

N° Ordre : 3498
de la thèse

THESE

présentée

DEVANT L'UNIVERSITE DE RENNES I

pour obtenir

le grade de **DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE RENNES I**

Mention : Biologie

PAR

Vincent PELLISSIER

Equipe d'Accueil : Dynamique des Communautés, UMR CNRS 6553 "Ecobio"

Ecole Doctorale : Vie, Agronomie, Santé

Composante Universitaire : UFR SVE

**CONSEQUENCES DE L'URBANISATION SUR LA
DYNAMIQUE DE LA VEGETATION.**

SOUTENUE LE 11 décembre 2006 devant la commission d'Examen

COMPOSITION DU JURY :

| | | |
|-------------------|---|---------------------|
| Thierry TATONI | Professeur - Université Paul Cézanne, Marseille | Rapporteur |
| Thierry DUTOIT | Professeur - Université d'Avignon | Rapporteur |
| Nathalie MACHON | Professeur - MNHN, Paris | Examinatrice |
| Philippe CLERGEAU | Ingénieur de Recherche - INRA SCRIBE, Rennes | Examinateur |
| Hervé DANIEL | Maître de Conférences - INH, Angers | Examinateur |
| Françoise ROZE | Maître de Conférences - Université Rennes 1 | Directrice de thèse |

N° Ordre : 3498
de la thèse

THESE

présentée

DEVANT L'UNIVERSITE DE RENNES I

pour obtenir

le grade de **DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE RENNES I**

Mention : Biologie

PAR

Vincent PELLISSIER

Equipe d'Accueil : Dynamique des Communautés, UMR CNRS 6553 "Ecobio"

Ecole Doctorale : Vie, Agronomie, Santé

Composante Universitaire : UFR SVE

**CONSEQUENCES DE L'URBANISATION SUR LA
DYNAMIQUE DE LA VEGETATION.**

SOUTENUE LE 11 décembre 2006 devant la commission d'Examen

COMPOSITION DU JURY :

| | | |
|-------------------|---|---------------------|
| Thierry TATONI | Professeur - Université Paul Cézanne, Marseille | Rapporteur |
| Thierry DUTOIT | Professeur - Université d'Avignon | Rapporteur |
| Nathalie MACHON | Professeur - MNHN, Paris | Examinatrice |
| Philippe CLERGEAU | Ingénieur de Recherche - INRA SCRIBE, Rennes | Examinateur |
| Hervé DANIEL | Maître de Conférences - INH, Angers | Examinateur |
| Françoise ROZE | Maître de Conférences - Université Rennes 1 | Directrice de thèse |

Les villes sont la nature façonnée par l'homme, à son image et à sa ressemblance.

Jacques Godbout.

Remerciements

J'adresse ici mes plus chaleureux remerciements à Françoise Rozé qui a accepté de m'accueillir un jour de 2001 en DEA et d'encadrer et diriger cette thèse durant les années qui ont suivi.

Je tiens également à remercier l'ensemble de l'équipe Dynamique des Communautés pour son accueil, et particulièrement Jan-bernard Bouzillé, responsable de l'équipe de m'avoir offert le gîte dans son équipe. Que tous les autres membres de l'équipe (Anne Bonis, Ahmed Aidoud, Bernard Clément et Françoise Forgeard) soient également sincèrement remerciés pour leur aide au cours de cette thèse, pour les discussions et pour avoir supporté ma voix apparemment portante lors de mes divers énervements.

Tous mes remerciements vont à Thierry Taton, Thierry Dutoit, Nathalie Machon, Philippe Clergeau et Hervé Daniel qui ont accepté de prendre de leur temps pour lire et juger ce travail.

Je remercie également les membres du programme ECORURB, sans qui cette thèse n'aurait pas été possible, et particulièrement Philippe Clergeau pour les conseils avisés, les commentaires, les relectures et pour avoir accepté d'être examinateur de cette thèse. Je remercie aussi Hervé Quénot, Vincent Dubreuil et Olivier Planchon (COSTEL) pour les données météo ainsi que Laurence Hubert-Moy et Rahim Aguejdad pour les données géographiques. Un grand merci également à Hervé Daniel pour son aide et pour avoir accepté d'être examinateur.

Pour rester dans le cadre du programme ECORURB, je tiens à remercier sincèrement Gabriel Nédellec et Roger Collet (INRA du Rheu) pour avoir si rapidement et efficacement stérilisé, cloturé et entretenu les stations expérimentales et pour l'ensemble de leur précieuse aide.

De nombreux organismes, comme Rennes Métropole, Ville de Rennes, la Compagnie Générale des Eaux, l'Université de Rennes 1 et le Centre Technique d'Enfouissement des Hautes Gayeulles ont mis à notre disposition leurs terrains pour les expérimentations, qu'ils soient remerciés ici également.

Merci également à toutes les personnes qui m'ont aidé au sein de l'UMR, Nathalie et Marie-Paule pour les analyses physico-chimiques, Danièle Jouanneau pour les impressions et Thierry et Fouad pour s'être si bien occupé des plantes dans la serre.

Toutes mes plus plates excuses et remerciements sincères vont à mes deux magnifiques camarades de thèse et collocataires de bureau qui ont eu à supporter au plus près de la source les sus-cités éclats de voix, la plupart du temps sans broncher. Merci Armel et Nico !

Une thèse ne serait pas ce qu'elle est sans les collègues-mais-néanmoins-amis, merci donc pour tout (et dans le désordre) à Geoffrey, Raphaël, Sandrine, Cendrine, Benoit (sans ^), Greg de Gre, Majid, Marylise, Solène, Jean-Baptiste.

Comment ne pas remercier Marc, Marie et Pierre (même s'ils ne sont pour rien du tout dans cette thèse, mais juste pour être là).

Evidemment, un énorme merci à toute ma famille. Mes parents d'abord, mais aussi Claire et Anne mes deux soeurettes et Nicolas mon grand frère.

Enfin, *last but not least*, un tendre merci à Anne (restons sobres).

SOMMAIRE.

| | Pages |
|---|--------------|
| INTRODUCTION GENERALE..... | 9 |
| CHAPITRE 1..... | 19 |
| PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET DES STATIONS EXPERIMENTALES ET RESULTATS PRELIMINAIRES. | |
| CHAPITRE 2..... | 31 |
| IMPORTANCE DES STOCKS D'AZOTE MINERAL DANS L'EXPRESSION DE LA BANQUE DE GRAINES DU SOL. | |
| CHAPITRE 3..... | 53 |
| DYNAMIQUE DE L'AZOTE MINERAL EN RELATION AVEC LA CLIMATOLOGIE ET LES DEPOTS ATMOSPHERIQUES. | |
| CHAPITRE 4..... | 69 |
| PLUIE DE GRAINES : VARIATIONS EN FONCTION DE L'URBANISATION ET IMPORTANCE POUR LA COEXISTENCE DES ESPECES. | |
| CHAPITRE 5..... | 89 |
| SUCCESSION VEGETALE ET REPOSE DE LA VEGETATION A L'URBANISATION. | |
| DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION..... | 129 |
| REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES..... | 141 |
| Liste des figures et tableaux..... | 155 |
| ANNEXES..... | 163 |
| TABLE DES MATIERES..... | 173 |

INTRODUCTION GENERALE.

INTRODUCTION GENERALE.

Les dynamiques socio-économiques du dernier siècle ont entraîné un profond remaniement des usages des sols. Ces modifications se traduisent par un abandon des terres agricoles à faible rendement et une intensification de l'usage des terres à fort rendement. Parallèlement à cette intensification d'usage des terres agricoles, une concentration des activités humaines dans les centres industriels et urbains a entraîné une transformation de paysages naturels ou agricoles en paysages hautement urbanisés. Cette transformation a été extrêmement importante au cours du siècle passé et beaucoup de zones rurales deviennent de plus en plus modifiées (McDonnell *et al.*, 1997). Ainsi, 5 % de la surface des USA sont urbanisés ou couverts par des constructions humaines ; cette surface est plus grande que celle occupée par les parcs naturels et les zones préservées par des groupes privés (US Bureau of Census) ; le taux de croissance des zones urbaines est plus important que celui des zones préservées.

La population mondiale vivant dans les zones urbanisées est passée de 14 % au début du XXème siècle (Weber, 2003) à plus de 50 % au début du XXIème (Fenger, 1999), cette population peut atteindre jusqu'à 80 % de la population totale dans le monde occidental.

Les modifications d'usage des sols entraînées par l'urbanisation sont, la plupart du temps, des modifications à long terme, sans aucune possibilité de retour au schéma successional observé dans les zones moins modifiées. De plus, ces modifications vont en s'intensifiant avec le temps (McKinney, 2006), en effet, la population mondiale est supposée augmenter d'un tiers (+ 2 milliards d'habitants) d'ici 2030, la majeure partie de cette croissance étant attendue dans les concentrations urbaines (United Nations Population Division, 2004).

En France, la population urbaine a doublé entre 1936 et 1999, passant de 22 à 44 millions, alors que pendant le même temps la population totale augmentait de 40 %. Actuellement, 75 % de la population française vit dans des zones urbaines, qui représentent 18,4 % de la surface du territoire (INSEE, 2005)

Les écosystèmes urbains ont longtemps été considérés par les écologues comme moins intéressants que les écosystèmes ruraux, pas ou peu perturbés. Pourtant, il semble nécessaire d'étudier ces écosystèmes urbains, et ce pour deux raisons :

- ces écosystèmes représentent une combinaison unique de stress (modifications climatiques, mésologiques), de perturbations (entretien des sites par l'homme, utilisation de l'espace pour des structures artificielles), de structures (zones humides, boisements, prairies) et de fonctions (fonctions utilitaires ou récréatives) (McDonnell & Pickett, 1990 ; Pickett *et al.*, 1997 ; Kostel-Hughes *et al.*, 1998) et peuvent par là même augmenter la connaissance des écosystèmes en général (comprendre comment ces écosystèmes fonctionnent, comment ils changent, quelles sont leurs limites fonctionnelles).

- l'extension spatiale de l'urbanisation a transformé des zones étudiées jusqu'alors par des approches d'écologie traditionnelle en systèmes nécessitant une appréciation plus claire du rôle de l'humain (Pickett, *et al.*, 1997). Les zones urbaines sont de nouveaux terrains d'investigation dans lesquels l'influence de l'homme sur la biocénose peut être analysée (Dana *et al.*, 2002)

L'écologie urbaine est, trivialement, la recherche en écologie réalisée dans les villes et les concentrations urbaines. Les zones urbaines sont définies par Niemelä (1999) comme des unités géographiques dans lesquelles la densité est au minimum de 1,5 hab./ha. Selon une autre définition (US Bureau Of Census, 1980 *In* McDonnell, *et al.*, 1997) les zones urbaines sont les zones où la densité est supérieure à 6,2 hab/ha, les zones rurales étant les zones de densité inférieure à 1 hab./ha. La grande divergence existant entre ces deux définitions conduit à en choisir une autre, basée sur l'occupation du sol. Ainsi, pour les agglomérations françaises, trois zones peuvent être considérées, un tissu ancien, relativement dense, où la surface végétalisée est faible appelé zone urbaine. Une zone située à l'extérieur de la ville mais qui en subit néanmoins l'influence dite zone périurbaine. Entre ces deux zones, se situe une zone à mutation rapide appelée zone suburbaine (Aguejdad, 2003).

Niemelä (1999) et Walbridge (1997) décrivent la différence entre les écosystèmes ruraux et urbains comme le *degré d'influence humaine subi*, même si certains processus prévalent en milieu urbain. Ces auteurs proposent trois propriétés des systèmes urbains qui méritent des recherches : l'organisation en mosaïque des écosystèmes urbains et leur faible connectivité ainsi que les successions et les invasions biologiques.

L'urbanisation induit des changements dans la composition chimique des sols et dans le cycle des nutriments. Ainsi, la minéralisation de l'azote est plus rapide dans les sols situés en zone urbaine (Pouyat & Carreiro, 2003), cette minéralisation plus rapide est accompagnée d'une décomposition plus rapide mais moins importante de la litière. La fraction d'azote

organique soluble et microbien contenue dans les sols est plus importante dans les zones urbaines (Zhu & Carreiro, 2004b). Selon Pouyat *et al.* (2002), les perturbations créées par l'homme dans les sols urbains conduisent à une variation du taux de carbone organique dans les sols, et ce, bien que la quantité de carbone stockée dans la végétation soit moins importante en zone urbaine (Whitford *et al.*, 2001). Les sols peu perturbés montrent une densité plus importante de carbone organique, alors que la tendance s'inverse pour les sols fortement perturbés.

La très forte augmentation des sources de pollutions atmosphériques au cours de la dernière moitié du XXème siècle a conduit à l'augmentation du taux de polluants atmosphériques (Fenger, 1999). La plupart de ces polluants résulte de la combustion accrue d'énergies fossiles dans les zones urbaines. Ainsi, Fenger (1999) fait état de concentrations plus élevées de SO₂, NO_x, CO, O₃, de particules en suspension et de composés organiques volatils.

A l'échelle de la ville, un important gradient thermique est mis en évidence. Cette augmentation de température du périurbain vers l'urbain est appelé îlot de chaleur urbain (Urban Heat Island : UHI), et engendre des différences de température pouvant aller jusqu'à 5 °C (Oke, 1987 ; Voogt & Oke, 2003). A une échelle plus fine, l'urbanisation exerce des effets sur la microclimatologie. En effet, les surfaces artificielles et les bâtiments de hauteurs variées sont composés de matériaux aux pouvoirs de réflexion et de convection divers et rendent le système complexe (de la Flor & Dominguez, 2004). De plus, à ces paramètres variés s'ajoute un effet de perturbation des masses d'air appelé *effet canyon* (Chang & Meroney, 2003 ; Longley *et al.*, 2004 ; Park *et al.*, 2004).

Comme vu précédemment, l'urbanisation entraîne des modifications importantes des variables édaphiques et climatiques. Si d'évidence ces variations entraînent des changements importants des variables biologiques, les relations entre environnement et écosystèmes urbains sont assez peu documentées, et la plupart des études sont descriptives.

Ainsi, à Berlin, Zerbe *et al.* (2003) notent une diversité végétale plus élevée dans les zones urbaines que dans la campagne environnante et proposent plusieurs hypothèses pour cette diversité maximale en ville. Dans les zones résidentielles, des facteurs historiques peuvent être à l'origine de cette augmentation de biodiversité puisque ces quartiers ont été bâtis dans une matrice laissée quasiment intacte. En revanche, les quartiers intensément urbanisés accueillent également un plus grand nombre d'espèces et de nombreuses espèces natives sont souvent remplacées par des espèces exotiques anthropochores. Ce processus d'extirpation des espèces natives puis de remplacement par des espèces exotiques, est confirmé par DeCandido

(2004) qui constate une perte de 2,9 espèces indigènes par an depuis les années 50, ainsi qu'une augmentation du nombre d'espèces exotiques.

A Bruxelles, Godefroid (2001) note une réduction d'espèces natives et une installation plus aisée des exotiques dans la zone suburbaine en raison de la plus grande diversité d'habitats existant dans cette partie de la ville et d'une probabilité d'arrivée de ces espèces plus importante. En effet, les nombreux patchs de végétation situés dans les zones urbaines (Poudevigne *et al.*, 1997) constituent souvent des puits et des sources pour les espèces exotiques ou invasives (Song *et al.*, 2005).

Au delà de ces variations de richesse et diversité spécifiques végétales, de nombreux auteurs insistent sur les changements de composition spécifique observés, mais également sur les changements fonctionnels liés à l'urbanisation.

Ainsi, certains auteurs signalent que les communautés végétales urbaines ressemblent pour partie aux communautés naturelles mais également à des communautés rencontrées dans les zones perturbées (Celesti Grapow & Blasi, 1998 ; Cilliers & Bredenkamp, 2000 ; Godefroid, 2001). Pour ces auteurs, la végétation des zones urbaines est composée principalement d'espèces éminemment rudérales (*sensu* Grime, 1979) qui possèdent des avantages forts en milieu instable. De plus, se retrouvent dans les centres urbains des espèces adaptées à ces habitats créés par l'homme, espèces qui peuvent être adventives, synanthropiques ou néophytes et souvent issues des parcs et jardins (Kent *et al.*, 1999 ; Maurer *et al.*, 2000).

Ces nouvelles communautés peuvent apparaître grâce à l'adaptation des espèces non natives aux conditions environnementales particulières créées par l'urbanisation, la ville pouvant être considérée comme un espace où de nouveaux habitats apparaissent mais également comme une perturbation majeure des cycles naturels (Zerbe *et al.*, 2003). Les perturbations des sols peuvent entraîner l'apparition des espèces normalement présentes dans les stades primaires des successions végétales (Kent *et al.*, 1999) alors que l'apparition et le maintien d'espèces invasives ou exotiques sont souvent reliés aux exigences écologiques de ces espèces puisqu'une grande partie des espèces urbaines sont des espèces particulièrement tolérantes à l'aridité et aux sols riches en azote minéral.

L'urbanisation va donc induire deux modifications majeures dans la dynamique de la végétation :

- la probabilité plus forte d'importation d'espèces expansives pouvant extirper et remplacer les espèces indigènes.

- la création d'habitats favorables au maintien et à la propagation de ces dernières.

Le maintien des villes dans un état très éloigné des systèmes naturels, par le remplacement des habitats naturels par des habitats adaptés à l'homme (avec un très petit nombre d'espèces locales) entraîne une homogénéisation de la végétation urbaine. Il en résulte que la végétation de villes appartenant à des unités biogéographiques différentes finit par tendre vers des patrons identiques (McKinney, 2006).

La diversité d'un écosystème ou d'une communauté est la résultante de plusieurs processus agissant sur ces systèmes et conduisant à la coexistence spatiale d'espèces différentes. La recherche en écologie végétale reste sous tendue par une question fondamentale à laquelle aucune réponse sûre n'a été fournie (Silvertown, 2004) : comment les espèces végétales - qui peuvent atteindre des densités très importantes - peuvent coexister stablement ?

Plusieurs théories et mécanismes de la diversité végétale et animale ont été proposés pour expliquer cette coexistence spécifique. Pour les théories les plus anciennes, un large pouvoir explicatif est attribué aux interactions biologiques, la plupart s'appuyant sur une coexistence des espèces en équilibre. Ces modèles s'attachent à décrire les processus dans des systèmes dont l'abondance d'une espèce en un point est stable dans le temps.

Parmi ces modèles, un des plus connus est le principe d'Exclusion Compétitive (Lawes *et al*, 1882 ; Lokta, 1925 ; Gause, 1934), qui constitue un des premiers axiomes de l'écologie moderne, auquel est associé la théorie de l'Équilibre Compétitif. Le principe de l'exclusion compétitive stipule que deux espèces utilisant la même ressource au même instant ne peuvent coexister et seule l'espèce cooptant le mieux la ressource pourra subsister. La théorie de l'équilibre compétitif cherche à comprendre quelle balance de propriétés compétitives doivent avoir les espèces pour éviter l'exclusion compétitive, seul moyen d'assurer une coexistence stable des espèces (Huston, 1994).

Cette théorie a mené à de nombreux travaux visant à définir les concepts de niche. Les espèces ne peuvent coexister dans l'espace et le temps que si elles occupent des niches différentes (Différenciation de Niche, MacArthur, 1972), les différentes stratégies de capture des ressources des espèces permettant leur coexistence.

Cependant, ces théories n'expliquent pas de façon complètement satisfaisante la coexistence des espèces. En effet, la théorie de l'équilibre compétitif et celle de différenciation de niche ne

peuvent pas expliquer la grande diversité d'assemblage spécifique de végétaux terrestres puisque les plantes, contrairement aux animaux, exploitent les mêmes ressources (dans des proportions néanmoins différentes) : lumière, CO₂, eau, éléments minéraux (Hutchinson, 1959). De plus, ces théories ne sont élaborées et utilisées que pour des systèmes proches de l'équilibre et prédisent une stabilité moindre pour les systèmes larges à l'approche de l'équilibre.

Les théories de l'équilibre sont valables principalement à des larges échelles ou sur de larges populations. A des échelles plus réduites la compétition agit sur un nombre réduit d'espèces, et les fluctuations aléatoires de l'environnement peuvent prendre le pas sur ces processus (Huston, 1994). La coexistence des espèces ne serait donc pas un phénomène à l'équilibre (Hutchinson, 1959) puisqu'il est relativement rare que la densité des espèces reste stable dans l'espace et dans le temps (Chesson & Case, 1986).

Afin d'expliquer la coexistence des espèces, un certain nombre de théories des Equilibres Dynamiques (ou théories de coexistence en non-équilibre) ont vu le jour, ces théories essayant de connaître les processus permettant d'éviter l'équilibre compétitif (*i.e.* l'exclusion compétitive des toutes les espèces non dominantes).

Dans ces modèles, l'accent est mis d'une part sur la variabilité spatio-temporelle des densités des espèces ainsi que sur les processus d'établissement des espèces, les recherches se focalisent également sur l'importance des perturbations dans la dynamique des écosystèmes (Pickett & White, 1985). Pickett & White (1985) représentent la végétation comme un ensemble de mosaïques (patches) de taille variable (10⁻⁴ à 10⁺⁶ m²) reliées entre elles et soumises à des perturbations modifiant les ressources et la densité des populations.

La théorie de la loterie compétitive (Lottery for Living Space ; Sale, 1977) explique la coexistence grâce à deux processus : l'ordre d'arrivée des espèces et leur histoire de vie. Des trouées sont créées de façon stochastique dans le système puis sont occupées par une espèce proche de la trouée. Schmida & Ellner (1984) adaptent le modèle pour les végétaux et intègrent une dimension fonctionnelle en soulignant la nécessité pour deux espèces proches d'avoir des histoires de vie différentes pour assurer leur coexistence à long terme (en évitant ainsi l'exclusion compétitive).

La théorie de la perturbation intermédiaire (Intermediate Disturbance Hypothesis ; Connell, 1978 ; Huston, 1979) explique la coexistence d'un nombre maximal d'espèces dans un patch par un niveau intermédiaire de perturbation (*sensu* Grime, 1977 ; Grime, 1979, les perturbations sont caractérisées par une destruction de tout ou partie de la biomasse vivante). Ces perturbations permettent la création de trouées favorables à l'installation et au maintien

des espèces (l'ordre de priorité des espèces dépend de la proximité d'une source de propagule et du succès d'implantation des espèces). Un niveau faible (fréquence et intensité) de perturbation ne permet pas la création de trouées dans la canopée alors qu'un niveau plus fort détruit la biomasse vivante sans laisser aux individus la possibilité de compléter leur cycle de vie.

Cette théorie est pour partie assimilable à celle des niches de régénération (Grubb, 1977) dans le sens où les trouées évoquées plus haut peuvent être assimilables à des niches où les espèces peuvent se régénérer. Néanmoins, Grubb (1977) insiste plus sur l'importance de la diversité de formes, de tailles et la fréquence d'apparition de ces trouées qui permettent de maximiser la diversité. Il insiste également sur la phase d'implantation des espèces en rajoutant une dimension au concept de niche : l'accent est mis sur le succès d'implantation des espèces en relation avec leurs stratégies de colonisation et de maintien.

Van der Maarel & Sykes (1993) proposent le modèle du Carrousel qui reprend pour partie les théories citées plus haut. Ici, les immigrations et extinctions locales d'espèces sont plus ou moins équivalentes en fréquence à l'échelle du patch (tache de végétation). Chaque microsite de la communauté peut être une niche pour chaque espèce et ils observent une mobilité de toutes les espèces au sein de la communauté, chaque microsite étant préempté à tour de rôle par toutes les espèces. Cependant, si la mobilité des espèces semble importante pour promouvoir une diversité importante, elle n'apparaît pas importante dans le maintien de cette diversité (Klimes, 1999 ; Herben *et al*, 1993).

Ce travail de thèse s'inscrit dans le cadre du programme de recherche ECORURB (ECOLOGIE du RURAL vers l'URBAIN). Ce programme réunit des chercheurs, personnels et étudiants dans une approche pluridisciplinaire dont le but est de *comprendre les effets de l'urbanisation sur la biodiversité locale et sur l'émergence de risques biologiques*. Des sites sont retenus le long d'un gradient d'urbanisation et équipés en fonction des besoins inhérents à chaque discipline (géographie, climatologie, écologie végétale, écologie animale, sociologie, pédologie) afin de répondre à quatre objectifs scientifiques :

- caractériser la biodiversité animale et végétale d'espaces boisés isolés dans les trames urbaines et périurbaines.
- évaluer divers processus écologiques à travers certains indices analysés au sein de taxons très différenciés. Ces indices (traits d'histoire de vie) sont par exemple : la taille corporelle des individus, les capacités de dispersion, les potentialités démographiques et la résistance à diverses contraintes écologiques.

- identifier les facteurs biotiques ou abiotiques (climatologie locale, pédologie, etc.) et les paramètres d'organisation de l'espace (corridors de diffusion, isolement spatial, etc.) qui sélectionnent les espèces et qui déterminent la structure et le fonctionnement des communautés animales et végétales en place.
- évaluer la plasticité des traits d'histoire de vie des populations urbaines de certaines espèces indicatrices.

Ce travail de thèse s'intègre dans le programme ECORURB au titre des trois premiers objectifs scientifiques.

Le mémoire s'articule en cinq chapitres. Le premier chapitre répond au premier objectif du programme ECORURB et s'attache à décrire certaines modifications physiques et biologiques le long du gradient, en présentant le site d'étude et les patrons de végétation rencontrés. Les chapitres 2 à 5 sont à mettre en relation avec les deuxième et troisième points scientifiques du programme en analysant les relations existant entre la fertilité de sols et des facteurs écologiques pouvant intervenir de façon notable dans la différenciation de ces communautés (comme la banque de graines) dans le chapitre 2 et en étudiant de façon plus poussée les modifications du cycle de l'azote dans le chapitre 3.

Le quatrième chapitre met en relation la végétation et la pluie de graines le long du gradient d'urbanisation afin de mettre en évidence l'importance relative de l'environnement proche et lointain sur cette dispersion.

Le cinquième chapitre s'attache à analyser le rôle de l'urbanisation sur la dynamique de la végétation herbacée. Basé sur l'utilisation de sites expérimentaux le long du gradient, il étudie les relations entre l'urbanisation et l'installation et le maintien des espèces végétales sous l'angle de la diversité spécifique et fonctionnelle. Ce chapitre s'intéresse à la mise en évidence de groupes de réponse à l'urbanisation.

CHAPITRE 1 :
PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET DES STATIONS
EXPERIMENTALES ET RESULTATS PRELIMINAIRES.

CHAPITRE 1 : PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET DES STATIONS EXPERIMENTALES ET RESULTATS PRELIMINAIRES.

1. SITUATION GEOGRAPHIQUE.

A. Commune de Rennes.

L'ensemble des stations est situé sur la commune de Rennes (01°40'46" W - 48°06'53" N, figure 1), dans le centre-ouest du département de l'Ille-et-Vilaine (Bretagne, France). L'altitude de la commune est située entre 20 et 74 m.

L'aire urbaine de Rennes accueille 521 188 personnes en 1999 (INSEE, 2005), l'aire urbaine d'une ville est définie comme un ensemble de communes, d'un seul tenant et sans enclave, constitué par un pôle urbain, et par des communes rurales ou unités urbaines (couronne périurbaine) dont au moins 40 % de la population résidente ayant un emploi travaille dans le pôle ou dans des communes attirées par celui-ci (INSEE, 2005).

L'unité urbaine de Rennes (*i.e.* la ville de Rennes et ses communes associées) accueille 272 263 résidents en 1999 (INSEE, 2005) et sa population augmente de près de 1 % par an.

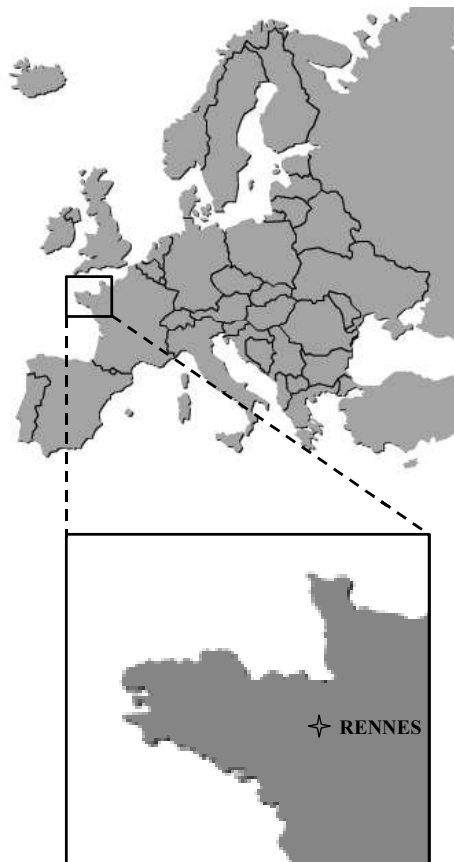


Figure 1 : localisation géographique du site d'étude (commune de Rennes, France, 01°40'46" W - 48°06'53" N).

B. Différenciation des niveaux d'urbanisation.

Afin d'identifier un gradient d'urbanisation, une analyse géographique a été réalisée sur l'agglomération rennaise par Aguejdad (2003). A partir de données de pourcentages d'occupation du sol par différentes classes (bâti, voirie, eau, surfaces boisées, surfaces enherbées et surfaces cultivées), calculées dans des fenêtres de 500m x 500m autour des stations (annexe A), une ACP permet de classer les sites en 3 niveaux d'urbanisation (figure 2). Le paysage autour des sites urbains est caractérisé par un recouvrement plus fort en voirie et bâti, alors qu'à l'inverse, les périurbains sont caractérisés par une forte surface de cultures. Les sites urbains sont aussi les plus diversifiés (aucune classe d'occupation n'est dominante) et présentent un taux de fragmentation élevé. Les sites suburbains suivent une tendance identique aux sites urbains, avec pour deux d'entre eux (RB3 et RB5) un recouvrement de terres enherbées plus important.

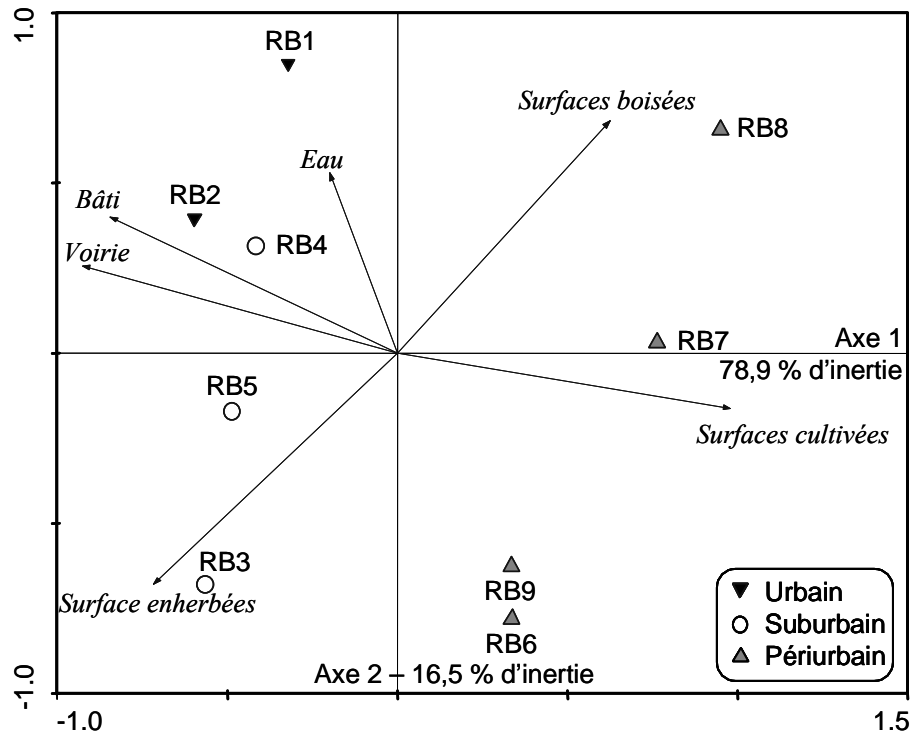


Figure 2 : plan factoriel 1-2 de l'ACP de classification des sites sur la base du recouvrement des différentes classes (RB1 et RB2 : stations urbaines ; RB3 à RB5 : stations suburbaines ; RB6 à RB9 : stations périurbaines.)

