city. *Ecosystem Health and Sustainability*, 2, e01229.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., Grove, J.M., Boone, C.G., Groffman, P.M., Irwin, E., Kaushal, S.S., Marshall, V., McGrath, B.P., Nilon, C.H., Pouyat, R.V., Szlavecz, K., Troy, A. & Warren, P. (2011) Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental Management*, 92, 331–362.
- Pickett, S.T., Cadenasso, M.L., Grove, J.M., Nilon, C.H., Pouyat, R.V., Zipperer, W.C. & Costanza, R. (2008) Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. *Urban Ecology*, pp. 99–122. Springer.
- Piessens, K., Honnay, O., Nackaerts, K. & Hermy, M. (2004) Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue-effect? *Journal of Biogeography*, 31, 1683–1692.
- Politi Bertoncini, A., Machon, N., Pavoine, S. & Muratet, A. (2012) Local gardening practices shape urban lawn floristic communities. *Landscape and Urban Planning*, 105, 53–61.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565–588.

- Pouyat, R.V., Yesilonis, I.D., Russell-Anelli, J. & Neerchal, N.K. (2007) Soil Chemical and Physical Properties That Differentiate Urban Land-Use and Cover Types. *Soil Science Society of America Journal*, 71, 1010.
- Preston, C.D., Pearman, D., Dines, T.D. & others. (2002) *New Atlas of the British & Irish Flora*. Oxford University Press.
- Primack, D., Imbres, C., Primack, R.B., Miller-Rushing, A.J. & Tredici, P.D. (2004) Herbarium specimens demonstrate earlier flowering times in response to warming in Boston. *American Journal of Botany*, 91, 1260–1264.
- Pulliam, H.R. (1988) Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132, 652–661.
- Pyšek, P. (1998) Alien and native species in Central European urban floras: a quantitative comparison. *Journal of Biogeography*, 25, 155–163.
- Pyšek, P. & Richardson, D.M. (2010) Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health. *Annual Review of Environment and Resources*, 35, 25–55.
- Qian, H. & Guo, Q. (2010) Linking biotic homogenization to habitat type, invasiveness and growth form of naturalized alien plants in North America: Biotic homogenization of vascular floras. *Diversity and Distributions*, 16, 119–125.
- Ramalho, C.E. & Hobbs, R.J. (2012) Time for a change: dynamic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 179–188.
- Ranta, P., Kesulahti, J., Tanskanen, A., Viljanen, V. & Virtanen, T. (2015) Roadside and riverside green – urban corridors in the city of Vantaa, Finland. *Urban Ecosystems*, 18, 341–354.
- Reitalu, T., Purschke, O., Johansson, L.J., Hall, K., Sykes, M.T. & Prentice, H.C. (2012) Responses of grassland species richness to local and landscape factors depend on spatial scale and habitat specialization. *Journal of Vegetation Science*, 23, 41–51.
- Ricketts, T.H. (2001) The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist*, 158, 87–99.
- Ricotta, C., La Sorte, F.A., Pyšek, P., Rapson, G.L., Celesti-Grapow, L. & Thompson, K. (2012) Phylogenetic beta diversity of native and alien species in European urban floras. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 751–759.
- Roetzer, T., Wittenzeller, M., Haeckel, H. & Nekovar, J. (2000) Phenology in central Europe – differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas. *International Journal of Biometeorology*, 44, 60–66.
- Rooney, T., Olden, J., Leach, M. & Rogers, D. (2007) Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation*, 134, 447–450.
- Rosenfeld, J.S. (2002) Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98, 156–162.
- Rudolph, M., Velbert, F., Schwenzfeier, S., Kleinebecker, T. & Klaus, V.H. (2017) Patterns and potentials of plant species richness in high- and low-maintenance urban grasslands. *Applied Vegetation Science*, 20, 18–27.
- Rupprecht, C.D.D. & Byrne, J.A. (2014) Informal Urban Green-Space: Comparison of Quantity and Characteristics in Brisbane, Australia and Sapporo, Japan (ed F Moreira). *PLoS ONE*, 9, e99784.
- Rupprecht, C.D.D., Byrne, J.A., Garden, J.G. & Hero, J.-M. (2015) Informal urban green space: A trilingual systematic review of its role for biodiversity and trends in the literature. *Urban Forestry & Urban Greening*, 14, 883–908.
- Sadler, J.P., Small, E.C., Fiszpan, H., Telfer, M.G. & Niemelä, J. (2006) Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban–rural gradient using woodland carabid assemblages. *Journal of Biogeography*, 33, 1126–1138.

- Sainteny, G. (2008) L'étalement urbain. *Annales des Mines-Responsabilité et environnement*, pp. 7–15. ESKA.
- Salisbury, E.J. (1943) The flora of bombed areas. *Nature*, 151, 462–466.
- Schleicher, A., Biedermann, R. & Kleyer, M. (2011) Dispersal traits determine plant response to habitat connectivity in an urban landscape. *Landscape Ecology*, 26, 529–540.
- Schmidt, K.J., Poppendieck, H.-H. & Jensen, K. (2014) Effects of urban structure on plant species richness in a large European city. *Urban Ecosystems*, 17, 427–444.
- Schwartz, M.D. & Reiter, B.E. (2000) Changes in North American spring. *International Journal of Climatology*, 20, 929–932.
- Schwoertzig, E., Ertlen, D. & Trémolières, M. (2016) Are plant communities mainly determined by anthropogenic land cover along urban riparian corridors? *Urban Ecosystems*, 19, 1767–1786.
- Seress, G., Lipovits, Á., Bókony, V. & Czúni, L. (2014) Quantifying the urban gradient: A practical method for broad measurements. *Landscape and Urban Planning*, 131, 42–50.
- Seto, K.C., Güneralp, B. & Hutyrá, L.R. (2012) Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 16083–16088.
- Shmida, A. & Wilson, M.V. (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of biogeography*, 1–20.
- Shwartz, A., Muratet, A., Simon, L. & Julliard, R. (2013) Local and management variables outweigh landscape effects in enhancing the diversity of different taxa in a big metropolis. *Biological Conservation*, 157, 285–292.
- Siefert, A. (2012) Incorporating intraspecific variation in tests of trait-based community assembly. *Oecologia*, 170, 767–775.
- Siefert, A., Fridley, J.D. & Ritchie, M.E. (2014) Community Functional Responses to Soil and Climate at Multiple Spatial Scales: When Does Intraspecific Variation Matter? (ed S Rutherford). *PLoS ONE*, 9, e111189.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L.W., Baraloto, C., Carlucci, M.B., Cianciaruso, M.V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L.D.S., Fonseca, C.R., Freschet, G.T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., Jung, V., Kamiyama, C., Katabuchi, M., Kembel, S.W., Kichenin, E., Kraft, N.J.B., Lagerström, A., Bagousse-Pinguet, Y.L., Li, Y., Mason, N., Messier, J., Nakashizuka, T., Overton, J.M., Peltzer, D.A., Pérez-Ramos, I.M., Pillar, V.D., Prentice, H.C., Richardson, S., Sasaki, T., Schamp, B.S., Schöb, C., Shipley, B., Sundqvist, M., Sykes, M.T., Vandewalle, M. & Wardle, D.A. (2015) A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18, 1406–1419.
- Smart, S.M., Bunce, R.G.H., Marrs, R., LeDuc, M., Firbank, L.G., Maskell, L.C., Scott, W.A., Thompson, K. & Walker, K.J. (2005) Large-scale changes in the abundance of common higher plant species across Britain between 1978, 1990 and 1998 as a consequence of human activity: Tests of hypothesised changes in trait representation. *Biological Conservation*, 124, 355–371.
- Soga, M., Yamaura, Y., Koike, S. & Gaston, K.J. (2014) Land sharing vs. land sparing: does the compact city reconcile urban development and biodiversity conservation? *Journal of Applied Ecology*, 51, 1378–1386.
- Sukopp, H. (1998) *Urban Ecology — Scientific and Practical Aspects*. Urban Ecology, pp. 3–16. Springer, Berlin, Heidelberg.

