

Master 2 – Agros sciences, Environnement, Territoires, Paysage et Forêt
Biologie Intégrative et Changements Globaux

Réponse fonctionnelle des plantes à l'urbanisation : Application à la gestion et à l'aménagement urbain.



Manon GUILLAUME-THOUVENIN

Université de Strasbourg, Laboratoire image, ville, environnement, UMR 7362, CNRS
28 rue Goethe 67000 STRASBOURG, FRANCE

Encadrée par Audrey MURATET et Laurent HARDION

RESUME

Les conditions environnementales urbaines modifient la biodiversité. Dans cette étude, nous avons testés l'hypothèse que les différences de traits fonctionnels entre populations, corrélées avec des variations environnementales avaient une base génétique. Pour cela, nous avons récolté sur les 60 sites de l'étude et cultivé *ex situ* en jardin botanique et en conditions similaires, des graines de quatre espèces végétales communes de milieux herbacés (*Plantago lanceolata*, *Dactylis glomerata*, *Trifolium pratense* et *Medicago lupulina*). Nous avons mis en évidence une augmentation de la masse des graines, du taux de germination et de la longueur étirée reproductive des populations de plantain, dactyle et luzerne avec l'accroissement de la richesse en matière organique du sol. Nous avons également montré des valeurs de traits différenciées en culture *ex situ* pour les plantes issues des formes urbaines les plus végétalisées. Ces différenciations des traits fonctionnels pourraient être une première étape dans la mise en évidence d'adaptations locales de ces plantes aux pressions urbaines. Etonnamment, la surface spécifique foliaire (SLA), un trait connu pour sa variabilité en fonction des pressions urbaines, n'a montré aucune différenciation significative *ex situ* en fonction des variables environnementales étudiées. Sa variation serait donc principalement due à la plasticité phénotypique de ces espèces.

Mots-clés : flore urbaine, génétique, SLA, traits fonctionnels.

ABSTRACT

Urban environmental conditions modify biodiversity. In this study, we tested the hypothesis that differences in functional traits between populations, correlated with environmental variation, have a genetic basis. For this purpose, we collected seeds of four common herbaceous plant species (*Plantago lanceolata*, *Dactylis glomerata*, *Trifolium pratense* and *Medicago lupulina*) from the 60 study sites and cultivated them ex situ in botanical gardens and under similar conditions. We demonstrated an increase in seed mass, germination rate, and reproductive stretched length of plantain, orchardgrass, and alfalfa populations with increasing soil organic matter richness. We also showed differentiated trait values in ex situ culture for plants from the most vegetated urban forms. These differentiations in functional traits could be a first step in revealing local adaptations of these plants to urban pressures. Surprisingly, the specific leaf area (SLA), a trait known for its variability according to urban pressures, didn't show any significant ex situ differentiation according to the environmental variables studied. Its variation would thus be mainly due to the phenotypic plasticity of these species.

Keywords: urban flora, genetics, SLA, functional traits.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mes parents pour leurs soutiens physique, moral et financier sans qui je n'aurais pu poursuivre mes études. Merci à ma sœur, à mon copain et aux amies du master de m'avoir soutenu moralement et physiquement pendant ces deux années loin du cocon familial. Un grand merci à Audrey MURATET et Laurent HARDION de m'avoir accordé leur confiance pour travailler avec eux sur ce projet, mais aussi pour leur aide précieuse et le soutien qu'ils ont pu m'apporter tout au long de ces 6 mois de stage. Merci à Etienne pour son aide dans les différentes phases du projet. Merci à Armando, Audrey, Camille, Eloise, Etienne, Kari-Anne, Laurent, Maïva, Marion et Victor pour leur bonne humeur quotidienne, et tous les bons moments passés ensemble. Sans oublier les nombreux stagiaires qui sont venus prêter mains fortes et toute l'équipe du LIVE et du jardin botanique pour leur aide, leurs conseils et l'entretien de nos précieuses plantes.

Table des matières

RESUME.....	1
ABSTRACT	2
REMERCIEMENTS	2
INTRODUCTION.....	4
MATERIEL ET METHODES	7
1. Contexte d'étude.....	7
2. Sites d'études.....	7
3. Matériel végétal	8
4. Mesure des traits fonctionnels	9
4.1. La masse des graines	10
4.2. Le taux de germination.....	10
4.3. La Surface spécifique foliaire (SLA).....	10
4.4. La longueur étirée reproductive (LER)	11
4.5. La taille des inflorescences.....	11
5. Variables environnementales	12
5.1. Variables locales.....	12
5.2. Variables paysagères	13
6. Analyse de données	14
RESULTATS	14
1. Le taux de germination des grains (récoltés in situ).....	14
2. La LER (ex situ)	16
3. La taille des inflorescences (ex situ).....	17
4. La masse des graines (in situ).....	18
DISCUSSION	19
1. Quel est l'impact de la gestion des espaces verts urbains sur les espèces herbacées ?.....	19
2. Comment l'urbanisation influence les espèces herbacées ?.....	19
3. Quelle est la relation entre la richesse en matière organique du sol et les espèces herbacées ?.....	21
4. Réponses liées à un simple effet de l'environnement ou à un ancrage génétique ?.....	21
CONCLUSIONS	22
PERSPECTIVES.....	23
REFERENCES.....	24
ANNEXES	27

Table des figures

Figure 1. Carte de répartition des 60 sites étudiés dans le cadre du projet EVOLVILLE.....	8
Figure 2. Exemples de fonctions reliées à des traits fonctionnels.	9
Figure 3. Présentation des quatre formes urbaines utilisées dans le cadre du projet EVOLVILLE.....	13
Figure 4. Box plot du taux de germination du dactyle sur les formes urbaines définies (a) ; ggplot du taux de germination du plantain sur la richesse en matière organique du sol (b).....	15
Figure 5. Ggplot de la LER sur la richesse en matière organique du sol (a) ; boxplot de la LER en fonction des formes urbaines définies (b).....	16

Table des tableaux

Tableau I. Taux de germination en fonction des variables explicatives pour les quatre espèces.	15
Tableau II. Longueur étirée reproductive en fonction des variables explicatives pour deux des quatre espèces de l'étude.....	16
Tableau III. Taille des inflorescences en fonction des variables explicatives pour le plantain.	17
Tableau IV. Masse des graines en fonction des variables explicatives pour deux des quatre espèces de l'étude.....	18

INTRODUCTION

La population urbaine ne cesse d'augmenter, en 2003 elle était estimée à trois milliards de personnes et il était prédit d'atteindre les cinq milliards d'ici 2030 (Communiqué de presse POP/899 du 24 mars 2004 des Nations Unies). Avec l'essor de l'urbanisation, la discipline de l'écologie urbaine a vu le jour et s'est très fortement développée. Elle permet de trouver un équilibre entre l'urbanisation et la préservation de la nature dans son ensemble. Les collectivités territoriales et les habitants portent de plus en plus d'intérêt à la nature en ville et aux services écosystémiques qu'elle fournit. Les collectivités créent des parcs, des jardins ou encore des réserves naturelles pour restaurer et/ou conserver une certaine biodiversité dans un milieu urbain fragmenté. Les villes sont souvent perçues comme des espaces hostiles à la nature, pauvres en biodiversité (Boutefeu., 2007). En effet, l'urbanisation a de nombreux impacts sur la biodiversité tels que l'artificialisation des sols, la modification des cycles naturels, la fragmentation et la conversion des habitats, la modification des conditions climatiques et les perturbations humaines (Daniel., 2017). Le processus d'urbanisation est donc perçu comme une série de filtres agissant sur les espèces présentes. Ces filtres tendent à sélectionner les espèces ayant des caractéristiques favorables à leur maintien dans ce nouvel environnement (Duncan et al., 2011). Pourtant, au cours de ces vingt dernières années, des travaux de recherches ont évalué une diversité d'espèces végétales plus riche dans les villes par rapport aux milieux péri-urbains (Daniel., 2017). Cette diversité importante peut s'expliquer par une forte hétérogénéité des habitats présents en ville et par la présence d'espèces voyageuses (Daniel., 2017). La présence de ces espèces voyageuses dans les habitats rudéraux urbains va accroître la biodiversité locale (Guo et al., 2018). Les activités urbaines augmentent les niveaux de nutriments et les dépôts d'azote au sol, ce qui conduit à leur eutrophisation. Les îlots de chaleur urbains ont tendance à rendre la floraison plus précoce chez les espèces à floraison printanière (Cochard et al., 2019). Pour limiter et atténuer les impacts de l'urbanisation et de l'artificialisation mais également pour construire des villes durables, les collectivités sont amenées à chercher des solutions d'aménagement afin de préserver les espaces de nature en mettant en place des actions de planification et de gestion appropriées (Daniel., 2017). De ce fait, il est utile et intéressant pour les gestionnaires d'espaces verts de savoir comment les espèces répondent aux pressions de gestions et d'urbanisation afin qu'ils puissent appliquer une gestion adaptée aux espèces présentes sur leurs secteurs. Ainsi ils pourront adapter leurs interventions en ayant pour

objectif de préserver un maximum la biodiversité tout en permettant un accueil correct du public.

Le stage présenté à travers ce rapport s'intègre dans le projet EVOLVILLE piloté par le LIVE (Laboratoire Image Ville Environnement), en partenariat avec l'Eurométropole de Strasbourg (EMS) et la ZAEU (Zone Atelier Environnementale Urbaine). L'EMS est composée d'environnements très variés allant de centres urbains denses à des paysages plus ruraux, mais aussi trois réserves naturelles nationales forestières. Au sein de l'EMS, la gestion des espaces verts est très hétérogène. EVOLVILLE cible les espaces herbacés car ce sont des espaces très présents en ville, plus ou moins contraints par la gestion de fauche qui est une des variables étudiées au sein du projet. Le projet cible trois échelles, communautaire à travers les compositions floristiques, spécifiques à travers la variation des traits fonctionnels des espèces et infraspécifique à travers la diversité génétique de deux espèces choisies. C'est à l'échelle spécifique que s'insère mon stage sur l'étude de la variation des traits fonctionnels de quatre espèces mises en culture en jardin botanique. Les « traits fonctionnels » sont définis comme des traits morphologiques, physiologiques et phénologiques qui ont un impact indirect sur la forme physique via leurs effets sur la croissance, la reproduction et la survie soit, les trois composantes de la performance individuelle. Les traits des plantes sont de plus en plus utilisés en écologie notamment pour répondre aux questions relatives aux changements globaux à différentes échelles, des organismes aux écosystèmes et au-delà (Violle et al., 2007), mais leur utilisation en écologie urbaine est plus récente (Williams et al., 2015). Généralement, trois traits fonctionnels (la surface spécifique foliaire, la hauteur maximale et la phénologie) sont choisis pour représenter les stratégies adaptatives générales des plantes (Cochard et al., 2019). Ces stratégies sont la stratégie compétitive (C), tolérance au stress (S) et rudérale (R) (Westoby et al., 2002). Dans notre cas, nous étudions cinq traits fonctionnels : les taux de germination ; la surface spécifique foliaire (SSF/SLA) ; la longueur étirée reproductive (LER) ; la taille des inflorescences et la masse des graines.