Des stations d'observation et expérimentales sont choisies en concertation avec les différents membres du programme ECORURB, le long du gradient d'urbanisation (figure 3). Afin de satisfaire aux exigences du programme de recherche, les stations d'observations sont choisies de façon à être physionomiquement similaires. En effet, afin d'assurer des conditions d'observation homogènes (en particulier pour les *taxa* animaux), les sites ont une surface

située aux alentours de 1 ha., et possèdent tous une strate arborée, une arbustive et une herbacée. Sur les 12 stations d'observations choisies, seules 9 possèdent une strate herbacée suffisamment dense pour être retenues pour cette thèse (stations RB1 à RB9).

Une station expérimentale par niveau d'urbanisation est sélectionnée (RS1, RS2 et RS5). Dans chacune de ces stations, un espace de 300m² est à disposition afin de mener des expérimentations, principalement dans le champ de l'écologie végétale.

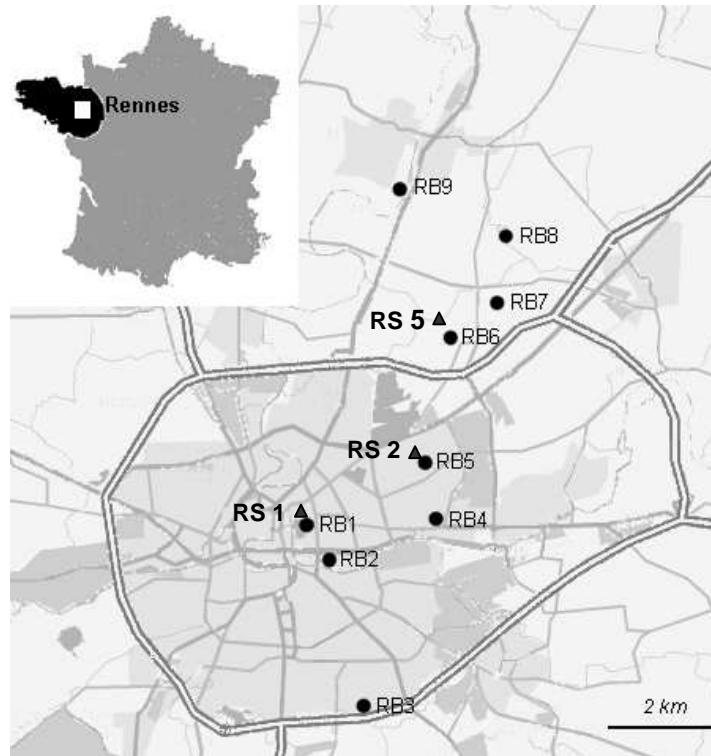


Figure 3 : localisation des stations d'observation (RB 1 à RB 9) et des stations expérimentales (RS 1, RS 2, RS 3) le long du gradient d'urbanisation.

2. CLIMATOLOGIE.

Le climat de l'ouest de la France est un climat tempéré océanique de la façade atlantique de l'Europe, où l'influence maritime atténue les variations diurnes et saisonnières de température. Le climat en Bretagne se caractérise par une amplitude thermique annuelle réduite et une répartition régulière des précipitations au cours de l'année.

La moyenne annuelle des températures minimales est située entre 6°C et 9 °C et celle des températures maximales entre 14°C et 16°C.

Une instrumentation importante des sites biologiques pour mesurer la climatologie à l'échelle du gradient d'urbanisation a été mise en place par le laboratoire Costel¹. En effet, 16 stations météorologiques Weather Monitor 2 (DAVIS Instruments) ont été placées sur la commune de Rennes (figure 4). Les données sont mesurées avec un pas de temps d'une heure et sont récupérées tous les 15 jours pour pallier d'éventuelles défaillances des stations d'acquisition. Les données présentées ici sont acquises de juillet 2004 à juin 2005.

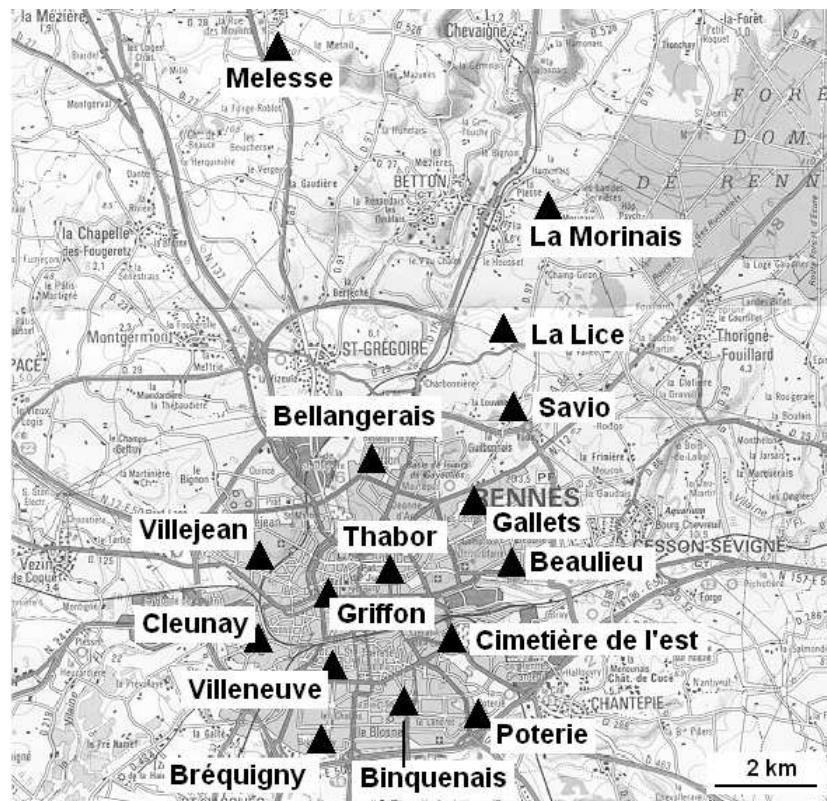


Figure 4 : localisation des stations de mesures météorologiques le long du gradient d'urbanisation.

Lors de la période considérée, les précipitations annuelles sur le gradient sont inférieures aux normales de la région (entre 700 et 800 mm par an, station météorologique de Rennes St Jacques, Météo France) puisque la zone périurbaine reçoit 601 mm de précipitations par an. Les valeurs sont encore plus faibles en zones suburbaine (488 mm) et urbaine (457 mm). Néanmoins, la période considérée est courte (1 an) alors que les normales sont calculées sur des intervalles plus importants (de l'ordre de 30 ans).

A part pour le mois d'octobre, les précipitations sont plus importantes en zone périurbaine que pour les deux autres niveaux d'urbanisation (figure 5).

¹ Climat et Occupation du Sol par TELétection, LETG UMR 6554 CNRS - Pôle de Rennes. Vincent DUBREUIL, Hervé QUENOL et Olivier PLANCHON.

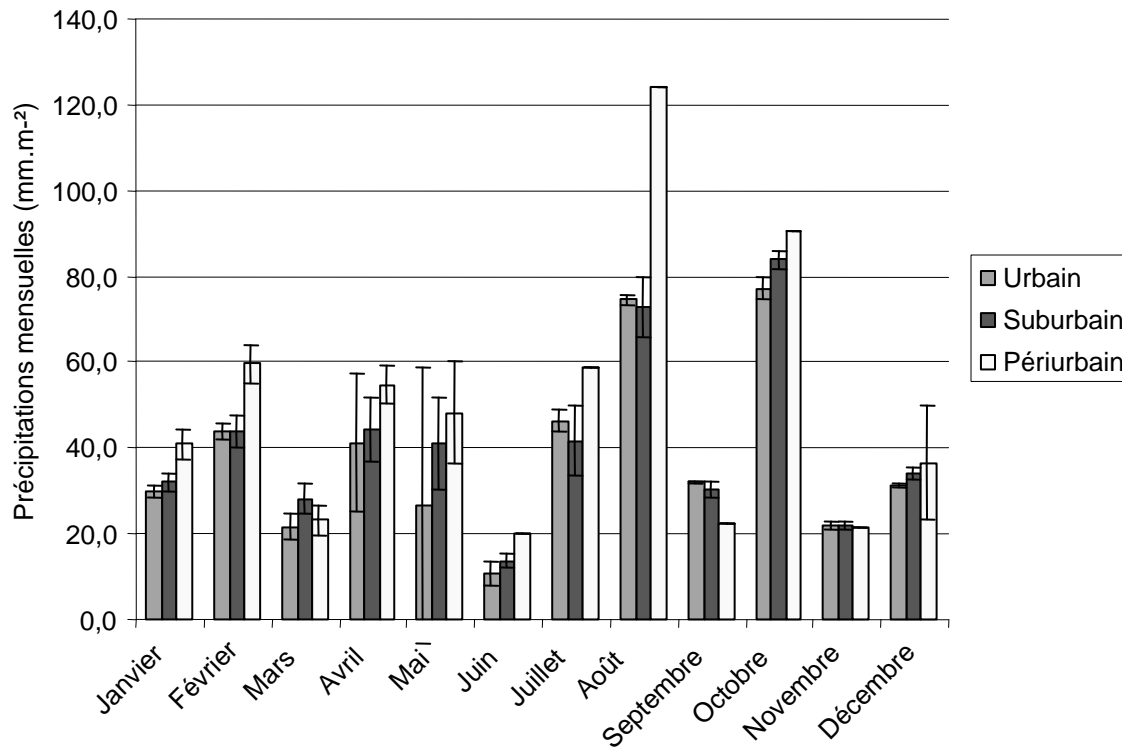


Figure 5 : précipitations mensuelles par niveau d'urbanisation (moyenne \pm e.s.)

Les diagrammes ombrothermiques (figure 6) permettent de déterminer le nombre de mois secs dans les différents niveaux d'urbanisation. En effet, si la valeur des températures d'un mois donné est supérieure au double de la valeur des précipitations de ce mois, celui-ci est considéré comme un mois sec (Walter, 1979). Ainsi, les zones périurbaines et suburbaines connaissent deux mois secs (juin et septembre) alors que la zone urbaine connaît une période supplémentaire de sécheresse (les mois de mai, juin et septembre sont secs) et deux périodes proche de la sécheresse (mars et novembre)

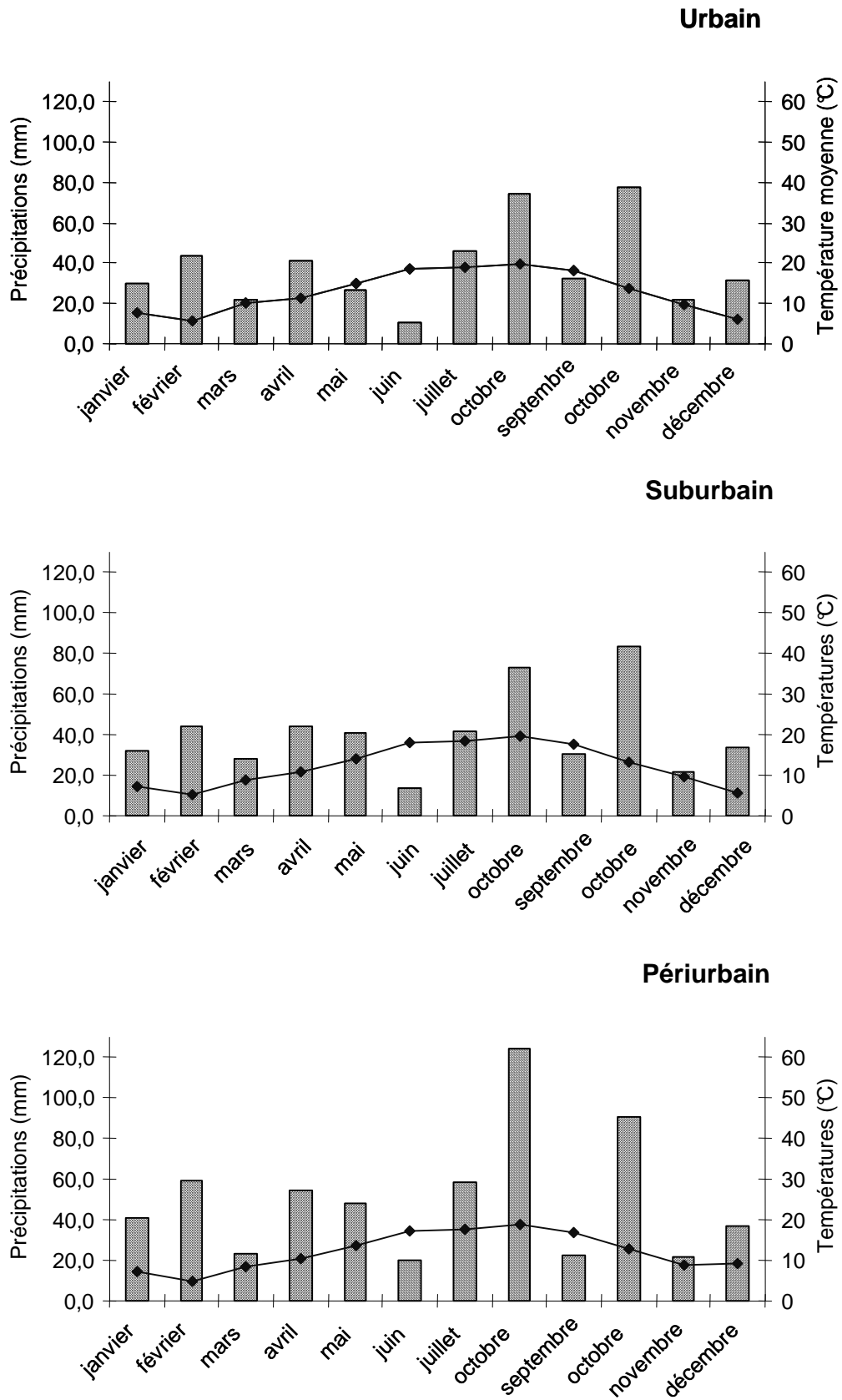


Figure 6 : diagrammes ombrothermiques annuels pour chaque niveau d'urbanisation.

Les effets de l'urbanisation sont visibles sur les températures minimales (température la plus basse de la journée). Les températures minimales sont plus élevées en milieu urbain qu'en milieu suburbain ou périurbain, indépendamment de la période de l'année (figure 7). De plus, la régression entre la distance (en mètres) des sites au centre de la zone urbaine (ici, la station Griffon est utilisée comme point 0) et la moyenne annuelle des températures minimales est significative ($R^2=0,47$, $F=12,58$, $p=0,003$) (figure 8) :

$$T_n (^{\circ}\text{C}) = -0,0005 \cdot d + 8,9813 \quad \text{où } T_n (^{\circ}\text{C}) : \text{température annuelle minimale moyenne}$$

d : distance au centre ville.

Cette variation des températures minimales entre le centre-ville et la zone rurale est un phénomène connu (et appelé îlot de chaleur urbain). Elle est la conséquence conjointe de variations de la réflexion du rayonnement solaire dues aux matériaux artificiels de constructions, de l'augmentation de concentration de gaz à effet de serre en ville et de la perturbation des courants aériens.

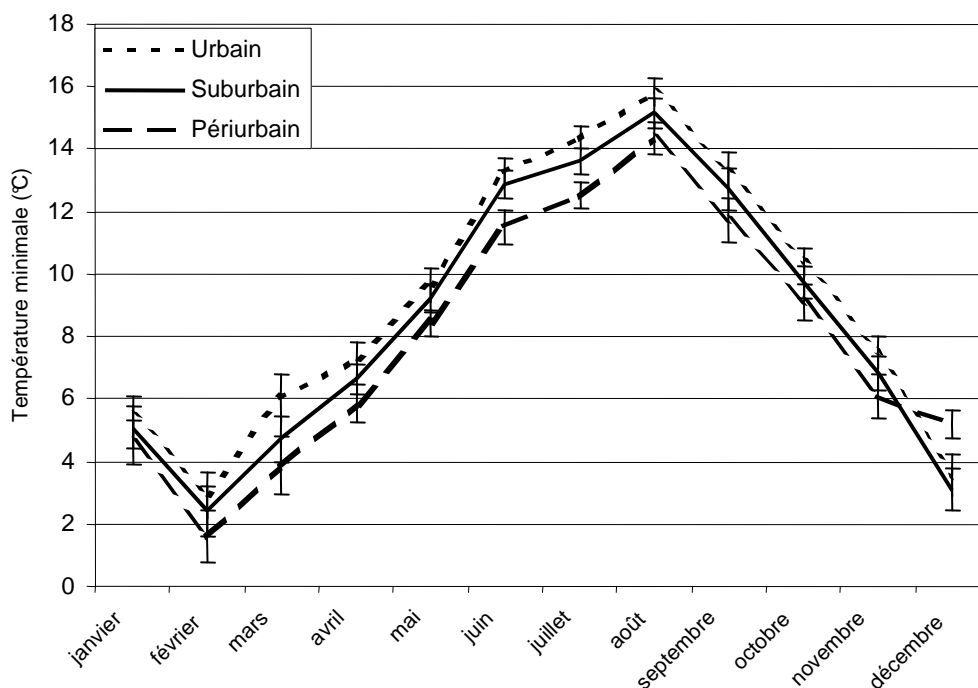


Figure 7 : températures minimales (moyenne mensuelle \pm e.s.) au cours de l'année (juillet 2004 à juin 2005) pour chaque d'urbanisation.

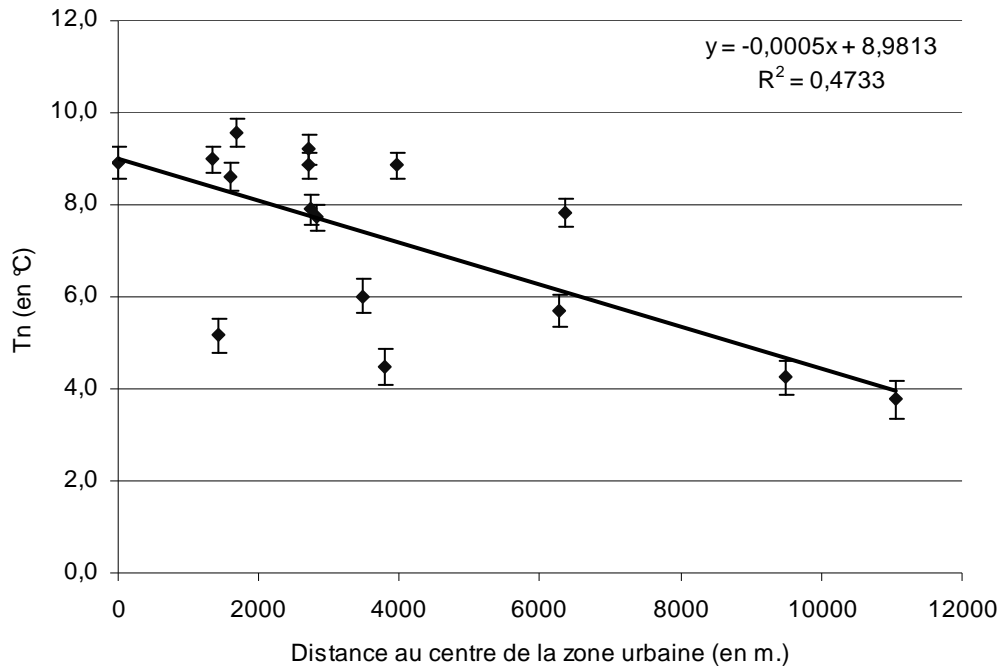


Figure 8 : régression de la température minimale annuelle (moyenne \pm e.s.) sur la distance des stations au centre.

3. RESULTATS PRELIMINAIRES.

A. Pédologie.

A l'intérieur des stations d'observation, une analyse visuelle du sol est réalisée sur le terrain. De manière générale, le sol est un brunisol à humus de type moder (obs. pers.). Les horizons OH, OL et OF de la litière sont présents et l'horizon A1 semble généralement peu riche en matière organique. La station RB7 présente un début d'hydromorphie temporaire et les stations urbaines possèdent des sols moins épais, avec de légères accumulations de débris fréquentes (débris de constructions pour la plupart : brique, béton, gravats)

B. Patrons de végétation.

Pour évaluer la composition floristique le long du gradient, la végétation est notée dans 10 quadrats de 1 m² disposés aléatoirement dans chaque station (RB1 à RB9). Les quadrats sont disposés dans des emplacements à strate herbacée dense (moins de 20 % de sol nu) et à l'écart des lisières afin d'éviter les effets de bordure. Les relevés sont effectués en mai 2003 et la nomenclature utilisée est celle de Tutin *et al.* (1964-1980).

Afin d'analyser les patrons de composition spécifique de la végétation, une Analyse en Composantes Principales (ACP n°1) est réalisée sur la matrice de végétation préalablement

transformée ($Y_{1_{veg}}$: 90 quadrats x 121 espèces). La matrice de données de végétation est transformée en matrice de probabilité de présence (p_i = probabilité de rencontrer l'espèce i dans l'unité d'échantillonnage considérée, tableau 1 pour les transformations de données). Avant l'ACP, les matrices de probabilité de présence sont soumises à une transformation de Chord (tableau 1) afin d'éviter les biais liés à l'utilisation, sans transformation, de méthodes d'ordinations (Legendre & Gallagher, 2001). L'ACP est réalisée à l'aide du logiciel Canoco 4.5.

Un total de 121 espèces a été identifié dans les 90 quadrats. 46 espèces (38 %) ont été notées dans la zone urbaine, 49 (40 %) dans la zone suburbaine, et 70 (58 %) dans le périurbain (annexe B). Dix de ces espèces se retrouvent dans les trois zones d'échantillonnage. Le plan factoriel des axes 1 et 2 des relevés de l'ACP n°1 (figure 9) sépare les relevés des trois niveaux d'urbanisation considérés. L'axe 1 (14,9 % d'inertie) permet de distinguer les relevés périurbains des autres relevés (la majorité de ces relevés sont ségrégués à droite du plan factoriel) alors que l'axe 2 (13,0 % d'inertie) distingue les relevés urbains des relevés suburbains.

L'analyse de l'ACP n°1 sur les données de végétation met en évidence une modification des patrons de végétation en fonction du degré d'urbanisation considéré. Les stations périurbaines, qui peuvent être considérées comme les moins sujettes aux impacts de l'urbanisation sur le vivant se distinguent clairement des stations suburbaines et urbaines. Les stations suburbaines semblent plus soumises aux contraintes anthropiques que les stations urbaines alors qu'elles restent parfois sous l'influence des zones à l'extérieur de la ville (Freeman, 1999 ; Zerbe *et al.*, 2003), ces stations se distinguent les unes des autres. Ces changements dans la composition floristique semblent être à relier aux réponses fonctionnelles des communautés végétales considérées, la flore urbaine étant visiblement plus nitrophile que la flore périurbaine.

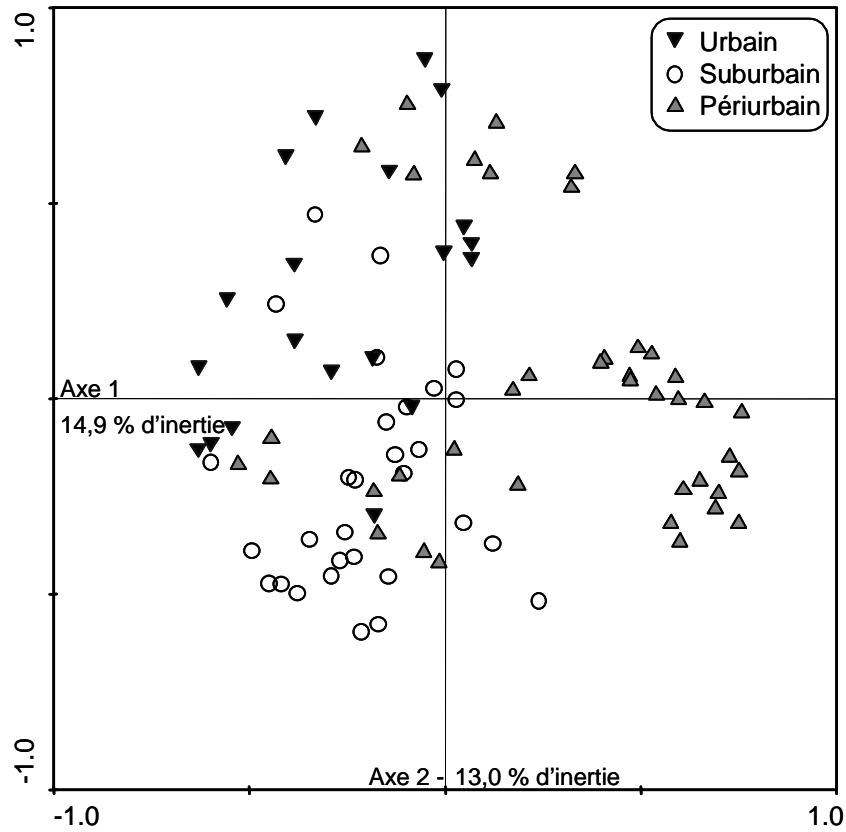


Figure 9a : projection des relevés dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°1

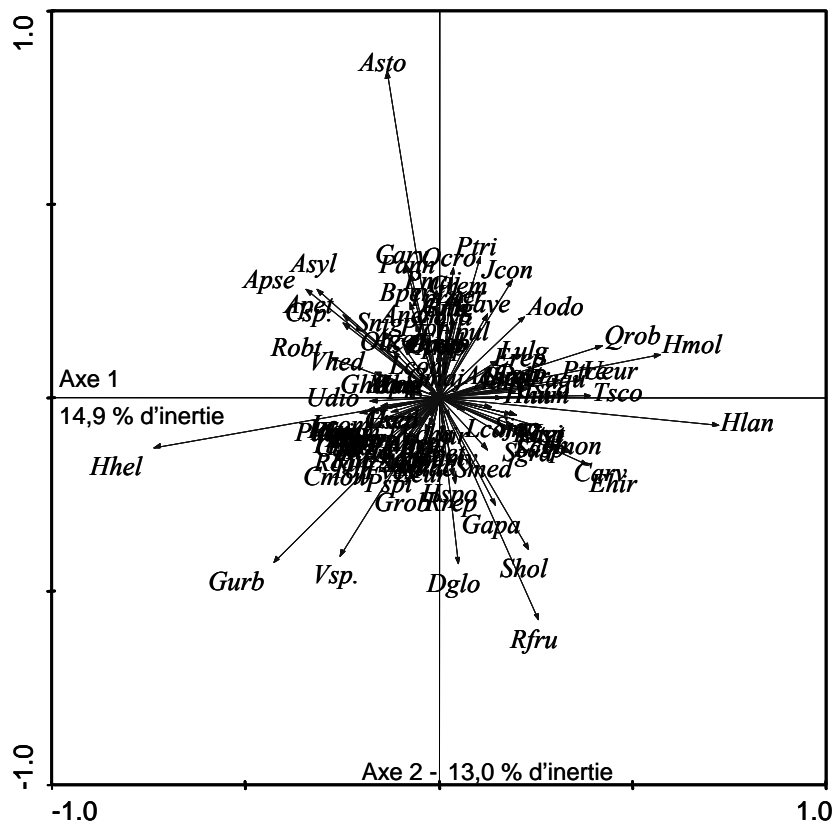


Figure 9b : projection des espèces dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°1 (liste des espèces et codes utilisés en annexe)

CHAPITRE 2 :
AZOTE MINERAL ET BANQUE DE GRAINES DU SOL
COMME FACTEURS EXPLICATIFS DE LA VEGETATION

CHAPITRE 2 : AZOTE MINERAL ET BANQUE DE GRAINES DU SOL COMME FACTEURS EXPLICATIFS DE LA VEGETATION

INTRODUCTION.

D'après Harper (1977), la banque de graines (stock de semences viables du sol), par sa contribution aux processus écologiques, est une composante essentielle des communautés. En effet, la banque de graines est un élément important de la biodiversité végétale car la phase d'établissement des plantes est un facteur qui peut contrôler l'abondance des individus adultes (Jutila, 2003). La banque de graines est également un facteur d'intérêt dans l'étude de la dynamique des écosystèmes (Symonides, 1986 ; Bakker *et al.*, 1996b) car elle peut former une réserve qui peut être utilisée quand des perturbations créent des trouées ou forment des conditions favorables au recrutement des plantules (Jutila, 2003).

La viabilité des graines dans le sol est très variable et ces graines ont été classées par différents auteurs en fonction d'observations ou d'expérimentations d'enfouissement. Ainsi, Thompson & Grime (1979) proposent une classification en 4 groupes. Cette classification est reprise par Bakker (1989) et Bakker *et al.* (1991). Une classification plus précise qui reprend les 2 premières est proposée par Poschlod & Jackel (1993). Quatre types différents sont mis en évidence (figure 10) :

- **I** : transitoire, graines à la surface du sol, viabilité courte après la pluie de graines.
- **II** : transitoire, et quelques graines à viabilité plus élevée plus profondes (1 à 2 ans)
- **III** : permanente, graines à la surface du sol, avec un pic d'abondance après la pluie de graines et avec des graines profondes persistantes plusieurs années (voire décades)
- **IV** : permanente, sans pics d'abondance après la pluie de graines, mais une quantité identique en surface et en profondeur, viabilité élevée (plusieurs décades).

En raison de la quasi impossibilité de distinguer clairement les types III et IV, Thompson *et al.* (1997) proposent une classification en 3 groupes : les deux premiers groupes (type I et type II) sont conservés et appelés respectivement banque de graines transitoire et banque de graines permanente à court terme alors que les types III et IV sont regroupés sous l'appellation banque de graines permanente à long terme.

Très souvent, la composition de la banque de graines diffère sensiblement de celle de la végétation présente (Liu *et al.*, 2005).

Plusieurs auteurs s'accordent sur l'influence des viabilités différentes des graines et de la végétation pour expliquer ces différences de composition. En effet, la végétation pérenne, présente produit des graines à viabilité limitée alors que la végétation annuelle (principalement des rudérales) produit de nombreuses graines formant une banque de graines viable à long terme (Grime, 1979 ; Thompson, 1978 ; Bischoff, 2002). En l'absence de perturbations majeures, une banque de graines transitoire se forme dans les horizons superficiels du sol. En cas de perturbations imprévisibles et intenses, cette banque de graines transitoire ne survit pas, et la banque de graines permanente (souvent située dans les horizons plus profonds) peut alors germer. Ainsi, la similarité entre banque de graines et végétation est remarquablement faible sur les sites non perturbés ou sur des sites subissant des perturbations prévisibles et de faible intensité (Milberg, 1995 ; Bakker *et al.*, 1996a ; Peco *et al.*, 1998 ; Touzard *et al.*, 2002).