- Sukopp, H. (2008) On the Early History of Urban Ecology in Europe. *Urban Ecology*, pp. 79–97. Springer, Boston, MA.
- Tait, C.J., Daniels, C.B. & Hill, R.S. (2005) Changes in species assemblages within the adelaide metropolitan area, australia, 1836–2002. *Ecological Applications*, 15, 346–359.
- Thompson, K. & McCarthy, M.A. (2008) Traits of British alien and native urban plants. *Journal of Ecology*, 96, 853–859.
- Threlfall, C.G., Ossola, A., Hahs, A.K., Williams, N.S.G., Wilson, L. & Livesley, S.J. (2016) Variation in Vegetation Structure and Composition across Urban Green Space Types. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4.
- Tikka, P.M., Högmander, H. & Koski, P.S. (2001) Road and railway verges serve as dispersal corridors for grassland plants. *Landscape ecology*, 16, 659–666.
- Tikka, P.M., Koski, P.S., Kivelä, R.A. & Kuitunen, M.T. (2000) Can grassland plant communities be preserved on road and railway verges? *Applied Vegetation Science*, 3, 25–32.
- Tilman, D. (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National academy of Sciences of the United States of America*, 101, 10854–10861.
- Tison, J.M. & De Foucault, B. (2014) *Flora Gallica - Flore de France*. Biotope Éditions Mèze.
- Toit, M.J. du & Cilliers, S.S. (2011) Aspects influencing the selection of representative urbanization measures to quantify urban–rural gradients. *Landscape Ecology*, 26, 169–181.
- du Toit, M.J., Kotze, D.J. & Cilliers, S.S. (2016) Landscape history, time lags and drivers of change: urban natural grassland remnants in Potchefstroom, South Africa. *Landscape Ecology*, 31, 2133–2150.
- Tournefort, J.P. de. (1698) *Histoire Des Plantes Qui Naissent Aux Environs de Paris, Avec Leur Usage Dans La Medecine*. Imprimerie Royale, Paris.
- Tremlová, K. & Münzbergová, Z. (2007) Importance of species traits for species distribution in fragmented landscapes. *Ecology*, 88, 965–977.
- Truscott, A.M., Palmer, S.C.F., McGowan, G.M., Cape, J.N. & Smart, S. (2005) Vegetation composition of roadside verges in Scotland: the effects of nitrogen deposition, disturbance and management. *Environmental Pollution*, 136, 109–118.
- Trzyna, T. (2014) *Urban Protected Areas: Profiles and Best Practice Guidelines*. IUCN, Gland.
- Turner, M.G. (1989) Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual review of ecology and systematics*, 171–197.
- Tzoulas, K., Korpela, K., Venn, S., Yli-Pelkonen, V., Kaźmierczak, A., Niemela, J. & James, P. (2007) Promoting ecosystem and human health in urban areas using Green Infrastructure: A literature review. *Landscape and Urban Planning*, 81, 167–178.
- Vakhlamova, T., Rusterholz, H.-P., Kanibolotskaya, Y. & Baur, B. (2014) Changes in plant diversity along an urban–rural gradient in an expanding city in Kazakhstan, Western Siberia. *Landscape and Urban Planning*, 132, 111–120.
- Vallet, J. (2009) *Gradient d'urbanisation et communautés végétales d'espaces boisés* />Approche à plusieurs échelles dans trois agglomérations du Massif armoricain. phdthesis, Université d'Angers.
- Vallet, J., Beaujouan, V., Pithon, J., Rozé, F. & Daniel, H. (2010a) The effects of urban or rural landscape context and distance from the edge on native woodland plant communities. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3375–3392.

- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V. & Rozé, F. (2008) Plant species response to urbanization: comparison of isolated woodland patches in two cities of North-Western France. *Landscape Ecology*, 23, 1205–1217.
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F. & Pavoine, S. (2010b) Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science*, 13, 412–424.
- Van Mechelen, C., Van Meerbeek, K., Dutoit, T. & Hermy, M. (2015) Functional diversity as a framework for novel ecosystem design: The example of extensive green roofs. *Landscape and Urban Planning*, 136, 165–173.
- Vellend, M. (2006) The consequences of genetic diversity in competitive communities. *Ecology*, 87, 304–311.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V. & Messier, J. (2012) The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 244–252.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494–499.
- Von Der Lippe, M. & Kowarik, I. (2007) Long-Distance Dispersal of Plants by Vehicles as a Driver of Plant Invasions. *Conservation Biology*, 21, 986–996.
- Von der Lippe, M. & Kowarik, I. (2008) Do cities export biodiversity? Traffic as dispersal vector across urban-rural gradients: Traffic as dispersal vector across urban-rural gradients. *Diversity and Distributions*, 14, 18–25.
- Van der Walt, L., Cilliers, S.S., Toit, M.J.D. & Kellner, K. (2015) Conservation of fragmented grasslands as part of the urban green infrastructure: how important are species diversity, functional diversity and landscape functionality? *Urban Ecosystems*, 18, 87–113.
- Wania, A., Kühn, I. & Klotz, S. (2006) Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany—spatial gradients of species richness. *Landscape and Urban Planning*, 75, 97–110.
- Weihner, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. & Bentivenga, S. (2011) Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2403–2413.
- Weihner, E. & Keddy, P. (2001) *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338.
- Whittaker, R.H. (1965) Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147, 250–260.
- Willdenow, K.L. (1787) *Florae Berolinensis Prodomus Secundum Systema Linneanum Ab CP Thunbergio*. Viewegii.
- Williams, N.S.G., Hahs, A.K. & Vesk, P.A. (2015) Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17, 78–86.

- Williams, N.S.G., Morgan, J.W., McCarthy, M.A. & McDonnell, M.J. (2006) Local Extinction of Grassland Plants: The Landscape Matrix Is More Important Than Patch Attributes. *Ecology*, 87, 3000–3006.
- Williams, N.S.G., Morgan, J.W., McDonnell, M.J. & McCarthy, M.A. (2005) Plant traits and local extinctions in natural grasslands along an urban–rural gradient. *Journal of Ecology*, 93, 1203–1213.
- Williams, N.S.G., Schwartz, M.W., Vesk, P.A., McCarthy, M.A., Hahs, A.K., Clemants, S.E., Corlett, R.T., Duncan, R.P., Norton, B.A., Thompson, K. & McDonnell, M.J. (2009) A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology*, 97, 4–9.
- Wittemyer, G., Elsen, P., Bean, W.T., Burton, A.C.O. & Brashares, J.S. (2008) Accelerated human population growth at protected area edges. *Science (New York, N.Y.)*, 321, 123–126.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D. & others. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821.
- Wu, J. (2010) Urban sustainability: an inevitable goal of landscape research. *Landscape Ecology*, 25, 1–4.
- Wu, J. (2014) Urban ecology and sustainability: The state-of-the-science and future directions. *Landscape and Urban Planning*, 125, 209–221.
- Wu, J., He, C., Huang, G. & Yu, D. (2013) Urban Landscape Ecology: Past, Present, and Future. *Landscape Ecology for Sustainable Environment and Culture* (eds B. Fu & K.B. Jones), pp. 37–53. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Wu, J. & Hobbs, R.J. (2007) *Key Topics in Landscape Ecology*. Cambridge University Press.
- Yakub, M. & Tiffin, P. (2017) Living in the city: urban environments shape the evolution of a native annual plant. *Global Change Biology*, 23, 2082–2089.
- Yang, J., La Sorte, F.A., Pyšek, P., Yan, P., Nowak, D. & McBride, J. (2015) The compositional similarity of urban forests among the world’s cities is scale dependent: Biotic homogenization of urban forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 1413–1423.
- Zeeman, B.J., McDonnell, M.J., Kendal, D. & Morgan, J.W. (2017) Biotic homogenization in an increasingly urbanized temperate grassland ecosystem (ed S Schmidtlein). *Journal of Vegetation Science*.
- Zhang, X., Friedl, M.A., Schaaf, C.B., Strahler, A.H. & Schneider, A. (2004) The footprint of urban climates on vegetation phenology. *Geophysical Research Letters*, 31, L12209.
- Zhang, D., Zheng, H., He, X., Ren, Z., Zhai, C., Yu, X., Mao, Z. & Wang, P. (2016) Effects of forest type and urbanization on species composition and diversity of urban forest in Changchun, Northeast China. *Urban Ecosystems*, 19, 455–473.
- Zhou, W., Pickett, S.T.A. & Cadenasso, M.L. (2016) Shifting concepts of urban spatial heterogeneity and their implications for sustainability. *Landscape Ecology*.



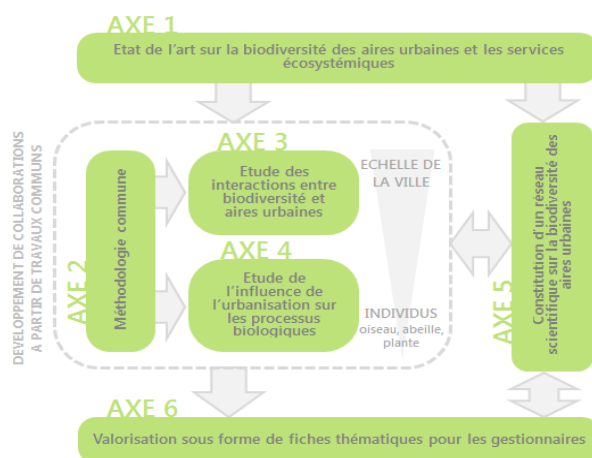


## ANNEXE I : Présentation du programme URBIO

Le projet URBIO, au sein duquel s'inscrit ce travail de thèse, est un projet de recherche régional pluridisciplinaire qui regroupe des équipes de recherche travaillant déjà sur la nature en ville dans des disciplines différentes (écologie végétale et animale, écologie du paysage, géographie, climatologie). Ces équipes sont réunies dans URBIO autour du thème commun de la biodiversité des aires urbaines.