Dans l'étude de ces traits fonctionnels, quelques réponses sont déjà bien connues dans la littérature. Ainsi, dans les habitats plus urbanisés, supposés plus exposés à la pollution, nous retrouvons des valeurs de SLA plus élevées, correspondant à une diminution de l'épaisseur des feuilles. Ces résultats indiquent une réduction générale du stockage des ressources dans les sites pollués (Kardel et al., 2010). En milieu urbain, les plantes hautes à grosses graines vont être favorisées (Duncan et al., 2011 et Cheptou et al., 2008), les plantes courtes à petites graines

seront plus susceptibles de s'éteindre, principalement dû au phénomène de compétition aux ressources tel que la lumière. Nous supposons que la taille plus importante des plantes représente une adaptation à l'environnement compétitif modifié (Jiao Qu et al., 2022) de part une modification de la communauté avec l'ajout d'espèces semées et d'espèces voyageuses par exemple. Les traits "longueur étirée reproductrice" (LER) et "SLA" sont associés positivement à la fréquence des perturbations et à la fertilité du sol. En effet, les sols riches en nutriments ainsi que les perturbations augmentent la SLA et la hauteur des plantes (Williams et al., 2014). Sachant cela, nous nous attendons à avoir une valeur de SLA, une hauteur de plantes et une masse de graines plus importante pour un site se situant en milieu urbain qu'un site en milieu rural. En effet, des graines plus lourdes semblent être associées à la persistance des plantes dans les zones urbaines (Williams et al., 2015). Certaines espèces s'adaptent rapidement aux environnements urbains, non seulement par la plasticité phénotypique (Alberti et al., 2017), mais aussi par une adaptation génétique locale (McDonnell et al., 2015). La taille des inflorescences va diminuer en réponse à l'urbanisation (Qu et al., 2022). Cela peut s'expliquer par une diminution des pollinisateurs en réponse à l'urbanisation et à la gestion (Guenat et al., 2018) ainsi la plante va augmenter son taux de fécondation autonome et va modifier la morphologie de ses fleurs (Desaegher, 2017) en diminuant leur taille afin de limiter les dépenses d'énergie.

Ces multiples facteurs de stress urbains constituent des défis sans précédent pour la vie et peuvent conduire à l'extinction de populations, à une mauvaise adaptation, à de l'adaptation ou à de la plasticité, qui ont tous des conséquences importantes au niveau de la population mais aussi de la communauté et de l'écosystème (Lambert et al., 2021).

Pour effectuer ces mesures, nous utilisons une approche dite « en jardin commun » afin de documenter la variation des traits fonctionnels étudiés et de minimiser l'effet de la plasticité phénotypique. Les approches manipulatrices (jardins communs, transplantations réciproques et expériences d'introduction) sont des éléments essentiels de l'écologie évolutive et offrent généralement les premières pistes de preuves d'une adaptation urbaine. Dans les expériences de jardins communs, les chercheurs élèvent des individus de plusieurs populations à partir des premiers stades de leur vie dans les mêmes conditions expérimentales afin de distinguer les effets génétiques des effets environnementaux (plasticité) sur les phénotypes urbains (Lambert et al., 2021). Ainsi en mesurant ces traits en *ex-situ*, nous pourrions avoir une idée des réponses génétiques de nos espèces à la pression de fauche et à l'urbanisation. Nous allons donc essayer

de déterminer face à quelle(s) contrainte(s) (fauche, fragmentation, densité humaine, compacité, ...) les espèces vont répondre par une modification génétique fixée.

Ainsi, nos principales hypothèses se traduisent par une augmentation de la masse des graines, de la surface spécifique foliaire et de la longueur étirée reproductive, ainsi qu'une diminution de la taille des inflorescences et du taux de germination lorsque l'artificialisation du milieu augmente. Nous nous attendons également, à une augmentation de la surface spécifique foliaire ainsi qu'à une diminution des autres traits lorsque la pression de fauche se fait plus intense (Roche., 2016 et Warwick et al., 1979).

MATERIEL ET METHODES

1. Contexte d'étude

L'Eurométropole (EMS) de Strasbourg s'étend sur 340 km² et regroupe 33 communes. Elle contient 43% de la population du Bas-Rhin et 60% de la population de l'EMS est concentrée dans la ville de Strasbourg. La ville de Strasbourg est entourée de deux forêts : la forêt de la Robertsau (au Nord) et la forêt du Neuhof (au Sud). Elle s'est principalement bâtie sur d'anciennes terres agricoles c'est pourquoi l'activité agricole y reste très présente aujourd'hui, notamment à l'ouest. En ville, une activité économique et industrielle conséquente se développe notamment grâce au port autonome de Strasbourg et son accès direct au Rhin. De plus, Strasbourg est en étroite collaboration avec la ville frontalière de Kehl (Allemagne) par exemple pour des questions d'aménagements et de gestion des bords du Rhin (le Jardin des Deux Rives).

2. Sites d'études

60 sites d'études ont été sélectionnés au sein de l'Eurométropole de Strasbourg dans le cadre du projet EVOLVILLE.

Différents espaces herbacés, tels que des prairies, des gazons et des friches ont été retenus afin qu'ils soient représentés le long d'un gradient urbain-forêt au sein des 60 sites (en évitant les

contextes agricoles). Seuls les sites mésophiles ont été conservés, de plus il fallait qu'ils soient accessibles et avec une surface minimale de 0,2ha. Le tout avec la volonté de couvrir l'EMS dans un axe Nord-Sud (Figure 1.).

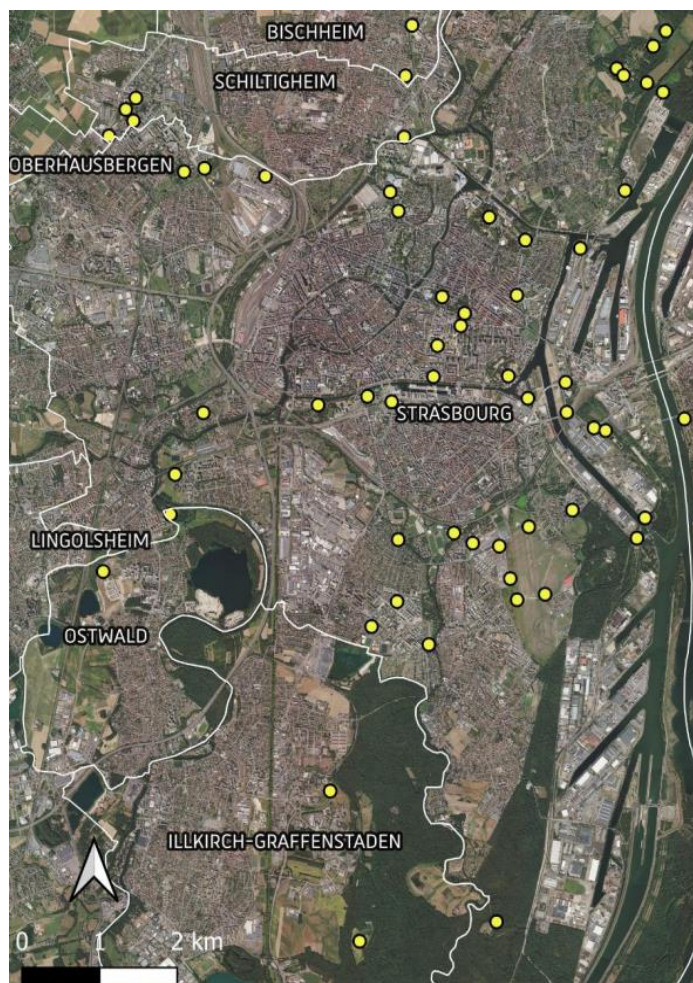


Figure 1. Carte de répartition des 60 sites étudiés dans le cadre du projet EVOLVILLE

3. Matériel végétal

Dans le cadre du projet, quatre espèces ont été choisies : *Plantago lanceolata* L. (*Plantaginaceae*), le plantain lancéolé (présent sur 45 sites), *Dactylis glomerata* L. (*Poaceae*), le dactyle aggloméré (présent sur 26 sites), *Medicago lupulina* L. (*Fabaceae*), la luzerne lupuline (présente sur 37 sites), *Trifolium pratense* L. (*Fabaceae*), le trèfle des près (présent sur 30 sites). Elles ont été retenues car ce sont des espèces communes et représentatives des milieux herbacés.

Des graines de ces quatre espèces ont été récoltées en 2021 au cours des mois de juin à octobre sur les 60 sites. Elles ont ensuite été mises en culture fin février pour le plantain et le dactyle et fin avril pour la luzerne et le trèfle en conditions contrôlées dans un phytotron (16 heures jour avec une température de 30°C et 8 heures nuit avec une température de 20°C). Pour cela, nous utilisons des boîtes de pétri de 9 cm de diamètre dans lesquelles deux disques de papier filtre sont placés, les graines sont mises au-dessus et elles sont hydratées tous les jours avec de l'eau

distillée. Une fois les graines germées, elles ont été repiquées dans des godets de 0.45 L avec un mélange composé de 40% de sable grossier et 60% de terreau de semis ainsi que des graviers dans le fond afin de faciliter le drainage de l'eau. Puis les godets sont placés en serre afin que les graines puissent se développer dans des conditions favorables et bénéficier d'une photopériode naturelle. Environ un mois après repiquage, les plantules ont été déplacées dans une serre tunnel en plastique, au jardin botanique de l'Université de Strasbourg, pour une acclimatation d'une semaine en extérieur. Une fois les plantules acclimatées, elles ont été repotées dans des pots de 1.3 L avec un substrat composé de terreau de rempotage (2/6), de terre franche (1/6), de pouzzolane (1/6), de graviers fins (1/6) et de sable (1/6) et à nouveau des graviers au fond. Une fois repotées, les plantules sont ensuite placées en plein air jusqu'à atteindre un développement optimal pour les mesures de traits.