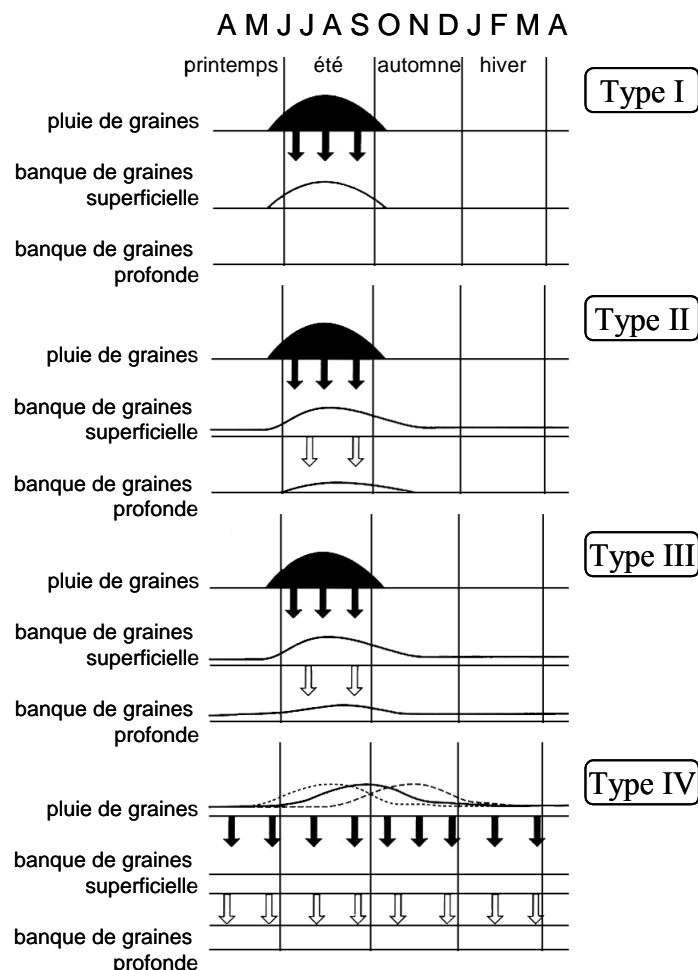


Figure 10 : quatre types de banque de graines, définis sur la base de la dynamique saisonnière de la pluie de graines et des graines des banques de graines superficielle et profonde (d'après Poschlod & Jackel, 1993, modifié)

Néanmoins, même si les perturbations peuvent libérer un espace suffisant pour permettre la germination de la banque de graines, une adéquation entre les exigences écologiques des semences et les conditions environnementales est requise (Liu *et al.*, 2005) et le milieu peut limiter la germination. Ainsi, Bischoff (2002) évoque des recolonisations réduites à cause de taux élevés de nutriments dans des prairies. L'environnement peut donc agir comme un crible sur les germinations (van der Valk, 1986).

L'objectif de ce chapitre est de rechercher et de mettre en évidence l'importance des variations de certains paramètres sur l'organisation des patrons de végétation décrits précédemment. Les questions posées dans ce chapitre seront donc les suivantes :

- (1) l'urbanisation entraîne-t-elle des variations des stocks d'azote minéral le long du gradient ?
- (2) quelle est l'importance de la banque de graines dans les modifications des patrons de végétation le long du gradient ?

1. MATERIELS ET METHODES.

A. Echantillonnage.

1. Végétation.

Pour évaluer la composition floristique le long du gradient, la végétation est notée dans 10 quadrats de 1 m² disposés aléatoirement dans chaque station (RB1 à RB9). Les quadrats sont disposés dans des emplacements à strate herbacée dense (moins de 20 % de sol nu) et à l'écart des lisières afin d'éviter les effets de bordure. Les relevés sont effectués en mai 2003 et la nomenclature utilisée est celle de Flora Europea (Tutin *et al.*, 1964-1980).

2. Sol.

Afin d'estimer les quantités d'azote minéral du sol, 10 échantillons de sol sont prélevés par station (*ca.* 50 g. de sol humide, sans végétation ni racines, à une profondeur située entre 2 et 5 cm) à proximité des quadrats.

L'azote minéral (*i.e.* ammonium et nitrate) est extrait dans 50 mL de KCl (1 N) pour 10 g. de sol frais. L'ammonium (NH₄⁺) est dosé en mesurant la densité optique à 630 nm après une réaction colorimétrique au bleu d'indophénol. La méthode de Griess (Keeney & Nelson, 1982) est utilisée pour doser le NO₃⁻, la densité optique est mesurée à 543 nm après une réaction

colorimétrique et la réduction de nitrate en nitrite sur une colonne de cadmium. Les concentrations sont exprimées en $\mu\text{g.g. de sol sec}^{-1}$ (la teneur en eau du sol est mesurée par pesée après 48 h à 105 °C).

3. Banque de graines.

La banque de graines est échantillonnée en mai 2003, dans les quadrats utilisés pour les relevés de végétation. Des carottes de sols sont prélevées à l'aide d'un cylindre en métal de 5 cm de diamètre (19,6 cm²) à deux profondeurs différentes : 0-5 cm (banque de graines transitoire : graines de l'année en cours et de l'année précédente, graines à viabilité souvent limitée dans le temps) et 5-10 cm (banque de graines plus ancienne, contenant souvent des graines à grande viabilité). Dix carottes sont prélevées par quadrats (5 par profondeur de prélèvement), soit un total de 900 carottes sur l'ensemble des sites. Toutes les carottes prélevées par quadrat sont réunies pour constituer un échantillon (soit un total de 90 échantillons par profondeur d'échantillonnage).

Les échantillons sont vernalisés durant 1 mois afin de provoquer une levée de dormance (stockage en chambre froide à 4°C à l'obscurité)

La méthode de germination utilisée permet de déterminer les espèces présentes dans la banque de graines ainsi que le nombre de graines viables. Les échantillons sont traités suivant la méthode de ter Heerdt *et al.* (1996) : les échantillons sont lavés à travers 2 tamis (1,981 mm et 0,165 mm), ce qui permet de retirer les grosses et les fines particules de sol, les parties aériennes et souterraines des végétaux, ainsi que les éventuels animaux. Cette méthode permet de réduire le volume de sol et augmente le pourcentage de germination.

Chaque échantillon est alors déposé sur une couche de sable stérilisé (humidifié puis placé à 105 °C durant 48 h), dans des barquettes en plastique (12 x 17 cm) percées de trous afin de permettre l'écoulement du surplus d'arrosage. Chacune de ces barquettes percées est elle-même placée dans une autre barquette servant de réserve d'eau.

Les échantillons sont mis en culture sous serre froide et arrosés régulièrement (Mitchell *et al.*, 1998). Dix barquettes témoins (remplies avec du sable stérilisé) sont placées entre les échantillons afin d'évaluer les contaminations liées à la dispersion de semences dans la serre. Les germinations sont comptées et identifiées dès que possible. Afin de favoriser le maximum de germinations et d'obtenir un échantillonnage aussi précis que possible de la banque de graines viables du sol, les germinations en surnombre d'une espèce sont arrachées pour limiter la compétition entre les jeunes plants et les futures germinations (Touzard, 2002

et al.). Quand plus aucune germination n'est détectée, l'échantillon est scarifié pour permettre l'émergence de nouvelles germinations.

Les observations sont conduites sur une durée de 6 mois, de juin à novembre 2003. Les résultats sont exprimés en densité (nombre moyen de semences par m²).

B. Analyse des données.

Afin d'analyser les patrons de composition spécifique de la banque de graines, des Analyses en Composantes Principales (ACP) sont réalisées sur les matrices de banque de graines préalablement transformées (Y1 : banque de graines superficielle : 90 échantillons x 56 espèces ; Y2 : banque de graines profonde : 90 échantillons x 57 espèces). Les matrices des données de banques de graines sont transformées en matrice de probabilité de présence (p_i = probabilité de rencontrer l'espèce i dans l'unité d'échantillonnage considérée, tableau 1 pour les transformations de matrices). Avant les ACP, les matrices de probabilité de présence sont soumises à une transformation de Chord (tableau 1) afin d'éviter les biais liés à l'utilisation, sans transformation, de méthodes d'ordination (Legendre & Gallagher, 2001). Les ACP sont réalisées à l'aide du logiciel Canoco 4.5.

Tableau 1 : résumé des transformations utilisées pour le traitement des données de banque de graines et de végétation.

| Compartiment biologique | Transformations de données | Formules | Abréviation |
|---------------------------------|--|----------------------------------|--|
| Banque de graines | p_i (probabilité de présence de l'espèce i) | $p_i = N_i / \sum N_i$ | N_i = nombre d'individus de l'espèce i dans chaque échantillon |
| Végétation | p_i (probabilité de présence de l'espèce i = recouvrement relatif) | $p_i = r_i / \sum r_i$ | r_i = recouvrement absolu de l'espèce i dans chaque quadrat |
| Banque de graines et végétation | p'_i (transformation de Chord) | $p'_i = p_i / \sqrt{\sum p_i^2}$ | |

Les différences éventuelles de stocks d'azote minéral (ammonium et nitrate) le long du gradient d'urbanisation sont testées à l'aide d'ANOVAs à une voie (Minitab 13.31) suivies de tests *post-hoc*.

Les valeurs indicatrices d'Ellenberg constituent une échelle relative (Ellenberg *et al.*, 1991), souvent basée sur des études de terrain, des optima des espèces vis à vis de facteurs environnementaux (fertilité du sol, acidité, lumière, eau, salinité). Cette échelle n'a pas de relation linéaire avec les valeurs numériques des variables environnementales considérées. La valeur indicatrice N d'Ellenberg (azote) est considérée par Wamelink *et al.* (1998) et Truscott *et al.* (2005) comme un bon indice de fertilité du sol.

Afin d'analyser les variations d'assemblages fonctionnels de végétation et de banque de graines en fonction de la position sur le gradient, les valeurs N d'Ellenberg (notées par la suite $N_{\text{Ellenberg}}$) sont utilisées (Ellenberg *et al.*, 1991 ; Hill *et al.*, 1998).

Ici, les espèces sont regroupées en fonction de leur valeur $N_{\text{Ellenberg}}$, en sommant les valeurs de p_i de chaque espèce. Deux nouvelles matrices sont donc créées, Y3 : végétation (9 valeurs $N_{\text{Ellenberg}}$ x 90 échantillons) et Y4 : banque de graines (9 valeurs $N_{\text{Ellenberg}}$ x 90 échantillons)

Afin de mettre en évidence les similarités entre la banque de graines superficielle et la végétation, ainsi que entre les banques de graines profonde et superficielle, les matrices sont soumises à un test de Mantel (test de permutations multiples permettant de mettre en évidence une corrélation entre deux matrices de même nombre de lignes). Les tests de Mantel sont réalisés pour chaque niveau d'urbanisation considéré (urbain, suburbain, périurbain) sur les matrices Y1, Y2 et la matrice de végétation utilisée plus haut, préalablement séparées en 3 matrices chacune suivant le niveau d'urbanisation.

La base de données de la longévité des graines dans le sol de Thompson *et al.* (1997) est utilisée pour connaître l'abondance des différents type de banque de graines selon le niveau d'urbanisation.

Comme ces données sont issues de méta-analyses, une même espèce peut être classée dans plusieurs type de banque de graines. Deux matrices sont construites (banque de graines superficielle et banque de graines profonde) dans lesquelles, pour chaque espèce, un coefficient (borné entre 0 et 1) est attribué pour chaque type de banque de graines en fonction du nombre d'occurrences dans la base de données de Thompson *et al.* (1997). Ces deux matrices sont ensuite multipliées avec les matrices d'abondance relatives de la banque de graines correspondantes afin d'obtenir des abondances relatives en fonction du type de banque de graines.

2. RESULTATS.

A. Stocks d'azote minéral du sol.

Les stocks d'ammonium sont plus importants dans les stations périurbaines que dans les stations urbaines, passant de $19,50 \pm 1,76 \mu\text{g.g}^{-1}$ à $6,70 \pm 1,76 \mu\text{g.g}^{-1}$. A l'inverse, la concentration de nitrate est plus importante en zone urbaine qu'en zone périurbaine puisque la concentration passe du simple au double entre ces deux zones (tableau 2).

Tableau 2 : stocks d'azote minéral du sol en $\mu\text{g.g}^{-1}$ (moyenne \pm e.s.) et résultats des ANOVAs sur ces données.

| | Niveau d'urbanisation | | | F | p |
|-----------------|-----------------------|-----------------|------------------|-------|-------|
| | Urbain | Suburbain | Périurbain | | |
| NH_4^+ | 6,71 \pm 1,76 | 9,92 \pm 1,67 | 19,50 \pm 1,76 | 14,16 | <0,01 |
| NO_3^- | 8,43 \pm 1,74 | 4,15 \pm 1,03 | 2,75 \pm 0,44 | 7,54 | <0,01 |

B. Composition floristique de la banque de graines.

Aucune contamination par des graines n'a été notée dans les barquettes placées à l'intérieur de la serre.

1. Banque de graines superficielle.

Un total de 4599 graines appartenant à 66 espèces (tableau 3) a germé dans les 90 barquettes de la banque de graines superficielle (dont 10 espèces ayant germé en très faible densité et n'ayant pu être identifiées. Ces espèces ne sont pas considérées dans les analyses multivariées). 35 espèces (53 %) sont présentes dans la banque de graines de la zone urbaine, 45 (68 %) dans la zone suburbaine et 46 (70 %) dans la zone périurbaine.

L'ANOVA réalisée sur les données de densité de graines dans le sol met en évidence une différence significative ($F_{\text{ddl } 87} = 9,43, p < 0,01$). La densité de graines est plus importante dans les stations périurbaines (39852 ± 6194 graines/m²) que dans les stations suburbaines et urbaines (respectivement 14939 ± 2005 et 14999 ± 2205 graines/m²)

Tableau 3 : probabilité de présence (en %) des espèces présentes dans la banque de graines superficielle

| Espèces | Codes | Urbain | Suburbain | Périurbain |
|--------------------------------|-------|--------|-----------|------------|
| <i>Agrostis stolonifera</i> | Asto | 0,16 | 0,00 | 0,09 |
| <i>Alaria petiolata</i> | Apet | 0,00 | 0,22 | 0,00 |
| <i>Anagallis arvensis</i> | Aarv | 0,00 | 0,00 | 0,45 |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> | Aodo | 0,00 | 0,00 | 0,37 |
| <i>Calystegia sepium</i> | Csep | 0,00 | 0,03 | 0,00 |
| <i>Carex sp.</i> | Csp. | 2,58 | 0,00 | 0,07 |
| <i>Cerastium tomentosum</i> | Ctom | 1,88 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Chenopodium album</i> | Calb | 0,21 | 0,62 | 0,24 |
| <i>Chenopodium polyspermum</i> | Cpol | 0,97 | 7,99 | 4,25 |
| <i>Cirsium arvense</i> | Carv | 0,00 | 0,56 | 0,19 |
| <i>Crataegus monogyna</i> | Cmon | 0,00 | 0,23 | 0,00 |
| <i>Cytisus scoparius</i> | Csco | 2,13 | 2,73 | 1,56 |
| <i>Dactylis glomerata</i> | Dglo | 2,48 | 3,48 | 0,36 |
| <i>Digitalis purpurea</i> | Dpur | 0,95 | 1,94 | 19,05 |
| <i>Epilobium tetragonum</i> | Etet | 0,20 | 1,81 | 0,35 |
| <i>Festuca rubra</i> | Frub | 0,00 | 0,00 | 0,05 |
| <i>Fumaria muralis</i> | Fmur | 0,00 | 0,00 | 0,20 |
| <i>Geranium robertianum</i> | Grob | 0,00 | 1,08 | 0,00 |
| <i>Geum urbanum</i> | Gurb | 3,37 | 7,29 | 0,00 |
| <i>Gnaphalium uliginosum</i> | Guli | 3,89 | 0,00 | 1,67 |
| <i>Holcus lanatus</i> | Hlan | 0,00 | 0,50 | 19,60 |
| <i>Hypericum humifusum</i> | Hhum | 0,00 | 0,29 | 0,31 |
| <i>Juncus bufonius</i> | Jbuf | 6,00 | 0,68 | 36,93 |
| <i>Leontodon sp.</i> | Lhis | 0,00 | 0,00 | 0,05 |
| <i>Leucanthemum vulgare</i> | Lvul | 0,00 | 0,07 | 0,00 |
| <i>Lolium perenne</i> | Lper | 1,19 | 8,81 | 4,50 |
| <i>Lotus corniculatus</i> | Lcor | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Oxalis acetosella</i> | Oace | 3,33 | 3,10 | 0,49 |
| <i>Pilosela officinarum</i> | Poff | 0,00 | 0,22 | 0,00 |
| <i>Plantago media</i> | Pmed | 9,32 | 0,09 | 1,54 |
| <i>Plantago major</i> | Pmaj | 0,00 | 0,09 | 0,00 |
| <i>Poa annua</i> | Pann | 33,83 | 4,36 | 0,56 |
| <i>Poa nemoralis</i> | Pnem | 2,29 | 0,00 | 1,07 |
| <i>Polygonum persicaria</i> | Pper | 0,00 | 0,42 | 1,21 |
| <i>Portulaca oleacera</i> | Pole | 0,26 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Potentilla erecta</i> | Pere | 0,50 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Potentilla sterilis</i> | Pste | 0,00 | 0,78 | 0,00 |
| <i>Ranunculus ficaria</i> | Rfic | 0,00 | 9,59 | 0,00 |
| <i>Ranunculus repens</i> | Rrep | 0,63 | 1,89 | 0,10 |
| <i>Rubus fruticosus</i> | Rfru | 1,21 | 0,83 | 0,48 |
| <i>Rumex acetosa</i> | Race | 5,78 | 20,74 | 0,04 |
| <i>Solanum nigrum</i> | Snig | 0,56 | 3,25 | 0,28 |
| <i>Sonchus arvensis</i> | Sarv | 0,21 | 2,61 | 0,38 |
| <i>Spergula arvensis</i> | Sarv | 4,19 | 0,35 | 0,32 |
| <i>Stachys sylvatica</i> | Ssyl | 0,00 | 0,00 | 0,06 |
| <i>Stellaria graminea</i> | Sgra | 0,00 | 0,20 | 0,22 |
| <i>Stellaria holostea</i> | Shol | 0,50 | 0,30 | 0,00 |
| <i>Stellaria media</i> | Smed | 0,00 | 0,50 | 2,31 |
| <i>Taraxacum officinale</i> | Toff | 0,00 | 0,00 | 0,03 |
| <i>Teucrium scorodonia</i> | Tsco | 5,78 | 9,24 | 0,04 |
| <i>Trifolium repens</i> | Trep | 2,30 | 0,69 | 0,29 |
| <i>Urtica dioica</i> | Udio | 0,00 | 0,29 | 0,29 |
| <i>Veronica chamaedrys</i> | Vcha | 0,00 | 1,69 | 0,00 |
| <i>Veronica hederifolia</i> | Vhed | 3,30 | 0,43 | 0,00 |

Le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°2 (figure 11) met en évidence une distinction entre la composition taxonomique de la banque de graines des échantillons périurbains et celle des autres échantillons (les échantillons urbains et suburbains sont très proche l'un de l'autre sur le plan factoriel). Les échantillons périurbains sont distingués des autres le long de l'axe 1 (21,4 % d'inertie) alors que l'axe 2 (13,8 % d'inertie) sépare les échantillons urbains et suburbains.

Les échantillons de la station RB9 (périurbain) sont séparés des autres échantillons périurbains le long de l'axe 2 (ils sont situés en haut de l'axe 2 sur le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°2). Une analyse identique réalisée en supprimant les données de la station RB9 montre des patrons biologiques similaires.

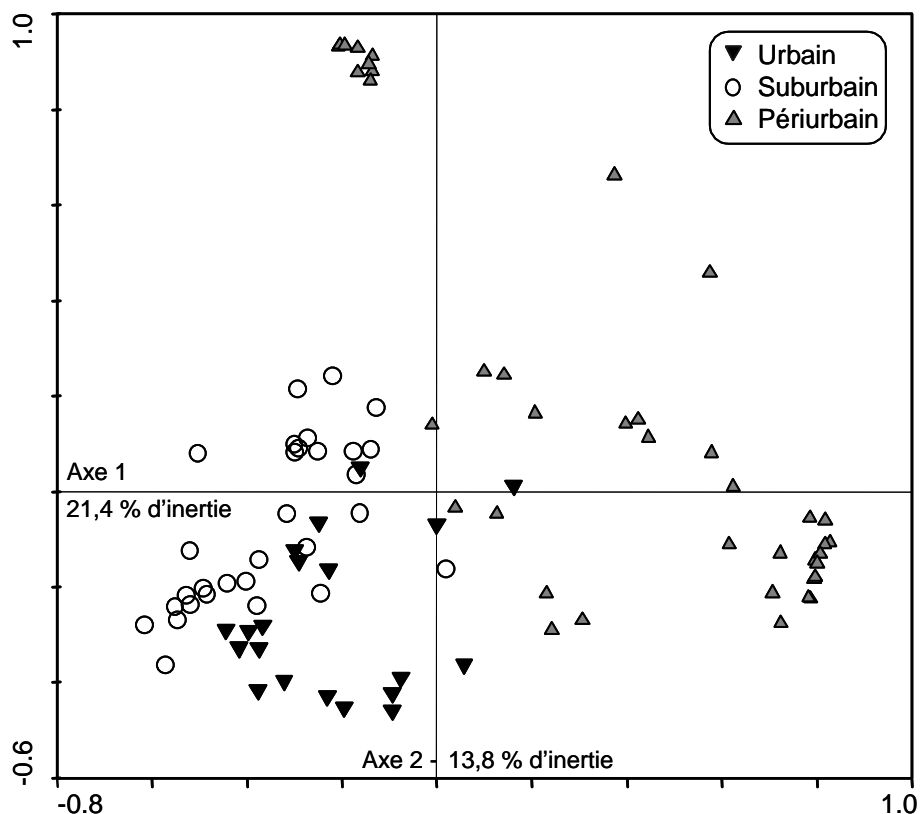


Figure 11 a : projection des échantillons de la banque de graines superficielle dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°2

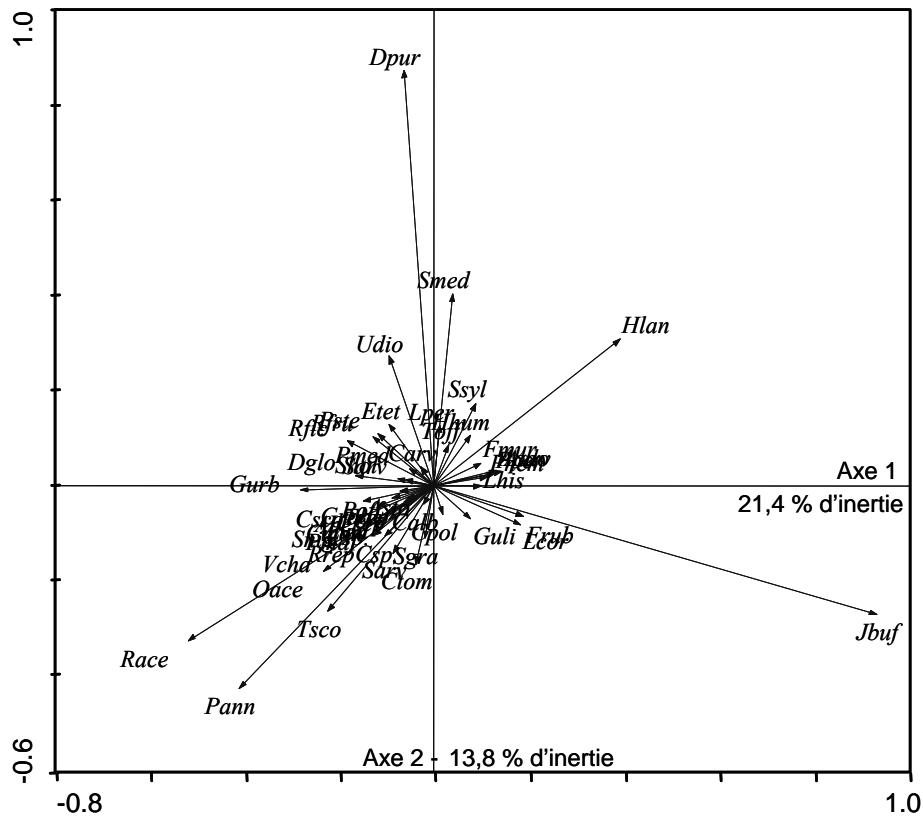


Figure 11 b : projection des espèces de la banque de graines superficielle dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP 2

2. Banque de graines profonde.

Pour la banque de graines profonde, 4110 graines appartenant à 66 espèces ont germées (tableau 4) (dont 9 espèces ayant germé en très faible densité et n'ayant pu être identifiées, qui ne sont pas prise en compte dans les analyses multivariées). Dans les échantillons provenant des zones urbaines, la richesse spécifique cumulée est de 36 espèces (soit 55 % du total) et elle est sensiblement équivalente dans les échantillons suburbains (38 espèces, soit 58 %). Le nombre total d'espèces est de 49 (soit 74 %) dans la banque de graines profonde des stations périurbaines. Il est à noter que 20 espèces se trouvent dans l'ensemble des stations.

De la même façon que pour la banque de graines superficielle, une différence significative de densité de graines dans le sol est mise en évidence ($F_{ddl\ 87}=19,84, p<0,01$). La densité de graines est plus importante dans les stations périurbaines (36224 ± 3706 graines/m²) que dans les stations suburbaines et urbaines (respectivement 10424 ± 1456 et 16578 ± 3665 graines/m²).

Tableau 4 : probabilité de présence (p_i) des espèces présentes dans la banque de graines profonde (5-10 cm)

| Espèces | Codes | Urbain | Suburbain | Périurbain |
|--------------------------------|-------|--------|-----------|------------|
| <i>Agrostis stolonifera</i> | Asto | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Anagallis arvensis</i> | Aarv | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> | Aodo | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Carex sp.</i> | Csp. | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Chenopodium album</i> | Calb | 0,00 | 0,01 | 0,00 |
| <i>Chenopodium polyspermum</i> | Cpol | 0,05 | 0,11 | 0,03 |
| <i>Cirsium arvense</i> | Carv | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Cytisus scoparius</i> | Csco | 0,00 | 0,06 | 0,07 |
| <i>Dactylis glomerata</i> | Dglo | 0,00 | 0,02 | 0,00 |
| <i>Digitalis purpurea</i> | Dpur | 0,00 | 0,02 | 0,13 |
| <i>Epilobium tetragonum</i> | Etet | 0,01 | 0,02 | 0,00 |
| <i>Fumaria muralis</i> | Fmur | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Geranium robertianum</i> | Grob | 0,00 | 0,01 | 0,00 |
| <i>Geranium rotundifolium</i> | Grot | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Geum urbanum</i> | Gurb | 0,00 | 0,04 | 0,00 |
| <i>Gnaphalium uliginosum</i> | Guli | 0,06 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Holcus lanatus</i> | Hlan | 0,00 | 0,00 | 0,06 |
| <i>Holcus mollis</i> | Hmol | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Hypericum humifusum</i> | Hhum | 0,01 | 0,05 | 0,01 |
| <i>Hypericum pulchrum</i> | Hpul | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Juncus bufonius</i> | Jbuf | 0,29 | 0,01 | 0,49 |
| <i>Leucanthemum vulgare</i> | Lvul | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Lolium perenne</i> | Lper | 0,00 | 0,06 | 0,02 |
| <i>Lotus corniculatus</i> | Lcor | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Lysimachia nummularia</i> | Lnum | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Oxalis acetosella</i> | Oace | 0,03 | 0,03 | 0,00 |
| <i>Plantago media</i> | Pmed | 0,01 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Poa annua</i> | Pann | 0,25 | 0,03 | 0,01 |
| <i>Poa nemoralis</i> | Pnem | 0,00 | 0,00 | 0,06 |
| <i>Polygonum aviculare</i> | Pavi | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Portulaca oleacera</i> | Pole | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Persicaria hydropiper</i> | Phyd | 0,00 | 0,02 | 0,01 |
| <i>Potentilla sterilis</i> | Pste | 0,00 | 0,03 | 0,00 |
| <i>Ranunculus ficaria</i> | Rfic | 0,00 | 0,06 | 0,00 |
| <i>Ranunculus repens</i> | Rrep | 0,00 | 0,05 | 0,00 |
| <i>Robinia pseudacacia</i> | Rpse | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Rubus fruticosus</i> | Rfru | 0,00 | 0,01 | 0,01 |
| <i>Rumex acetosa</i> | Race | 0,08 | 0,15 | 0,00 |
| <i>Senecio vulgaris</i> | Svul | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Solanum nigrum</i> | Snig | 0,00 | 0,01 | 0,01 |
| <i>Sonchus arvensis</i> | Sarv | 0,00 | 0,01 | 0,00 |
| <i>Spergula arvensis</i> | Srve | 0,08 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Stachys sylvatica</i> | Ssyl | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Stellaria graminea</i> | Sgra | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Stellaria holostea</i> | Shol | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Stellaria media</i> | Smed | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Taraxacum officinale</i> | Toff | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Teucrium scorodonia</i> | Tsco | 0,03 | 0,10 | 0,00 |
| <i>Trifolium pratense</i> | Tpra | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Trifolium repens</i> | Trep | 0,04 | 0,02 | 0,01 |
| <i>Ulex sp.</i> | Usp. | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Urtica dioica</i> | Udio | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Veronica chamaedrys</i> | Vcha | 0,00 | 0,01 | 0,00 |
| <i>Veronica hederifolia</i> | Vhed | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Vicia cracca</i> | Vcra | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Vicia hirsuta</i> | Vhir | 0,00 | 0,00 | 0,00 |

L'ACP n°3 (figure 12) met en évidence une ségrégation des échantillons sur la base de leur composition floristique. L'axe 1 (26,1 % d'inertie) oppose les échantillons périurbains et suburbains uniquement sur la base de l'abondance de *Juncus bufonius* (variable expliquant la quasi totalité de l'information portée par l'axe 1) : cette espèce est majoritairement présente en périurbain (58 % des germinations) alors qu'elle est quasiment absente en suburbain (moins de 1 % des germinations). L'axe 2 (10,9 % d'inertie) permet d'opposer les stations urbaines et périurbaines. Les échantillons urbains sont caractérisés par des espèces comme *Teucrium scorodonia*, *Poa annua*, et *Rumex acetosa* alors que les stations périurbaines contiennent d'autres espèces comme *Digitalis purpurea*, *Cytisus scoparius*, *Poa nemoralis*, *Cersatium arvense* et *Stellaria media*. Les échantillons suburbains s'étalent le long de l'axe 2. En effet, ils possèdent des espèces communes avec les échantillons des deux autres niveaux d'urbanisation.