L'objectif scientifique général du projet URBIO est d'**améliorer la compréhension du fonctionnement de la biodiversité dans les espaces urbanisés**, depuis le centre-ville jusqu'à la campagne. Il est décliné en 2 axes de recherche étudiant d'une part les **interactions entre fonctions écologiques et structures des aires urbaines** (AXE 3) ; et d'autre part **l'influence de l'urbanisation sur les processus biologiques** (AXE 4) ; tout en partageant des méthodologies et sites d'étude communs (AXE 2). Ces axes sont répartis en sous axes qui visent à :

- Caractériser les espaces de nature en ville en lien avec les formes urbaines ;
- Comprendre les variations du climat en ville ;
- Mieux connaître la place de la biodiversité « ordinaire » dans les aires urbaines ;
- Comprendre l'influence du gradient ville-campagne sur le fonctionnement biologique.



### LES QUATRE ÉQUIPES SCIENTIFIQUES DU PROJET URBIO (PARTENAIRES PRINCIPAUX)

- UMR BAGAP, Agrocampus Ouest et Groupe ESA (Angers)
- Institut de Recherche en Sciences et Techniques de la Ville (IRSTV), Ecole Centrale de Nantes (Nantes)
- Centre Vétérinaire de la Faune Sauvage et des Ecosystèmes des Pays de la Loire (CVFSE), Oniris (Nantes)
- Plante & Cité (Angers)

## ANNEXE II : Limites taxonomiques

---

Le nom scientifique des espèces a été attribué en suivant le référentiel TAXREF\_INPN\_v8.0. De nombreuses flores ont été utilisées pour déterminer avec le plus de précision les différentes espèces rencontrées (notamment *Flora Gallica*, *Flore et végétation du Massif armoricain*, *Nouvelle Flore de Belgique*, *Flore des champs cultivés*, *Flora vegetativa*), auxquelles s'ajoutent d'autres monographies (*Festuca de France*, *Bromus de France*, *Légumineuses de France*, *orchidées de France*, *Belgique et Luxembourg*, ...).

Notre étude portant sur la flore des espaces herbacés gérés de façon extensive, nous sommes principalement concentrés sur les espèces herbacées, majoritaires, davantage que sur les espèces arbustives ou arborées. De même, la gestion annuelle ou biennale des habitats inventoriés limitait bien souvent le développement de ces dernières espèces que l'on ne rencontrait qu'à l'état juvénile. Par simplification, et du fait de la difficulté pour certains genres de déterminer ces espèces arborées ou arbustives en absence d'organes adultes (ex : *Salix sp.*), nous avons limité notre identification de ces espèces au genre.

La complexité de deux genres, les *Rosa* et *Rubus*, nous a également conduit à se limiter au niveau du genre. Ces taxons présentent en effet un nombre considérable d'espèces, des modalités de reproduction complexes, d'une taxonomie mal définie, et ainsi d'une écologie qui reste encore à évaluer. Ces espèces ne rentraient souvent pas dans nos analyses de données.

Certains taxons, nommés dans nos travaux au niveau de l'espèce, apparaissent en fait comme des agrégats d'espèces pour des flores récentes utilisées durant nos travaux. C'est le cas par exemple de *Leucanthemum vulgare* (espèce au sens de la flore du Massif armoricain, Des Abbayes *et al.* 1971, agrégat au sens Flora Gallica avec différentes espèces non identifiées sur le terrain), des *Taraxacum* (identifiés souvent dans les complexes *ruderalia* et *erythrosperma*).

Enfin, certaines espèces présentant des critères taxonomiques et des écologies très proches ont été rassemblées au sein d'une seule espèce. C'est le cas notamment des *Carduus tenuiflorus* / *pycnocephalus*. Tous les individus ont été rattachés à *Carduus tenuiflorus*, l'identification entre les deux espèces s'effectuant sur les individus fleuris, et non à l'état végétatif, comme cela a été le cas durant les inventaires. L'espèce *tenuiflorus* semblant être la plus commune dans notre région (calluna). De même, les espèces *Allium oleraceum* / *vineale* ont été rattachées à *Allium vineale*, bien que des individus ont pu être notés *A. oleraceum* sur les bordereaux. Ceci a été fait de par la difficulté d'identification à l'état végétatif, et par l'écologie beaucoup plus probable d'*A. vineale* dans nos stations d'inventaires et la répartition plus large de cette dernière (ecalluna)

J'espère tout de même me faire pardonner par des botanistes chevronnés, qui émettraient certains doutes quant à une identification douteuse. Ces identifications ont été faites le plus consciencieusement possible, en comparant toutes les flores disponibles pour une identification juste en cas de doute. Cet attachement à la plus juste détermination des espèces peut d'ailleurs être justifié par l'accumulation d'individus sur mon bureau qui n'attendent qu'une étiquette d'herbier.

### ANNEXE III – Liste des espèces inventoriées

Abbrev	Nom scientifique	Fréquence dans quadrats
Ace.sp	<i>Acer sp</i>	2,01
Ach.mil	<i>Achillea millefolium L.</i>	38,89
Ach.pta	<i>Achillea ptarmica L.</i>	0,15
Agr.eup	<i>Agrimonia eupatoria L.</i>	0,46
Agr.cap	<i>Agrostis capillaris L.</i>	63,27
Agr.sto	<i>Agrostis stolonifera L.</i>	8,18
Air.car	<i>Aira caryophyllea L.</i>	0,46
Aju.rep	<i>Ajuga reptans L.</i>	3,70
All.vin	<i>Allium vineale L.</i>	6,17
Aln.sp	<i>Alnus sp</i>	0,15
Alo.myo	<i>Alopecurus myosuroides Huds</i>	0,46
Alo.pra	<i>Alopecurus pratensis L.</i>	12,96
Amm.maj	<i>Ammi majus L.</i>	0,46
Ana.lax	<i>Anacamptis laxiflora (Lam.) R.M. Bateman et al.</i>	0,15
Ana.mor	<i>Anacamptis morio (L.) R.M.Bateman, Pridgeon &amp; M.W.Chase</i>	0,77
And.int	<i>Andryala integrifolia L.</i>	4,78
Ani.dia	<i>Anisantha diandra (Roth) Tutin ex Tzvelev</i>	1,08
Ani.ste	<i>Anisantha sterilis (L.) Nevski</i>	14,20
Ant.odo	<i>Anthoxanthum odoratum L.</i>	56,48
Ant.syl	<i>Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.</i>	1,54
Ant.vul	<i>Anthyllis vulneraria L.</i>	0,15
Aph.arv	<i>Aphanes arvensis L.</i>	1,70

Ara.tha	<i>Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.</i>	0,93
Arc.lap	<i>Arctium lappa L.</i>	0,15
Arr.ela	<i>Arrhenatherum elatius (L.) P.Beauv. ex J.Presl &amp; C.Presl</i>	56,17
Art.vul	<i>Artemisia vulgaris L.</i>	1,70
Aru.mac	<i>Arum maculatum L.</i>	0,62
Atr.pro	<i>Atriplex prostrata Boucher ex DC.</i>	0,15
Ave.bar	<i>Avena barbata Pott ex Link</i>	12,96
Bar.int	<i>Barbarea intermedia Boreau</i>	0,31
Bar.ver	<i>Barbarea verna (Mill.) Asch.</i>	0,15
Bar.vul	<i>Barbarea vulgaris R.Br.</i>	0,62
Bel.per	<i>Bellis perennis L.</i>	19,91
Ber.aqu	<i>Berberis aquifolium Pursh</i>	0,15
Bet.off	<i>Betonica officinalis L.</i>	0,31
Bla.per	<i>Blackstonia perfoliata (L.) Huds.</i>	0,15
Bra.syl	<i>Brachypodium sylvaticum (Huds.) P.Beauv.</i>	0,15
Bra.nap	<i>Brassica napus L.</i>	0,15
Bri.max	<i>Briza maxima L.</i>	0,15
Bri.med	<i>Briza media L.</i>	0,62
Bri.min	<i>Briza minor L.</i>	0,31
Bro.ere	<i>Bromopsis erecta (Huds.) Fourr.</i>	0,15
Cer.cat	<i>Bromus catharticus Vahl</i>	0,31
Bro.hor	<i>Bromus hordeaceus L.</i>	40,90
Cam.rap	<i>Campanula rapunculus L.</i>	8,02

Cap.bur	<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	0,31
Cad.hir	<i>Cardamine hirsuta</i> L.	1,85
Car.pra	<i>Cardamine pratensis</i> L.	0,93
Car.ten	<i>Carduus tenuiflorus</i> Curtis	1,39
Car.div	<i>Carex divulsa</i> Stokes	2,78
Car.fla	<i>Carex flacca</i> Schreb.	1,08
Car.hir	<i>Carex hirta</i> L.	0,62
Car.lep	<i>Carex leporina</i> L.	0,46
Car.spi	<i>Carex spicata</i> Huds.	0,46
Car.vul	<i>Carex vulpina</i> L.	0,15
Car.bet	<i>Carpinus betulus</i> L.	0,46
Cas.sat	<i>Castanea sativa</i> Mill.	0,77
Cat.rig	<i>Catapodium rigidum</i> (L.) C.E.Hubb.	0,15
Cen.dec	<i>Centaurea decipiens</i> Thuill.	30,86
Cen.ery	<i>Centaurium erythraea</i> Rafn	2,62
Cer.fon	<i>Cerastium fontanum</i> subsp. <i>vulgare</i> (Hartm.) Greuter & Burdet	27,16
Cer.glo	<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	6,48
Cha.tem	<i>Chaerophyllum temulum</i> L.	0,93
Cha.nob	<i>Chamaemelum nobile</i> (L.) All.	4,63
Che.alb	<i>Chenopodium album</i> L.	0,77
Cho.jun	<i>Chondrilla juncea</i> L.	0,15
Cic.int	<i>Cichorium intybus</i> L.	0,62
Cir.arv	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	14,66
Cir.pal	<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	0,31