4. *Mesure des traits fonctionnels*

Ce sont les traits fonctionnels qui sont responsables de la manière dont les organismes répondent aux facteurs environnementaux (Diaz et al., 2001).

Fonctions

Fécondité
Dissémination
Etablissement

Interception de la lumière
Aptitude à la compétition

Acquisition de ressource
Croissance
Décomposition de la litière

Traits fonctionnels

Masse de graine
Hauteur Reproductive
Phénologie reproductive

Hauteur végétative

Taille des feuilles
Structure morpho-anatomique des feuilles
Teneurs en éléments minéraux des feuilles



Garnier & Navas 2012, Agronomy for sustainable Development

Figure 2. Exemples de fonctions reliées à des traits fonctionnels.

Nous allons à présent détailler les cinq traits fonctionnels de l'étude, cités précédemment.

4.1. La masse des graines

La masse des graines va nous donner des renseignements sur la fécondité de la plante ainsi que sa capacité de dispersion.

Dans notre étude, la masse des graines correspond à des données *in situ*, elles seront donc traitées à part, les autres traits correspondant à des données *ex situ*.

La masse des graines a été pesée à l'aide d'une balance de précision de 0,0001g. Trente graines ont été pesées par espèce et par site, ces trente graines étaient divisées en trois lots de dix graines, puis une moyenne a été faite sur ces lots donnant la masse moyenne pour dix graines. Avant de procéder aux pesées, ces graines ont été mises à l'étuve à 80°C pendant 48 heures.

4.2. Le taux de germination

Le taux de germination nous donne des indications sur la viabilité des graines.

Vingt graines par espèce et par site ont été mises à germer pendant deux mois. Un suivi journalier des germinations a été mis en place. Au bout des deux mois, nous avons arrêté le suivi, nous avons ensuite divisé le nombre de graines germées par le nombre de graines totales mises à germer. Nous obtenons ainsi un taux de germination.

4.3. La Surface spécifique foliaire (SLA)

La surface spécifique foliaire nous donne des indications sur la stratégie d'acquisition des ressources de la plante. En effet, la SLA peut se définir comme un compromis entre la capture des ressources nécessaires au bon développement de la plante et la conservation des ressources en fonction de la stratégie mise en place.

La SLA a été mesurée à l'aide d'un planimètre mesureur laser portable de surface foliaire (modèle CI-202, CID-BIOSCIENCE). Cette mesure a été effectuée sur 5 individus adulte par espèce et par site, sur la 3^{ème} feuille en partant de l'inflorescence (pour le dactyle, trèfle et la luzerne) ou une feuille intermédiaire dans le cas où les feuilles sont disposées en rosette (pour

le plantain). Pour le trèfle et la luzerne, le pétiole a été prélevé sans les stipules. Une fois la surface mesurée en cm², les feuilles ont été mises à l'étuve pendant 48 heures à 80°C. Ensuite elles ont été pesées avec une balance de précision de 0,0001g. En divisant la surface par la masse sèche nous obtenons la valeur de SLA qui sera exprimée en m²/kg.

4.4. La longueur étirée reproductive (LER)

La longueur étirée reproductive, nous fournit des renseignements sur la capacité de dissémination de la plante ainsi que ses aptitudes à la compétition.

Afin de mesurer la LER, nous avons attendu que les inflorescences soient à l'anthèse. A l'aide d'un mètre nous avons ensuite mesuré la tige la plus grande de l'individu de son point d'insertion jusqu'à l'extrémité de son inflorescence, le tout mesuré au mm près.

Pour le dactyle, cette mesure n'a pu être effectuée en l'absence d'inflorescences car cette espèce ne donne pas de fleurs dans la première année suivant sa germination.

4.5. La taille des inflorescences

Ce trait va nous renseigner sur les interactions plantes - pollinisateurs pour les espèces entomogames ainsi que sur leur capacité de dispersion.

La taille des inflorescences a été mesurée à l'aide d'un mètre. Sur la même tige que pour la mesure de LER, nous avons mesuré la hauteur ou la largeur de l'inflorescence afin d'avoir la plus grande dimension, les valeurs sont données et mesurées au mm près.

Pour le dactyle, cette mesure n'a pu être effectuée pour les mêmes raisons que précédemment.

5. Variables environnementales

Nous pouvons diviser les variables environnementales en deux catégories : les variables locales qui sont étroitement liées au site et les variables paysagères liées à l'environnement proche des sites.

5.1. Variables locales

Dans les variables locales, nous retrouvons : la surface des sites, la gestion humaine, considérée ici comme le nombre de fois qu'un site est fauché par an. Ces données proviennent d'un questionnaire transmis aux gestionnaires des différents sites en 2021. Il y a aussi les conditions environnementales, soit les caractéristiques du sol obtenues à la suite d'une campagne de terrain (en 2021) et d'analyses en laboratoire (en 2022) et le climat local obtenu à l'aide de capteurs climatiques disposés sur chaque site, mesurant la température toutes les heures durant les mois d'avril à juin 2022.

Pour obtenir les caractéristiques du sol, un profil de sol a été réalisé sur place à l'aide d'une tarière afin de recueillir des informations sur sa profondeur, la présence d'activité biologique et la présence d'hydromorphie. Trois prélèvements ont également été réalisés pour des analyses en laboratoires afin de recueillir des données sur la compacité du sol et sur sa fertilité (pH, %CaCO₃, % Carbone organique, % d'Azote, ainsi que le rapport C/N). A partir de ces données brutes et à l'aide d'une analyse en composantes principales (ACP), nous avons retenus deux axes pour notre étude : la matière organique (MO) du sol ainsi que sa structuration.

Pour les données liées au climat, nous avons obtenus des capteurs les données de températures jour et nuit et avec ces données nous avons déterminé les températures minimales, maximales et moyennes ainsi que des écarts-types afin d'approfondir nos analyses sur les données climatiques. Et à partir de ces données climatiques, nous avons effectué une ACP et ainsi deux axes sont ressortis : la température moyenne journalière (T_{jour}) et le delta des températures moyennes (DT_{daymean}).

5.2. Variables paysagères

Les variables paysagères ont été construites à l'aide de zones tampons de 200m autour des sites tout en excluant le site lui-même. Ce sont cinq variables paysagères qui ont été générées afin de rendre compte des formes urbaines. Nous avons la compacité, qui correspond à la fragmentation verticale du paysage, soit le volume du bâti sur la surface totale de l'emprise construite (source : BD Topo 2020). La densité de route qui se définit comme la fragmentation horizontale du paysage (source : BD Topo 2020). Nous traduisons la quantité d'habitats naturels dans le voisinage à travers sa composition, ce qui nous donne la moyenne de l'indice de végétation (MeanNDVI) (source : Sentinel 2, 2019), également à travers sa configuration, ce qui va nous donner : l'agrégation de l'indice de végétation (AI.0.6) (source : Sentinel 2, 2019) des habitats naturels voisins. Nous avons ensuite une variable liée à la démographie avec la densité humaine nuit, soit le nombre d'habitants au km² (source : BD FILOSOFI INSEE, 2015). Ainsi, à l'aide d'une classification ascendante hiérarchique effectuée sur les distances euclidiennes des variables une fois réduites, nous arrivons à identifier quatre formes urbaines (Figure 3.).

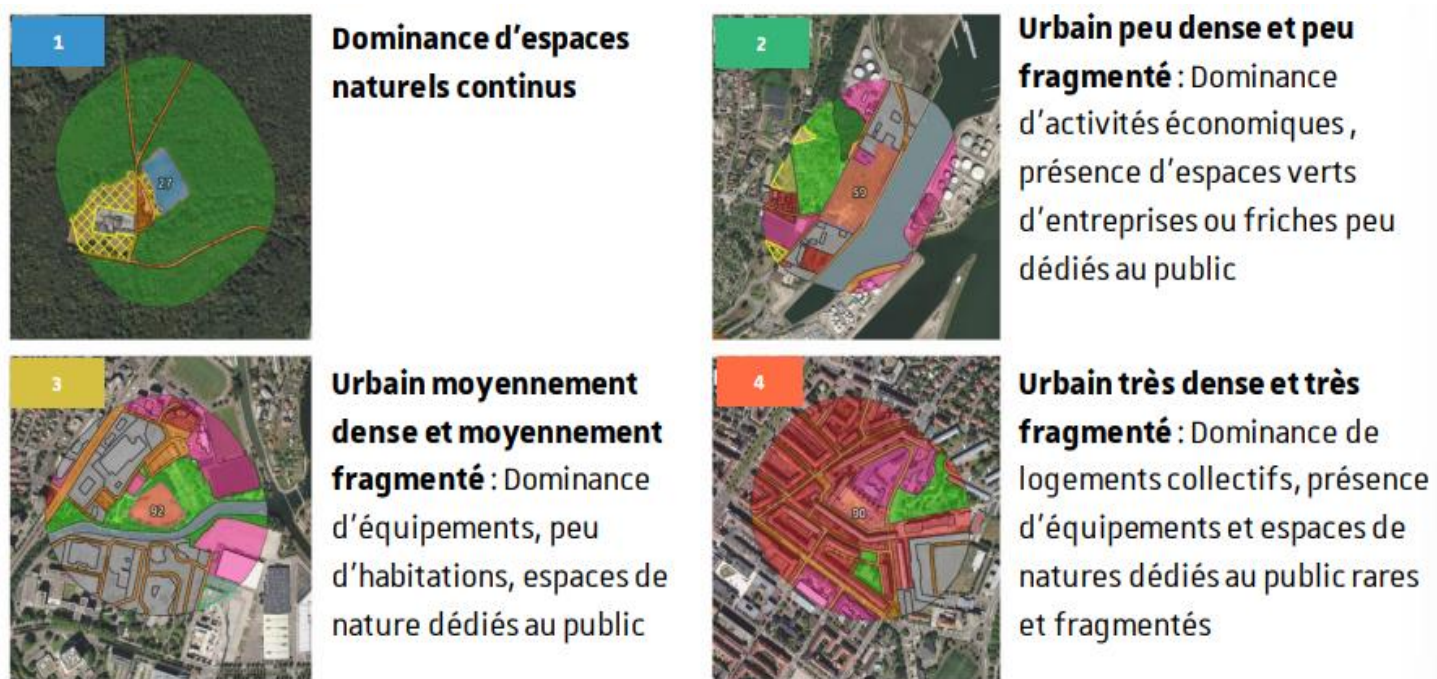


Figure 3. Présentation des quatre formes urbaines utilisées dans le cadre du projet EVOLVILLE.