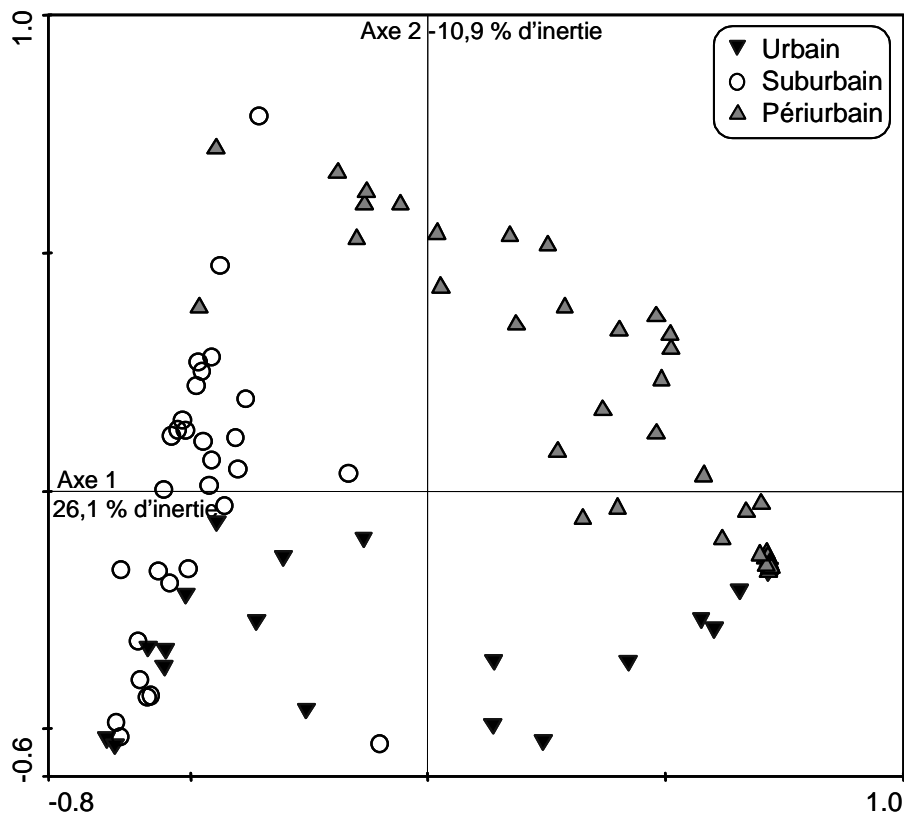


Figure 12a : projection des échantillons de la banque de graines profonde dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°3

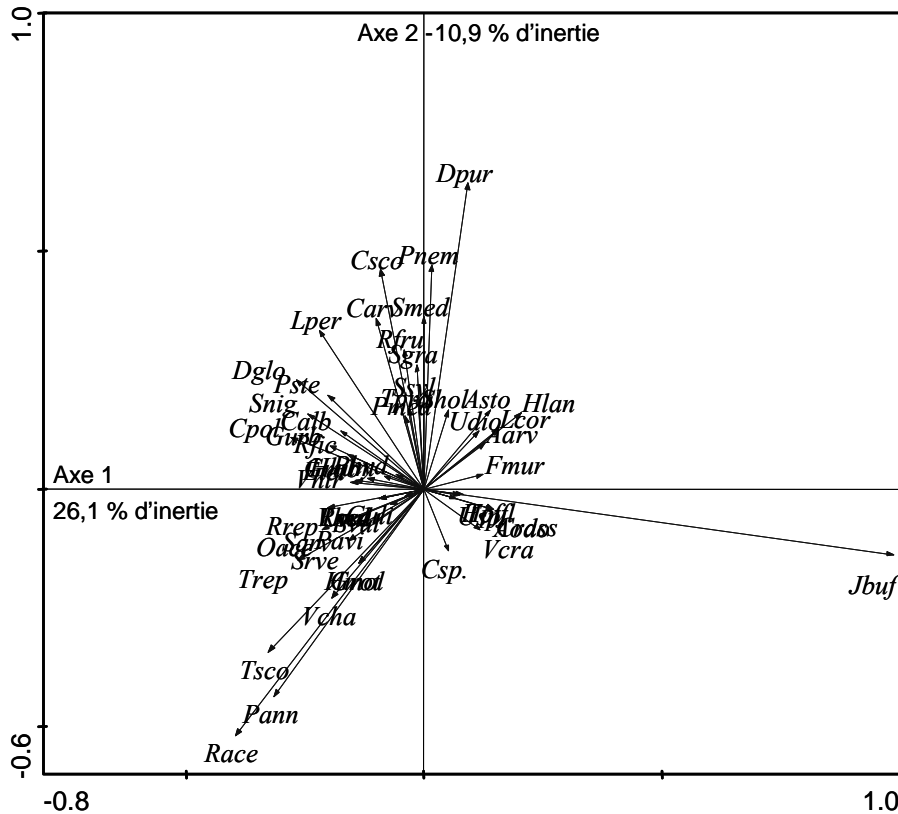


Figure 12 b : projection des espèces de la banque de graines profonde dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°3

C. Compositions fonctionnelles de la végétation et de la banque de graines.

Le recouvrement relatif (p_i) est calculé pour chacune des valeurs de $N_{Ellenberg}$ pour la végétation (figure 13) et pour la banque de graines (figure 14) pour chaque niveau d'urbanisation. En ce qui concerne la végétation et la banque de graines, les stations périurbaines sont caractérisées par deux pics mettant en évidence d'une part des exigences en azote faible à moyenne (Végétation : p_i max pour $N_{Ellenberg}=3$ et $N_{Ellenberg}=6$; Banque de graines : p_i max $N_{Ellenberg}=2$ et $N_{Ellenberg}=5$) et d'autre part une amplitude écologique plus large en ce qui concerne les besoins en azote. La végétation des stations périurbaines est caractérisée par des espèces comme *Holcus mollis*, *Teucrium scorodonia* ($N_{Ellenberg}=3$), *Agrostis stolonifera* et *Hedera helix* ($N_{Ellenberg}=6$). Les espèces les plus abondantes dans la banque de graines sont *Juncus bufonius* ($N_{Ellenberg}=2$), *Digitalis purpurea* et *Holcus lanatus* ($N_{Ellenberg}=5$).

Pour les stations urbaines, les recouvrements maximaux sont associés à des exigences en azote moyennes à fortes (Végétation : p_i max pour $N_{Ellenberg}=6$; Banque de graines : p_i max pour $N_{Ellenberg}=7$).

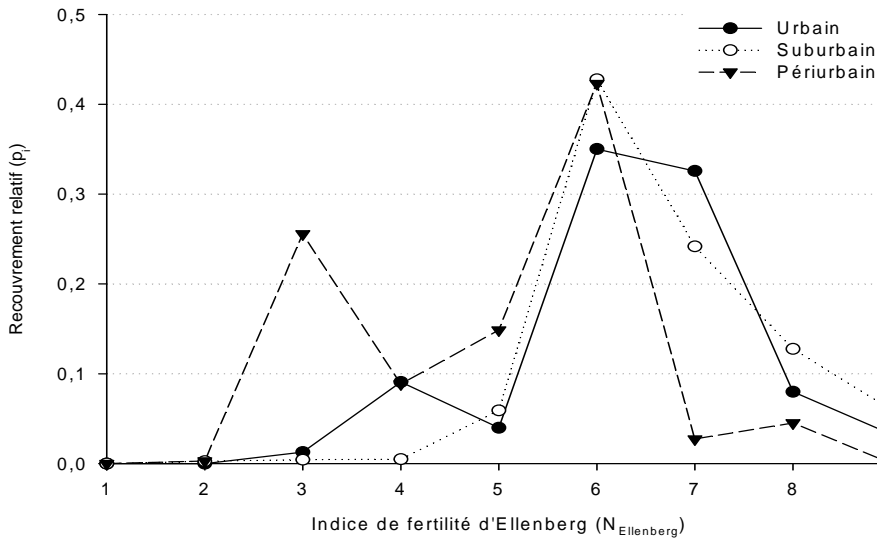


Figure 13 : recouvrement relatif de la végétation (p_i) pour les indices N d'Ellenberg.

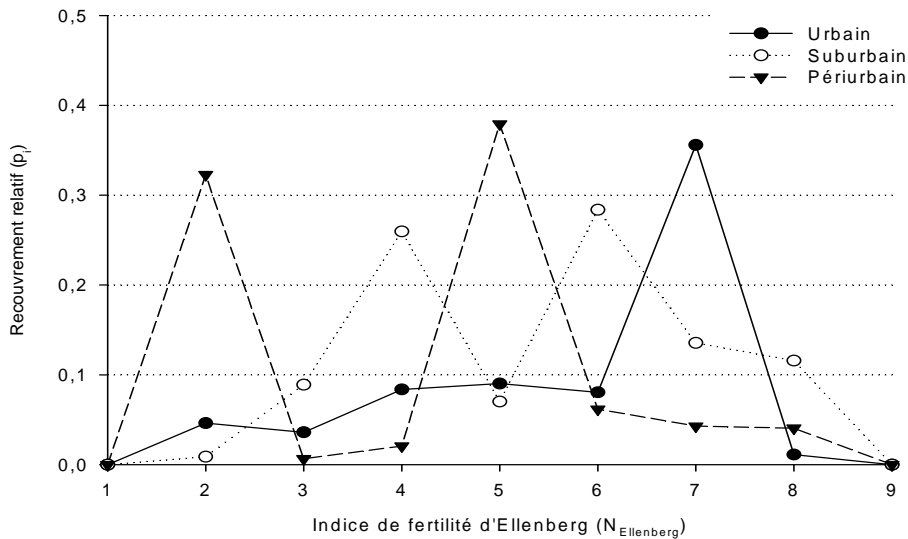


Figure 14 : probabilité de présence (p_i) des espèces dans la banque de graines superficielle pour les indices N d'Ellenberg.

D. Comparaisons des différents compartiments biologiques.

Des tests de Mantel ont été utilisés pour comparer la composition floristique de la végétation et de la banque de graines supérieure (tableau 5) mais également des deux profondeurs de banque de graines échantillonnées (tableau 6). Pour les stations urbaines,

aucune relation significative entre la banque de graines et la végétation n'est mise en évidence (12 % des espèces sont communes aux deux compartiments) alors que cette relation est significative pour les stations suburbaines et périurbaines (respectivement 15 % et 16 % d'espèces en commun).

Tableau 5 : corrélation sur les rangs de Pearson entre les matrices Banque de graines superficielle et Végétation et probabilités associées (tests de permutations multiples de Mantel)

| | | Végétation | | |
|---------------------------------|------------|---------------------|----------------------|----------------------|
| | | Urbain | Suburbain | Périurbain |
| Banque de graines superficielle | Urbain | r = 0,1 p = 0,36 | - | - |
| | Suburbain | - | r = 0,29 p < 0,01 | - |
| | Périurbain | - | - | r = 0,30 p < 0,01 |

Pour ce qui est de la comparaison des deux niveaux d'échantillonnage de la banque de graines, il n'existe pas de corrélation significative entre les deux matrices des stations urbaines. En revanche, une corrélation significative est mise en évidence dans les stations suburbaines et périurbaines.

Tableau 6 : corrélation sur les rangs de Pearson entre les matrices Banque de graines superficielle et Banque de graines profonde (tests de permutations multiples de Mantel)

| | | Banque de graines profonde | | |
|---------------------------------|------------|----------------------------|----------------------|----------------------|
| | | Urbain | Suburbain | Périurbain |
| Banque de graines superficielle | Urbain | r = 0,14 p = 0,11 | - | - |
| | Suburbain | - | r = 0,39 p = 0,01 | - |
| | Périurbain | - | - | r = 0,34 p < 0,01 |

E. Longévité de la banque de graines.

Dans la banque de graines superficielle (figure 15), les échantillons urbains et suburbains contiennent une majorité de graines de type I (banque de graines transitoire, à germination rapide). La banque de graines des stations périurbaines contient peu de graines de

type I. En revanche, elle contient les plus fortes abondances d'espèces constituant des banques de graines permanentes à court et long terme (type II et III de Thompson *et al.*, 1997).

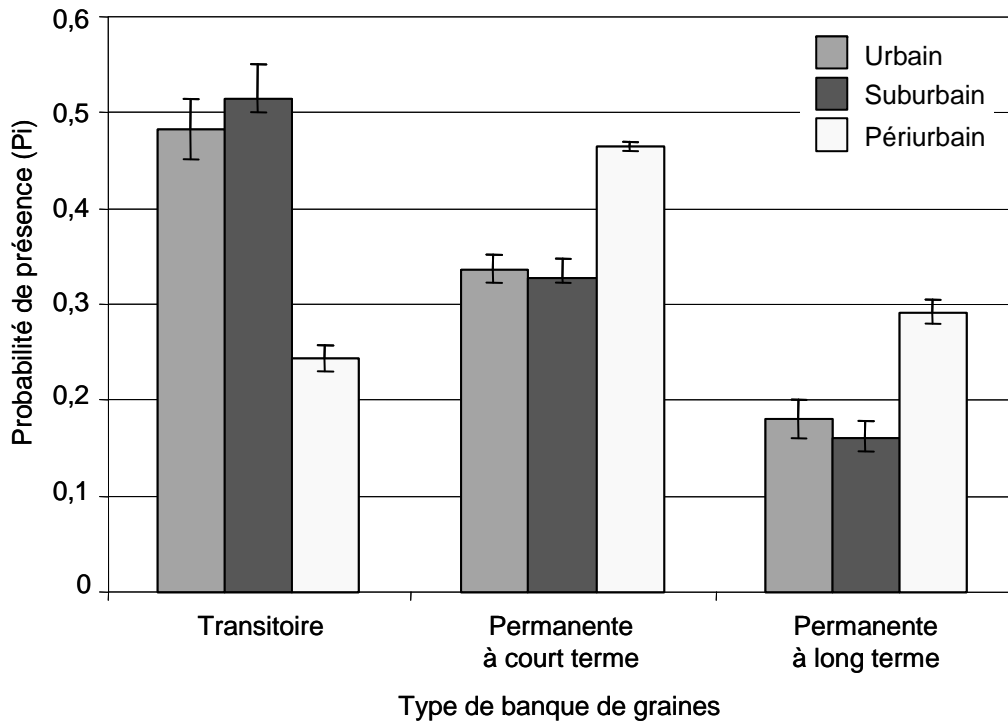


Figure 15 : abondance relative moyenne (\pm e.s.) des différents types de banque de graines en fonction du niveau d'urbanisation dans la banque de graines superficielle.

Pour la banque de graines profonde (figure 16), le patron de distribution des types de graines est identique uniquement pour les stations périurbaines. Les stations urbaines contiennent des quantités quasiment homogènes des différents types de graines, avec une dominance des espèces de type II. Les stations suburbaines suivent un patron de distribution identique que celui de la banque de graines superficielle avec une dominance des espèces à banque de graines transitoire.

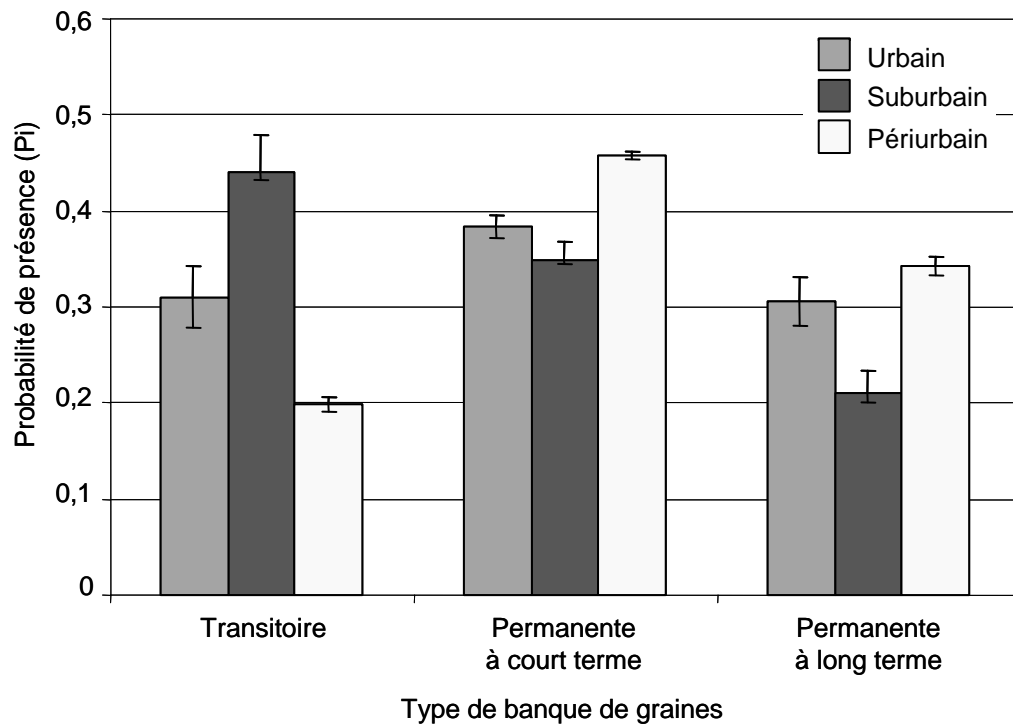


Figure 16 : abondance relative moyenne (\pm e.s.) des différents types de banque de graines en fonction du niveau d'urbanisation dans la banque de graines profonde.

3. DISCUSSION.

L'ensemble des paramètres pris en compte dans cette étude sont repris de façon synthétique dans le tableau 7.

Tableau 7 : récapitulatif des variations des paramètres biotiques et abiotiques considérés.

| | | Niveau d'urbanisation | | |
|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------------|-----------|------------|
| | | Urbain | Suburbain | Périurbain |
| Nitrate | | +++ | ++ | + |
| Exigence en azote | Végétation | ++ | ++ | + |
| | Banque de graines | +++ | ++ | + |
| Longévité des graines dans le sol | Banque de graines superficielle | +++ | +++ | ++ |
| | Banque de graines profonde | ++ | +/- | +/- |

La concentration la plus importante de nitrate dans les stations urbaines peut être expliquée par le biais d'une voie de production du nitrate. Dans la majorité des villes sur la surface du globe, la combustion d'énergies fossiles a conduit à une augmentation de la concentration d'oxydes d'azote (NO_x) (Fenger, 1999). L'Organisation pour la Coopération Economique et le Développement (OECD : Organisation for Economic Cooperation and Development) estime que la production anthropogène de NO_x , qui est un polluant majeur de l'air (voir Takahashi *et al.*, 2005 pour plus de détails) peut atteindre 50 Tg (1 Tg= 10^{12} g) (OECD, 2002). Le NO et N_2O_4 qui sont produits par combustion réagissent tout les deux très rapidement avec l' O_2 (et encore plus rapidement avec l' O_3 quand cette forme est présente) pour former du NO_2^- , qui se combine alors avec l'eau atmosphérique pour former du HNO_2 . Cette dernière forme est ensuite minéralisée en NO_3^- principalement par l'action de bactéries nitrifiantes comme *Nitrobacter sp.* (Sprent, 1987).

Ici, des niveaux faibles d'ammonium sont trouvés dans les zones urbaines, ce qui est relativement peu surprenant car le taux de nitrification (*i.e.* la transformation de l'ammonium en nitrate) augmente avec la température (Sprent, 1987). La température de l'air est généralement plus élevée en zone urbaine (Oke, 1987) que dans les zones rurales environnantes et cet Ilot de Chaleur Urbain (ICU) a été quantifié sur le gradient d'urbanisation étudié du programme ECORURB par Mimet (2005).

A. Végétation

L'augmentation du recouvrement des espèces nitrophiles en zone urbaine et leur moins fort recouvrement dans les zones périurbaines concordent avec la littérature. En effet, Truscott *et al.* (2005) mettent en évidence, sur des accotements de routes en Ecosse, un décroissement des taux de NO_x lié à la distance à la route. Cette diminution est corrélée à une baisse de recouvrement des plantes auxquelles un fort $N_{\text{Ellenberg}}$ est attribué. De la même façon, Kennedy & Pitman (2004) mettent en évidence une corrélation entre la composition fonctionnelle de la végétation herbacée d'un boisement et la distance à une émission localisée d'azote minéral.

L'accroissement du recouvrement d'espèces nitrophiles ne semble pas être en relation avec la concentration en ammonium du sol : en effet, comme souligné par Sprent (1987) et Lasa *et al.* (2001), même si l'assimilation racinaire de l'ammonium est moins coûteuse énergiquement que l'absorption du nitrate, le nitrate est la forme minérale de l'azote utilisée préférentiellement par les végétaux, notamment à cause des effets délétères de l'ammonium sur la croissance de certaines espèces (Chaillou *et al.*, 1986). Néanmoins, cette toxicité de

l'ammonium n'est pas clairement documentée et semble être une réponse variable selon les espèces (Lasa *et al.*, 2001).

B. Banque de graines.

Les résultats de l'ACP n°2 et de l'ACP n°3 suggèrent un changement de composition spécifique des banques de graines supérieures et profondes le long du gradient d'urbanisation. De la même façon que pour la végétation, les banques de graines des stations périurbaines diffèrent de celles des stations suburbaines et urbaines. Les banques de graines urbaines et suburbaines sont proches les unes des autres sur les plans factoriels des ACP n°2 et n°3. De faibles densités de graines dans le sol peuvent être reliées à des niveaux importants de perturbation ou de contraintes (piétinement, fauche plus intensive en ville). Même si des perturbations limitées dans le temps et l'espace peuvent avoir l'effet inverse et augmenter la densité (Harper, 1977 ; Grime, 1979 ; Pellissier *et al.*, 2004), plusieurs auteurs ont signalés que des perturbations continues (*e.g.* fauche, piétinement, labour) tendent à entraîner une diminution de la densité de graines dans le sol par surexpression du contenu séminal du sol (Zabinski *et al.*, 2000 ; Smith *et al.*, 2002). Ici, les stations suburbaines et périurbaines sont situées sur des sites plus fréquentés (certaines sont proches d'axe de circulation, dans des parcs publics ou sont destinées à des activités ludiques) et sont plus susceptibles d'être soumises à des perturbations physiques que les stations périurbaines.

De la même façon que pour la végétation, la composition fonctionnelle de la banque de graines superficielle est liée à la fertilité du sol, avec des $N_{\text{Ellenberg}}$ faibles et moyens pour les stations périurbaines, indiquant ainsi une capacité de préemption de l'azote minéral plus importante : en effet, l'azote minéral disponible est réparti de façon hétérogène dans le sol, et la présence de plusieurs stratégies de nutrition au sein de la communauté permet d'exploiter au mieux la ressource minérale.

Comme signalé par plusieurs auteurs, la concentration en azote minéral dans le sol (et notamment sous forme NO_3^-) peut influencer sur la germination des végétaux (Geritsen & Greening, 1989 ; Bouwmeester *et al.*, 1994 ; De Keersmaecker *et al.*, 2004) et Wamelink *et al.* (2004) mettent en évidence une relation entre les $N_{\text{Ellenberg}}$ et la concentration optimale convenant pour la germination. Dans les stations urbaines, comme dans beaucoup d'études portant sur les relations entre la banque de graines et la végétation (Bakker *et al.*, 1996a ; McDonald *et al.*, 1996 et Amiaud & Touzard, 2004 dans les prairies ; Valbuena & Trabaud, 2001 dans les landes ; Kalamees & Zobel, 1998 dans des pelouses boisées) la similarité entre la banque de graines superficielle et la végétation en place est très faible. Cette faible

similarité peut être une conséquence de la concentration en azote minéral utilisable du sol : le taux élevé de nitrate favorise l'émergence de plantules d'espèces nitrophiles et les autres espèces présentes dans la banque de graines n'apparaissent pas, faute de conditions favorables à leur germination (Bakker & Berendse, 1999 ; Touzard *et al.*, 2002). De plus, les espèces à forte exigence en azote sont fréquemment des espèces à stratégie de colonisation rapide (De Keersmaecker *et al.*, 2004) qui produisent beaucoup de graines à durée de vie limitée dans le sol peuvent ne pas avoir été échantillonnées (l'échantillonnage a eu lieu au printemps, date à laquelle ces graines ont disparu du sol à la suite de germinations ou à cause de leur très courte viabilité). Enfin, les résultats des tests de comparaison des matrices de composition des banques de graines superficielle et profonde indiquent une faible similarité entre ces deux strates pour les stations urbaines alors que cette similarité est significative pour les autres stations. Là encore, cette différence semble pouvoir être expliquée par des différences de stratégies des espèces. En effet, si la banque de graines superficielle et la végétation des stations urbaines sont majoritairement composées d'espèces à faible durée de vie (Grime, 1979), seule la banque de graines superficielle exprimera son potentiel germinatif (et ces espèces ne pourront être notées dans les prélèvements que rarement) et la banque de graines profonde ne ressemblera pas à la banque de graines superficielle (les graines germeront avant de pouvoir intégrer les couches plus profondes du sol).

CHAPITRE 3 :
DYNAMIQUE DE L'AZOTE MINERAL EN RELATION AVEC
LA CLIMATOLOGIE ET LES DEPOTS ATMOSPHERIQUES.

CHAPITRE 3 : DYNAMIQUE DE L'AZOTE MINÉRAL EN RELATION AVEC LA CLIMATOLOGIE ET LES DÉPÔTS ATMOSPHÉRIQUES.

INTRODUCTION.

Parmi les facteurs limitant la croissance des plantes dans les écosystèmes herbacés, la disponibilité en ressources est importante, notamment la disponibilité en eau et en nutriments (Jamieson *et al.*, 1998). L'azote est un élément présent en forte quantité sur terre, dans l'atmosphère mais également sous forme organique dans les êtres vivants. Moins de 2 % de l'azote total est libéré sous forme minérale, qui constitue la forme disponible rapidement pour la croissance des végétaux (Pouyat & Turechek, 2001). L'azote est donc fréquemment un facteur limitant la production de biomasse dans les écosystèmes terrestres.

A cause de processus complexes dans le sol (consommation par les bactéries et les plantes, immobilisation et transformation de l'azote), les stocks d'azote minéral à un instant donné ne donnent pas une indication suffisante de la quantité d'azote disponible pour les plantes. Les taux de minéralisation de l'azote représentent une mesure intéressante de la disponibilité de l'azote minéral (Raison *et al.*, 1987 ; Jamieson, *et al.*, 1998). La minéralisation totale nette est considérée comme la transformation chimique de l'azote organique en nitrate (NO_3^-) et ammonium (NH_4^+) (azote minéral). La production de nitrate (souvent à partir de l'ammonium) est appelée nitrification. En revanche, la transformation en ammonium sera appelé production d'ammonium (Pouyat *et al.*, 1997). Cette production est fréquemment mesurée par des incubations *in-situ* (Rozé, 1986 ; Rossignol, 2006)

Plusieurs facteurs environnementaux peuvent influencer les processus de minéralisation de l'azote. En effet, la quantité d'azote minéral relâchée à partir de matière organique augmente linéairement avec la température (Moorhead & Reynolds, 1993) même si un couvert végétal dense peut limiter cette augmentation (Callaghan & Jonasson (1995) ont montré qu'une canopée dense peut limiter la quantité de rayonnement arrivant au sol). L'activité microbienne permettant la minéralisation de l'azote est limitée par la quantité d'eau disponible dans le sol, et diminue fortement en été dans des régions soumises à la sécheresse (Jamieson, *et al.*, 1998 ; Tschérko *et al.*, 2001). Le dépôt d'azote minéral atmosphérique peut également influencer la minéralisation de l'azote organique présent dans le sol (Peterjohn *et al.*, 1999 ; Venterea *et al.*, 2004)

Le milieu urbain, fréquemment sujet à des variations climatiques peut donc être particulièrement sujet à des variations de la minéralisation de l'azote. De plus, l'importance

des oxydes d'azote dans l'air, à la suite de la combustion de pétrole (Fenger, 1999) fait augmenter de façon importante les dépôts d'azote atmosphérique en ville.

Les questions posées dans ce chapitre seront :

- (1) la minéralisation de l'azote augmente-t-elle en milieu soumis à l'urbanisation ?
- (2) la température de l'air a-t-elle une influence sur les taux de minéralisation de l'azote ?
- (3) l'urbanisation induit-t-elle une augmentation des dépôts d'azote minéral ?

1. MATERIELS ET METHODES.

A. Prélèvement et analyse des échantillons

1. Minéralisation de l'azote.

Dans chaque station expérimentale (stations RS1, RS2 et RS5), 6 placettes sont définies et 3 échantillons sont prélevés par placette lors de la première date d'échantillonnage (soit 18 échantillons non incubés par station).

Une moitié de l'échantillon est ramenée au laboratoire, l'autre moitié est mise à incuber dans le sol, enfermée dans un sac en polyéthylène hermétique à l'air et à l'eau. Lors des prélèvements ultérieurs, le sol incubé est récupéré et remplacé par du sol nouvellement prélevé. Des échantillons non incubés sont également prélevés qui serviront de témoin afin d'évaluer la minéralisation de l'azote. Quatre échantillonnages sont effectués en tout, toutes les 3 semaines (Abril *et al.*, 2001 ; Tracy & Franck, 1998).

Afin de mesurer la quantité d'azote minéral dans les échantillons, 10 g de sol frais sont placés dans des bouteilles en plastique avec 50 mL de KCl (1N) qui sont mises à agiter, afin d'extraire l'azote minéral du sol. En parallèle, la teneur en eau du sol est évaluée en plaçant 10 g de sol frais à l'étuve (105 °C pendant 48 h.) afin de pouvoir exprimer les teneurs en azote minéral en $\mu\text{g.g sol sec}^{-1}$.

Les teneurs en nitrate sont dosées par colorimétrie et spectrophotométrie à 543 nm, selon la méthode de Griess. Le dosage du nitrate nécessite une réduction préalable du nitrate en nitrites par passage sur colonne de cadmium. Ces analyses ont été effectuées avec l'AutoAnalyzer 3 BRAN+LUEBBE. Les teneurs en ammonium sont dosées par colorimétrie (réaction au bleu d'indophénol) et spectrophotométrie à 630 nm.

2. Concentrations en azote minéral des précipitations.

La méthodologie utilisée est inspirée de celle de Kopacek *et al.* (1997). Sur chaque site, 5 bouteilles en polyéthylène sont disposées à 1,50 m du sol. Les bouteilles sont surmontées d'un entonnoir ($\varnothing = 16$ cm) afin de recueillir le maximum de précipitation. Afin d'éviter les transformations chimiques dans le récipient, les bouteilles sont recouvertes d'aluminium pour les rendre opaques. Les précipitations sont récupérées à la fin de chaque épisode de pluie, afin d'éviter les transformations de l'ammonium qui interviennent rapidement à l'air libre. Les bouteilles sont ramenées au laboratoire, le contenu en eau est mesuré et mis à congeler si les analyses ne peuvent être effectuées immédiatement.

Au total, le contenu en azote minéral des précipitations est mesuré après 3 épisodes de pluie (22 avril, 28 avril et 12 mai).

Les teneurs en nitrate et ammonium sont mesurées de la même façon que lors de l'analyse des sols. Les concentrations en nitrite sont mesurées par colorimétrie et spectrophotométrie (543 nm) à l'aide de l'AutoAnalyzer 3 BRAN+LUEBBE.

B. Traitement des données.

Le taux de minéralisation de l'azote est calculé comme la différence entre le contenu en azote minéral des échantillons incubés et celui des témoins prélevés trois semaines plus tôt : $T_x = C_{t+1} - C_t$ (où C_{t+1} : concentration des échantillons incubés et C_t : concentration des échantillons non incubés).

Les différences de stock d'azote et de minéralisation en fonction du niveau d'urbanisation sont évaluées avec des ANOVAs à une voie, réalisées sous Minitab 13.31.

Afin d'évaluer l'influence de l'îlot de chaleur urbain sur les processus de minéralisation de l'azote dans le sol, des régressions linéaires simples sont effectuées entre les taux de minéralisation et la somme des températures minimales (ΣT_n).

La quantité totale d'azote minéral arrivant au sol avec les précipitations entre deux mesures est évaluée en extrapolant à partir des concentrations mesurées dans l'eau de pluie. Les concentrations sont multipliées par le volume total de précipitation sur chaque site, entre 2 dates de mesures. Pour la dernière date de mesures, un intervalle de 15 jours est conservé. La quantité d'azote minéral parvenant au sol est ainsi exprimé en $\mu\text{g.j}^{-1}$.

2. RESULTATS.

A. Evolution des stocks d'azote minéral

Début avril, les quantités d'azote les plus importantes sont observées au niveau du périurbain tandis que les plus faibles se trouvent en zone urbaine. Toutefois, les concentrations d'ammonium varient peu entre le périurbain et le suburbain mais le nitrate a tendance à être plus abondant dans le périurbain (figure 17). Excepté les variations portant sur la totalité de l'azote mesuré, aucune différence significative n'a été mise en évidence (tableau 8).