Cir.vul	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	10,03
Cli.vul	<i>Clinopodium vulgare</i> L.	0,31
Coi.mon	<i>Coincya monensis</i> (L.) Greuter & Burdet	0,15
Con.maj	<i>Conopodium majus</i> (Gouan) Loret	1,54
Con.arv	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	22,69
Con.sep	<i>Convolvulus sepium</i> L.	10,65
Cor.san	<i>Cornus sanguinea</i> L.	0,93
Cor.ave	<i>Corylus avellana</i> L.	0,46
Cot.sp	<i>Cotoneaster</i> sp	0,15
Cra.mon	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	2,93
Cre.cap	<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.	7,41
Cre.set	<i>Crepis setosa</i> Haller f.	2,62
Cre.ves	<i>Crepis vesicaria</i> L.	9,57
Cru.lae	<i>Cruciata laevipes</i> Opiz	1,85
Cyc.hed	<i>Cyclamen hederifolium</i> Aiton	0,15
Cyn.cri	<i>Cynosurus cristatus</i> L.	4,78
Cyt.sco	<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	2,62
Dac.glo	<i>Dactylis glomerata</i> L.	70,52
Dan.dec	<i>Danthonia decumbens</i> (L.) DC.	1,54
Dau.car	<i>Daucus carota</i> L.	52,47
Dia.arm	<i>Dianthus armeria</i> L. subsp. <i>armeria</i>	0,46
Dia.bar	<i>Dianthus barbatus</i> L.	0,15
Dio.com	<i>Dioscorea communis</i> (L.) Caddick & Wilkin	0,31
Dip.ten	<i>Diplotaxis tenuifolia</i> (L.) DC.	0,15
Dip.ful	<i>Dipsacus fullonum</i> L.	0,46
Ech.vul	<i>Echium vulgare</i> L.	0,62
Ely.can	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	0,15

Ely.cam	<i>Elytrigia campestris</i> subsp. <i>campestris</i> (Godr. & Gren.) Carreras Martinez	0,31
Ely.rep	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski	11,57
Epi.hir	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	0,46
Epi.par	<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.	0,15
Epi.tet	<i>Epilobium tetragonum</i> L.	12,96
Eri.can	<i>Erigeron canadensis</i> L.	4,63
Eri.flo	<i>Erigeron floribundus</i> (Kunth) Sch. Bip.	1,23
Eri.sum	<i>Erigeron sumatrensis</i> Retz.	2,16
Ero.cic	<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér.	0,62
Ero.mos	<i>Erodium moschatum</i> (L.) L'Hér.	0,31
Ery.cam	<i>Eryngium campestre</i> L.	0,15
Eup.amy	<i>Euphorbia</i> <i>amygdaloides</i> L.	0,31
Eup.esu	<i>Euphorbia esula</i> L.	0,15
Eup.lat	<i>Euphorbia lathyris</i> L.	0,15
Eup.pep	<i>Euphorbia peplus</i> L.	0,31
Fes.rub	<i>Festuca rubra</i> L.	13,43
Ran.fic	<i>Ficaria verna</i> Huds.	4,01
Fil.ger	<i>Filago germanica</i> L.	1,39
Foe.vul	<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	0,62
Fra.ves	<i>Fragaria vesca</i> L.	0,15
Fra.sp	<i>Fraxinus</i> sp	4,32
Gal.apa	<i>Galium aparine</i> L.	9,57
Gal.mol	<i>Galium mollugo</i> L.	16,82
Gal.pal	<i>Galium palustre</i> L.	1,23
Gal.ver	<i>Galium verum</i> L.	0,31
Gau.fra	<i>Gaudinia fragilis</i> (L.) P.Beauv.	6,17

Ger.col	<i>Geranium</i> <i>columbinum</i> L.	3,70
Ger.dis	<i>Geranium dissectum</i> L.	63,58
Ger.luc	<i>Geranium lucidum</i> L.	0,31
Ger.mol	<i>Geranium molle</i> L.	7,25
Ger.rob	<i>Geranium</i> <i>robertianum</i> L.	3,09
Ger.rot	<i>Geranium</i> <i>rotundifolium</i> L.	1,54
Geu.urb	<i>Geum urbanum</i> L.	0,62
Gle.hed	<i>Glechoma hederacea</i> L.	1,54
Gly.flu	<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R.Br.	0,31
Hed.hel	<i>Hedera helix</i> L.	6,17
Hel.ech	<i>Helminthotheca</i> <i>echioides</i> (L.) Holub	14,51
Her.sph	<i>Heracleum</i> <i>sphondylium</i> L.	8,95
Hie.lae	<i>Hieracium laevigatum</i> Willd.	0,31
Him.hir	<i>Himantoglossum</i> <i>hircinum</i> (L.) Spreng.	0,15
Hol.lan	<i>Holcus lanatus</i> L.	86,27
Hol.mol	<i>Holcus mollis</i> L.	0,46
Hor.mur	<i>Hordeum murinum</i> L.	2,01
Hya.non	<i>Hyacinthoides non-</i> <i>scripta</i> (L.) Chouard ex Rothm.	0,15
Hyp.hum	<i>Hypericum</i> <i>humifusum</i> L.	2,16
Hyp.per	<i>Hypericum</i> <i>perforatum</i> L.	13,27
Hyp.rad	<i>Hypochaeris radicata</i> L.	49,07
Jac.vul	<i>Jacobaea vulgaris</i> Gaertn.	40,74
Jas.mon	<i>Jasione montana</i> L.	0,46
Jun.art	<i>Juncus articulatus</i> L.	0,31
Jun.buf	<i>Juncus bufonius</i> L.	2,62

Jun.con	<i>Juncus conglomeratus</i> L.	1,08
Jun.eff	<i>Juncus effusus</i> L.	4,01
Kic.ela	<i>Kickxia elatine</i> (L.) Dumort.	0,93
Lac.ser	<i>Lactuca serriola</i> L.	1,85
Lac.vir	<i>Lactuca virosa</i> L.	0,62
Lam.pur	<i>Lamium purpureum</i> L.	1,70
Lap.com	<i>Lapsana communis</i> L.	5,56
Lat.hir	<i>Lathyrus hirsutus</i> L.	1,23
Lat.nis	<i>Lathyrus nissolia</i> L.	3,86
Lat.pra	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	4,94
Lau.nob	<i>Laurus nobilis</i> L.	0,15
Lep.cam	<i>Lepidium campestre</i> (L.) R.Br.	0,77
Lep.dra	<i>Lepidium draba</i> L.	0,15
Lep.squ	<i>Lepidium squamatum</i> Forssk.	0,15
Leu.vul	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	43,06
Lig.vul	<i>Ligustrum vulgare</i> L.	0,31
Lin.vul	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	3,40
Lin.usi	<i>Linum usitatissimum</i> subsp. <i>angustifolium</i> (Huds.) Thell.	5,71
Lol.mul	<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	8,02
Lol.per	<i>Lolium perenne</i> L.	20,06
Lon.per	<i>Lonicera periclymenum</i> L.	0,31
Lot.ang	<i>Lotus angustissimus</i> L.	0,31
Lot.cor	<i>Lotus corniculatus</i> L.	28,70
Lot.ped	<i>Lotus pedunculatus</i> Cav.	10,19
Luz.cam	<i>Luzula campestris</i> (L.) DC.	4,78
Luz.mul	<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.	1,23
Lyc.flo	<i>Lychnis flos-cuculi</i> L.	2,31
Lyc.arv	<i>Lycopsis arvensis</i> L.	0,15

Lyc.eur	<i>Lycopus europaeus</i> L.	0,15
Lys.arv	<i>Lysimachia arvensis</i> (L.) U.Manns & Anderb.	7,56
Lys.num	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	0,46
Lyt.hys	<i>Lythrum hyssopifolia</i> L.	1,39
Lyt.sal	<i>Lythrum salicaria</i> L.	0,46
Mal.mos	<i>Malva moschata</i> L.	4,48
Mal.neg	<i>Malva neglecta</i> Wallr.	0,15
Mal.syl	<i>Malva sylvestris</i> L.	1,08
Med.ara	<i>Medicago arabica</i> (L.) Huds.	13,43
Med.lup	<i>Medicago lupulina</i> L.	7,72
Med.pol	<i>Medicago polymorpha</i> L.	0,93
Med.sat	<i>Medicago sativa</i> L.	0,77
Men.arv	<i>Mentha arvensis</i> L.	0,15
Men.pul	<i>Mentha pulegium</i> L.	0,15
Men.sua	<i>Mentha suaveolens</i> Ehrh.	0,31
Mis.oro	<i>Misopates orontium</i> (L.) Dumort.	0,15
Mon.arv	<i>Montia arvensis</i> Wallr.	0,15
Myo.arv	<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill	0,15
Myo.dis	<i>Myosotis discolor</i> subsp. <i>dubia</i> (Arrond.) Blaise	12,04
Myo.ram	<i>Myosotis ramosissima</i> Rochel	1,39
Nar.pse	<i>Narcissus pseudonarcissus</i> L.	0,31
Oen.cro	<i>Oenanthe crocata</i> L.	2,31
Oen.pim	<i>Oenanthe pimpinelloides</i> L.	0,93
Oph.vul	<i>Ophioglossum vulgatum</i> L.	0,15
Oph.api	<i>Ophrys apifera</i> Huds.	0,46