6. *Analyse de données*

Pour obtenir une vision globale des réponses des plantes à l'urbanisation et la gestion, nous avons réalisé des régressions linéaires (package lme4) afin de réussir à extraire un lien entre les variables explicatives (locales et paysagère qui sont ici considérées comme des effets fixes) et les variables à expliquer (traits fonctionnels) de plus le site est pris ici en effet aléatoire. La normalité des résidus des modèles a été testée à l'aide d'un test de Shapiro (fonction shapiro.test). Nous avons ensuite effectué des analyses de variance avec la fonction ANOVA (package car) afin de voir les effets des variables explicatives sur les variables à expliquer. Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R (R version 4.0.4 15-02-2021) via RStudio (RStudio 1.4.1106 23-02-2021) avec un seuil de significativité $\alpha = 0,05$.

RESULTATS

Les traits fonctionnels (LER, SLA, taille des inflorescences) ont été mesurés en jardin commun sur plus de 600 individus appartenant à quatre espèces différentes. La masse des graines et le taux de germination ont été mesurés en laboratoire.

Dans cette partie, nous allons détailler chaque trait fonctionnel. Dans un premier temps, nous allons voir le taux de germination, puis la LER, la taille des inflorescences et la masse des graines. Il n'y a pas de variabilité observée pour la SLA pour aucune des quatre espèces étudiées.

1. *Le taux de germination des grains (récoltés in situ)*

Nous pouvons voir (Tableau I.) que le taux de germination des quatre espèces est impacté par au moins une des variables explicatives. La luzerne, le trèfle ainsi que le dactyle subissent un effet des formes urbaines sur leur taux de germination ($\text{Pr}(> \text{Chisq}) = 0,01$).

Tableau I. Taux de germination en fonction des variables explicatives pour les quatre espèces.

	MedLup			TriPra			PlaLan					DacGlo				
	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	Estimate	std.error	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	estimate	std.error	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)
LogArea	1.11	1	0.29	0.004	1	0.95			2.37	1	0.12			3.30	1	0.07
Nb de fauches par an	0.44	1	0.51	1.13	1	0.29			0.16	1	0.69			0.26	1	0.61
Tjour	0.33	1	0.57	0.54	1	0.46			0.02	1	0.89	0.59	0.27	5.09	1	0.02
Dtdaymean	0.01	1	0.9	0.05	1	0.82			1.51	1	0.22	0.58	0.32	3.90	1	0.05
ACP1sol_Struct	1.35	1	0.24	1.28	1	0.26			0.68	1	0.41			0.05	1	0.82
ACP2sol_MO	0.1	1	0.75	0.1	1	0.75	0.22	0.08	7.05	1	0.01			0.00	1	0.98
Formes urbaines	10.89	3	0.01	11.03	3	0.01			1.63	3	0.65			10.91	3	0.01

Nous pouvons voir sur la figure 4.a que le taux de germination du dactyle diminue lorsque l'urbanisation des formes urbaines s'intensifie. Nous pouvons également voir sur la figure 4.b que le taux de germination du plantain a tendance à augmenter lorsque le sol est enrichi en MO. Nous retrouvons la même tendance pour l'écart des températures journalières du dactyle, il y a un meilleur taux de germination lorsque l'écart des températures journalières est plus important (cf annexe 4). Le taux de germination de la luzerne a tendance à diminuer de la forme urbaine 1 (dominance d'espaces naturels continus) à la forme 3 (urbain moyennement dense et moyennement fragmenté) puis remonte pour la forme urbaine 4 (urbain très dense et très fragmenté) (cf annexe 3.b). Et pour le trèfle, nous avons un taux de germination qui a tendance à être plus faible dans la forme 1 et des taux plus élevés et similaires pour les trois autres formes plus urbanisées (cf annexe 3.a).

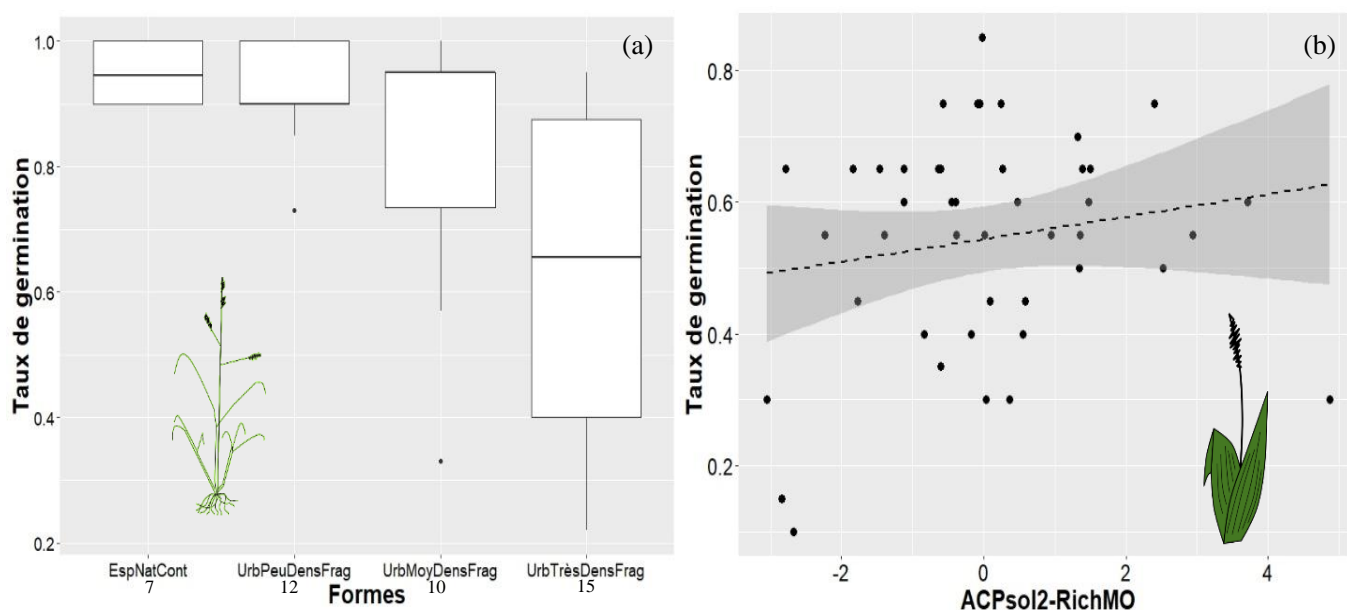


Figure 4. Box plot du taux de germination du dactyle sur les formes urbaines définies (a) ; ggplot du taux de germination du plantain sur la richesse en matière organique du sol (b)

2. La LER (ex situ)

Nous pouvons voir (Tableau II.) que la LER est impactée uniquement pour le plantain et le trèfle par au moins une des variables explicatives. Nous constatons un effet de l'urbanisation sur la LER du trèfle ($\text{Pr}(> \text{Chisq}) = 0,02$). Pour le plantain, nous pouvons observer un effet positif de la richesse en matière organique du sol sur sa LER ($\text{Pr}(> \text{Chisq}) = 0,05$).

Tableau II. Longueur étirée reproductive en fonction des variables explicatives pour deux des quatre espèces de l'étude.

	TriPra			PlaLan		
	LR Chisq	Df	$\text{Pr}(> \text{Chisq})$	LR Chisq	Df	$\text{Pr}(> \text{Chisq})$
LogArea	0.09	1	0.77	0.31	1	0.57
Nb de fauches par an	2.31	1	0.13	3.58	1	0.06
Tjour	2.76	1	0.1	0.01	1	0.91
Dtdaymean	1.69	1	0.19	2.50	1	0.11
ACP1sol_Struct	0.08	1	0.78	1.14	1	0.29
ACP2sol_MO	1.62	1	0.20	3.92	1	0.05
Formes urbaines	10.24	3	0.02	3.98	3	0.26

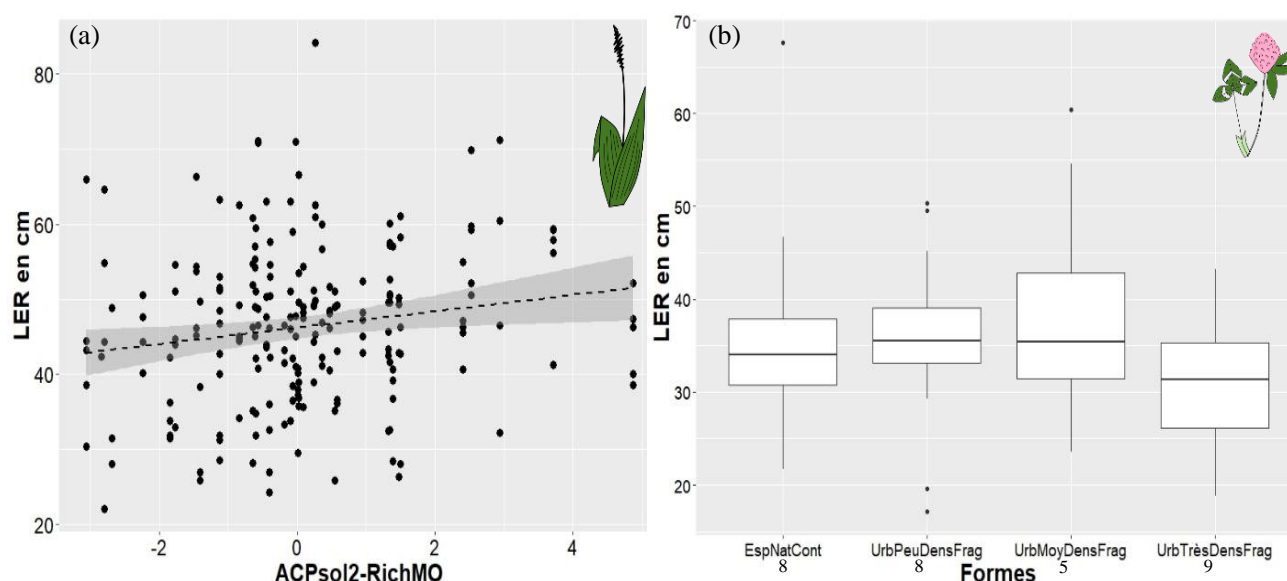


Figure 5. Ggplot de la LER sur la richesse en matière organique du sol (a) ; boxplot de la LER en fonction des formes urbaines définies (b)

Nous pouvons voir sur la figure 5.a que la LER du plantain augmente lorsque la richesse en matière organique du sol est plus importante. Nous pouvons également voir sur la figure 5.b que la LER du trèfle a tendance à être la plus faible pour la forme 4, soit la plus urbanisée. Les formes 1 à 3 semblent avoir une LER légèrement plus importantes et similaires entre elles.