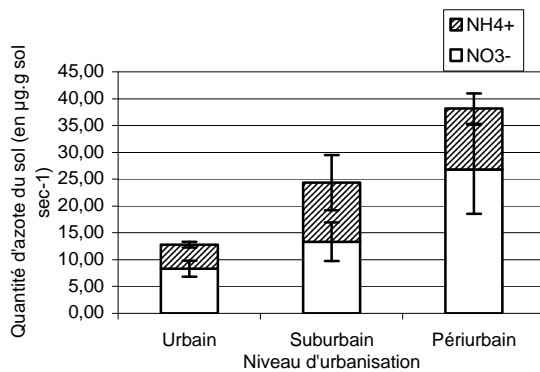


Figure 17 : stocks d'azote minéral (NH₄⁺, NO₃⁻) (moyenne ± e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation le 4 avril.

Tableau 8 : résultats des ANOVAs sur les stocks d'azote minéral du sol (NO₃⁻, NH₄⁺, N_{total}) le 4 avril 2005.

| 4 Avril | Urbain | Suburbain | Périurbain | F | p |
|---|----------------|----------------|----------------|------|-------|
| NO ₃ ⁻ | 8,33 ± 1,511 | 13,370 ± 3,593 | 26,833 ± 8,289 | 3,07 | 0,056 |
| NH ₄ ⁺ | 4,498 ± 0,533 | 10,980 ± 5,145 | 11,322 ± 2,862 | 1,19 | 0,313 |
| Ntotal (NH ₄ ⁺ +NO ₃ ⁻) | 12,831 ± 1,572 | 24,350 ± 6,924 | 38,155 ± 9,290 | 3,31 | 0,045 |

Fin avril, la tendance change, les concentrations de nitrate mesurées sont plus faibles et quasi identiques sur tout le gradient. L'ammonium se trouve être plus abondant en zone suburbaine qu'aux extrémités du gradient, le centre ville et la périphérie présentant des concentrations similaires mais plus faibles. À cette période, le suburbain est donc la zone la plus riche en azote sur le gradient (figure 18 et tableau 9).

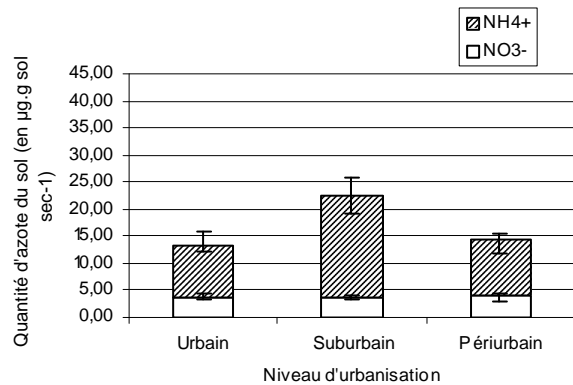


Figure 18 : stocks d'azote minéral (NH_4^+ , NO_3^-) (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation le 25 avril

Tableau 9 : résultats des ANOVAs sur les stocks d'azote minéral du sol (NO_3^- , NH_4^+ , N_{total}) le 25 avril 2005.

| 25 avril | Urbain | Suburbain | Périurbain | F | p |
|--|--------------------|--------------------|--------------------|------|-------|
| NO_3^- | $3,528 \pm 1,003$ | $3,589 \pm 0,360$ | $4,061 \pm 0,212$ | 0,20 | 0,816 |
| NH_4^+ | $9,746 \pm 2,408$ | $18,867 \pm 3,283$ | $10,320 \pm 1,005$ | 4,52 | 0,016 |
| N_{total} ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) | $13,274 \pm 2,913$ | $22,456 \pm 3,412$ | $14,380 \pm 0,964$ | 3,63 | 0,034 |

Mi-mai, les données semblent montrer une inversion des valeurs observées au début du mois d'avril pour les extrêmes du gradient. Même si les tests statistiques n'indiquent pas de différence significative, l'azote est légèrement plus abondant en centre ville qu'en zone périurbaine, spécialement en ce qui concerne le nitrate. Le suburbain présente lui les valeurs les plus faibles pour cet échantillonnage (figure 19 et tableau 10)

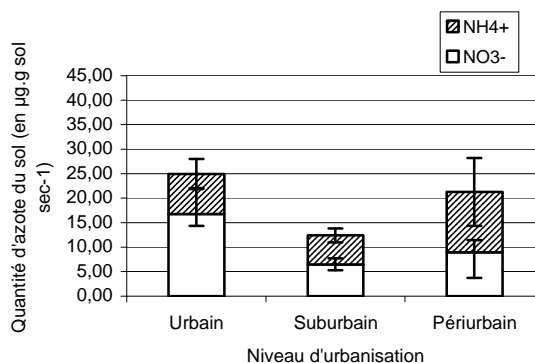


Figure 19 : stocks d'azote minéral (NH_4^+ , NO_3^-) (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation le 17 mai.

Tableau 10 : résultats des ANOVAs sur les stocks d'azote minéral du sol (NO_3^- , NH_4^+ , N_{total}) le 17 mai 2005.

| 17 mai | Urbain | Suburbain | Périurbain | F | p |
|--|----------------|----------------|----------------|------|-------|
| NO_3^- | 16,786 ± 5,229 | 6,479 ± 1,195 | 8,960 ± 2,442 | 2,65 | 0,081 |
| NH_4^+ | 8,130 ± 3,052 | 5,920 ± 1,437 | 12,274 ± 6,918 | 0,56 | 0,576 |
| N_{total} ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) | 24,916 ± 6,042 | 12,399 ± 2,276 | 21,234 ± 8,162 | 1,21 | 0,306 |

Début juin, les stocks d'azote sont plus importants en milieu urbain que sur le reste du gradient. Cependant, cette différence est essentiellement due à une variation des concentrations de nitrate. En effet, l'ammonium est présent en quantités similaires au niveau des trois sites (figure 20 et tableau 11).

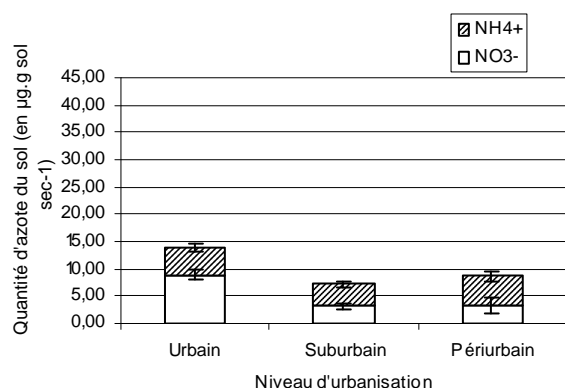


Figure 20 : stocks d'azote minéral (NH_4^+ , NO_3^-) (moyenne ± e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation le 7 juin.

Tableau 11 : résultats des ANOVAs sur les stocks d'azote minéral du sol (NO_3^- , NH_4^+ , N_{total}) le 7 juin 2005.

| 7 juin | Urbain | Suburbain | Périurbain | F | p |
|--|----------------|---------------|---------------|-------|-------|
| NO_3^- | 8,874 ± 1,435 | 3,231 ± 0,508 | 3,361 ± 0,867 | 10,74 | 0,000 |
| NH_4^+ | 4,965 ± 0,774 | 3,966 ± 0,588 | 5,241 ± 0,833 | 0,87 | 0,423 |
| N_{total} ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) | 13,840 ± 1,828 | 7,197 ± 0,929 | 8,603 ± 1,344 | 6,48 | 0,003 |

B. Variation de la minéralisation de l'azote.

Entre les deux premières dates d'échantillonnage, les ANOVAs (tableau 12) révèlent des différences significatives des taux de minéralisation en nitrate et en azote minéral total ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) en fonction de l'urbanisation. Ainsi, les échantillons urbains sont ceux où la minéralisation de l'azote minéral en NO_3^- (figure 21) est la plus importante. A l'inverse, dans

les échantillons périurbains, cette transformation est très fortement négative et pour le milieu périurbain, cette minéralisation est quasiment nulle.

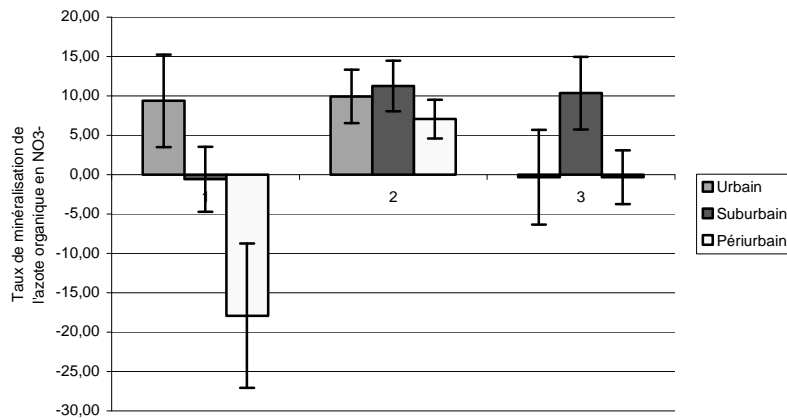


Figure 21 : quantité de NO₃⁻ produite par intervalle de 3 semaines (en µg.g sol sec⁻¹, moyenne ± e.s.).

La minéralisation en NH₄⁺ (figure 22) est la même pour tous les sites (tableau 12), bien qu'elle ait tendance à être plus basse pour les sites suburbains et périurbains.

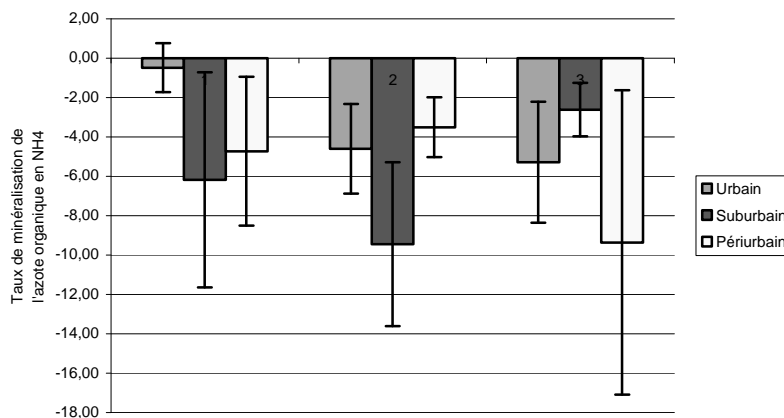


Figure 22 : quantité de NH₄⁺ produite par intervalle de 3 semaines (en µg.g sol sec⁻¹, moyenne ± e.s.).

La minéralisation totale nette (transformation de l'azote organique en ammonium et nitrate) (figure 23) est la plus importante en urbain alors qu'elle est la plus faible en périurbain (les valeurs sont fortement négatives). Une large part de cette minéralisation est constituée par la production de nitrate.

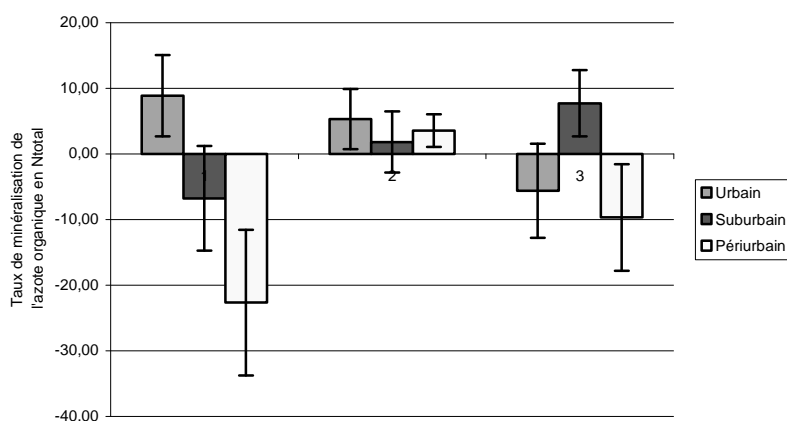


Figure 23 : quantité d'azote minéral total produite par intervalle de 3 semaines (en $\mu\text{g.g sol sec}^{-1}$, moyenne \pm e.s.).

Tableau 12 : résultats des ANOVAs sur les taux de minéralisation entre le 4/04/2005 et le 25/04/2005 du nitrate, de l'ammonium et de l'azote minéral total (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.g sol sec}^{-1}$ pour trois semaines d'incubations) en fonction du niveau d'urbanisation

| | Urbain | Suburbain | Périurbain | F | <i>p</i> |
|---|------------------|------------------|--------------------|------|----------|
| NO_3^- | 9,38 \pm 5,88 | -0,58 \pm 4,13 | -17,92 \pm 9,16 | 4,26 | 0,02 |
| NH_4^+ | -0,49 \pm 1,24 | -6,18 \pm 5,46 | -4,73 \pm 3,78 | 0,51 | 0,60 |
| Azote minéral ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) | 8,90 \pm 6,20 | -6,76 \pm 7,97 | -22,65 \pm 11,09 | 3,18 | 0,05 |

Durant la deuxième période de minéralisation (entre le 25 avril et le 17 mai), les ANOVAs (tableau 13) ne révèlent aucune différence significative que ce soit pour le NO_3^- , NH_4^+ ou l'azote minéral total. Néanmoins, la production de NO_3^- (figure 21) reste la plus importante dans les échantillons urbains et suburbains. La production de NH_4^+ (figure 22) reste négative dans l'ensemble des sites, néanmoins, les échantillons suburbains tendent à avoir des valeurs 2 fois plus faibles que les échantillons urbains et périurbains. Le bilan de minéralisation (minéralisation totale, figure 23) laisse apparaître une balance équilibrée entre NO_3^- et NH_4^+ puisque les taux de minéralisation totale sont proches de 0.

Tableau 13 : résultats des ANOVAs sur les taux de minéralisation entre le 25/04/2005 et le 17/05/2005 du nitrate, de l'ammonium et de l'azote minéral total (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.g sol sec}^{-1}$ pour trois semaines d'incubations)) en fonction du niveau d'urbanisation

| | Urbain | Suburbain | Périurbain | F | p |
|--|------------------|------------------|------------------|------|------|
| NO_3^- | $9,94 \pm 3,38$ | $11,27 \pm 3,20$ | $7,06 \pm 2,44$ | 0,50 | 0,61 |
| NH_4^+ | $-4,60 \pm 2,28$ | $-9,44 \pm 4,16$ | $-3,51 \pm 1,52$ | 1,21 | 0,31 |
| Azote minéral ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) | $5,33 \pm 4,59$ | $1,82 \pm 4,67$ | $3,55 \pm 2,48$ | 0,20 | 0,82 |

Pendant la troisième période de minéralisation considérée, aucune différence significative n'est révélée par les ANOVAs (tableau 14). La minéralisation en NO_3^- (figure 21) tend à être plus forte en suburbain que dans les autres sites où elle est quasiment nulle. La transformation en NH_4^+ est négative dans tous les sites, et elle tend à être la plus élevée dans les échantillons suburbains. La minéralisation totale est la plus élevée en suburbain où elle est positive (elle est négative pour les deux autres niveaux d'urbanisation).

Tableau 14 : résultats des ANOVAs sur les taux de minéralisation entre le 17/05/2005 et le 7/06/2005 du nitrate, de l'ammonium et de l'azote minéral total (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.g sol sec}^{-1}$ pour trois semaines d'incubations)) en fonction du niveau d'urbanisation.

| | Urbain | Suburbain | Périurbain | F | p |
|--|------------------|------------------|------------------|------|------|
| NO_3^- | $-0,34 \pm 6,01$ | $10,35 \pm 4,63$ | $-0,31 \pm 3,41$ | 1,71 | 0,19 |
| NH_4^+ | $-5,29 \pm 3,07$ | $-2,62 \pm 1,36$ | $-9,36 \pm 7,74$ | 0,57 | 0,57 |
| Azote minéral ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) | $-5,62 \pm 7,17$ | $7,73 \pm 5,06$ | $-9,67 \pm 8,14$ | 1,90 | 0,16 |

Si l'ensemble de la période est considéré (soit le total de tous les épisodes de minéralisation considérés), les ANOVAs (tableau 15) mettent en évidence des différences significatives pour la minéralisation en NO_3^- et la minéralisation totale. La quantité totale de NO_3^- produite est significativement plus importante en urbain et suburbain qu'en périurbain (où cette quantité est négative). De même, la quantité totale d'azote minéral produite est significativement plus importante en urbain qu'en suburbain et périurbain. Là encore, pour le périurbain, la valeur moyenne est fortement négative. La quantité totale d'ammonium produite est sensiblement la même pour tous les sites et est toujours négative. Elle tend néanmoins à être plus faible dans le milieu urbain que dans les autres sites.

Tableau 15 : résultats des ANOVAs sur les taux totaux de minéralisation (somme des minéralisations) du nitrate, de l'ammonium et de l'azote minéral total (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.g sol sec}^{-1}$ pour trois semaines d'incubations) en fonction du niveau d'urbanisation.

| | Urbain | Suburbain | Périurbain | F | p |
|--|-------------------|-------------------|--------------------|------|-------|
| NO_3^- | $16,90 \pm 7,64$ | $21,06 \pm 5,82$ | $-10,93 \pm 8,31$ | 5,96 | <0,01 |
| NH_4^+ | $-10,27 \pm 4,48$ | $-17,90 \pm 5,70$ | $-15,90 \pm 7,79$ | 0,44 | 0,65 |
| Azote minéral ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) | $6,63 \pm 9,74$ | $3,17 \pm 9,34$ | $-26,83 \pm 11,12$ | 3,52 | 0,04 |

C. Relation entre la température et la minéralisation de l'azote.

La somme des températures minimales entre le début et la fin des déterminations des taux de minéralisation est plus importante dans le milieu urbain (604,2 °C) que dans le suburbain (578,1 °C) ou le périurbain (503,0 °C)

Les régressions effectuées entre le taux total de minéralisation (somme des taux de minéralisation mesurés) et la somme des températures minimales met en évidence une régression linéaire significative pour la minéralisation en nitrate ($\text{NO}_3^- = -164 + 0,309 \Sigma T_n$; $R^2=0,16$; $p<0,01$) et la minéralisation totale ($N_{\text{total}} = -200 + 0,346 \Sigma T_n$; $R^2=0,12$; $p=0,01$). En revanche, la régression est quasiment nulle entre le taux de minéralisation en NH_4^+ et la température minimale ($\text{NH}_4^+ = -35,7 + 0,0374 \Sigma T_n$; $R^2=0,004$; $p=0,64$)

D. Dépôt d'azote minéral atmosphérique.

Durant le premier intervalle de mesure, les ANOVAs (tableau 16) révèlent des différences significatives uniquement pour les dépôts d'ammonium (NH_4^+). Les dépôts de NO_3^- (figure 24) et NO_2 (figure 26) ne sont pas significativement différents les uns des autres. Les dépôts d'ammonium sont significativement plus faibles en zone urbaine que dans les autres zones. Ils sont les plus élevés dans les échantillons suburbains et périurbains (figure 25)

Tableau 16 : résultats des ANOVAs sur les quantités extrapolées des dépôts d'azote minéral entre le 22 avril et le 28 avril (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.j}^{-1}$) en fonction du niveau d'urbanisation

| Date1 | Urbain | Suburbain | Périurbain | F | p |
|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|------|------|
| NO_3^- | $0,63 \pm 0,24$ | $0,92 \pm 0,10$ | $0,54 \pm 0,06$ | 1,20 | 0,31 |
| NH_4^+ | $1,33 \pm 0,26$ | $3,25 \pm 0,27$ | $2,47 \pm 0,06$ | 4,51 | 0,01 |
| NO_2 | $0,07 \pm 0,01$ | $0,10 \pm 0,01$ | $0,08 \pm 0,00$ | 0,93 | 0,40 |

Entre la deuxième et la troisième date de mesure (tableau 17), les ANOVAs révèlent là encore des différences uniquement pour les dépôts d'ammonium. Ici encore, les dépôts urbains sont les moins riches en ammonium (figure 25) alors que les dépôts suburbains et périurbains sont sensiblement identiques. Aucune différence n'est observée au niveau des dépôts de nitrate (figure 24) et de nitrite (figure 25)

Tableau 17 : résultats des ANOVAs sur les quantités extrapolées des dépôts d'azote minéral entre le 28 avril et le 12 mai (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.j}^{-1}$) en fonction du niveau d'urbanisation

| Date2 | Urbain | Suburbain | Périurbain | F | <i>p</i> |
|------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------|----------|
| NO ₃ ⁻ | 0,20 \pm 0,09 | 0,38 \pm 0,12 | 0,29 \pm 0,07 | 0,88 | 0,42 |
| NH ₄ ⁺ | 0,30 \pm 0,15 | 1,33 \pm 0,41 | 1,26 \pm 0,32 | 3,07 | 0,05 |
| NO ₂ | 0,03 \pm 0,01 | 0,04 \pm 0,01 | 0,04 \pm 0,01 | 0,56 | 0,57 |

Lors du troisième intervalle considéré, les ANOVAs (tableau 18) révèlent des différences significatives pour les dépôts de NO₃⁻ et NH₄⁺. Les dépôts de NO₃⁻ (figure 24) de tous les niveaux d'urbanisation sont différents les uns des autres. La quantité moyenne journalière de dépôt de nitrate est la plus importante dans le milieu urbain alors qu'elle est la plus faible en périurbain. Les dépôts d'ammonium (figure 25) restent les plus importants en suburbain, alors qu'ils sont les moins importants en urbain. Aucune différence n'est observée pour les dépôts de nitrite (figure 26)

Tableau 18 : résultats des ANOVAs sur les quantités extrapolées des dépôts d'azote minéral entre le 12 mai et le 30 mai (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.j}^{-1}$) en fonction du niveau d'urbanisation

| Date3 | Urbain | Suburbain | Périurbain | F | <i>p</i> |
|------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------|----------|
| NO ₃ ⁻ | 3,00 \pm 1,00 | 1,59 \pm 0,33 | 0,84 \pm 0,14 | 8,86 | 0,00 |
| NH ₄ ⁺ | 2,40 \pm 0,91 | 5,66 \pm 1,19 | 3,61 \pm 0,62 | 4,87 | 0,01 |
| NO ₂ | 0,13 \pm 0,04 | 0,18 \pm 0,03 | 0,13 \pm 0,02 | 0,96 | 0,38 |

3. DISCUSSION.

Les stocks d'azote minéral (ammonium et nitrate) varient fortement au cours du temps, le long du gradient d'urbanisation puisque la quantité d'azote minéral est très importante en périurbain au début de l'étude (le nitrate constitue alors la part la plus importante de l'azote minéral présent) et que cette quantité totale diminue à la fin de l'étude (les échantillons

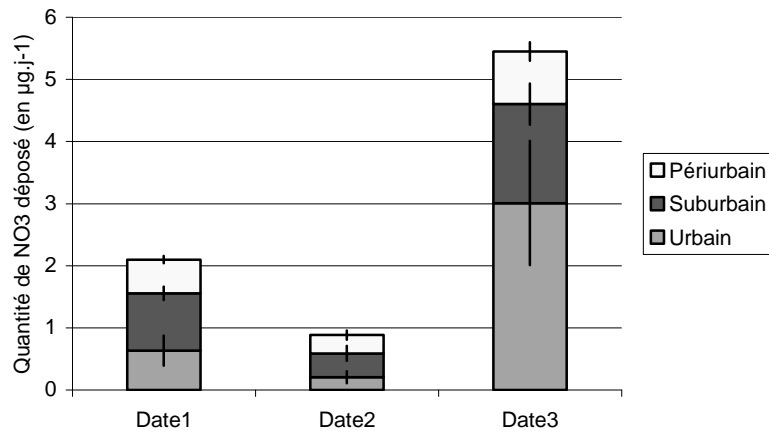


Figure 24 : extrapolations des quantités de NO₃⁻ déposées par les précipitations entre chaque intervalle de mesure (moyenne ± e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation

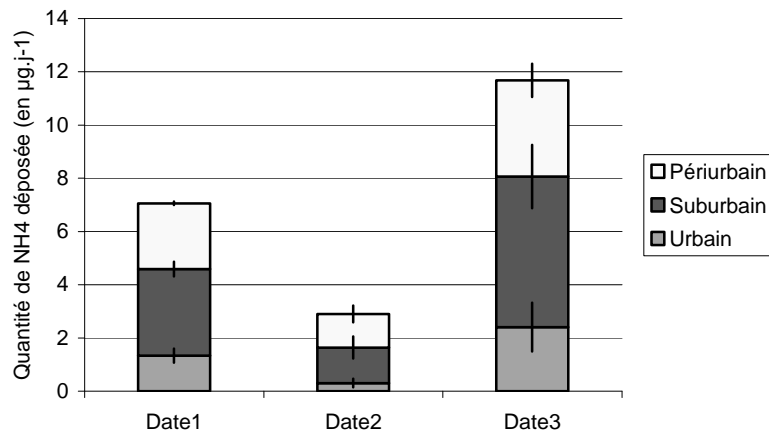


Figure 25 : extrapolations des quantités de NH₄⁺ déposées par les précipitations entre chaque intervalle de mesure (moyenne ± e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation

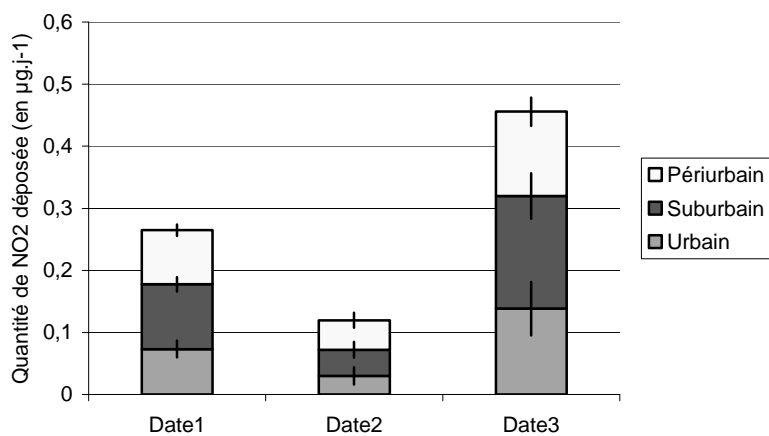


Figure 26 : extrapolations des quantités de NO₂ déposées par les précipitations entre chaque intervalle de mesure (moyenne ± e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation

urbains contiennent alors le plus d'azote minéral). La quantité d'ammonium est toujours la plus importante en périurbain.

Les sites ayant une faible disponibilité en azote sont souvent des sites où la forme ammonium domine le pool d'azote minéral (Gosz, 1998), comme c'est le cas pour 3 des dates de mesures du pool d'azote effectuées ici. Or, il a été montré précédemment que la végétation des sites périurbains est fréquemment une végétation ayant une demande en nutrition azotée moins importante que la végétation urbaine, ce qui semble indiquer une disponibilité en azote moins importante.

Le pool d'azote minéral total décroît au cours du temps en périurbain et suburbain contrairement au milieu urbain où ce pool est plus ou moins constant au cours du temps. En effet, la phénologie des plantes en milieu urbain (Mimet, 2005 ; obs. pers.) est plus étalée et le prélèvement d'azote plus constant que dans les autres niveaux d'urbanisation. Dans les autres sites, l'azote disponible suit un patron temporel qui correspond au prélèvement de l'azote par la végétation (Zhu & Carreiro, 2004b).

A l'exception du troisième pas de temps durant lequel la minéralisation est la plus forte en suburbain, la minéralisation est toujours plus importante en urbain. Ces valeurs plus élevées sont pour la plupart dues à une nitrification plus importante dans les sols urbains. Le taux total de minéralisation indique une minéralisation plus forte en urbain que dans les autres sites, conformément aux résultats observés dans la littérature. Ainsi, Pouyat *et al.* (1997) décrivent une minéralisation 2,3 à 3 fois plus élevée en urbain que dans le milieu rural sur un gradient d'urbanisation situé à New York. Sur les mêmes sites, Pouyat & Turechek (2001) aboutissent aux mêmes conclusions, cependant, un effet du sol est mis en évidence, puisque les sols urbains minéralisent l'azote plus fortement que les sols ruraux lorsque les incubations sont réalisées *in-vitro* dans des conditions identiques pour les deux types de sol. De la même façon, Zhu & Carreiro, (2004a) mettent en évidence une minéralisation augmentée dans l'extrémité urbaine de leur gradient d'étude. De manière globale, la minéralisation (et la nitrification) augmente à mesure que l'été s'approche. En effet, la température du sol (et indirectement, celle de l'air) a une forte influence sur la minéralisation de l'azote, puisque Mellilo *et al.* (1995) considèrent que la minéralisation de l'azote est augmenté d'un facteur 2 quand la température augmente de 5 °C, dans des systèmes écologiques tempérés (*i.e.* non soumis à de forts épisodes de sécheresse)

Sur le gradient étudié ici, le pic de minéralisation intervient plus tôt dans le milieu urbain que dans les milieux suburbain et périurbain comme décrit dans la littérature (Zhu & Carreiro, 2004a).

Cette minéralisation plus importante et plus précoce en milieu urbain peut être due à plusieurs facteurs différents. La température du sol influence positivement la vitesse de minéralisation de l'azote (Zogg *et al.*, 1997 ; Jamieson *et al.*, 1998). Cette relation entre minéralisation et température de l'air est confirmée pour partie par les régressions calculées entre ces deux facteurs. La présence de l'îlot de chaleur urbain entraîne une accumulation de degré-jours plus importante en milieu urbain. Ainsi, à la même date, une station située en milieu urbain aura accumulé plus de chaleur qu'une station en milieu périurbain, entraînant une minéralisation plus importante et plus précoce de l'azote (Zhu & Carreiro, 2004a).

De plus, la quantité totale d'azote déposée sur le site par le biais des précipitations est plus importante en milieu urbain, conformément à la littérature (Lovett *et al.*, 2000). Ce dépôt plus important d'azote atmosphérique en milieu urbain est dû à une présence plus importante d'oxydes d'azote en ville (lié à une combustion d'hydrocarbures plus importante) mais également à une recombinaison plus importante de ces oxydes d'azote avec l'eau atmosphérique à cause de la température plus importante.

Le dépôt supplémentaire d'azote atmosphérique en milieu urbain peut entraîner une saturation du site en azote minéral. Cette saturation en azote minéral des sols peut conduire à une augmentation de la nitrification (et de la minéralisation en général). En effet, l'augmentation des taux de nitrification, ainsi que du lessivage du nitrate est une prédiction centrale du modèle de Aber *et al.* (1998). Ce modèle prédit qu'en cas de saturation par l'azote d'un système (*i.e.* la disponibilité en azote d'un site excède la demande biologique), la nitrification va augmenter (Peterjohn *et al.*, 1999 ; Venterea *et al.*, 2004), or le NO_3^- représente la forme dominante de l'azote disponible dans les sols urbains, ce qui est une caractéristique de sols avec une disponibilité en azote plus importante que la demande (Zhu & Carreiro, 2004b), symptôme d'une possible saturation en azote. Les dépôts atmosphériques supérieurs en milieu urbain pourraient donc constituer un autre facteur explicatif à l'augmentation de la minéralisation en ville, puisque la température minimale ne permet d'en expliquer qu'une partie.

CHAPITRE 4 :
PLUIE DE GRAINES : VARIATIONS EN FONCTION DE
L'URBANISATION ET IMPORTANCE POUR LA
COEXISTENCE DES ESPECES.

CHAPITRE 4 : PLUIE DE GRAINES : VARIATIONS EN FONCTION DE L'URBANISATION ET IMPORTANCE POUR LA COEXISTENCE DES ESPECES.

INTRODUCTION.