Orn.per	<i>Ornithopus perpusillus</i> L.	0,93
Oro.min	<i>Orobanche minor</i> Sm	0,15
Oxa.art	<i>Oxalis articulata</i> Savigny	0,15
Oxa.cor	<i>Oxalis corniculata</i> L.	0,46
Oxa.fon	<i>Oxalis fontana</i> Bunge	0,15
Pap.rho	<i>Papaver rhoeas</i> L.	0,62
Pas.sat	<i>Pastinaca sativa</i> L.	0,93
Per.mac	<i>Persicaria maculosa</i> Gray	0,46
Phl.pra	<i>Phleum pratense</i> L.	11,27
Pic.hie	<i>Picris hieracioides</i> L.	11,42
Pil.off	<i>Pilosella officinarum</i> F.W.Schultz & Sch.Bip.	1,85
Pim.sax	<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	0,46
Pla.cor	<i>Plantago coronopus</i> L.	2,31
Pla.lan	<i>Plantago lanceolata</i> L.	70,22
Pla.maj	<i>Plantago major</i> L.	6,94
Poa.ann	<i>Poa annua</i> L.	2,31
Poa.pra	<i>Poa pratensis</i> L.	4,48
Poa.tri	<i>Poa trivialis</i> L.	49,54
Pol.vul	<i>Polygala vulgaris</i> L.	1,08
Pol.avi	<i>Polygonum aviculare</i> L.	1,54
Pop.sp	<i>Populus</i> sp	0,77
Pot.ere	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Räsch.	0,62
Pot.neg	<i>Potentilla neglecta</i> Baumg.	0,62
Pot.rep	<i>Potentilla reptans</i> L.	32,72
Pot.ste	<i>Potentilla sterilis</i> (L.) Garcke	1,23
Pot.san	<i>Poterium sanguisorba</i> L.	3,24
Pri.ver	<i>Primula veris</i> L.	1,39
Pru.vul	<i>Prunella vulgaris</i> L.	13,58
Pru.sp	<i>Prunus</i> sp	11,42
Pte.aqu	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	0,77

Pul.dys	<i>Pulicaria dysenterica</i> (L.) Bernh.	2,62
Pul.lon	<i>Pulmonaria longifolia</i> (Bastard)	1,08
Pyr.sp	<i>Pyrus</i> sp	0,15
Que.sp	<i>Quercus</i> sp	16,36
Ran.acr	<i>Ranunculus acris</i> L.	32,72
Ran.bul	<i>Ranunculus bulbosus</i> L.	13,73
Ran fla	<i>Ranunculus flammula</i> L.	0,15
Ran.par	<i>Ranunculus parviflorus</i> L.	2,31
Ran.rep	<i>Ranunculus repens</i> L.	29,78
Ran.sar	<i>Ranunculus sardous</i> Crantz	0,46
Rap.rap	<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	2,01
Res.lut	<i>Reseda luteola</i> L.	0,15
Ros.sp	<i>Rosa</i> sp	3,40
Rub.per	<i>Rubia peregrina</i> L.	0,15
Rub.sp	<i>Rubus</i> sp	25,31
Rum.ace	<i>Rumex acetosa</i> L.	62,81
Rum.acl	<i>Rumex acetosella</i> L.	11,42
Rum.cri	<i>Rumex crispus</i> L.	25,62
Rum.obt	<i>Rumex obtusifolius</i> L.	6,94
Rum.pul	<i>Rumex pulcher</i> L.	0,62
Sal.sp	<i>Salix</i> sp	1,54
Sap.off	<i>Saponaria officinalis</i> L.	0,31
Sax.gra	<i>Saxifraga granulata</i> L.	0,31
Sch.aru	<i>Schedonorus arundinaceus</i> (Schreb.) Dumort.	32,87
Sco.hum	<i>Scorzonera humilis</i> L.	0,62
Sco.aut	<i>Scorzoneroides autumnalis</i> (L.) Moench	1,23
Scr.nod	<i>Scrophularia nodosa</i> L.	0,15
Sed.alb	<i>Sedum album</i> L.	0,15
Sed.cep	<i>Sedum cepaea</i> L.	0,15

Sed.rup	<i>Sedum rupestre L.</i>	0,15
Sen.ina	<i>Senecio inaequidens DC.</i>	0,93
Sen.vul	<i>Senecio vulgaris L.</i>	0,93
She.arv	<i>Sherardia arvensis L.</i>	0,46
Sil.bac	<i>Silene baccifera (L.) Roth</i>	0,15
Sil.lat	<i>Silene latifolia Poir.</i>	4,63
Sis.amo	<i>Sison amomum L.</i>	0,46
Sis.off	<i>Sisymbrium officinale (L.) Scop.</i>	0,15
Sol.dul	<i>Solanum dulcamara L.</i>	0,15
Son.asp	<i>Sonchus asper (L.) Hill</i>	14,04
Son.ole	<i>Sonchus oleraceus L.</i>	2,62
Spa.jun	<i>Spartium junceum L.</i>	0,15
Spe.rub	<i>Spergula rubra (L.) D.Dietr.</i>	0,31
Ste.gra	<i>Stellaria graminea L.</i>	7,56
Ste.hol	<i>Stellaria holostea L.</i>	4,94
Ste.med	<i>Stellaria media (L.) Vill.</i>	1,08
Ste.neg	<i>Stellaria neglecta Weihe</i>	1,70
Sym.off	<i>Symphytum officinale L.</i>	0,31
Tan.vul	<i>Tanacetum vulgare L.</i>	0,62
Tar.sp	<i>Taraxacum sp</i>	24,23
Teu.sco	<i>Teucrium scorodonia L.</i>	2,78
Tor.arv	<i>Torilis arvensis (Huds.) Link</i>	0,62
Tor.nod	<i>Torilis nodosa (L.) Gaertn.</i>	0,31
Tra.pra	<i>Tragopogon pratensis L.</i>	1,39
Tri.ale	<i>Trifolium alexandrinum L.</i>	0,15
Tri.arv	<i>Trifolium arvense L.</i>	2,47
Tri.cam	<i>Trifolium campestre Schreb.</i>	6,02

Tri.dub	<i>Trifolium dubium Sibth.</i>	19,75
Tri.glo	<i>Trifolium glomeratum L.</i>	0,15
Tri.hyb	<i>Trifolium hybridum L.</i>	0,77
Tri.inc	<i>Trifolium incarnatum L.</i>	0,62
Tri.pra	<i>Trifolium pratense L.</i>	41,20
Tri.rep	<i>Trifolium repens L.</i>	55,25
Tri.res	<i>Trifolium resupinatum L.</i>	0,15
Tri.mar	<i>Trifolium squamosum L.</i>	0,46
Tri.str	<i>Trifolium striatum L.</i>	0,93
Tri.sub	<i>Trifolium subterraneum L.</i>	3,55
Tri.ino	<i>Tripleurospermum inodorum Sch.Bip.</i>	1,54
Tri.fla	<i>Trisetum flavescens (L.) P.Beauv.</i>	0,15
Tri.aes	<i>Triticum aestivum L.</i>	1,08
Tro.ver	<i>Trocdaris verticillatum (L.) Raf.</i>	0,31
Ule.Eur	<i>Ulex europaeus L.</i>	1,39
Ulm.sp	<i>Ulmus sp</i>	0,77
Urt.dio	<i>Urtica dioica L.</i>	3,09
Val.loc	<i>Valerianella locusta (L.) Laterr.</i>	1,85
Ver.bla	<i>Verbascum blattaria L.</i>	0,15
Ver.pul	<i>Verbascum pulverulentum Vill.</i>	0,15
Veb.off	<i>Verbena officinalis L.</i>	1,39
Ver.arv	<i>Veronica arvensis L.</i>	12,65
Ver.cha	<i>Veronica chamaedrys L.</i>	6,02
Ver.hed	<i>Veronica hederifolia L.</i>	0,15
Ver.off	<i>Veronica officinalis L.</i>	0,31
Ver.per	<i>Veronica persica Poir.</i>	4,94
Ver.ser	<i>Veronica serpyllifolia L.</i>	0,31