3. La taille des inflorescences (*ex situ*)

Nous pouvons voir (Tableau III.) que la taille des inflorescences est impactée uniquement pour le plantain par au moins une des variables explicatives. Nous pouvons voir qu'il y a un effet des formes urbaines sur la taille des inflorescences du plantain ($\text{Pr}(> \text{Chisq}) = 0,01$).

Tableau III. Taille des inflorescences en fonction des variables explicatives pour le plantain.

	PlaLan		
	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)
LogArea	1.63	1	0.20
Nb de fauches par an	0.08	1	0.77
Tjour	0.84	1	0.36
Dtdaymean	2.47	1	0.12
ACP1sol_Struct	3.24	1	0.07
ACP2sol_MO	0.79	1	0.37
Formes urbaines	10.78	3	0.01

Nous pouvons voir (cf annexe 6.) que la taille des inflorescences du plantain a tendance à être légèrement plus faible dans la forme composée d'espaces naturels continus (forme 1) que dans les trois autres formes de milieux plus ou moins urbanisés (formes 2 à 4). Ainsi, la taille des inflorescences aurait tendance à être légèrement plus importante en milieu plus urbanisé.

4. La masse des graines (*in situ*)

La masse des graines correspond à des données *in situ*, en effet les graines ont été récoltées directement sur les sites de l'étude (cf Partie 4.1). Les résultats sont visibles sur le tableau ci-dessous (Tableau IV.).

La masse des graines du dactyle et de la luzerne est corrélée positivement à la richesse en matière organique du sol (respectivement $\Pr(>\text{Chisq})=0.03$ et 0.01).

Tableau IV. Masse des graines en fonction des variables explicatives pour deux des quatre espèces de l'étude.

	DacGlo			MedLup		
	LR Chisq	Df	$\Pr(>\text{Chisq})$	LR Chisq	Df	$\Pr(>\text{Chisq})$
LogArea	0.52	1	0.47	0.04	1	0.84
Nb de fauches par an	0.23	1	0.63	0.77	1	0.38
Tjour	0.02	1	0.9	0.45	1	0.5
Dtdaymean	0.33	1	0.56	0.01	1	0.94
ACP1sol_Struct	0.06	1	0.81	0.50	1	0.48
ACP2sol_MO	4.85	1	0.03	6.6	1	0.01
Formes urbaines	0.19	3	0.98	5.59	3	0.13

DISCUSSION

1. Quel est l'impact de la gestion des espaces verts urbains sur les espèces herbacées ?

D'après les résultats obtenus sur l'étude des traits fonctionnels des individus cultivés *ex situ* en jardin botanique en fonction de la gestion des espaces verts urbains, nous pouvons dire que cette gestion n'a pas d'effet significatif sur les traits fonctionnels étudiés (Tableaux I, II, III et IV). En effet, nous ne constatons pas d'effets de la gestion sur les sites étudiés, que ce soient des sites pas (aucune fauche) ou peu gérés (une à trois fauches par an) ou encore des sites très fortement gérés (jusqu'à quinze fauches par an) sur les traits fonctionnels étudiés. Or, la gestion de ces espaces, et donc principalement la fréquence de fauche, a un impact sur les traits fonctionnels des plantes herbacées. Ainsi, ces plantes vont répondre à la pression de fauche en modifiant certains de leurs traits fonctionnels : en ayant une SLA plus élevée afin de privilégier la capture des ressources à leur conservation (Cochard et al., 2019).

Les plantes issues de milieux soumis à une gestion de fauche ne répondent pas significativement à cette pression. Nous pouvons en déduire que la réponse des espèces à la gestion n'est pas génétique car elle n'est pas maintenue en jardin botanique. Ainsi il semblerait que la réponse soit due à de la plasticité phénotypique pour ces espèces face à cette perturbation. En effet, la gestion des milieux herbacés urbains peut varier d'une année sur l'autre, en fonction des conditions climatiques et de la richesse du sol. Ainsi, avec une gestion variable, il semble difficile de laisser le temps à une modification génétique de s'ancrer.

La gestion appliquée sur un site donné ne va donc pas avoir d'effets sur la génération $n+1$ lorsqu'elle ne se développe pas avec les mêmes perturbations. Nous pouvons donc en conclure que les espèces ont développées une certaine plasticité vis-à-vis de la pression induite par la gestion de fauche, notamment le plantain (Pankoke et al., 2013).

2. Comment l'urbanisation influence les espèces herbacées ?

Les taux de germination du dactyle, de la luzerne et du trèfle ont tendance à diminuer lorsque le degré d'urbanisation et de fragmentation du site augmente. Etant donné que les graines mises

à germer ont toutes bénéficié des mêmes conditions et des mêmes apports, il semblerait qu'une variation du taux de germination soit due à un effet maternel, aux ressources que la plante mère a apportée à ses graines. Ainsi, si la plante mère provient de zones urbaines caractérisées par des sols secs et moins exposés à cause des bâtiments (Dubois et al., 2017), elle apportera moins de ressources qu'une plante mère provenant d'un milieu plus naturel et donc plus frais et perméable. Or pour obtenir un meilleur taux de germination, les graines ont besoin de réserves suffisantes, et les réserves nutritives contenues dans l'albumen de la graine vont dépendre de l'environnement dans lequel la plante mère s'est développée (Weiner et al., 1997). Il serait intéressant de s'affranchir des effets maternels en étudiant les individus issus de la seconde génération afin de voir si la tendance observée avec les individus issus des graines récoltées sur le terrain est maintenue. En effet, Qu et al. (2022) ont démontré que des adaptations chimiques à l'herbivorie pouvaient s'estomper après une génération hors pression.

D'après Williams et al. (2014), certains traits fonctionnels de plantes tels que leur hauteur reproductive ont tendance à se modifier le long d'un gradient d'urbanisation. Or dans nos résultats, la longueur étirée reproductive diminue en fonction de l'intensification de l'urbanisation. Une taille plus faible en milieu très urbanisé pourrait s'expliquer par une diminution de l'activité des pollinisateurs due à la rareté et la fragmentation des espaces de nature.

Les espaces urbains peu denses et fragmentés ainsi que les espaces moyennement denses et fragmentés correspondent aux espaces avec les tailles d'inflorescences les plus importantes pour le plantain ainsi que les longueurs étirées reproductives du trèfle les plus importantes.

Des inflorescences plus grandes pourront attirer plus de pollinisateurs et ainsi permettre la reproduction de cette espèce.

Les plantes vont répondre à l'intensification de l'urbanisation par une augmentation de leur hauteur, jusqu'à une urbanisation trop dense et fragmentée (forme 4) ce qui va tendre à diminuer la hauteur des plantes. En effet une augmentation de la hauteur des plantes réduirait leurs chances d'extinctions locales d'environ 80% (Duncan et al., 2011). Nous retrouvons une compétition plus importante pour la lumière dans les milieux plus urbains (Pierce et al., 1994) ainsi qu'un plus grand accès aux ressources. De plus, les plantes urbaines sont généralement plus grandes en culture en jardin expérimental (Qu et al., 2022). Par ailleurs, un enrichissement du sol en nutriments favorise généralement le taux de croissance des plantes (Thompson et McCarthy, 2008).

3. *Quelle est la relation entre la richesse en matière organique du sol et les espèces herbacées ?*

Les diverses contaminations des sols en milieu urbain, les rendent généralement plus riches en nutriments (Roche., 2016). Ainsi, pour le plantain, le taux de germination ainsi que la LER sont impactés par la richesse en matière organique du sol. Comme dit précédemment, le taux de germination va dépendre de l'environnement dans lequel la plante mère s'est développée. Ainsi, nous aurons un meilleur taux de germination lorsque la plante mère se sera développé sur un sol riche en matière organique.

La masse sèche des graines (*in situ*) de dactyle et de luzerne tend à augmenter lorsque la richesse en matière organique du sol augmente. De la même manière que précédemment, cet effet pourrait être dû aux effets maternels. La plante mère qui se développe sur un sol enrichi en MO va avoir accès à plus de ressources et pourra ainsi en fournir plus à ses graines, elles auront donc une masse plus importante. De plus, les espèces ayant une masse de graines plus importante se comportent mieux dans les environnements dangereux soumis à la sécheresse, à la concurrence, à l'ombre profonde ou encore à l'enfouissement (Westoby et al., 2002).

Il est important de noter que les effets maternels se manifestent essentiellement à des stades de développement précoces, c'est-à-dire pour la masse et la taille des graines ainsi que pour le taux de germination, cependant ces effets deviennent imperceptibles pour des stades plus avancés tels que la croissance ou la reproduction (Bischoff et al., 2010).

L'observation d'une réponse de la LER du plantain à la richesse en matière organique du sol est donc un signe d'une base génétique. Les individus de plantain issus de sites pauvres en MO seraient donc génétiquement plus petits que ceux issus de sol riche en MO.

4. *Réponses liées à un simple effet de l'environnement ou à un ancrage génétique ?*

Afin de voir s'il s'agit d'effets de l'environnement ou d'un signe d'une modification génétique, nous pouvons comparer nos résultats *ex situ* aux résultats du stage de master 2 de Benjamin Baudon (2021) qui ont été obtenus *in situ* pour les mêmes traits et espèces dans le cadre du projet EVOLVILLE. Or, les réponses des espèces sont différentes entre les mesures *in situ* et *ex situ*. En conditions *in situ*, la LER de la luzerne est plus importante en milieu périurbain (qui

correspond à la forme 3) que dans des milieux riches en activités économiques (forme 2), car les zones d'activités économiques présenteraient davantage de sols imperméables ainsi qu'une pollution plus intense due aux industries. En conditions *ex situ*, nous n'obtenons pas de réponses significatives de la luzerne aux formes urbaines. Nous pouvons donc supposer une certaine plasticité de la LER, pour la luzerne. Sur le terrain, la LER du trèfle répond également aux formes urbaines, en diminuant avec l'intensification de l'urbanisation du milieu. En jardin, nous retrouvons la même tendance pour cette espèce. Ainsi, le trèfle est sensible à une forte artificialisation du milieu. La réponse aux formes urbains étant conservée entre l'*in situ* et l'*ex situ*, nous pouvons supposer la présence d'un ancrage génétique pour ce trait.