La phase de dispersion des organismes (végétaux et animaux) est une phase cruciale de la vie des êtres vivants car elle permet d'assurer la continuité de ce que van der Pijl (1982) nomme la *chaîne de la vie*. La connaissance des phénomènes de dispersion des propagules est une des clés de la compréhension de l'établissement et du maintien de la biodiversité (Eriksson & Jakobson, 1999). Ainsi, selon Harper (1977), pour beaucoup d'espèces, le succès d'installation est dépendant de l'arrivée de propagules sur des sites relativement ouverts et la coexistence des espèces pourrait être liée à des capacités différentielles de dispersion (Schmida & Ellner, 1984 ; Greene & Johnson, 1989). En effet, les mécanismes de dispersion des graines affectent les patrons spatiaux et temporels des espèces (Rew *et al.*, 1996). La richesse et la diversité spécifique locale sont les résultantes des processus de sélection de niche mais également des processus de dispersion des propagules (Ozinga *et al.*, 2005b). Même si les conditions abiotiques nécessaires à l'installation des espèces sont présentes et optimales (niches existantes), la colonisation peut néanmoins être faible, c'est pourquoi Ozinga *et al.* (2005a ; 2005b) et Urbanska & Fattorini (2000) insistent sur la nécessité de distinguer les sites non adaptés à l'établissement des espèces et les sites adaptés mais non occupés (processus de dispersion inexistant ou faible). Les contraintes modifiant le flux de graines ont des conséquences importantes sur la diversité locale si les sites ne sont pas saturés (Greene & Johnson, 1989), or les sites non saturés semblent les plus fréquents (Ozinga *et al.*, 2005a, 2005b). De plus, la dispersion des graines permet à la progéniture d'éviter une surmortalité liée à une densité trop importante (hypothèse de Janzen-Connell, Wang & Smith, 2002) ou à des effets alélopathiques (Howe & Smallwood, 1982).

La plupart des études portant sur les flux de graines mettent en évidence une dispersion de proche en proche sur de faibles distances (Rew *et al.*, 1996) et ce quel que soit le mode préférentiel de dispersion des graines. Pour les espèces sans vecteur de dispersion préférentiel, les graines sont presque systématiquement dispersées près de la source (Verkaar *et al.*, 1983 ; Blattner & Kadereit, 1991) alors que pour les espèces anémochores (dispersion par le vent), les graines sont fréquemment dispersées sur de plus petites distances que les caractéristiques

morphologiques de la graine ne le laissent supposer (Sheldon & Burrows, 1973 ; Feldman & Lewis, 1990).

Néanmoins, peu de connaissances existent sur la dispersion des graines (Harper, 1977 ; Levin, 1984). Cette sous représentation du thème de la pluie de graines dans la littérature (hors du niveau théorique relativement bien argumenté) vient en partie de la difficulté technique de quantifier cette pluie de graines sur le terrain. La caractérisation de cette pluie de graines demande un intense réseau de pièges (Greene & Johnson, 1996). De plus, les piégeages ne représente que la production de graines de l'année, hors cette production est relativement sensible aux variations climatiques et toutes les espèces ne fructifient pas tous les ans (Hardesty & Parker, 2002). Ces auteurs insistent sur le fait que les graines capturées sur leur site sont fréquemment des espèces dispersables sur de longues distances, rendant la similarité entre végétation et pluie de graines faible. Les dispersions longue distance sont des évènements rares, mais d'une grande importance puisqu'ils permettent une colonisation sur une distance importante (Soons *et al.*, 2004 ; Soons & Ozinga, 2005). Ces dispersions, principalement par le vent, constituent un faible pourcentage de la production de graines d'une espèce (Nathan & Muller-Landau, 2000).

L'objectif de ce chapitre sera de mesurer l'apport de graines sur les sites et l'influence de l'urbanisation sur la pluie de graines. Plusieurs questions sont donc posées :

- (1) quelle est l'influence de l'urbanisation sur la quantité de graines dispersée ?
- (2) quelle est la relation entre la pluie de graines et la végétation ?
- (3) comment l'urbanisation influe-t-elle sur la dynamique temporelle et spatiale de la dispersion de graines ?

1. MATERIELS ET METHODES.

A. Echantillonnage.

1. Piégeage des graines.

Deux types de pièges à graines sont installés sur les sites. Certains pièges, destinés à piéger uniquement les graines à dispersion anémochore sont des pièges de type adhésif. Ces pièges sont constitués de tube de PVC sur lesquels sont fixés des plaques d'Altuglas de 0,01 m² (0,1m x 0,1m). Les plaques sont recouvertes de vaseline, adhérente et particulièrement résistante aux fortes températures. Les deux faces sont enduites afin de récupérer les graines

venant des 4 points cardinaux. Les pièges sont placés à une hauteur de 0,8 m, hauteur considérée par Touzard (1999) comme permettant de piéger le plus grand nombre de graines (la hauteur du piège n'influe pas sur la richesse ou la composition du flux de graines capté). Pour les stations RB1 et RB4 à RB9, 16 pièges sont disposés autour des sites (soit 32 faces exposées au flux de graines, 8 par orientation cardinale). Les sites RB2 et RB3 étant particulièrement fréquentés (de même que les sites RB1 et RB5 pour lesquels la mise en place d'une protection a néanmoins été possible), 24 pièges sont installés pour parer au vandalisme éventuel (soit 48 faces exposées, 12 par orientation).

Le flux de graines est capté pendant 4 mois, de juillet à octobre 2003, période durant laquelle il est maximal en Bretagne (Touzard, 1999 ; Saliou, 2000).

Tous les mois, les pièges sont remplacés et ramenés au laboratoire. La vaseline est alors récupérée et disposée sur des filtres ensuite placés à l'étuve (60 °C, jusqu'à ce que la vaseline soit liquéfiée). Les graines sont identifiées à la loupe binoculaire par comparaison avec des graines (collection existante au laboratoire ou récoltées sur le terrain) ou avec une série de photographies personnelles.

Le deuxième type de piège capte l'ensemble du flux de graines arrivant au sol, indépendamment du mode de dispersion des graines. Ils sont constitués de pots en plastique de 16 cm de diamètre à l'ouverture (contenance de 2 L.) remplis de terre stérilisée (humidifiée et placée 48 h. dans une étuve à 105 °C). Les pots sont enterrés au ras du sol (le nombre de pièges enterrés est le même que le nombre de pièges adhésifs, soit 12 dans les stations RB2 et RB3, 8 dans les autres stations) en même temps que les pièges adhésifs. En octobre 2003 les pièges sont ramenés au laboratoire et les grosses graines visibles en surface (*Quercus robur*, *Acer campestre* et *Fraxinus excelsior*) sont comptées et supprimées de la surface des pots afin de laisser suffisamment d'espace pour la germination des autres espèces. Les pots sont mis en serre froide après avoir scarifié la surface de la terre (durant les 4 mois sur le terrain, la terre s'est tassée et la scarification permet une expression maximale du contenu séminal des pots). Pour évaluer la quantité de graines arrivée dans les pièges, les germinations sont identifiées, comptées et supprimées dès leur identification afin de laisser les autres semences germer.

2. Végétation.

Afin de vérifier l'influence de la pluie de graines sur la composition de la végétation des stations considérées, des relevés de végétation sont réalisés en 2004 (une saison de végétation sépare l'échantillonnage de la pluie de graines de celui de la végétation pour laisser

le temps nécessaire à l'émergence et au recrutement de plantules). Les relevés sont effectués dans des zones morphologiquement identiques dans toutes les stations. Ici, la lisière des stations et la zone à végétation herbacée bordant les stations (appelée plus tard Prairie) sont échantillonnées. Pour chaque station, 15 relevés sont réalisés dans chaque zone, dans des quadrats de 25 x 25 cm. Dans ces quadrats, l'ensemble des espèces est noté (la nomenclature suit Tutin *et al.*, 1964-1980) et un pourcentage de recouvrement est attribué à chaque espèce.

B. Traitement des données.

Pour chaque date (4 dates en tout), il existe 8 ou 12 pièges adhésifs par station. Les différences de nombre moyen de graines capturées, de valeurs moyennes de richesse spécifique ($S_{moyenne}$) en fonction des différentes modalités de date, exposition, niveau d'urbanisation sont testés à l'aide d'ANOVAs à plusieurs voies (avec le logiciel Minitab 13.31). Le nombre moyen de graines des pièges au sol, ainsi que les valeurs moyennes de richesse spécifique ($S_{moyenne}$) sont également testés en fonction du niveau d'urbanisation à l'aide d'une ANOVA simple. Les ANOVAs sont suivies de test de Tuckey.

Afin d'obtenir une image du flux de graines global (*i.e.* composition de la pluie de graines arrivant sur le site à l'échelle de la saison), les matrices originales sont modifiées et les données issues des deux types de piège sont additionnées. Dans la matrice des pièges aériens, les valeurs obtenues aux 4 dates sont additionnées, la matrice nouvellement obtenue contient ainsi 160 lignes. Puis, à cette matrice est additionnée la matrice contenant les données acquises par les pièges au sol. Les additions sont réalisées ligne par ligne, à chaque ligne (correspondant à l'addition des pièges aériens sur 4 mois) est additionné la moitié de la valeur contenue pour le piège au sol correspondant (la moitié est utilisée car pour chaque piège au sol, le piège adhésif correspondant à deux faces exposées). Cette nouvelle matrice (48 espèces x 160 relevés) est traitée à l'aide d'une ACP (cette matrice est préalablement transformée en matrice de Chord, ACP n°4).

La similarité entre la végétation (de la prairie et de la lisière) et la pluie de graines est évaluée par le calcul de coefficients de similarité de Sorensen (Sorensen, 1948) dont la formule est : $Is = 2c/(2c+a+b)$ (où a = nombre d'espèces présentes uniquement dans les relevés a ; b = nombre d'espèces présentes uniquement dans les relevés b ; c = nombre d'espèces communes). Les coefficients de Sorensen sont calculés pour tous les couples de relevés possibles (*i.e.* chaque relevé d'un compartiment est comparé avec tous les relevés de l'autre compartiment). Les

données sont analysées à l'aide d'ANOVAs.

2. RESULTATS.

A. Dynamique temporelle et spatiale de la pluie de graines.

La liste des espèces identifiées sur l'ensemble des pièges à graines (adhésifs et au sol) est présenté dans le tableau 19. Dans ce tableau, les espèces également présentes dans la végétation des prairies et des lisières sont signalées.

Un total de 488 graines, appartenant à 26 espèces est capturé sur l'ensemble des pièges adhésifs durant les 4 mois de piégeage du flux de graines.

1. Densité de graines piégées.

Les variations de densité du flux de graines liées à la position sur le gradient sont testées à l'aide d'une ANOVA à une voie (figure 27) (seule la variation spatiale engendrée indépendamment de la date est prise en compte, les données de densités piège par piège sont utilisées et les deux types de pièges sont considérés). L'ANOVA révèle une différence significative entre les différents niveaux d'urbanisation ($F_{694,2} = 5,42$; $p = 0,005$). Les comparaisons *post-hoc* mettent en évidence une différence entre les stations urbaines et les stations suburbaines et périurbaines. La densité de graines parvenant sur les pièges à l'échelle temporelle de la saison est 3 fois moins importante en zone urbaine.

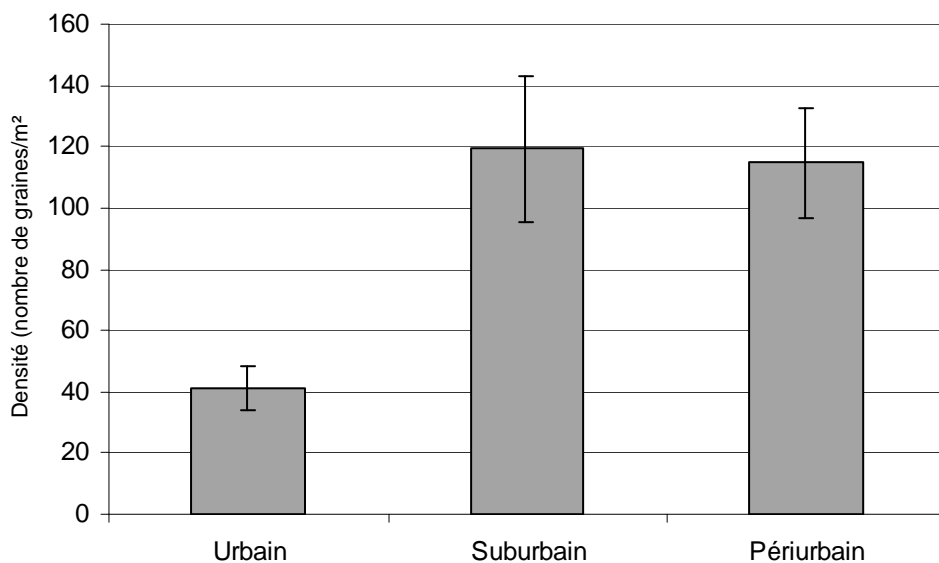


Figure 27 : densité de la pluie de graines (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation.

Tableau 19 : densité de graines piégées pour toutes les espèces présentes dans la pluie de graines et codes utilisées pour les analyses.
 La présence à la fois dans la végétation et dans la pluie de graines est également signalée (1 = espèce présente dans les 2 compartiments).

| Espèces | Code | Flux aérien (nbre graines/m ²) | | | Flux au sol (nbre graines/m ²) | | | Végétation Lisière | | | Végétation Prairie | | |
|--------------------------------|-------|--|-----------|------------|--|-----------|------------|--------------------|------|-------|--------------------|------|-------|
| | | Urbain | Suburbain | Périurbain | Urbain | Suburbain | Périurbain | Urb. | Sub. | Péri. | Urb. | Sub. | Péri. |
| <i>Acer campestre</i> | Acamp | 7,50 | 0,00 | 0,00 | 318,31 | 48,63 | 0,00 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Agrostis stolonifera</i> | Astol | 0,00 | 0,00 | 0,03 | 17,68 | 0,00 | 12,06 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Anthriscus sylvestris</i> | Asylv | 10,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1 | - | - | 1 | - | - |
| <i>Arabis hirsuta</i> | Ahirs | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 13,26 | 188,90 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Bellis perenis</i> | Bpere | 2,50 | 1,79 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1 | - | - | 1 | - | 1 |
| <i>Betula pendula</i> | Bpend | 30,00 | 71,43 | 1,22 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i> | Cburs | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 12,06 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Cardamine hirsuta</i> | Chirs | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 4,02 | 1 | - | - | 1 | - | 1 |
| <i>Cerastium arvense</i> | Carve | 0,00 | 1,79 | 0,06 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1 | - | - | 1 | - | 1 |
| <i>Chenopodium rubrum</i> | Crubr | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 119,37 | 4,02 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Cirsium arvense</i> | Carve | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 4,42 | 0,00 | - | - | 1 | - | - | - |
| <i>Conyza canadensis</i> | Ccana | 7,50 | 23,21 | 0,09 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Dactylis glomerata</i> | Dglom | 0,00 | 5,36 | 0,03 | 5,89 | 8,84 | 48,23 | - | 1 | 1 | - | 1 | 1 |
| <i>Digitalis purpurea</i> | Dpurp | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 4,02 | - | 1 | - | - | - | - |
| <i>Epilobium tetragonum</i> | Etetr | 5,00 | 26,79 | 0,89 | 0,00 | 0,00 | 20,10 | 1 | - | - | - | - | - |
| <i>Euphorbia amtdaloïdes</i> | Eamtg | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 4,42 | 28,13 | - | 1 | - | - | - | - |
| <i>Fraxinus excelsior</i> | Fexce | 0,00 | 1,79 | 0,00 | 82,52 | 0,00 | 0,00 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Galium aparine</i> | Gapar | 0,00 | 1,79 | 0,00 | 0,00 | 35,37 | 0,00 | 1 | 1 | 1 | - | 1 | 1 |
| <i>Geranium robertianum</i> | Grobe | 0,00 | 5,36 | 0,00 | 0,00 | 8,84 | 0,00 | - | 1 | - | - | 1 | - |
| <i>Geranium rotundifolium</i> | Grotu | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 8,84 | 4,02 | - | 1 | - | - | 1 | - |
| <i>Geum urbanum</i> | Gurba | 2,50 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Holcus lanatus</i> | Hlana | 2,50 | 3,57 | 0,22 | 5,89 | 13,26 | 20,10 | 1 | 1 | - | 1 | 1 | - |
| <i>Holcus mollis</i> | Hmoll | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 4,42 | 0,00 | - | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Hypericum perforatum</i> | Hperf | 0,00 | 3,57 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | - | 1 | 1 | - | 1 | - |
| <i>Juncus sp.</i> | Jsp. | 0,00 | 0,00 | 0,08 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Leucanthemum vulgare</i> | Lvulg | 0,00 | 17,86 | 0,03 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Lolium perenne</i> | Lpere | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 5,89 | 291,78 | 40,19 | - | - | 1 | - | 1 | - |
| <i>Oxalis acetosa</i> | Oacet | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 206,31 | 322,73 | 92,44 | 1 | 1 | - | 1 | 1 | 1 |
| <i>Picris hieracioides</i> | Phier | 2,50 | 5,36 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1 | - | - | - | - | - |
| <i>Plantago major</i> | Pmajo | 0,00 | 0,00 | 0,19 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Plantago media</i> | Pmedi | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 4,42 | 0,00 | - | - | 1 | 1 | - | - |
| <i>Poa annua</i> | Pannu | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 17,68 | 198,94 | 225,07 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Polygonum persicaria</i> | Ppers | 0,00 | 7,14 | 0,06 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | - |
| <i>Quercus robur</i> | Qrobu | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 70,74 | 212,21 | 462,19 | - | - | 1 | - | - | - |
| <i>Ranunculus repens</i> | Rrepe | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 5,89 | 0,00 | 0,00 | 1 | 1 | 1 | - | - | 1 |
| <i>Rubus fruticosus</i> | Rfrut | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 5,89 | 4,42 | 0,00 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Rumex obtusifolius</i> | Robtu | 7,50 | 108,93 | 0,08 | 170,94 | 534,94 | 0,00 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Scrofularia nodosa</i> | Snodo | 10,00 | 5,36 | 0,03 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Senecio jacobea</i> | Sjaco | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 4,42 | 0,00 | - | 1 | 1 | - | - | - |
| <i>Sonchus asper</i> | Saspe | 0,00 | 42,86 | 0,09 | 0,00 | 0,00 | 8,04 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Sonchus oleaceus</i> | Solea | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 8,84 | 0,00 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Spergula arvensis</i> | Sarve | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 4,02 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Stellaria media</i> | Smedi | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 88,42 | 0,00 | - | 1 | 1 | - | - | 1 |
| <i>Tilia cordata</i> | Tcord | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 17,68 | 0,00 | 0,00 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Tussilago farfara</i> | Tfarf | 5,00 | 3,57 | 0,80 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Urtica dioica</i> | Udioi | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 57,47 | 4,02 | 1 | 1 | - | - | 1 | - |
| <i>Veronica chamaedrys</i> | Vcham | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 5,89 | 4,42 | 0,00 | - | - | - | - | 1 | - |
| <i>Viola arvensis</i> | Varve | 0,00 | 1,79 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | - | - | - | - | - | - |

La variation de la densité de la pluie de graines dans le temps et en fonction de l'orientation des pièges est donc analysée à l'aide d'ANOVAs à 2 voies (en fonction des modalités de date et d'orientation cardinale) sur les données provenant des pièges adhésifs. Une ANOVA est réalisée pour chaque niveau d'urbanisation.

Pour les stations périurbaines (figure 28), seul le facteur date a un effet significatif sur la densité de graines piégées ($F_{\text{Date}} = 5,58$; $p = 0,001$). La densité de graines est significativement plus importante en juillet ($190,6 \pm 58,4$ graines/m²) et août ($146,9 \pm 36,4$ graines/m²) qu'en septembre ($23,4 \pm 6,6$ graines/m²) ou en octobre ($35,9 \pm 9,9$ graines/m²). Le facteur orientation ainsi que l'interaction des deux facteurs n'ont aucun effet significatif sur la densité de graines. ($F_{\text{Orientation}} = 1,17$; $p = 0,323$; $F_{\text{Interaction}} = 0,59$; $p = 0,802$).

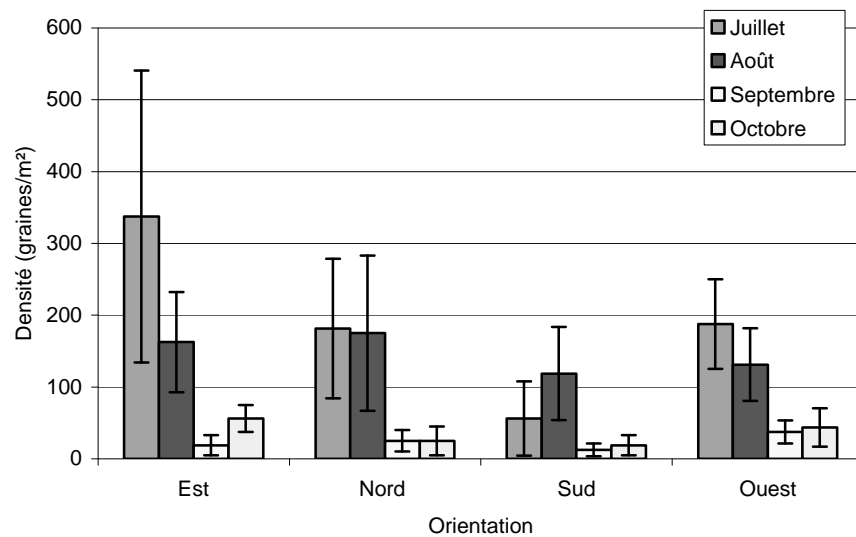


Figure 28 : densité de graines piégées sur les pièges adhésifs (moyenne \pm e.s.) des stations périurbaines en fonction de la date et de l'orientation

La densité de graines piégées dans les stations suburbaines (Figure 29) est significativement influencée par l'orientation du piège ($F_{\text{Orientation}} = 2,91$; $p = 0,036$). Les comparaisons de Tuckey mettent en évidence une densité piégée plus élevée sur les pièges orientés au sud que sur les autres orientations ($175,0 \pm 76,4$ graines/m²). Le facteur date n'a pas d'effet significatif sur la densité de la pluie de graines ($F_{\text{Date}} = 2,57$; $p = 0,055$), néanmoins, sur les pièges orientés au sud et au nord, la densité de graines tend à être plus importante en août qu'aux autres dates de piégeages (respectivement $228,6 \pm 17,6$ et $428,6 \pm 94,5$ graines/m²). L'interaction des deux facteurs n'est pas significative ($F_{\text{Interaction}} = 1,07$; $p = 0,385$).

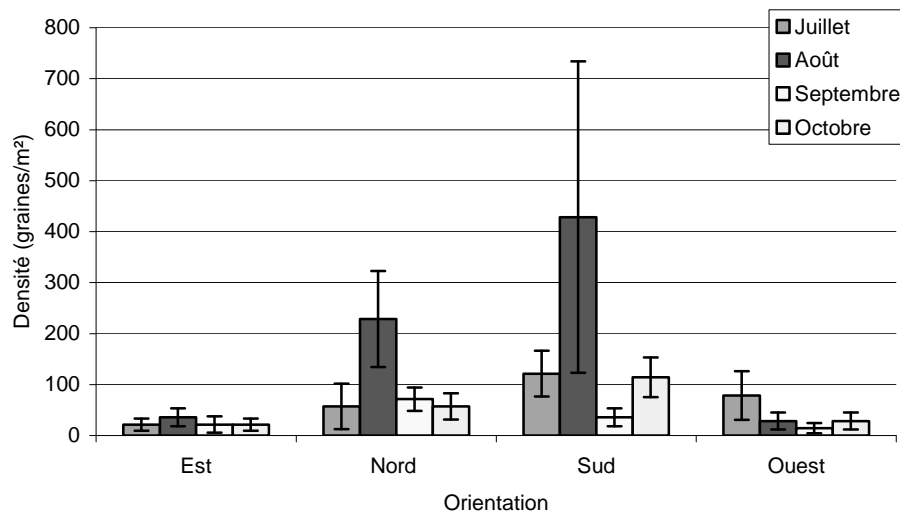


Figure 29 : densité de graines piégées sur les pièges adhésifs (moyenne \pm e.s.) des stations suburbaines en fonction de la date et de l'orientation

Dans les stations urbaines (figure 30), l'ANOVA ne permet pas de mettre en évidence l'effet des facteurs date ($F = 0,57$; $p = 0,64$) ou orientation ($F = 0,35$; $p = 0,79$) sur la densité de graines piégées. L'interaction des deux facteurs n'est pas significative non plus ($F = 1,43$; $p = 0,18$). Néanmoins, pour les pièges de juillet, orientés à l'ouest, une légère augmentation peut être mise en évidence ($60,0 \pm 32,2$ graines/m²).

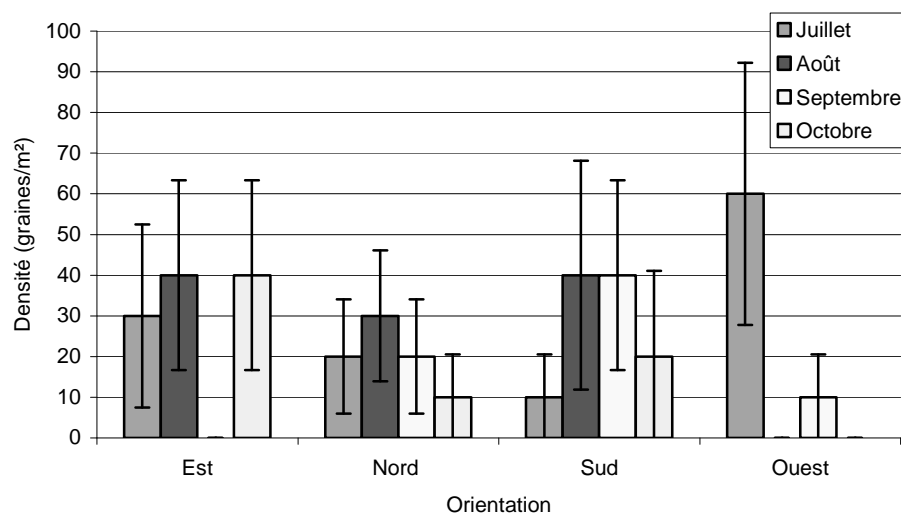


Figure 30 : densité de graines piégées sur les pièges adhésifs (moyenne \pm e.s.) des stations urbaines en fonction de la date et de l'orientation

2. Richesse spécifique de la pluie de graines.

La richesse spécifique à l'échelle de la saison de végétation (richesse moyenne sur l'ensemble des données de flux de graines) est influencée par le niveau d'urbanisation (Figure 31). L'ANOVA met en évidence une différence significative ($F = 3,01$; $p = 0,05$). La richesse spécifique moyenne est plus faible dans les stations urbaines que dans les stations suburbaines et périurbaines.

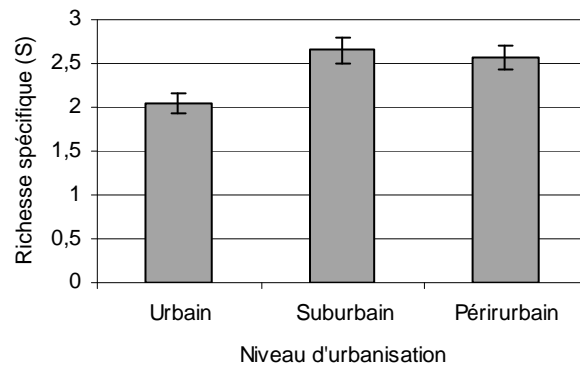


Figure 31 : richesse spécifique (moyenne \pm e.s.) de la pluie de graines totale, en fonction du niveau d'urbanisation.

En terme de richesse spécifique, la richesse spécifique totale varie entre 3 et 13 espèces. Dans les stations urbaines (figure 32), la richesse totale maximale se situe au mois de juillet (7 espèces) et décroît jusqu'au mois d'octobre (3 espèces).

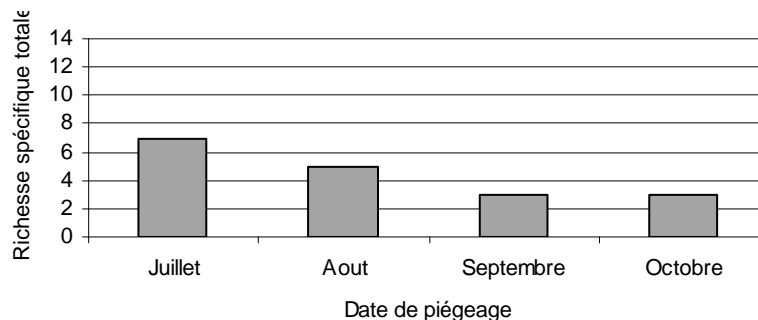


Figure 32 : richesse spécifique totale du flux aérien de graines des stations Urbaines en fonction de la date

Pour les stations suburbaines (figure 33) et périurbaines (figure 34), la richesse maximale est de 13 et 12 espèces, pour le mois d'août. Les valeurs minimales se retrouvent au mois d'octobre (respectivement 5 et 7 espèces).

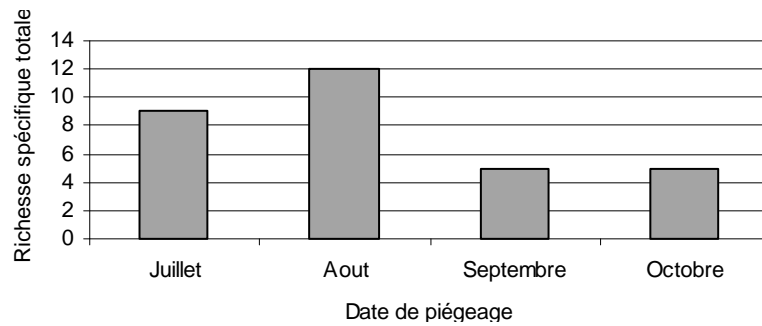


Figure 33 : richesse spécifique totale du flux aérien de graines des stations suburbaines en fonction de la date

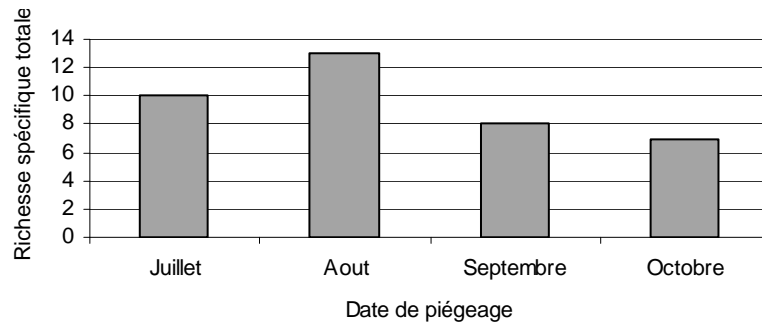


Figure 34 : richesse spécifique totale du flux aérien de graines des stations périurbaines en fonction de la date

B. Composition taxonomique de la pluie de graines.

1. Variations spatiales de l'abondance des espèces.

Les espèces peuvent être classées en trois groupes en fonction du nombre de graines disséminées sur l'ensemble du gradient.

Ainsi, le premier groupe (figure 35) regroupe les 4 espèces les plus piégées (*Betula pendula*, *Epilobium tetragonum*, *Rumex obtusifolius* et *Tussilago farfara*). Pour *Betula pendula*, *Epilobium tetragonum* et *Tussilago farfara*, le nombre maximal de graines est piégé dans les stations périurbaines alors que les stations suburbaines contiennent le plus grand nombre de graines de *Rumex obtusifolius* capturées.