Vic.bit	<i>Vicia bithynica (L.) L.</i>	0,15
Vic.cra	<i>Vicia cracca L.</i>	0,62
Vic.hir	<i>Vicia hirsuta (L.) Gray</i>	42,13
Vic.lut	<i>Vicia lutea L.</i>	2,01
Vic.sat	<i>Vicia sativa L.</i>	58,95
Vic.sep	<i>Vicia sepium L.</i>	0,93
Vic.tet	<i>Vicia tetrasperma (L.) Schreb.</i>	5,56
Vic.vil	<i>Vicia villosa Roth</i>	0,15
Vio.arv	<i>Viola arvensis Murray</i>	0,31

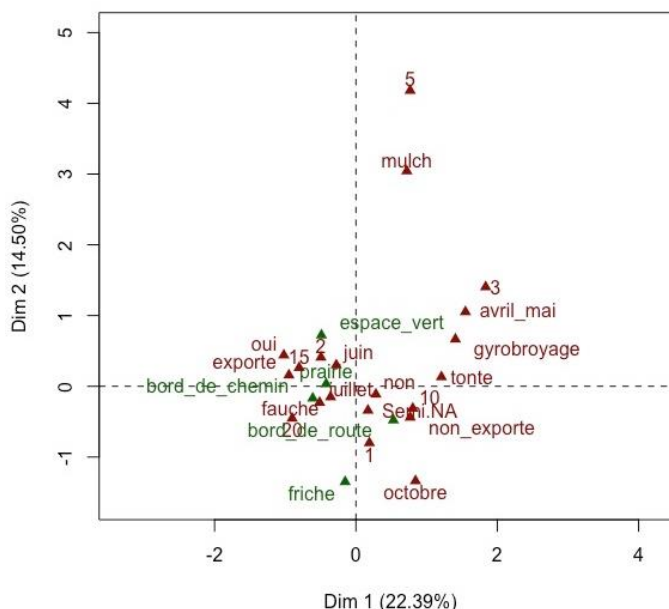
Vio.odo	<i>Viola odorata L.</i>	0,15
Vio.rei	<i>Viola reichenbachiana Jord. ex Boreau</i>	2,78
Vio.riv	<i>Viola riviniana Rchb.</i>	0,62
Vio.tri	<i>Viola tricolor L.</i>	0,31
Vul.bro	<i>Vulpia bromoides (L.) Gray</i>	40,28
Vul.myu	<i>Vulpia myuros (L.) C.C.Gmel.</i>	3,40

## Annexe IV - Résultats d'enquête de gestion

Afin d'évaluer l'influence de différents contextes paysagers sur la composition floristique des habitats herbacés, nous avons restreint notre échantillonnage selon des critères relativement contraignants permettant une forte homogénéité des habitats étudiés (voir Méthodologie Générale, partie 3.1 « critères de sélection des habitats »). Parmi ces critères, les modalités de gestion ont été prises en compte d'une façon globale : d'une part, nous avons choisi d'inventorier exclusivement les espaces présentant un mode de gestion par fauche (au sens large), évitant ainsi les situations pâturées. D'autre part, les zones d'inventaire potentielles présentaient dans leur majorité entre une et trois coupes annuelles, avec une date de première fauche située aux alentours de mi-mai pour les plus précoces, entre mi-juin en moyenne.

Durant cette thèse, nous avons cependant voulu avoir un aperçu des différentes modalités de gestion qui s'appliquaient sur les habitats inventoriés. Une grille d'enquête a été élaborée à destination des gestionnaires pour caractériser les pratiques de gestion appliquées sur les stations échantillonnées. Les modalités de l'enquête sont les suivantes : nom et type de gestionnaire (privé, public, service espace vert, ...), semi, type de gestion (fauche, tonte, enrichissement...), type de matériel utilisé, fréquence et hauteur de fauche, exportation des résidus de fauche, utilisation de fertilisants ou de traitements phytosanitaires, et enfin des informations sur la gestion précédente.

Sur 21 gestionnaires identifiés, 12 ont accepté de participer à l'enquête (principalement des services municipaux d'espaces verts, directions départementale ou territoriales en charge de la gestion des infrastructures routières). Les types de milieux représentés se répartissent de la manière suivante : 58 bords de routes, 40 espaces verts, 2 friches ainsi que 22 prairies. Par ailleurs, en accord avec la loi du 23 janvier 2014 interdisant l'usage de pesticides dans les espaces verts public



d'ici 2020, aucun produits phytosanitaires (ou fertilisants) n'est utilisé sur les parcelles étudiées. De plus, on remarque que 83% des quadrats concernés ont subi un changement de gestion, généralement pour passer à une gestion plus raisonnée et extensive. Aujourd'hui, 88% des quadrats présentent une fréquence de fauche égale à 1 ou 2 fois par an.

Une analyse multivariée (Analyse des Correspondances Multiples) de ces données a permis d'identifier les deux premiers axes de variations des pratiques de gestion qui sont :

- L'intensité de la fauche
- L'exportation ou non des résidus de fauche

Les résultats de cette étude sont présentés de façon synthétiques dans le poster ci-dessous présenté dans le cadre du colloque ECOVEG 13 au Québec.

# Influence de la gestion et du gradient ville-campagne sur la flore des espaces herbacés

Hervé DANIEL, Arnaud COCHARD, Chloé CLERBOIS, Véronique BEAUJOUAN, Adeline BULOT, Guillaume PAIN, Joséphine PITHON  
UMR BAGAP (INRA, Agrocampus Ouest, ESA) 2 rue André Le Nôtre, 49045 Angers, France



## Contexte et objectif

Parmi les nombreux milieux à caractère naturel qui peuvent être rencontrés dans les paysages urbains et périurbains, les espaces herbacés permanents représentent des surfaces importantes. Ces habitats peuvent résulter de situations très variées (espaces verts, accompagnement de voiries, espaces délaissés...) mais restent peu étudiés au regard des enjeux qu'ils peuvent représenter en terme de biodiversité ordinaire en ville. L'objectif de ce travail est de mieux comprendre l'influence de facteurs anthropiques (contexte paysager et gestion) sur leur flore.



Espaces verts Bords de route Prairies Friche / ancienne prairie

## Méthodes d'étude

### Sites d'étude

L'étude porte sur 3 aires urbaines de l'ouest de la France : Angers, Nantes et la Roche-sur-Yon. Des relevés ont été réalisés sur 121 stations (8 m<sup>2</sup>, en excluant les milieux humides, ainsi que ceux soumis à une gestion intensive, i.e. tonte répétée ou pâturage).

### Caractérisation du contexte paysager

L'occupation du sol des 3 aires urbaines a été cartographiée à partir d'analyses de télédétection afin de caractériser les pourcentages d'occupation du sol autour des stations d'échantillonnage dans un rayon de 500 m autour des relevés (bâti - voirie, végétations arborées ou ouvertes). Le pourcentage de bâti est la variable retenue pour positionner les stations le long du gradient ville - campagne.

### Caractérisation des pratiques de gestion

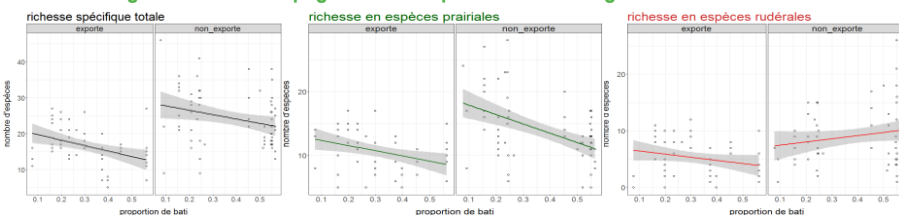
Une grille d'enquête a été élaborée à destination des gestionnaires pour caractériser les pratiques de gestion appliquées sur les stations échantillonnées et en particulier les modalités de fauche (fréquence, hauteur, période, avec ou sans exportation).

L'analyse multivariée (Analyse des Correspondances Multiples) de ces données a permis d'identifier les deux premiers axes de variations des pratiques de gestion qui sont :

- l'intensité de la fauche
- l'exportation ou non des résidus de fauche.

## Résultats

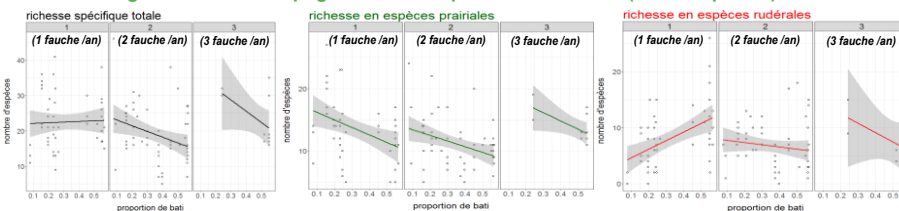
### Influence du gradient ville campagne et de l'exportation de la végétation sur les richesses floristiques



L'exportation des résidus de fauche n'a en fait qu'une d'influence très modérée sur les richesses floristiques.

Les richesses totale et en espèces prairiales tendent par contre à diminuer en contexte urbain

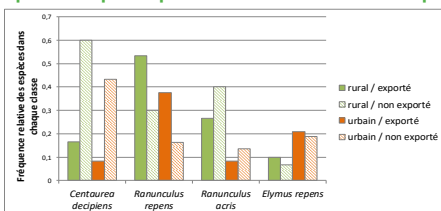
### Influence du gradient ville campagne et des fréquences de fauche (nombre par an) sur les richesses floristiques



Les stations soumises à une seule fauche annuelle présentent des richesses totales et en espèces prairiales plus importantes.