In situ, Baudon (2021) avait mesuré un effet significatif de la pression de gestion sur la SLA pour le plantain. La SLA avait tendance à augmenter avec l'intensification de la gestion. En effet, la SLA est associée à la fréquence des traitements, ici de la fauche (Kahmen et al., 2007), elle va également avoir une valeur plus importante dans un environnement perturbé (Bouchet et al., 2016). *Ex situ*, la gestion de fauche n'a pas d'impacts sur les traits fonctionnels des plantes et la SLA ne répond pas de manière significative aux variables environnementales. Ainsi, nous pouvons supposer que la SLA est un trait plastique pour ces espèces.

D'après les résultats *in situ* et *ex situ*, les réponses liées aux formes urbaines et à la fertilité du sol seraient dues à une base génétique. Nous pouvons dire que ces deux variables sont relativement stables dans le temps. En effet, le passage d'un sol fertile à un sol très peu fertile prends plusieurs années, de la même manière que le passage de la forme 1 (dominance d'espaces naturels continus) à la forme 3 (espace urbain moyennement dense et moyennement fragmenté) se fera sur un temps long.

La gestion a des effets sur les traits mesurés *in situ* mais n'en a pas sur les traits mesurés *ex situ*. Les réponses liées à la gestion seraient donc dues à un effet de l'environnement, soit de la plasticité phénotypique.

CONCLUSIONS

La gestion de fauche n'a pas d'effet significatif sur les traits fonctionnels étudiées pour nos quatre espèces en conditions *ex situ*, cependant des réponses sont visibles en conditions *in situ*. Nous pouvons donc dire que les espèces ont développées une certaine plasticité vis-à-vis de la gestion appliquée sur les sites. Bien que les quatre espèces sélectionnées soient les plus

communes donc potentiellement les plus ubiquistes. L'urbanisation et l'enrichissement des sols en matière organique vont avoir des effets significatifs sur les traits fonctionnels mesurés. L'urbanisation semble sélectionner des individus avec une LER et une taille d'inflorescence importantes chez certaines espèces. L'enrichissement des sols semble sélectionner des individus avec une LER importante. Ces variables ayant également induites des réponses similaires *in situ*, nous pouvons en déduire que ces réponses ont une base génétique. Contrairement à ce que nous aurions pu penser, la SLA ne montre pas d'effet significatif sur les différentes variables étudiées en *ex situ*. Cependant il est bien connu et les résultats de Baudon (2021) nous le montrent à nouveau, qu'il y a des effets de la gestion sur la SLA. La SLA serait donc un trait plastique.

PERSPECTIVES

Comme proposé pour le taux de germination, il serait intéressant d'effectuer ces mesures de traits sur une seconde génération *ex situ* issue des individus plantés en jardin botanique afin de s'affranchir des effets maternels qui sont encore présents pour la première génération. Notamment pour le taux de germination et la masse des graines.

Il peut également être intéressant d'ajouter des variables pour la gestion de fauche. En effet, nous avons étudié uniquement le nombre de fauche effectuée par an. Nous pourrions ajouter la période de fauche afin de savoir si elle est précoce ou tardive ou encore si elle a lieu pendant la période de floraison, si les résidus de fauche sont exportés ou broyés et laissés sur site. Cela pourrait avoir un impact sur la richesse en matière organique du sol par exemple.

Enfin, il pourrait être utile de connaître l'historique des sites, afin de savoir si leur ancienne utilisation a un impact sur ses caractéristiques actuelles.

REFERENCES

- Alberti, Marina, et al. « Urban Driven Phenotypic Changes: Empirical Observations and Theoretical Implications for Eco-Evolutionary Feedback ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 372, n° 1712, 1712, janvier 2017, p. 20160029. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0029>.
- Anderson, Pippin, et al. « Post-Apartheid Ecologies in the City of Cape Town: An Examination of Plant Functional Traits in Relation to Urban Gradients ». *Landscape and Urban Planning*, vol. 193, janvier 2020, p. 103662. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.103662>.
- Balasoorya, B. L. W. K., et al. « Biomonitoring of Urban Habitat Quality by Anatomical and Chemical Leaf Characteristics ». *Environmental and Experimental Botany*, vol. 65, n° 2-3, 2-3, mars 2009, p. 386-94. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2008.11.009>.
- Baudon, Benjamin. *Sous la direction de Madame Audrey Muratet et de Monsieur Laurent Hardion*. p. 63.
- Bischoff, Müller-Schärer. « Testing population differentiation in plant species – How important are environmental maternal effects », *Oikos* 119(3), 13 avril 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17776.x>
- Blanc, Nathalie. « 1925-1990 : l'écologie urbaine et le rapport ville-nature ». *Espace géographique*, vol. 27, n° 4, 4, 1998, p. 289-99. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.3406/spgeo.1998.1185>.
- Bouchet, Diane. *Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*. p. 217.
- Brandt, Angela J., et al. « Plant Trait Expression Responds to Establishment Timing ». *Oecologia*, vol. 178, n° 2, 2, juin 2015, p. 525-36. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3216-z>.
- Buchholz, Yvonne. « Book Review ». *Basic and Applied Ecology*, vol. 29, juin 2018, p. 98-99. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.03.004>.
- Clergeau, Philippe. *Biodiversité urbaine : de l'inventaire naturaliste au fonctionnement écologique*. p. 3.
- Cochard, Arnaud. *Influence des facteurs paysagers sur la flore des habitats herbacés sous influence urbaine: approche taxonomiques et fonctionnelles*. p. 215.
- Cochard. « Intraspecific Trait Variation in Grassland Plant Communities along Urban-Rural Gradients ». *Urban Ecosystems*, vol. 22, n° 3, 3, juin 2019, p. 583-91. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1007/s11252-019-0827-5>.
- Daniel Hervé, Agrocampus Ouest, ESA,IRSTV, CVFSE/Oniris, Plante & Cité, 2017. URBIO « Biodiversité des aires urbaines. Synthèses des travaux de recherche. » Plante & Cité, Angers, 36 p.
- Díaz, Sandra, et al. « Plant Functional Traits, Ecosystem Structure and Land-use History along a Climatic Gradient in Central-western Argentina ». *Journal of Vegetation Science*, vol. 10, n° 5, 5, octobre 1999, p. 651-60. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.2307/3237080>.
- Díaz, Sandra, et Marcelo Cabido. « Vive La Différence: Plant Functional Diversity Matters to Ecosystem Processes ». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 16, n° 11, 11, novembre 2001, p. 646-55. DOI.org (Crossref), [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2).
- Dubois, Jonathan, et Pierre-Olivier Cheptou. « Effects of Fragmentation on Plant Adaptation to Urban Environments ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 372, n° 1712, 1712, janvier 2017, p. 20160038. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0038>.
- Duncan, Richard P., et al. « Plant Traits and Extinction in Urban Areas: A Meta-Analysis of 11 Cities: Plant Traits and Extinction in Cities ». *Global Ecology and Biogeography*, vol. 20, n° 4, 4, juillet 2011, p. 509-19. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00633.x>.
- Elmqvist, Thomas, et al., éditeurs. *Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities*. Springer Netherlands, 2013. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7088-1>.
- Emelianoff, Cyria. « L'écologie urbaine entre science et urbanisme ». *Quaderni*, vol. 43, n° 1, 1, 2000, p. 85-99. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.3406/quad.2000.1474>.
- Emmanuel Boutefeu, « La nature en ville : des enjeux paysagers et sociétaux », *Géoconfluences*, avril 2007. <http://geoconfluences.ens-lyon.fr/doc/transv/paysage/PaysageViv.htm>
- Garnier, E., et al. « 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*, vol. 99, n° 5, 5, mai 2007, p. 967-85. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1093/aob/mcl215>.
- Garnier, Eric, et al. *Plant Functional Diversity: Organism Traits, Community Structure, and Ecosystem Properties*. Oxford University Press, 2015. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198757368.001.0001>.
- Gerland, Parc. *La nature en ville : des enjeux paysagers et sociétaux*. p. 10.
- Gros, Clément. *Impact de l'urbanisation sur la flore des espaces herbacés et ses traits fonctionnels*. p. 66.
- Guenat, Solène, et al. « Effects of Urbanisation and Management Practices on Pollinators in Tropical Africa ». *Journal of Applied Ecology*, édité par J. Scott MacIvor, vol. 56, n° 1, 1, janvier 2019, p. 214-24. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13270>.
- Guo, Peipei, et al. « Response of Ruderal Species Diversity to an Urban Environment: Implications for Conservation and Management ». *International Journal of Environmental Research and Public Health*, vol. 15, n° 12, 12, décembre 2018, p. 2832. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.3390/ijerph15122832>.
- Hardion Laurent, et al. « Performance, Genetic and Ecological Insights for the Conservation of the Endangered Large Pink, *Dianthus Superbus* L. (Caryophyllaceae) in Semi-Natural Grassland ». *Botany Letters*, vol. 166, n° 1, 1, janvier 2019, p. 104-12. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1080/23818107.2018.1544506>.
- Irène, Mme Till-Bottraud, et Maître de Conférences. *Effets de l'urbanisation sur la morphologie florale et les relations plantes-pollinisateurs*. p. 230.
- Jantunen, Saarinen et al. « Flowering and seed production success along roads with different mowing regimes. ». *Applied Vegetation Science*, 16 juillet 2007, <https://doi-org.docele.u-bordeaux.fr/10.1111/j.109X.2007.tb00528.x>.
- J. Weiner, S. Martinez, et al. « How important are environmental maternal effects in plants? A study with *Centaurea maculosa* ». *Journal of Ecology*, vol. 85, p. 133-142, 1997.
- Kahmen, S, et P. Poschlod. « Effects of Grassland Management on Plant Functional Trait Composition ». *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 128, n° 3, 3, novembre 2008, p. 137-45. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.05.016>.
- Kardel, F., et al. « Assessing Urban Habitat Quality Based on Specific Leaf Area and Stomatal Characteristics of *Plantago Lanceolata* L ». *Environmental Pollution*, vol. 158, n° 3, 3, mars 2010, p. 788-94. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.10.006>.
- Kazakou, Elena. *CONCEPT DES TRAITS FONCTIONNELS*. 2015, p. 6.
- Lambert, Max R., et al. « Adaptive Evolution in Cities: Progress and Misconceptions ». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 36, n° 3, 3, mars 2021, p. 239-57. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.11.002>.
- Last, Luisa, et al. « Indicators for Genetic and Phenotypic Diversity of *Dactylis Glomerata* in Swiss Permanent Grassland ». *Ecological Indicators*, vol. 38, mars 2014, p. 181-91. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.11.004>.
- Marie, BERNARD, et al. *Etude des variations des traits fonctionnels de trois espèces de ligneux en réponse aux facteurs environnementaux*. p. 9.
- Marion, Benoit. *Impact du pâturage sur la structure de la végétation: Interactions biotiques, traits et conséquences fonctionnelles*. p. 236.
- McDonnell, Mark J., et Amy K. Hahs. « Adaptation and Adaptedness of Organisms to Urban Environments ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 46, n° 1, 1, décembre 2015, p. 261-80. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054258>.
- Mcgill, B., et al. « Rebuilding Community Ecology from Functional Traits ». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 21, n° 4, 4, avril 2006, p. 178-85. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>.
- Milano, Vittoria. *Effets de la mosaïque paysagère proche, de l'histoire et des pratiques de gestion locales sur les communautés taxonomiques et fonctionnelles des Collemboles du sol des parcs urbains méditerranéens: les cas de Naples (Italie) et Montpellier (France)*. p. 158.
- Natureparif, A. *DIPLÔME D'INGÉNIEUR D'AGROPARISTECH*. p. 75.
- Neil, Kaesha, et Jianguo Wu. « Effects of Urbanization on Plant Flowering Phenology: A Review ». *Urban Ecosystems*, vol. 9, n° 3, 3, septembre 2006, p. 243-57. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1007/s11252-006-9354-2>.
- Neveux, Par CAMILLE. *Végétaux à l'assaut du goudron*. p. 3.