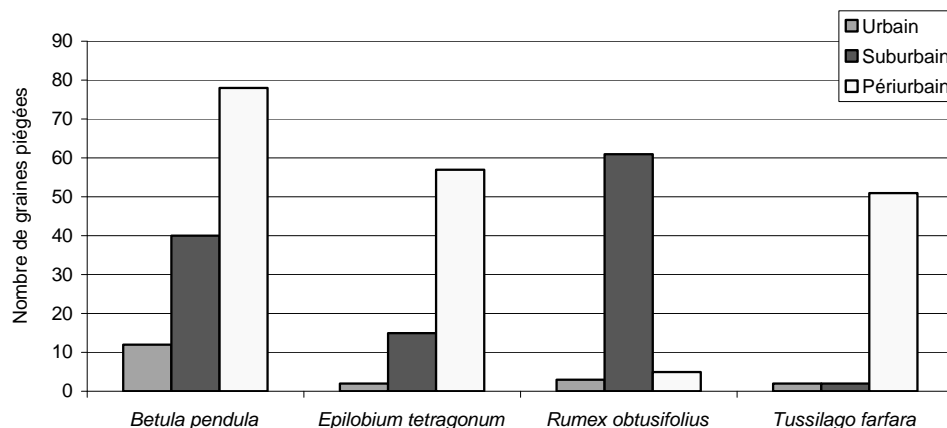


Figure 35 : nombre total de graines capturées, par espèce (espèces les plus piégées), en fonction du niveau d'urbanisation.

Le deuxième groupe (figure 36) contient 5 espèces (*Sonchus asper*, *Coryza canadensis*, *Holcus lanatus*, *Plantago major* et *Leucanthemum vulgare*). La plupart des graines d'*Holcus lanatus* et *Plantago major* sont piégées dans les stations périurbaines (14 et 12 graines en périurbain) alors que les 3 autres espèces (*Sonchus asper*, *Coryza canadensis* et *Leucanthemum. vulgare*) sont piégées pour la plupart dans les stations suburbaines (24, 13 et 10 graines). Seules 2 de ces espèces (*Coryza canadensis* et *Holcus lanatus*) sont piégées dans les stations urbaines et en faible nombre (3 et 1 graines).

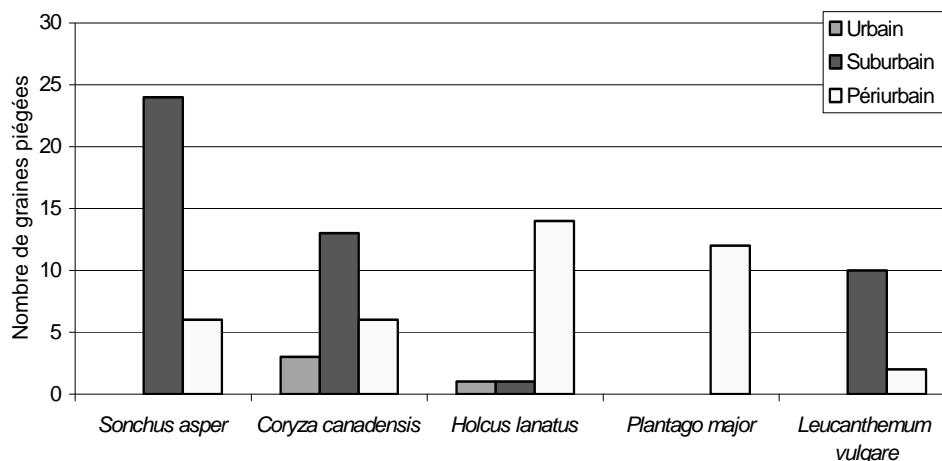


Figure 36 : nombre total de graines capturées, par espèce (espèces moyennement piégées), en fonction du niveau d'urbanisation.

Le troisième groupe (figure 37) comprend les 17 espèces restantes (espèces les moins piégées). Ces espèces sont toutes piégées en faible quantité (le nombre maximum est de 5 graines pour *Juncus sp.* dans les stations périurbaines)

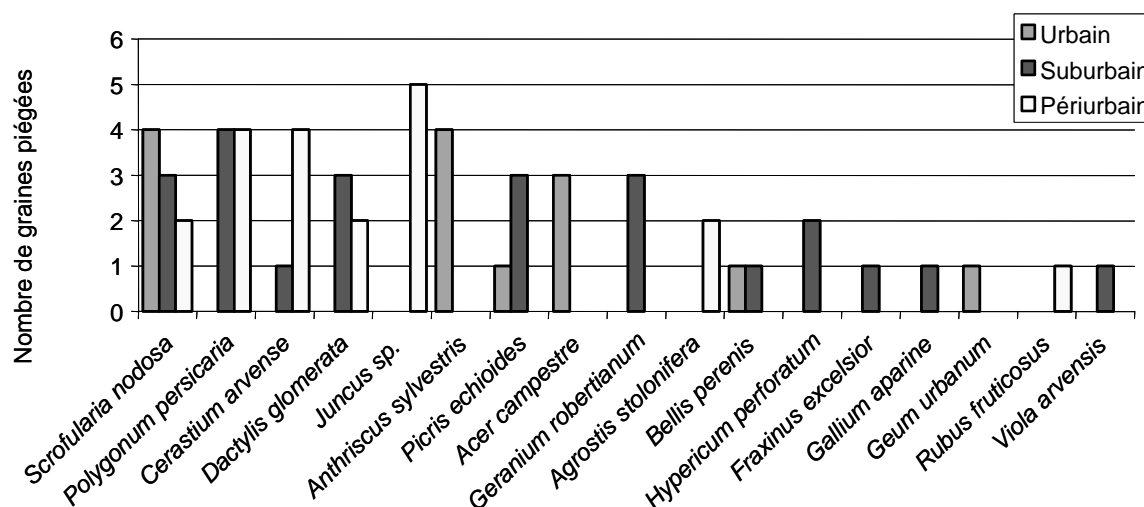


Figure 37 : nombre total de graines capturées, par espèce (espèces les moins piégées), en fonction du niveau d'urbanisation.

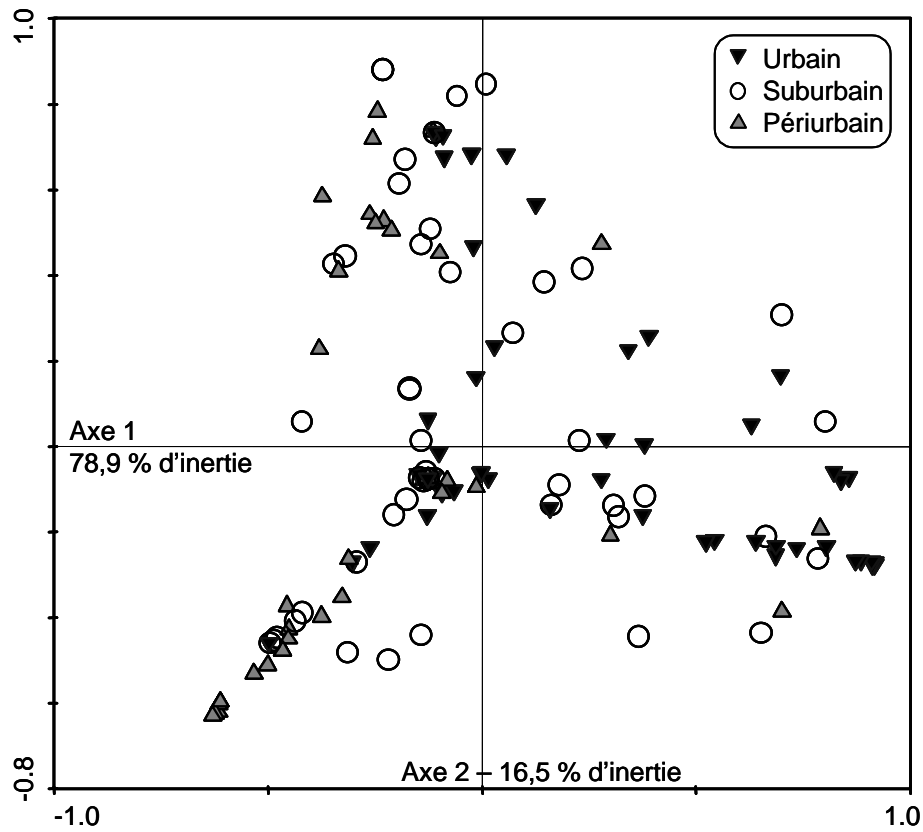


Figure 38 b : projection des pièges à graines dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°4

C. Similarité entre la pluie de graines et la végétation.

Les indices de similarité de Sorensen sont utilisés pour comparer la composition de la pluie de graines à la composition de la végétation de la prairie bordant les stations (figure 39) et à la végétation de la lisière des stations (figure 40). Globalement, la similarité reste très faible, quel que soit le couple considéré ($I_{s \text{ Max}} = 14,8 \%$ pour la comparaison pluie de graines périurbain-végétation lisière Périurbain et $I_{s \text{ Min}} = 4,1 \%$ pour la comparaison pluie de graines urbain-végétation prairie urbain).

Pour les comparaisons pluie de graines-végétation prairie, l'ANOVA réalisée met en évidence une différence significative entre les valeurs de Sorensen calculées ($F_{8, 15187} = 31,48 ; p < 0,01$). La similarité la plus forte existe entre la pluie de graines et la végétation suburbaine, quel que soit le niveau d'urbanisation où le piégeage des graines est réalisé. La similarité la moins forte se situe entre la pluie de graines et la végétation urbaine, là encore, pour tous les niveaux d'urbanisation où sont piégés les graines.

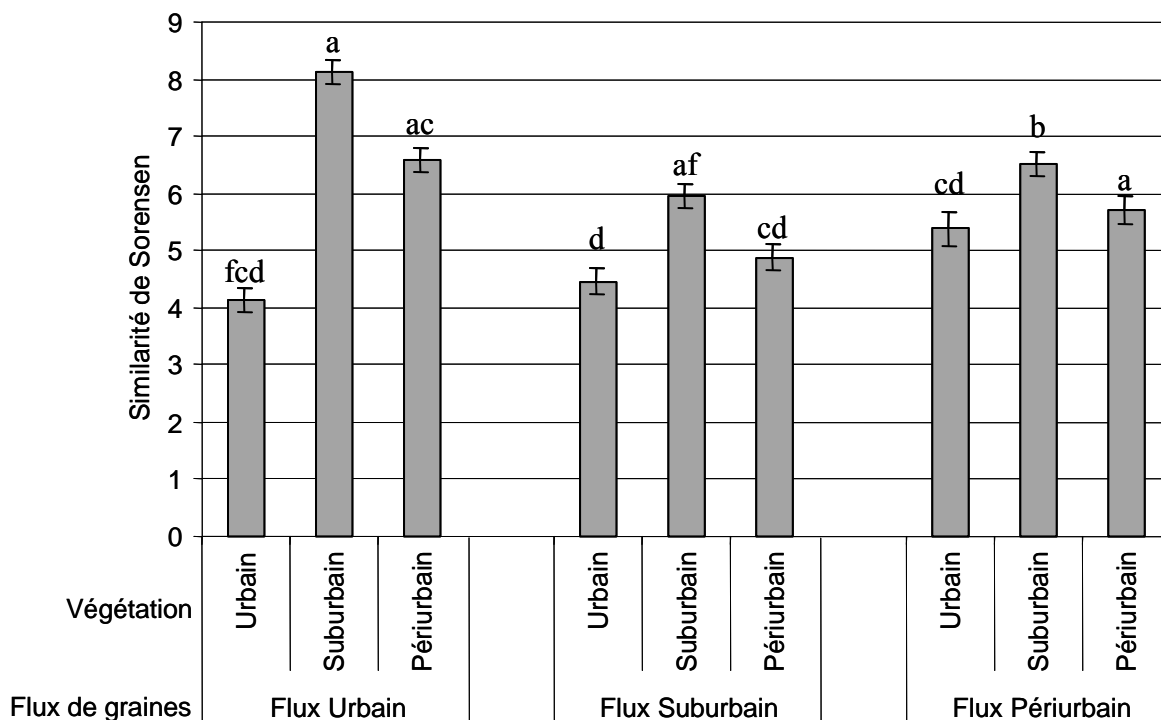


Figure 39 : similarité (indice de Sorensen moyen ± e.s.) entre la pluie de graines et la végétation des prairies des différents niveaux d'urbanisation (des lettres différentes indiquent des différences significatives à $p < 0,05$)

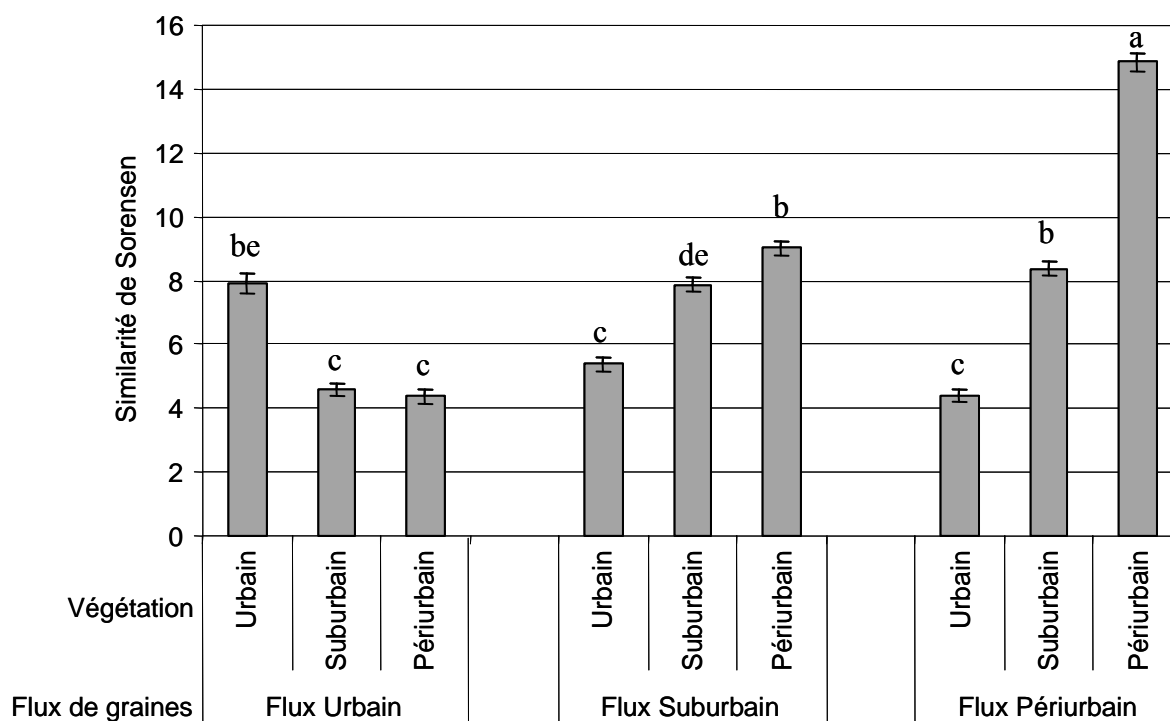


Figure 40 : similarité (indice de Sorensen moyen ± e.s.) entre la pluie de graines et la végétation des lisières des différents niveaux d'urbanisation (des lettres différentes indiquent des différences significatives à $p < 0,05$)

Lors des comparaisons pluie de graines-végétation lisière, l'ANOVA met en évidence une différence significative entre les valeurs de Sorensen calculées ($F_{8, 15711} = 219,94, p < 0,01$).

La valeur des indices de Sorensen est sensiblement plus élevée que lors des calculs précédents. Pour la pluie de graines des stations suburbaines et périurbaine, l'indice le plus élevé se trouve pour la comparaison pluie de graines-végétation périurbaines, (respectivement $I_s = 9,0 \%$ et $I_s = 14,8 \%$). En revanche, dans le calcul des indices de Sorensen pluie de graines urbain-végétation, la tendance s'inverse puisque la valeur la plus élevée est calculée pour la comparaison avec la végétation des stations urbaines ($I_s = 7,8 \%$).

3. DISCUSSION.

A. Limites de la méthode.

Le piégeage du flux de graines est souvent contraint par les méthodes de piégeage utilisées. En effet, la production de graines d'une espèce donnée se disperse en formant une distribution asymétrique (large quantité distribuée à proximité du pied mère, et quantité plus faible à l'autre extrémité de la courbe de distribution). Cette distribution asymétrique exige donc un réseau de pièges très dense pour obtenir une bonne image du flux de graines. De plus, le piégeage d'une graine n'offre pas d'indication sur la provenance de cette graine, et les graines piégées peuvent être produites à proximité des pièges ou à une grande distance (dans ce cas, le flux piégé représente un flux longue distance).

La morphologie des pièges adhésifs contraint également le piégeage de graines. En effet, les pièges sont imperméables à l'air et la surpression créée devant le piège peut empêcher la graine arrivante de parvenir jusqu'au piège.

Enfin, la matière adhésive utilisée peut fondre lors de fortes chaleurs et perturber ainsi le piégeage. De nombreux objets et insectes peuvent également se coller sur les pièges et rendre l'identification des graines plus difficile.

B. Influence de l'urbanisation sur la pluie de graines.

Les densités de graines piégées sont très faibles dans l'étude réalisée. Des études précédemment réalisées dans des prairies hautes montre un flux de graines beaucoup plus important. Touzard (1999) dénombre 113700 graines/m² en moyenne dans des marais du centre Bretagne. Wagner (1965) et Rabinowitz (1980), dans des prairies hautes nord-

américaines comptabilisent respectivement 19726 graines/m² et 19700 graines/m². En revanche, dans certains milieux, notamment des milieux pionniers ou peu ouverts, des densités de graines beaucoup moins importantes sont mise en évidence (entre autre à cause de la faible densité du couvert végétal). Ainsi, Jefferson & Usher (1989) capturent au maximum 543 graines/m² dans des carrières calcaires en au Royaume Uni et Wagner (1965) capte une densité de seulement 166 graines/m² dans des zones déforestées nord américaines. Saliou (2000), sur des talus nouvellement créés en Bretagne, met en évidence une pluie de graines peu dense (de 807 graines/m² à 1355 graines/m²).

Dans la zone périurbaine, la pluie de graines n'est pas influencée par l'orientation du piège, contrairement à ce que mettent en évidence certaines études qui apprécient l'influence des vents dominants sur la direction de dispersion des semences (Watkinson, 1978 ; Bullock & Clarke, 2000). En revanche, dans les zones suburbaines, la dispersion des graines est influencée par les vents dominants à l'ensemble de la région puisque le flux le plus important est capté sur les pièges orientés au sud. En revanche, les vents dominants sont modifiés à l'intérieur de la ville (Chang *et al.*, 2003 ; Park *et al.*, 2004) et la pluie de graines ne varie plus en fonction de l'orientation des pièges.

Sur l'ensemble des modalités d'urbanisation, une tendance à l'augmentation de production de graines est observée en juillet et en août (avec une augmentation statistiquement significative uniquement en périurbain, en juillet). Les sites suburbains et périurbains ont un pic de production plutôt centré sur le mois d'août, qui semble suivre la phénologie des espèces en Bretagne. En effet, la production de graines va logiquement augmenter en même temps que la densification du couvert végétal au cours de la saison de végétation (Touzard, 1999 ; Saliou, 2000). Le pic de production de la zone urbaine, bien que non significativement différent, est intéressant car il survient plutôt en juillet. Une augmentation de température notable (ici créée par l'îlot de chaleur urbain ; Mimet, 2005) et donc de la quantité de degré-jours accumulée par les organismes tend à induire précocement les processus de floraison et de fructification des végétaux (Golluscio *et al.*, 2005).

C. Relation entre la pluie de graines et la végétation.

La composition de la pluie de graines n'est pas significativement ressemblante à la végétation le long du gradient. En effet, les indices de similarité de Sorensen n'indiquent pas de forte similarité entre la végétation de la prairie ou de la lisière et la pluie de graines globale.

La forte dissemblance entre la végétation de la prairie et la pluie de graines semble indiquer une absence de dispersion sur des distances moyennes (de 10 à 40 m), phénomène fréquemment

observé, puisque la majorité des graines se disperse à proximité du pied mère (Bullock & Clarke, 2000) : Bischoff (2002) estime par exemple que 75 % des graines se dispersent sur des distances relativement courtes.

A l'inverse, la pluie de graines est plus ressemblante à la végétation de la lisière que de la prairie, confirmant ainsi un piégeage plus aisé des graines produites par la végétation proche. Cependant, la similarité reste faible, ce qui met en avant le faible pouvoir prédictif de la pluie de graines sur la dynamique de la végétation comme l'ont montré Ozinga *et al.* (2005a). Dans l'étude, quelques espèces pour chaque niveau d'urbanisation représentent la quasi totalité des graines dispersées. Ainsi, dans la zone périurbaine, les espèces *Betula pendula*, *Epilobium tetragonum* et *Tussilago farfara* représentent la majorité (80 %) des espèces piégées. Dans la zone suburbaine, *Betula pendula* et *Rumex obtusifolius* sont les espèces majoritairement piégées alors que dans la zone urbaine, aucune espèce ne semble plus particulièrement piégée qu'une autre.

Sur l'ensemble des graines piégées par les deux méthodes de piégeage, de nombreuses graines sont absentes de la végétation, et une large quantité d'espèces présentes dans la végétation est absente de la pluie de graines. Cette absence de piégeage de ces espèces est signalée dans la littérature comme pouvant être la conséquence de défaut de piégeage (réseau de piège pas assez dense, Pielaat *et al.*, 2006) ou d'une absence de fructification des espèces présentes (conséquence du mode de reproduction des espèces entraînant une surreprésentativité dans la végétation des espèces à reproduction bisannuelles ou végétative ; Hardesty & Parker, 2002). Enfin, la pluie de graines n'est pas forcément un bon indicateur de la production réelle de graines, mais donne une image des graines arrivant sur un site donné, et donc des espèces potentiellement immigrantes (Urbanska & Fattorini, 2000)

D. Influence de l'urbanisation sur la composition de la pluie de graines.

L'ACP réalisée sur les données de la pluie de graines totale a révélé des ordinations différentes pour les flux piégés dans les sites urbains et ceux des sites suburbains et périurbains.

Dans les sites urbains, les graines contribuant le plus à l'ordination sont des graines anémochores de grosse ou petite taille ou des graines zoochores de petite taille. Les graines de forte taille permettent de diminuer localement le risque d'extinction de l'espèce (Williams *et al.*, 2005) car elles permettent une survie des plantules plus importantes. En revanche, les espèces anémochores ont une probabilité d'extinction locale plus élevée. Néanmoins, malgré cette probabilité d'extinction locale, ces graines de petites tailles (zoochores ou anémochores)

peuvent être importante dans l'établissement de la biodiversité en ville puisque ces formes de dispersion permettent aux graines de se répandre sur des longues distances (Ozinga *et al.*, 2005a). La dispersion longue distance (pouvant atteindre jusqu'à 5 % du total des graines dispersées ; Nathan *et al.*, 2002) est une stratégie risquée pour la survie de la population qui peut néanmoins être avantageuse pour les espèces si les gains sont plus importants que les risques (Gadgil, 1971). La dispersion longue distance est donc avantageuse si elle permet à l'espèce de recoloniser des sites plus favorables à son développement, devenant ainsi *un événement rare avec une importance considérable pour le devenir de la communauté* (Malanson & Armstrong, 1996).

CHAPITRE 5 :
SUCCESSION VEGETALE ET REPONSE DE LA
VEGETATION A L'URBANISATION.

CHAPITRE 5 : SUCCESSION VEGETALE ET REPONSE DE LA VEGETATION A L'URBANISATION.

INTRODUCTION.

Les modèles de successions végétales permettent d'avoir une approche de la dynamique de la végétation, notamment après des perturbations.

Dès 1916, Clements définit deux types de successions :

1. La succession primaire correspond à l'occupation d'un espace où le sol est à nu, le milieu est modifié au cours du temps par les êtres vivants qui s'installent sur ce substrat nu. Les changements de végétation sont généralement lents car le sol n'est pas encore formé.
2. La succession secondaire correspond à la reconstitution de la végétation après une destruction totale ou partielle de la communauté végétale préexistante.

Selon Clements (1916, *in* Lepart & Escarre, 1983), toutes les successions végétales d'un territoire convergent vers un climax, ce climax correspond à la composition spécifique optimale d'un territoire. Ce modèle appelé "modèle de succession autogénique" est de plus en plus remis en cause.

Connell & Slatyer (1977) proposent une synthèse plus convaincante des mécanismes de la succession végétale (aussi appelé séquence d'espèces) :

1. le modèle de facilitation : les espèces pionnières sont les seules à pouvoir s'installer sur le substrat après la perturbation. Ces espèces modifient le milieu, facilitant ainsi l'installation d'autres espèces.
2. le modèle de tolérance : toutes les espèces s'installent sur le substrat mais elles ont des traits de vies différents (les espèces tardives apparaissent plus lentement), puis, les espèces pionnières modifient le milieu jusqu'à ce qu'il ne soit plus adapté à leur développement.
3. le modèle d'inhibition : toutes les espèces s'installent sur le substrat, les espèces pionnières rendent le substrat moins accueillant pour les espèces tardives et subsistent jusqu'à ce qu'elles soient détruites par des perturbations extérieures.

Les classifications taxinomiques (formalisées par Linné en 1735) sont les plus anciennes formes de classification du vivant en entités distinctes. Bien qu'intéressantes et permettant de rendre compte d'une manière fiable de la richesse et de la diversité en espèces d'un site donné, elles ne permettent pas d'avoir une approche dynamique des phénomènes étudiés (elles ne décrivent pas de manière satisfaisante les relations complexes existantes dans un écosystème). En effet, pour rendre compte de manière efficace et explicative de la dynamique d'un système vivant, il est important de connaître les caractères fonctionnels des composants du système. Les réponses individuelles des organismes aux facteurs environnementaux, considérées comme une des pierre angulaire de l'écologie des communautés (Gleason, 1926), peuvent être moins importantes que les réponses que les organismes ont en commun et qui sont différentes des réponses communes d'autres groupes d'organismes (Rae *et al.*, 2006). Cette approche, qui vise à définir des groupes d'espèces en fonction de leurs caractéristiques permet de comprendre l'organisation et la structure des communautés (Blondel, 2003). Elle est établie pour partie à la suite des travaux de Hutchinson (1959) pour qui la coexistence spécifique est basée sur la différenciation de traits morphologiques qui sont importants dans l'acquisition des ressources. Les travaux réalisés à la suite de Hutchinson considèrent que les communautés sont constituées de groupes d'espèces partageant certaines caractéristiques écologiques ou phylogénétiques et qu'il est nécessaire de séparer ces communautés en groupant les espèces sur la bases de ces similarités, ces groupes d'espèces partageant une ou des fonctions sont nommés groupes fonctionnels par Cummins (1974).

L'intérêt pour ce concept de groupes fonctionnels a augmenté récemment dans le contexte des changements globaux (en particulier l'effet de ces changements sur la baisse de biodiversité, l'augmentation des taux de CO₂, les variations climatiques et les perturbations engendrées).

Cette approche de classification des végétaux en groupes fonctionnels a mené à la recherche de traits morphologiques pouvant être liés à une fonction particulière de la plante. Les traits des espèces sont des prédicteurs utiles des réponses des espèces (ou des groupes d'espèces) aux facteurs environnementaux et aux compétiteurs voisins car ils peuvent représenter des adaptations fonctionnelles spécifiques à des contraintes ou des perturbations variées (Fynn *et al.*, 2005)

Les premiers essais empiriques de classifications des végétaux en fonctions de caractères fonctionnels remontent à Raunkiaer (1934), dont les types biologiques font référence à la position du bourgeon végétatif au cours de la saison défavorable (ici, la position du bourgeon végétatif renseigne sur la manière dont le végétal va passer la saison défavorable pour pouvoir

se maintenir les saisons suivantes). Certains traits morphologiques sont fortement reliés à des changements de perturbations, de plus, la hauteur de la canopée est fréquemment reliée à la dominance compétitive de la végétation (Hodgson *et al.*, 1999) mais également à la disponibilité en ressources (Smart *et al.*, 2005).

Les caractères des plantes ont été utilisés par plusieurs auteurs (Grime, 1987 ; Grubb, 1987 ; Tilman, 1990) pour expliquer les successions végétales. En effet, entre le début et la fin d'une succession secondaire, la compétition inter-spécifique devient plus forte et les caractères morphologiques et physiologiques, permettant d'échapper à cette compétition ou de la remporter, varient. Ainsi, en début de succession, les espèces présentes sont principalement des espèces rudérales, à courte durée de vie et émettant un grand nombre de graines alors que la fin de la succession est souvent marquée par une abondance plus forte d'espèces pouvant résister à la compétition (Ecke & Rydin, 2000)

Lavorel et Garnier (2002) mettent en évidence des groupes de réponse qui comprennent toutes les espèces ayant une réponse similaire à un facteur environnemental particulier et des groupes d'effets (comprenant les espèces ayant une fonction identique dans la communautés).

Ce chapitre s'intéresse aux processus de colonisation et de succession végétale le long d'un gradient d'urbanisation. Des dispositifs expérimentaux situés à différents niveaux du gradient permettent de juger de l'influence de l'urbanisation sur les processus d'implantation des espèces végétales (colonisation) et sur les processus de maintien et d'expansion (coexistence) ou de remplacement de ces espèces (succession). Une relation entre l'abondance des espèces et des traits biologiques, morphologiques et de régénération est recherchée afin de mettre en évidence l'existence de groupes de réponse à l'urbanisation variant en fonction de l'urbanisation. Les questions posées dans ce chapitre seront les suivantes :

- (1) de quelle manière les processus de colonisation et succession se déroulent-ils en fonction de l'urbanisation ?
- (2) des groupes de réponse à l'urbanisation différents sont-ils à l'origine de patrons différents de colonisation/succession ?

1. MATERIEL ET METHODES.

A. Choix des stations.

Les stations utilisées sont choisies en fonction de leur position sur le gradient d'urbanisation et la méthode de préparation des stations est inspirée de Luzuriaga *et al.* (2005) bien que la surface considérée soit plus importante. Trois stations de 200 m² environ sont retenues pour leur proximité avec les sites utilisés dans la première partie de ce manuscrit. La station RS 1, située au niveau urbain, est localisée dans le parc du Thabor. La station RS 2, au niveau suburbain est située à proximité du réservoir d'eau potable des Gallets. La station RS 5 est située à l'extrémité périurbaine du gradient et est localisée à proximité d'un site d'enfouissement neutre à 3 km à l'extérieur de la rocade rennaise.

B. Préparation des stations.

Afin d'homogénéiser les conditions de départ de l'expérimentation le long du gradient, le même traitement est appliqué à l'ensemble des stations. Les stations sont séparées en 6 sous réplicats (placettes) de 12 m² (3 m x 4 m) suivant le schéma de la figure 41. Afin de quantifier l'importance de l'apport exogène de semences sur les stations, les graines sont supprimées des placettes sur deux profondeurs différentes : 5 cm (suppression de la banque de graines temporaire) et 20 cm (suppression de la quasi totalité de la banque de graines). Les graines sont supprimées par stérilisation du sol à la vapeur : la végétation est supprimée, puis le sol est retourné. Enfin, deux cloches à vapeur (2 x 3 m) sont appliquées de façon hermétique sur le sol ainsi préparé et de la vapeur d'eau est injectée durant 20 à 40 minutes. Les deux modalités de stérilisation du sol sont effectuées suivant le même protocole, la profondeur de travail du sol et le temps de pose des cloches varie ; la stérilisation plus profonde est effectuée en deux temps (les 10 premiers cm. sont enlevés, les 10 derniers sont stérilisés, puis la couche superficielle est remplacée et stérilisée également).

Les bandes herbeuses situées entre et autour des placettes sont régulièrement fauchées afin d'éviter la production de graines et de stolons dans cette zone. De même, les parties végétatives éventuelles provenant de ces bandes herbeuses sont éliminées par le passage d'un tranchoir en bordure des placettes. Enfin, les espèces soumises à des arrêtés préfectoraux d'éradication (*e.g. Cirsium sp.*) sont rabattues avant leur production de graines.