Cependant les variations les plus fortes apparaissent encore en lien avec le contexte paysager

### Des réponses spécifiques différentes selon les espèces



Parmi les espèces très communes recensées, certaines présentent une distribution contrastée selon des pratiques de gestion, alors que de nombreuses autres le sont en fonction du contexte paysager urbain ou rural.

## Conclusion

Ces résultats ont pu montrer tout d'abord que le contexte paysager a une influence plus forte que les pratiques de gestion sur les richesses et composition des communautés végétales de ces espaces herbacés permanents.

Ces deux types de facteurs locaux et paysagers méritent donc d'être pris en compte conjointement :

- pour mieux comprendre les relations entre ces habitats herbacés et les activités humaines
- et pour orienter des actions en faveur de la biodiversité dans ces contextes urbanisés.



Etude menée dans le cadre du projet URBIO (soutenu par le Conseil Régional des Pays de la Loire)  
Contact : [herve.daniel@agrocampus-ouest.fr](mailto:herve.daniel@agrocampus-ouest.fr)



## ANNEXE V - Tableau comparatif de la phénologie de 26 espèces

La colonne premier mois de floraison correspond aux bases de données utilisées pour ce trait dans les analyses RLQ (article 3). Ces données sont principalement issues de la base de données Catminat sur la flore de France (Julve 2015). Elles ont été complétées le cas échéant par diverses flores locales (Des Abbayes *et al.* 1971 ; De Foucault & Tison 2014). Le chiffre entre parenthèse correspond au DOY (Day of Year de chaque date), le premier jour du mois étant pris de façon arbitraire. Les différentes dates correspondent aux dates de relevés phénologiques réalisés au sein des 40 stations suivies dans le cadre des mesures in situ. A chaque date est indiqué le nombre d'individus en fleur pour chacune des 26 espèces suivies. Les deux dernières colonnes, première date de floraison et date moyenne, correspondent respectivement, à la date à laquelle la première fleur pour chacune des espèces a été observées, et à la date moyenne de floraison observée.

Species	07-12 avril	20-22 avril	27-28 avril	11-12 mai	25-26 mai	02-03 juin	14-17 juin	Premier mois de floraison (BD)	Première date de floraison (in situ)	Date moyenne de floraison (in situ)
Ach.mil			1	3	5	8	24	Juin (152)	27-28 avril (118)	06-juin
Agr.cap					13	28	99	Juin (152)	25-26 mai (145)	11-juin
Alo.pra	5	26	45	69	54	29		Mai (131)	07-12 avril (100)	11-mai
Ant.odo	6	112	163	215	219	165	55	Mai (131)	07-12 avril (100)	15-mai
Arr.ela			4	26	93	91	110	Juin (152)	27-28 avril (118)	02-juin
Bro.hor				23	45	53	23	Mai (131)	11-12 mai (131)	29-mai
Cen.dec				1	8	12	30	Juil. (182)	11-12 mai (131)	08-juin
Dac.glo		7	11	32	108	171	138	Mai (131)	20-22 avril (111)	01-juin
Dau.car							4	Juin (152)	14-17 juin (167)	16-juin
Ger.dis	6	52	109	153	49	20		Mai (131)	07-12 avril (100)	07-mai
Hol.lan		2	3	17	181	217	133	Juin (152)	20-22 avril (111)	01-juin
Hyp.rad				7	49	70	10	Juin (152)	11-12 mai (131)	30-mai
Jac.vul					1	1	14	Juil. (182)	25-26 mai (145)	13-juin
Leu.vul		3	5	37	71	81	60	Juin (152)	20-22 avril (111)	29-mai
Lot.cor		1	1	1	5	16	26	Juin (152)	20-22 avril (111)	06-juin
Pla.lan	55	79	76	43	48	31	3	Mai (131)	07-12 avril (100)	03-mai
Poa.tri		3	3	39	167	150	14	Juin (152)	20-22 avril (111)	27-mai
Pot.rep							8	Juin (152)	14-17 juin (167)	16-juin
Ran.acr		1	2	51	65	58	7	Mai (131)	20-22 avril (111)	24-mai
Rum.ace	11	40	87	98	43	8		Mai (131)	07-12 avril (100)	05-mai
Sch.aru		1	1	4	45	92	53	Juin (152)	20-22 avril (111)	03-juin
Tri.pra		4	7	32	52	52	28	Juin (152)	20-22 avril (111)	26-mai
Tri.rep				4	5	7	21	Mai (131)	11-12 mai (131)	06-juin
Vic.hir	2	96	120	66	11	2		Juin (152)	07-12 avril (100)	30-avr
Vic.sat	1	26	57	133	86	46	20	Mai (131)	07-12 avril (100)	15-mai
Vul.bro		2	2	4	23	39	16	Juin (152)	20-22 avril (111)	30-mai

## **Annexe VI : Liste des productions scientifiques, communications orales et encadrements de stages**

---

### **Articles scientifiques**

**Grassland plant species occurring in extensively managed road verges are filtered by urban environments** (2017). Cochard A., Jagaille, M., Pithon, J., Beaujouan, V., Pain, G., Daniel, H. *Plant Ecology & Diversity*. <https://doi.org/10.1080/17550874.2017.1350764>

**Grassland connectivity does not influence plant, carabid and bird communities in rural landscapes**. Dufлот R., Daniel H., Aviron S., Alignier A., Beaujouan V., Burel F., Cochard A., Ernoult A., Pain G., Pithon J. (in revision). *Biodiversity and Conservation*

**Grassland vegetation along an urban-rural gradient: implications for common biodiversity in urban areas**. Cochard A., Jagaille, M., Pithon, J., Beaujouan, V., Pain, G., Daniel, H. (submitted)

### **Autres articles en préparation**

**Plant diversity patterns along an urban-rural gradient in grassland habitat: the role of native ruderal species in process of biotic differentiation**. Cochard A., Pithon, J., Beaujouan, V., Pain, G., Daniel, H. (in preparation)

**Urban filtering of plant functional traits in grassland habitats differs according to local or regional scale species abundance**. Cochard A., Pithon, J., Beaujouan, V., Pain, G., Daniel, H. (in preparation)

**Intraspecific trait variation of grassland species along the urban-rural gradient**. Cochard A., Pithon, J., Beaujouan, V., Pain, G., Daniel, H. (in preparation)



**Who are plant and bird species winners and losers of grassland communities in urbanized landscapes?** Rémi DufLOT, Hervé Daniel, Véronique Beaujouan, Arnaud Cochard, Guillaume Pain, Joséphine A. Pithon (in preparation).

**Communications à un colloque**

**Cochard A.**, Jagaille, M., Pithon, J., Beaujouan, V., Pain, G., Daniel, H. Influence de l'urbanisation sur la composition floristique des espaces herbacés extensifs. *EcoVeg 11*, Grenoble (France), 25 – 27 mars 2015. [Poster]

Jagaille M., Beaujouan V., Pain G., Pithon J., Daniel H., **Cochard A.** Quantifying vegetation areas according to urban gradient : an analytic framework for urban studies. *European Vegetation Survey 24th workshop*, Rennes (France), 4 - 8 mai 2015.

**Cochard A.**, Pithon J., Pain G., Beaujouan V., Daniel H. Variabilité de la biodiversité ordinaire des milieux herbacés le long d'un gradient urbain rural. *EcoVeg 12*, Brest (France), 29 – 31 mars 2016.

**Cochard A.**, Bernard J., Musy M., Calmet I., Daniel H. Climats et espaces végétalisés en ville : quels enjeux pour les services écosystémiques ? International symposium on "Ecosystem Services: their contributions and relevance in urban environments", Tours (France), 24 – 26 mai 2016.

DufLOT R., Beaujouan V., **Cochard A.**, Daniel H., Jagaille M., Pain G. & Pithon J. The influence of landscape context and habitat connectivity on plants and birds communities in grasslands along an urban-rural gradient. 46th gfo Annual Meeting, Marburg (Germany), 05 – 09 September 2016.

**Cochard A.**, Pithon, J., Beaujouan, V., Jagaille, M., Pain, G., Daniel, H. Plant species variations in common herbaceous patches along an urban-rural gradient. International Conference on Ecological Science sfecologie2016, Marseille (France), 24 - 28 octobre 2016.

Balbi M., Poli P., Ernoult A., Petit E., Guiller A., Martin MC., Beaujouan V., Daniel H., **Cochard A.**, Pain G., Nabucet J., Madec L. Functional connectivity in urban landscape: replicated landscape genetic study on the garden snail (*Cornu aspersum*). International Conference on Ecological Science sfecologie2016, Marseille (France), 24 - 28 octobre 2016.