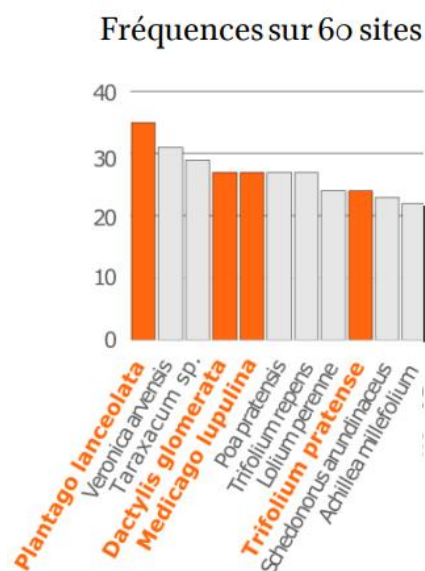
- Niemelä, Jari. « Ecology and urban planning ». *Biodiversity and Conservation*, vol. 8, n° 1, 1, 1999, p. 119-31. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1023/A:1008817325994>.
- Pankoke, Helga, et Caroline Müller. « Impact of Defoliation on the Regrowth Capacity and the Shoot Metabolite Profile of *Plantago Lanceolata* L. » *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 71, octobre 2013, p. 325-33. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.07.016>.
- Pierce, L.L., Running, S.W., Walker, J., 1994. Regional-Scale Relationships of Leaf Area Index to Specific Leaf Area and Leaf Nitrogen Content. *Ecol. Appl.* 4, 313–321. <https://doi.org/10.2307/1941936>.
- Politi Bertoncini, Alzira, et al. « Local Gardening Practices Shape Urban Lawn Floristic Communities ». *Landscape and Urban Planning*, vol. 105, n° 1-2, 1-2, mars 2012, p. 53-61. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.11.017>.
- Prieto, Ivan, et al. « Five Species, Many Genotypes, Broad Phenotypic Diversity: When Agronomy Meets Functional Ecology ». *American Journal of Botany*, vol. 104, n° 1, 1, janvier 2017, p. 62-71. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.3732/ajb.1600354>.
- Qu Jiao et al. « Phenotypic and Genotypic Divergence of Plant–Herbivore Interactions along an Urbanization Gradient ». *Evolutionary Applications*, vol. 15, n° 5, 5, mai 2022, p. 865-77. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1111/eva.13376>.
- Robinson, Sarah L., et Jeremy T. Lundholm. « Ecosystem Services Provided by Urban Spontaneous Vegetation ». *Urban Ecosystems*, vol. 15, n° 3, 3, septembre 2012, p. 545-57. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1007/s11252-012-0225-8>
- Ropars, Lise, et al. *La ville un désert pour les abeilles sauvages?* p. 9.
- Ruas, Renata de Barros, et al. « Urbanization Driving Changes in Plant Species and Communities – A Global View ». *Global Ecology and Conservation*, vol. 38, octobre 2022, p. e02243. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02243>.
- Stanley, Amber, et Gerardo Arceo-Gómez. « Urbanization Increases Seed Dispersal Interaction Diversity but Decreases Dispersal Success in *Toxicodendron Radicans* ». *Global Ecology and Conservation*, vol. 22, juin 2020, p. e01019. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01019>.
- Sukopp, Herbert. « Human-Caused Impact on Preserved Vegetation ». *Landscape and Urban Planning*, vol. 68, n° 4, 4, juin 2004, p. 347-55. DOI.org (Crossref), [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(03\)00152-X](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(03)00152-X).
- Thompson, K. & McCarthy, M.A. “Traits of British alien and native urban plants”. *Journal of Ecology*, 96, 853-859. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01383.x>.
- Violle, Cyrille, et al. « Let the Concept of Trait Be Functional! » *Oikos*, vol. 116, n° 5, 5, mai 2007, p. 882-92. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>.
- Westoby, Mark, et al. « Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species ». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 33, n° 1, 1, novembre 2002, p. 125-59. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>.
- Williams, Nicholas S. G., Mark W. Schwartz, et al. « A Conceptual Framework for Predicting the Effects of Urban Environments on Floras ». *Journal of Ecology*, vol. 97, n° 1, 1, janvier 2009, p. 4-9. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01460.x>.
- Williams, Nicholas S. G., Amy K. Hahs, et al. « Urbanisation, Plant Traits and the Composition of Urban Floras ». *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 17, n° 1, 1, février 2015, p. 78-86. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.10.002>.
- Winchell, Kristin, et al. *Moving Past the Challenges and Misconceptions in Urban Adaptation Research*. preprint, Preprints, 29 juillet 2022. DOI.org (Crossref), <https://doi.org/10.22541/au.165908168.85986087/v1>.

ANNEXES

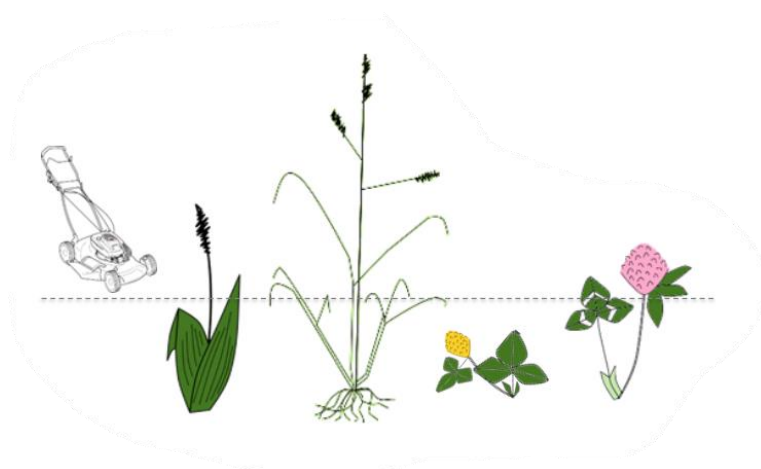
Table des annexes

Annexe 1. Top 10 des fréquences des espèces herbacées dans les 60 sites de l'étude.....	27
Annexe 2. Impact de la gestion de fauche sur les quatre espèces de l'étude.....	27
Annexe 3. Taux de germination du trèfle (a) et de la luzerne (b) en fonction des formes urbaines définies pour l'étude.	28
Annexe 4. Ggplot du taux de germination du dactyle en fonction de l'écart de température journalière.	28
Annexe 5. Ggplot de la masse des graines du dactyle (a) et de la luzerne (b) en fonction de la richesse en matière organique du sol.	28
Annexe 6. Boxplot de la taille des inflorescences du plantain en fonction des formes urbaines définies.....	29
Annexe 7. ACP représentant les variables liées au sol étudiées.....	29
Annexe 8. ACP représentant les variables climatiques étudiées.....	30

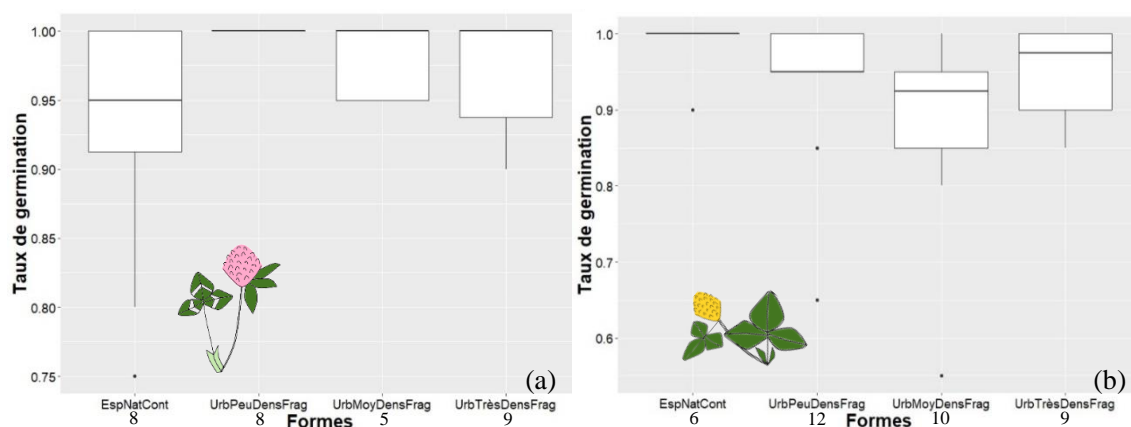
Annexe 1. Top 10 des fréquences des espèces herbacées dans les 60 sites de l'étude.