- Duflot R., Beaujouan V., **Cochard A.**, Daniel H., Jagaille M., Pain G. & Pithon J.A. How does connectivity of permanent grasslands influence bird and plant communities? International Conference on Ecological Science sfecologie2016, Marseille (France), 24 - 28 octobre 2016.
- Cochard, A.**, Daniel, H. Influence de la gestion et du gradient d'urbanisation sur la biodiversité végétale des espaces herbacés. Colloque sur les pratiques de tonte et de fauche, Paris XII (France), 29 novembre 2016.
- Cochard, A.**, Pithon, J., Beaujouan V., Pain, G., Daniel, H. Biodiversité floristique des espaces herbacés : variations des diversités écologiques le long d'un gradient ville-campagne. Rencontres du Végétal 2017, Angers (France), 16-17 janvier 2017.
- Cochard, A.**, Pithon, J., Daniel, H. Influence du contexte paysager sur la flore des communautés prairiales sous contrainte urbaine. Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité – Groupe de travail Ecologies et sociétés urbaines, Paris (France), 12 juin 2017.
- Daniel H., **Cochard, A.**, Clerbois, C., Beaujouan V., Bulot, A., Pain, G., Pithon, J. Influence de la gestion et du gradient ville-campagne sur la flore des espaces herbacés. Ecoveg 13, Québec (Canada), 10 – 13 septembre 2017. [Poster]
- Pithon J., Duflot R., Beaujouan V., **Cochard A.**, Pain G., Daniel H. Quelles distributions des espèces et des traits dans des espaces herbacés ordinaires le long d'un gradient ville-campagne ? Rencontres d'Ecologie des Paysages 2017, Toulouse (France), 23 – 26 octobre 2017.
- Cochard A.**, Pithon J., Pain G., Beaujouan V., Daniel H. Distribution de la flore des habitats herbacés en contexte urbain. Rencontres des naturalistes et gestionnaires des Pays de la Loire. Angers (France), 16 – 19 novembre 2017.

### **Encadrements de stages**

- Gautier C. (2014). Influence du paysage sur la végétation prairiale des espaces interstitiels - Zones périurbaines de trois agglomérations : Angers, Nantes et La Roche sur Yon. Master 1 Agrocampus Ouest, Angers
- Guy, J. (2015). Etude des groupements végétaux des milieux herbacés le long d'un gradient ville – campagne. Master 1, Université Paul Sabatie, Toulouse III.

Clerbois C. (2016). Diversité des communautés végétales le long d'un gradient ville – campagne : influence des pratiques de gestion. Master 2 Gestion et évolution de la biodiversité, Université de Lille 1

Guichet V. (2016). Analyse de l'évolution spatiale et temporelle des espaces semi-naturels le long de gradients d'urbanisation. Licence Pro "Systèmes d'information Géographiques ", Université de La Rochelle.



Résumé : Le processus d'urbanisation conduit à un ensemble de transformations et perturbations qui peuvent avoir des conséquences sur la flore spontanée. Ce travail de thèse porte sur les communautés végétales des espaces herbacés ordinaires distribués au sein de 3 aires urbaines de l'ouest de la France : Angers, Nantes et la Roche-sur-Yon. A travers deux approches, taxonomique et fonctionnelle, l'objectif est d'analyser les variations de diversités et de composition floristiques le long de gradients paysagers (notamment d'urbanisation et de connectivité des habitats). Ces milieux apparaissent diversifiés, tout en ne présentant qu'un faible nombre d'espèces exotiques. Le gradient urbain-rural structure les communautés, établissant notamment de fortes distinctions dans leurs compositions spécifiques, et ce, malgré l'absence de variations en terme de richesse et d'homogénéisation. Ces distinctions sont en lien avec des traits relatifs à leurs exigences écologiques (habitat, pH, humidité, lumière) et au niveau de perturbation plus élevé en ville. Ces relations varient malgré tout selon que l'on considère l'abondance locale ou régionale des espèces suggérant que d'autres mécanismes viennent s'ajouter à ces processus de filtre. La mesure *in situ* de trois traits fonctionnels (hauteur, SLA et phénologie) montre également l'importance de ce processus de filtre sur les espèces à un niveau intraspécifique. L'ensemble des résultats montre la façon dont ces espèces communes s'assemblent au regard des processus écologiques à l'oeuvre dans des environnements urbains, et permet d'ouvrir des perspectives appliquées quant à l'intégration de la flore des espaces herbacés dans les enjeux de biodiversité en ville.

Mots-clés : Communautés végétales, théorie des filtres, traits fonctionnels, phénologie, gradient urbain-rural, connectivité, biodiversité ordinaire, flore prairiale, variabilité intraspécifique

Abstract: The process of urbanisation leads to a series of transformations and disturbances that may have consequences for wild plant communities. This thesis presents a study of the plant communities of ordinary grasslands distributed among three cities of western France: Angers, Nantes and La Roche-sur-Yon. Using both taxonomical and functional approaches, the aim is to analyse the variation in plant diversity and composition along landscape gradients, in particular those of urbanisation and habitat connectivity. Such grassland habitats appear to be diverse, despite a low number of exotic species. The urban-rural gradient structures such communities, in particular by strongly modifying species composition; and this despite an absence of variation in species richness or of homogenisation. These modifications in community structure are linked to traits for ecological requirements (for habitat, pH, humidity or light) or for adaptation to higher levels of disturbance in towns. These relationships vary according to species' local or regional abundance, suggesting that other mechanisms accompany the filtering process. Taking into account three functional traits (height, SLA and phenology) measured *in situ* shows that the filtering process also has consequences at intraspecific level. Taken together, the results show how common species are assembled in response to ecological processes operating in urban environments and open up new perspectives and applications for the integration of grassland plant communities into biodiversity conservation objectives in urban areas.

Key words: Plant communities, filtering theory, functional traits, phenology, urban-rural gradient, connectivity, common biodiversity, grassland vegetation, intraspecific variation



## RÉSUMÉ

**Influence des facteurs paysagers sur la flore des habitats herbacés sous influence urbaine : approches taxonomiques et fonctionnelles**

Le processus d'urbanisation conduit à un ensemble de transformations et perturbations qui peuvent avoir des conséquences sur la flore spontanée. Ce travail de thèse porte sur les communautés végétales des espaces herbacés ordinaires distribués au sein de 3 aires urbaines de l'ouest de la France : Angers, Nantes et la Roche-sur-Yon. A travers deux approches, taxonomique et fonctionnelle, l'objectif est d'analyser les variations de diversités et de composition floristiques le long de gradients paysagers (notamment d'urbanisation et de connectivité des habitats). Ces milieux apparaissent diversifiés, tout en ne présentant qu'un faible nombre d'espèces exotiques. Le gradient urbain-rural structure les communautés, établissant notamment de fortes distinctions dans leurs compositions spécifiques, et ce, malgré l'absence de variations en terme de richesse et d'homogénéisation. Ces distinctions sont en lien avec des traits relatifs à leurs exigences écologiques (habitat, pH, humidité, lumière) et au niveau de perturbation plus élevé en ville. Ces relations varient malgré tout selon que l'on considère l'abondance locale ou régionale des espèces suggérant que d'autres mécanismes viennent s'ajouter à ces processus de filtre. La mesure in situ de trois traits fonctionnels (hauteur, SLA et phénologie) montre également l'importance de ce processus de filtre sur les espèces à un niveau intraspécifique. L'ensemble des résultats montre la façon dont ces espèces communes s'assemblent au regard des processus écologiques à l'oeuvre dans des environnements urbains, et permet d'ouvrir des perspectives appliquées quant à l'intégration de la flore des espaces herbacés dans les enjeux de biodiversité en ville.

**Communautés végétales, théorie des filtres, traits fonctionnels, phénologie, gradient urbain-rural, connectivité, biodiversité ordinaire, flore prairiale, variabilité intraspécifique.**

## ABSTRACT

***Influence of landscape factors on the flora of grassland habitats under urban influence: taxonomic and functional approaches***

*The process of urbanisation leads to a series of transformations and disturbances that may have consequences for wild plant communities. This thesis presents a study of the plant communities of ordinary grasslands distributed among three cities of western France: Angers, Nantes and La Roche-sur-Yon. Using both taxonomical and functional approaches, the aim is to analyse the variation in plant diversity and composition along landscape gradients, in particular those of urbanisation and habitat connectivity. Such grassland habitats appear to be diverse, despite a low number of exotic species. The urban-rural gradient structures such communities, in particular by strongly modifying species composition; and this despite an absence of variation in species richness or of homogenisation. These modifications in community structure are linked to traits for ecological requirements (for habitat, pH, humidity or light) or for adaptation to higher levels of disturbance in towns. These relationships vary according to species' local or regional abundance, suggesting that other mechanisms accompany the filtering process. Taking into account three functional traits (height, SLA and phenology) measured in situ shows that the filtering process also has consequences at intraspecific level. Taken together, the results show how common species are assembled in response to ecological processes operating in urban environments and open up new perspectives and applications for the integration of grassland plant communities into biodiversity conservation objectives in urban areas.*

**Keywords:** *Plant communities, filtering theory, functional traits, phenology, urban-rural gradient, connectivity, common biodiversity, grassland vegetation, intraspecific variation*



AGROCAMPUS OUEST • Institut national supérieur des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage  
65 rue de Saint-Brieuc - CS84215 - F-35042 Rennes Cedex  
Tél. : 02 23 48 50 00  
[www.agrocampus-ouest.fr](http://www.agrocampus-ouest.fr)