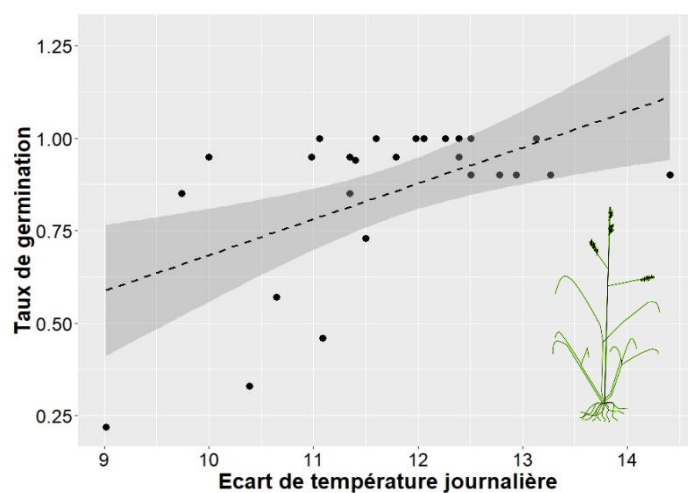
Annexe 2. Impact de la gestion de fauche sur les quatre espèces de l'étude.



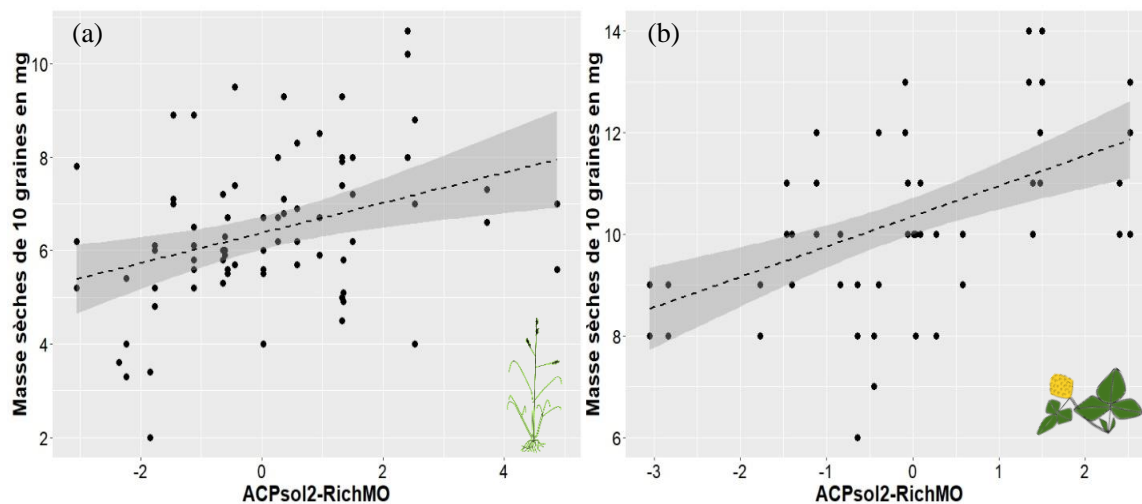
Annexe 3. Taux de germination du trèfle (a) et de la luzerne (b) en fonction des formes urbaines définies pour l'étude.



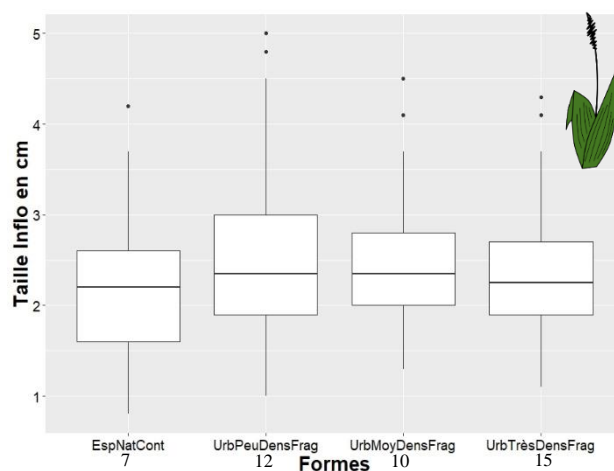
Annexe 4. Ggplot du taux de germination du dactyle en fonction de l'écart de température journalière.



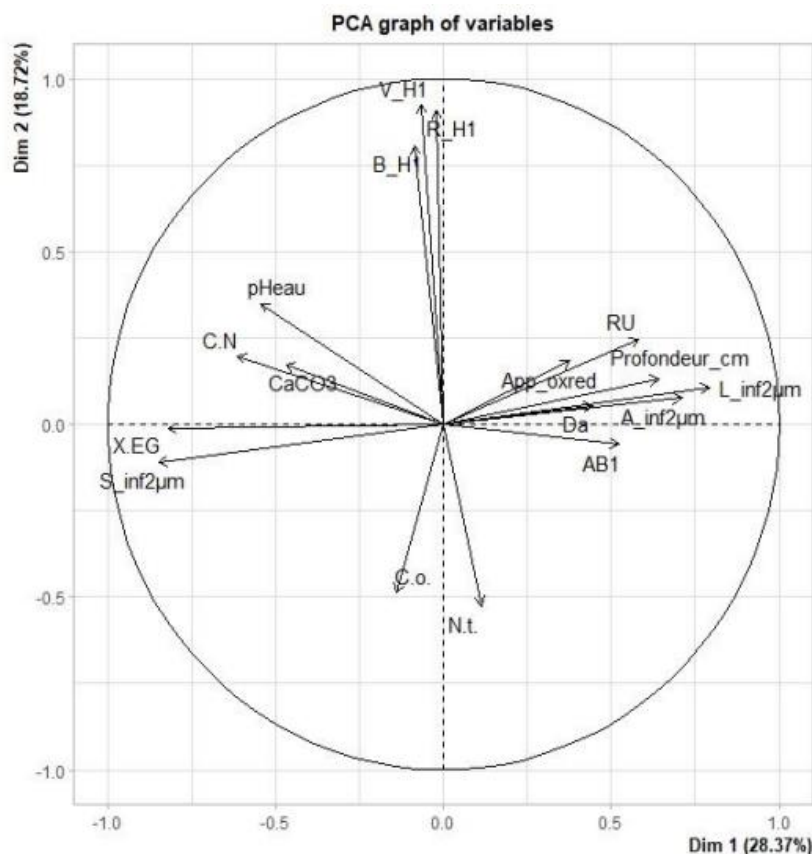
Annexe 5. Ggplot de la masse des graines du dactyle (a) et de la luzerne (b) en fonction de la richesse en matière organique du sol.



Annexe 6. Boxplot de la taille des inflorescences du plantain en fonction des formes urbaines définies.

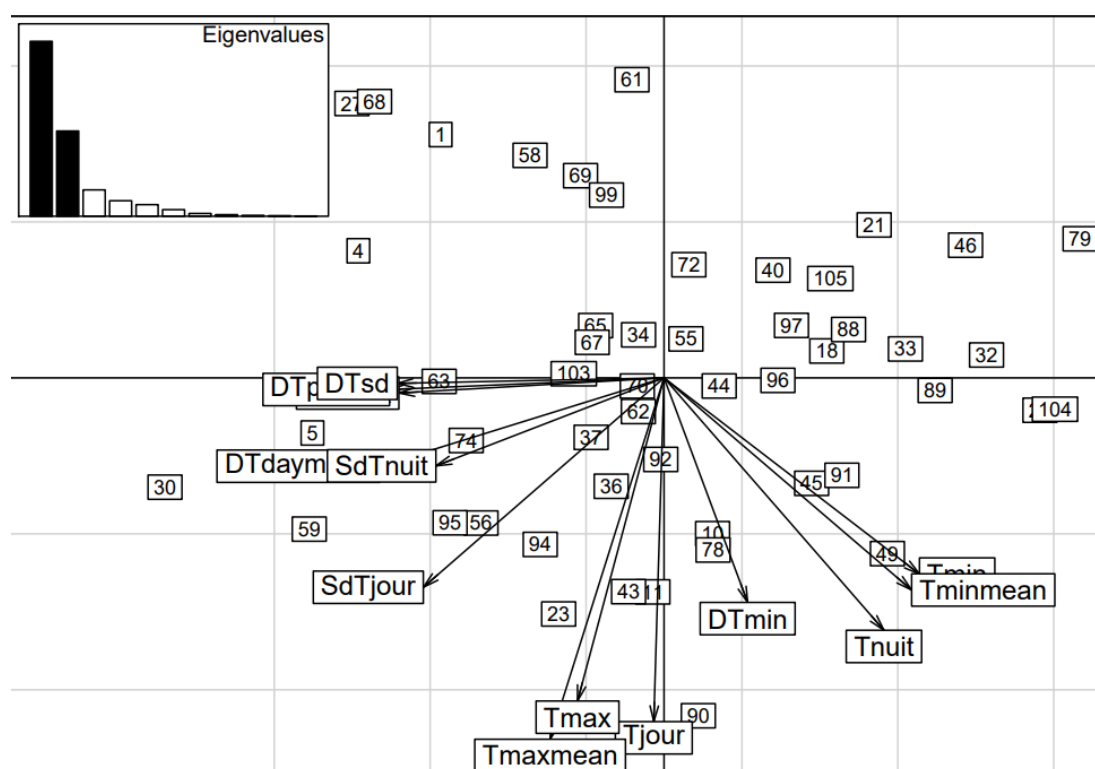


Annexe 7. ACP représentant les variables liées au sol étudiées.



R_H1 = valeur de rouge de l'horizon 1 d'après le Code Munsell ; V_H1 = valeur de vert de l'horizon 1 d'après le Code Munsell ; B_H1 = valeur de bleu de l'horizon 1 d'après le Code Munsell ; pH_eau = renvoie au pH du sol ; C.N = rapport carbone/azote ; C.o = carbone organique ; N.t = azote total ; CaCO3 = carbonates de calcium ; X.EG = pourcentage d'éléments grossiers ; AB1 = activité biologique de l'horizon 1 ; Da = compacité du sol ; Profondeur_cm = profondeur du sol en cm ; App_oxred = profondeur en cm où apparaît une preuve d'activité d'oxydo-réduction ; S_inf2µm = classe granulométrique des sables ; A_inf2µm = classe granulométrique des argiles ; L_inf2µm = classe granulométrique des limons.

Annexe 8. ACP représentant les variables climatiques étudiées.



Tnuit = température moyenne nuit ; Tjour = température moyenne jour ; Tmax = température maximale de la période de mesure ; Tmin = température minimale de la période de mesure ; DTperiod = delta des températures pour la période ; Tmaxmean = température maximale moyenne ; Tminmean = température minimale moyenne ; DTdaymean = moyennes des deltas des températures par jour ; DTsd = delta des écart-type jour/nuit ; DTmax = maximum des deltas des températures par jour ; DTmin = minimum des deltas des températures par jour ; SdTjour = écart-type des températures du jour ; SdTnuit = écart-type des températures nuit.