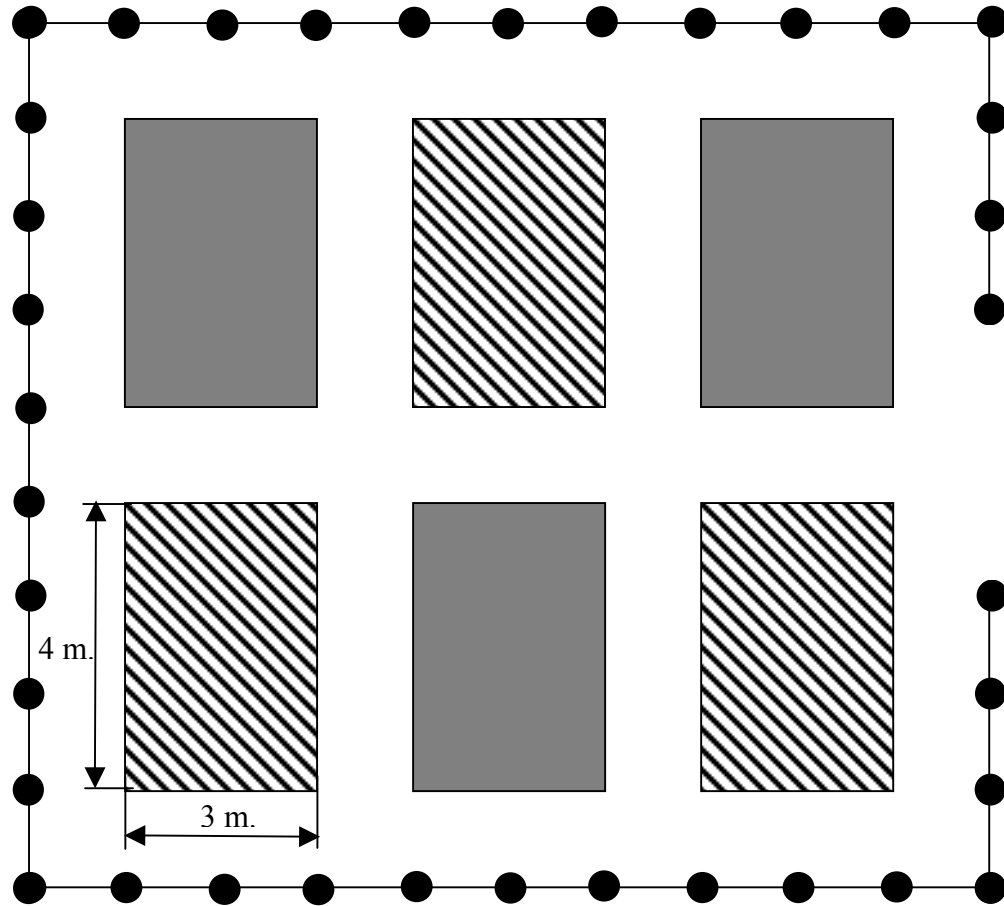


Figure 41 : schéma du dispositif expérimental (en gris : suppression de l'ensemble de la banque de graines de 0 à 20 cm ; hachuré : suppression de la banque de graines de 0 à 5 cm)

C. Données de végétation.

Les données de végétation sont acquises durant les années 2004 et 2005, et trois étapes sont définies :

- l'étape de colonisation
- la première étape de la succession
- la deuxième étape de la succession

La première année (2004), les données sont acquises en juillet (étape de colonisation) peu de temps après la stérilisation des sites, afin de connaître le nombre et la composition spécifique des germinations de la banque de graines (colonisation *sensu lato*) et du flux de graines (colonisation *sensu stricto*). Ensuite, les données sont acquises début octobre (1ère étape de succession). Dix-huit sous-placettes sont différenciées dans chaque placette (3 x 6 sous-placettes de 1 x 1,66 m), chacune de ces sous-placettes est photographiée à l'aide d'un appareil situé à la verticale (hauteur = 1,50 m, focale = 28 mm). Les photographies sont ensuite digitalisées manuellement à l'aide de Adobe Photoshop 7.0 (une couleur différente est attribuée à chaque espèce et les contours de l'espèce sont délimités manuellement avec une

tablette graphique). Les photographies digitalisées sont ensuite analysées avec ImageJ 1.34 pour obtenir le périmètre et la surface de chacune des taches pour chaque espèce.

La deuxième année (2005), les données sont recueillies mi-juillet (2ème étape de succession), d'une façon différente (l'évolution de la végétation en hauteur rend impossible l'application de manière efficace de la méthode utilisée précédemment). La séparation en sous-placettes est conservée, les espèces sont relevées à vue et un pourcentage de recouvrement est attribué à chaque espèce.

D. Traits biologiques des espèces.

Deux groupes de traits différents sont retenus afin de rechercher des groupes de réponse à l'urbanisation : traits morphologiques et traits de régénération. Les traits morphologiques renseignent sur l'aptitude des espèces à la compétition alors que les traits de régénération apportent des informations sur les capacités des plantes à la colonisation. Neuf traits sont utilisés pour les analyses : 3 traits morphologiques et 6 traits de régénération . Chaque trait peut prendre plusieurs valeurs (modalités).

1. Traits morphologiques.

a. Structure du couvert.

La structure du couvert donne une information sur le port général de la plante, en prenant en compte la position dans l'espace des tiges et des feuilles. Une distinction est classiquement établie entre les espèces possédant une rosette basale de feuilles (**Rosette**) et les espèces présentant une tige feuillée allongée, sans rosette basale (**Tige**).

b. Hauteur de la canopée.

La hauteur de la moyenne de chaque espèce constitue une évaluation de l'occupation verticale de l'espace. Ce trait est séparé en 5 modalités, des espèces ayant une hauteur inférieure à 10 cm (**H1**) aux espèces mesurant plus de 100 cm (**H5**)

c. Stratégies d'expansion latérale.

L'expansion latérale des espèces complète l'information d'occupation de l'espace apportée par la hauteur de la canopée mais apporte également une information sur la stratégie de préemption de l'espace par les espèces en place (Lovett-Doust , 1981). Quatre classes différentes sont distinguées : plantes sans expansion latérale (**Exp0**), plantes à expansion inférieure à 10 cm de diamètre (**Compact** : pérennes avec des rhizomes courts,

ou formant de petites touffes) ; plantes pérennes avec des rhizomes à diamètre compris entre 10 et 25 cm, à étalement lent, permettant une conservation importante de l'individu (**Phalanx**) ; pérennes atteignant un diamètre de plus de 25 cm, à stratégie d'occupation rapide de l'espace par émissions de rhizomes ou stolons "exploratoires" (**Guerilla**)

2. Traits de régénération.

a. Histoire de vie.

Le cycle de vie des espèces est établi en fonction de la durée de vie des individus (Grime *et al.*, 1988). Ici, deux modalités sont distinguées, les espèces polycarpiques (**Perennes**) et les espèces monocarpiques (**Annuel**). Il est à noter que les espèces bisannuelles sont regroupées avec les espèces annuelles.

b. Formes de vie.

Les formes de vie établies par Raunkiaer (1934) renseignent sur l'aptitude des espèces végétales à passer la saison défavorable. Trois modalités sont utilisées : les thérophytes ne survivant pas à la saison défavorable, l'ensemble du cycle de vie étant réalisé en une année (**Thero**). Les espèces passant la saison défavorable en maintenant un bourgeon à plus de 25 cm du sol (phanérophytes : **Phane**), comprenant souvent des espèces arbustives ou arborées. Le dernier groupe comprend des espèces souvent non ligneuses avec des bourgeons au ras du sol (hemicryptophytes) ou à moins de 25 cm du sol (chamaephytes). Ces deux formes de vie sont regroupées dans les analyses pour éviter un déséquilibre trop important (**HemiChame**).

c. Masse des graines.

La masse des graines renseigne d'une part sur l'aptitude des graines à produire des plantules viables à long terme (le taux de survie des plantules issues de graines lourdes est supérieure à celui de plantules issues de graines légères ; Williams *et al.*, 2005), sur la distance potentiellement parcourable, et sur la capacité des graines à être enfouies dans le sol. Quatre classes de masses sont distinguées ici, des graines pesant moins de 0,5 mg (**MSeed1**) aux graines pesant plus de 10 mg (**MSeed4**). Les intermédiaires sont les graines dont la masse est comprise entre 0,5 et 1 mg (**MSeed2**) et celles dont $1\text{mg} < \text{masse} < 10\text{mg}$ (**MSeed3**).

d. Agent de dissémination.

Le mécanisme de dispersion utilisé par les espèces est important car il détermine pour partie la distribution des populations de cette espèce (Grime *et al.*, 1988). Plusieurs agents de dispersion sont reconnus ici : le dispersion par le vent (anémochorie : **Anemo**) et le transport des graines par les animaux (zoochorie interne ou externe : **Zoo**). Cependant, un certain nombre d'espèces ne possède pas de structures adaptées à un mode de dispersion particulier. Une troisième classe est créée pour ces espèces (**Inconnu**).

e. Dormance des graines.

Les graines sont classées dans plusieurs types de banque de graines en fonction de la longévité des graines dans le sol par Thompson *et al.* (1997). Les types I et II de banque de graines sont constitués d'espèces à faible viabilité dans le sol (banque de graines transitoires, le type I germe immédiatement après la production alors que le type II peut avoir une viabilité légèrement plus importante). Le type III constitue une banque de graines transitoire à long terme (certaines graines sont enfouies plus profondément et peuvent persister dans le sol plus longtemps). Enfin, le type IV constitue une banque de graines permanente (l'ensemble des graines a une viabilité pouvant aller jusqu'à plusieurs décades). Dans cette étude, les banques de graines I et II sont regroupées sous l'appellation banque de graines transitoire (**SB 1**). Les banques de graines transitoire à long terme (**SB 2**) et permanente (**SB 3**) sont conservées pour les analyses.

f. Stratégie de reproduction.

Trois stratégies de régénération jugées importantes sont retenues pour l'étude : la régénération végétative (**ReproVeg** : reproduction par le biais de stolons ou rhizomes), la reproduction par le biais de graines (**ReproSB** : reproduction au moyen de graines devant être enfouies dans le sol, **ReproSF** : reproduction suite à l'émission massive de graines germant immédiatement après la pluie de graines)

E. Traitement des données.

La dynamique du recouvrement des sites par la végétation, de la richesse (S) et de la diversité (H') est estimée à partir des photographies digitalisées en 2004 et à partir de relevés de terrain en 2005. Les données sont traitées à l'aide d'une ANOVA à deux voies pour tester l'effet de la profondeur de stérilisation (2 modalités) et du niveau d'urbanisation (3 modalités). Les ANOVAs sont effectuées avec Minitab 13.31

Afin de rechercher des patrons de corrélation entre les traits (types fonctionnels), l'ensemble des espèces trouvées sur tous les sites pendant toute la durée des observations est utilisé. Deux matrices discontinues sont construites, une matrice Espèces x Traits Morphologiques (Y_M) et une matrice Espèces x Traits de Régénération (Y_R). Ces matrices sont traitées par une analyse TWINSpan (Two-way INdicator SPecies ANalysis ; Gauch, 1981) qui est une procédure permettant de classer simultanément les espèces et les traits. Cette procédure permet donc d'aboutir à différents groupes fonctionnels. Chaque matrice est ensuite soumise à une DCA (DCA 1 sur Y_M et DCA 2 sur Y_R) (figure 2) afin d'ordonner ces groupes fonctionnels les uns par rapport aux autres (Diaz & Cabido, 1997) et préciser quels traits sont communs aux groupes (les TWINSpan isolant les traits les uns des autres, un trait attribué à un groupe ne peut pas l'être à un autre groupe). Les TWINSpan sont réalisées avec PC-Ord 4.0 (MjM Software Design, Oregon, USA).

Afin de mettre en évidence les modifications des traits prédominants en fonction du niveau de stérilisation et du degré d'urbanisation (soit des groupes de réponse) au cours de la succession végétale, des matrices d'abondance simulées des espèces en fonction de ces deux facteurs (appelés par la suite traitements) sont construites : les matrices Relevés x Espèces (matrices X_1 , X_2 , X_3 par ordre chronologique) sont multipliées par la matrice Facteurs x Relevés (Facteurs : stérilisation profonde ou superficielle ; niveau d'urbanisation : urbain, suburbain, périurbain ; matrice Z_1 , Z_2 , Z_3). Ces matrices sont construites pour les 3 dates d'observations, aboutissant à 3 matrices Espèces x Facteurs (matrices $[X]x[Z]$). Ensuite, ces matrices sont couplées aux matrices Espèces x Traits Morphologiques (matrices Y_{M1} , Y_{M2} , Y_{M3}) et Espèces x Traits de Régénération (Y_{R1} , Y_{R2} , Y_{R3}) des dates correspondantes à l'aide d'une Analyse Canonique des Correspondances (CCA : Ter Braak, 1986) suivant la méthode employée par Peco *et al.* (2005) et résumée dans la figure 42. Six CCA sont réalisées en tout. Les DCA et les CCA sont réalisées à l'aide de Canoco 4.5 (Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA)

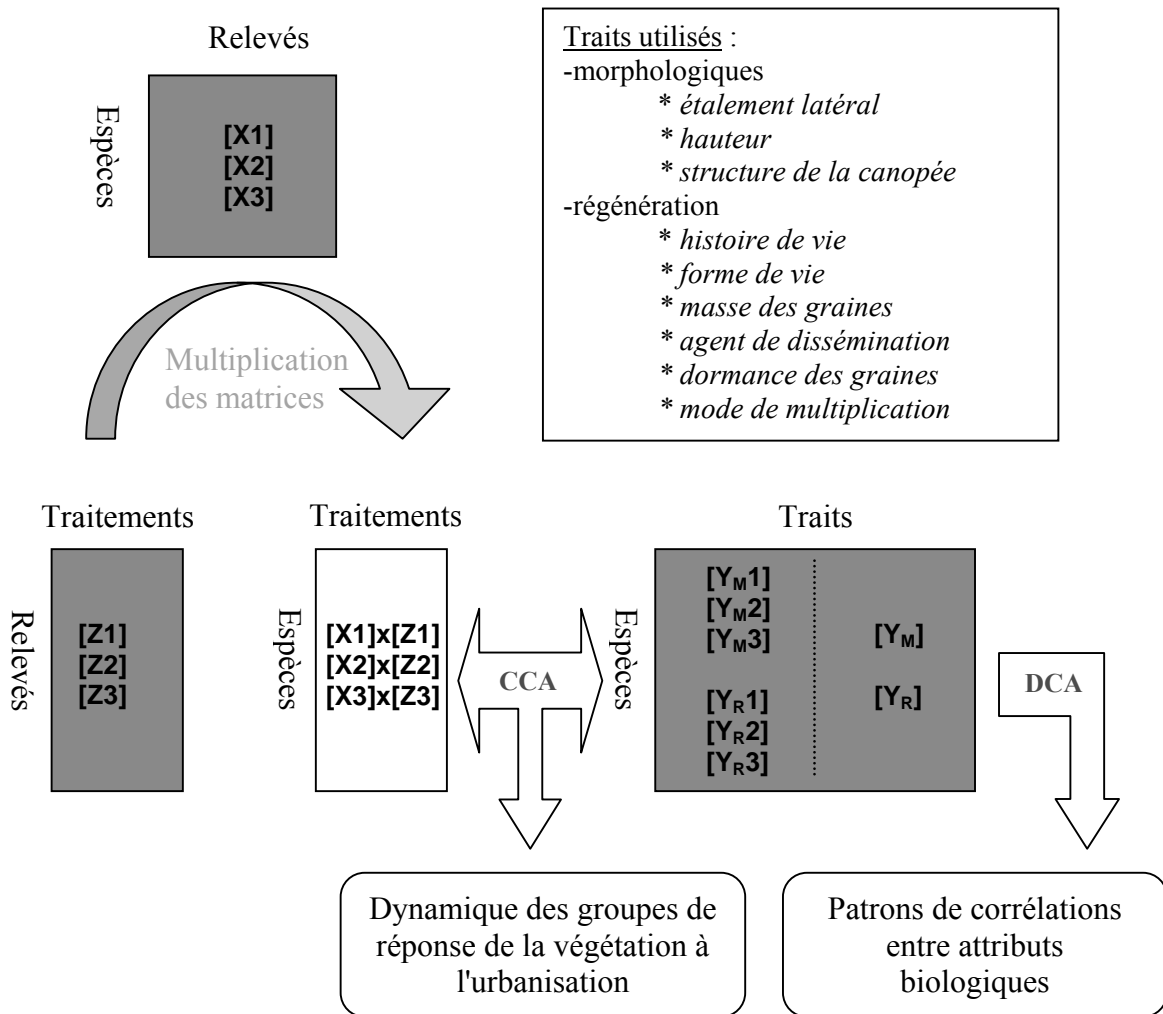


Figure 42 : résumé de la méthode de détermination des groupes de réponse (Traitements : niveau d'urbanisation et de stérilisation).

2. RESULTATS.

A. Dynamique du recouvrement végétal.

Des ANOVAs à deux voies sont effectuées sur les données de recouvrement de la végétation en fonction des différentes modalités d'urbanisation et de profondeur de stérilisation.

Pour toutes les dates, les ANOVAs mettent en évidence un effet significatif du niveau d'urbanisation. La profondeur de stérilisation a un effet significatif à l'étape de colonisation. L'interaction des deux facteurs a un effet significatif sur le recouvrement de la végétation à l'étape de colonisation et à la 2ème étape de la succession (tableau 20).

Tableau 20 : résultats des ANOVAs à 2 voies effectuées sur les valeurs de recouvrement de la végétation

| Date | Facteur | d.d.1 | F | p |
|--|------------------------------------|-------|--------|-------|
| Juillet 2004 : Etape de colonisation | <i>Niveau d'urbanisation</i> | 2 | 21,29 | <0,01 |
| | <i>Profondeur de stérilisation</i> | 1 | 74,68 | <0,01 |
| | <i>Interaction des facteurs</i> | 2 | 7,75 | <0,01 |
| Octobre 2004 : 1ère étape de la succession | <i>Niveau d'urbanisation</i> | 2 | 310,26 | <0,01 |
| | <i>Profondeur de stérilisation</i> | 1 | 1,85 | 0,17 |
| | <i>Interaction des facteurs</i> | 2 | 0,49 | 0,62 |
| Juillet 2005 : 2ème étape de la succession | <i>Niveau d'urbanisation</i> | 2 | 21,27 | <0,01 |
| | <i>Profondeur de stérilisation</i> | 1 | 2,41 | 0,122 |
| | <i>Interaction des facteurs</i> | 2 | 3,58 | 0,03 |

A l'étape de colonisation (figure 43), le recouvrement est quasiment nul en suburbain. Le recouvrement le plus fort est observé en périurbain où il est plus faible pour les placettes profondément stérilisées. Une tendance identique est observée en urbain.

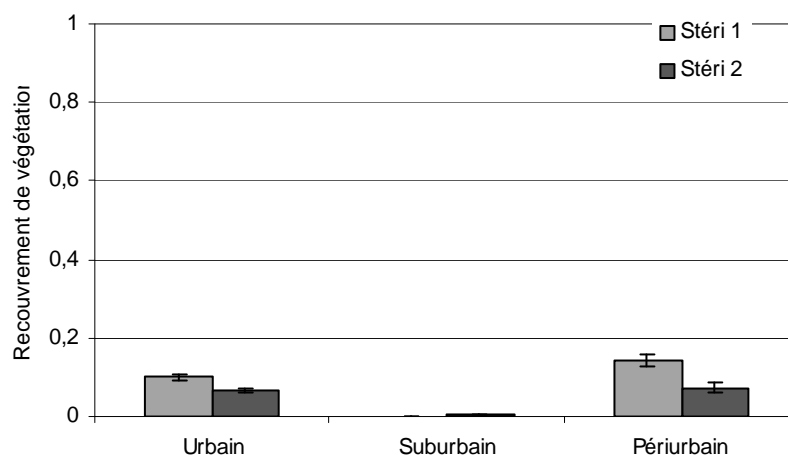


Figure 43 : taux de recouvrement (moyenne ± e.s.) de la végétation en juillet 2004 (Stéri1 : placette stérilisée de 0 à 5 cm ; Stéri2 : placette stérilisée de 0 à 20 cm)

A la 1ère étape de succession (figure 44), le recouvrement le plus faible reste celui des placettes suburbaines. Dans le même intervalle de temps, le recouvrement en périurbain est multiplié par plus de 3. Pour les placettes urbaines et périurbaines, la tendance observée précédemment (recouvrement plus faible pour les placettes sans banque de graines à l'origine) subsiste, même si l'écart est diminué.

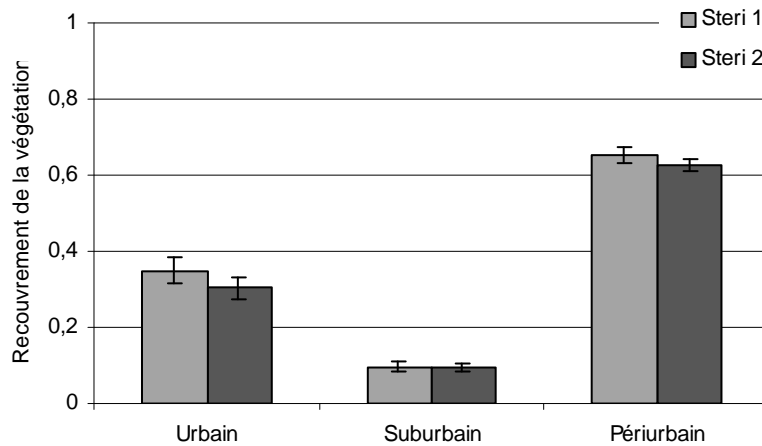


Figure 44 : taux de recouvrement (moyenne \pm e.s.) de la végétation en octobre 2004 (Steri1 : placette stérilisée de 0 à 5 cm ; Steri2 : placette stérilisée de 0 à 20 cm)

A la 2ème étape de succession (soit la deuxième année de végétation, figure 45), les placettes urbaines sont quasiment intégralement recouvertes par la végétation et possèdent les moyennes de recouvrement les plus élevées. En périurbain, le recouvrement est le plus faible alors que les placettes suburbaines ont vu leur recouvrement multiplié par un facteur 8.

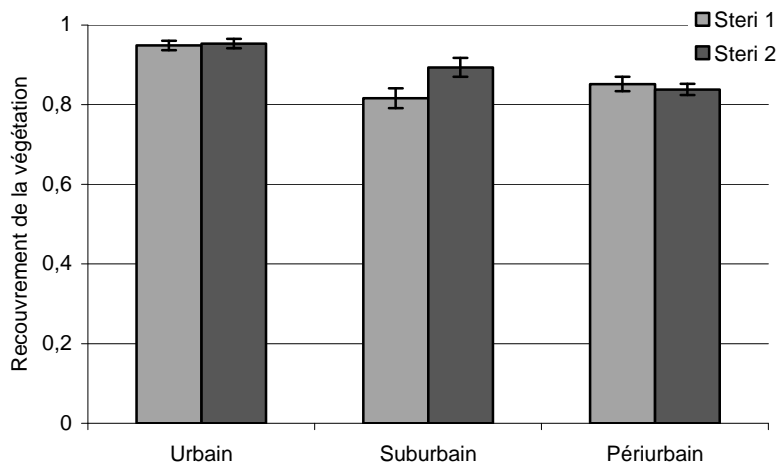


Figure 45 : taux de recouvrement (moyenne \pm e.s.) de la végétation en juillet 2005 (Steri1 : placette stérilisée de 0 à 5 cm ; Steri2 : placette stérilisée de 0 à 20 cm)

B. Dynamique de la richesse et de la diversité spécifique.

Des ANOVAs à deux voies sont effectuées sur les données de richesse et de diversité de la végétation en fonction des différentes modalités d'urbanisation et de profondeur de stérilisation.

Pour toutes les dates, les ANOVAs mettent en évidence un effet significatif du niveau d'urbanisation. La profondeur de stérilisation n'a pas d'effet significatif et l'interaction des deux facteurs a un effet significatif sur la richesse spécifique (tableau 21 et tableau 22) à la 1ère étape de la succession.

Tableau 21 : résultats des ANOVAs à 2 voies effectuées sur les valeurs de richesse spécifique (S)

| Date | Facteur | d.d.l | F | p |
|--|------------------------------------|-------|--------|-------|
| Juillet 2004 : Etape de colonisation | <i>Niveau d'urbanisation</i> | 2 | 146,40 | <0,01 |
| | <i>Profondeur de stérilisation</i> | 1 | 1,06 | 0,30 |
| | <i>Interaction des facteurs</i> | 2 | 1,86 | 0,16 |
| Octobre 2004 : 1ère étape de la succession | <i>Niveau d'urbanisation</i> | 2 | 3,48 | <0,01 |
| | <i>Profondeur de stérilisation</i> | 1 | 1,52 | 0,22 |
| | <i>Interaction des facteurs</i> | 2 | 3,88 | 0,02 |
| Juillet 2005 : 2ème étape de la succession | <i>Niveau d'urbanisation</i> | 2 | 30,16 | <0,01 |
| | <i>Profondeur de stérilisation</i> | 1 | 0,46 | 0,50 |
| | <i>Interaction des facteurs</i> | 2 | 1,07 | 0,34 |

Tableau 22: résultats des ANOVAs à 2 voies effectuées sur les valeurs de diversité spécifique (H')

| Date | Facteur | d.d.l | F | p |
|--|------------------------------------|-------|--------|-------|
| Juillet 2004 : Etape de colonisation | <i>Niveau d'urbanisation</i> | 2 | 146,40 | <0,01 |
| | <i>Profondeur de stérilisation</i> | 1 | 1,06 | 0,30 |
| | <i>Interaction des facteurs</i> | 2 | 1,86 | 0,16 |
| Octobre 2004 : 1ère étape de la succession | <i>Niveau d'urbanisation</i> | 2 | 3,48 | <0,01 |
| | <i>Profondeur de stérilisation</i> | 1 | 1,52 | 0,22 |
| | <i>Interaction des facteurs</i> | 2 | 3,88 | 0,02 |
| Juillet 2005 : 2ème étape de la succession | <i>Niveau d'urbanisation</i> | 2 | 30,16 | <0,01 |
| | <i>Profondeur de stérilisation</i> | 1 | 0,46 | 0,50 |
| | <i>Interaction des facteurs</i> | 2 | 1,07 | 0,34 |

A l'étape de colonisation (figure 46, figure 47), la richesse et la diversité est la plus faible dans le milieu suburbain, alors qu'elle est la plus élevée en périurbain. En urbain et en périurbain,

la diversité tend à être plus élevée dans les placettes faiblement stérilisées, alors qu'en suburbain, cette tendance s'inverse.

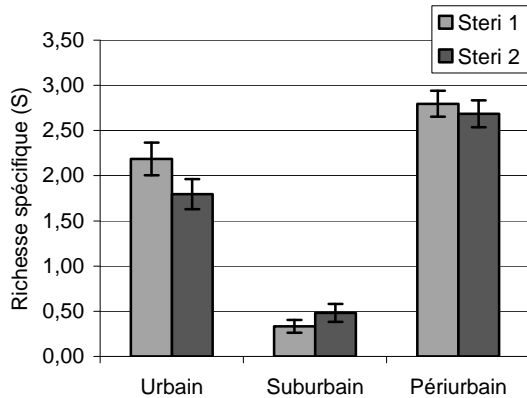


Figure 46 : richesse spécifique S (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation et des modalités de stérilisation des placettes à l'étape de colonisation.

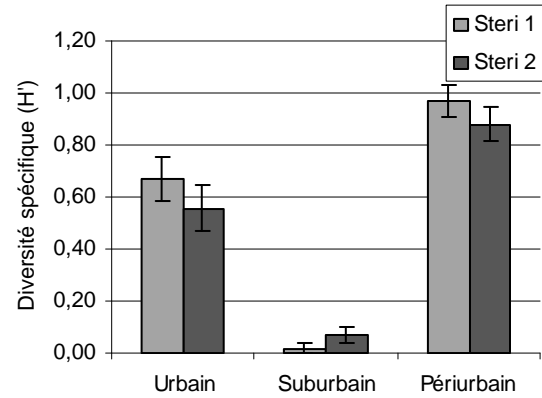


Figure 47 : diversité spécifique H' (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation et à des modalités de stérilisation des placettes à l'étape de colonisation.

La biodiversité à la 1ère étape de succession (figure 48, figure 49) plus élevée dans le périurbain que pour les autres niveaux d'urbanisation. Les ANOVAs mettent en évidence une différence significative entre les modalités de stérilisation en périurbain pour la richesse spécifique (la diversité suit une tendance identique, non significative) : la richesse et la diversité n'ont que peu augmenté pour les placette peu stérilisées alors qu'elle a quasiment doublé pour les placettes où la banque de graines est totalement supprimée. La biodiversité reste plus élevée en urbain qu'en suburbain.

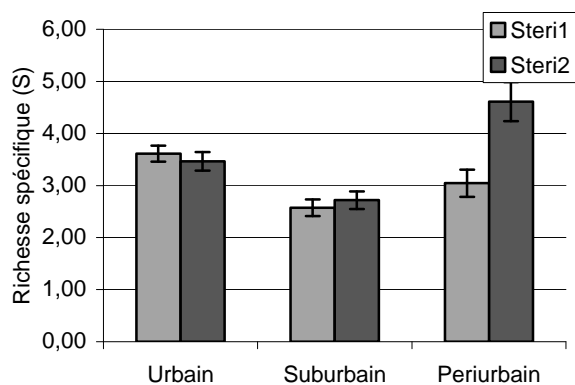


Figure 48 : richesse spécifique S (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation et des modalités de stérilisation des placettes à la première étape de la succession

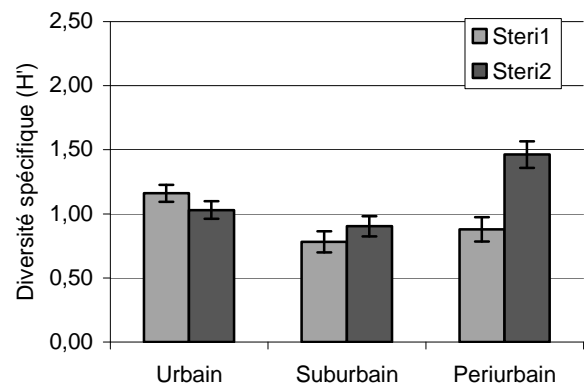


Figure 49 : diversité spécifique H' (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation et à des modalités de stérilisation des placettes à la première étape de la succession.

A la 2ème étape de succession (figure 50, figure 51), le suburbain devient le plus diversifié des 3 niveaux d'urbanisation. Le niveau suburbain a encore une richesse et une diversité spécifique plus faibles que le périurbain.

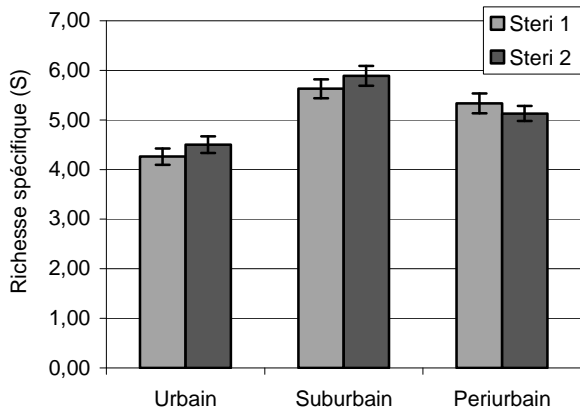


Figure 50 : richesse spécifique S (moyenne ± e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation et des modalités de stérilisation des placettes à la deuxième étape de la succession

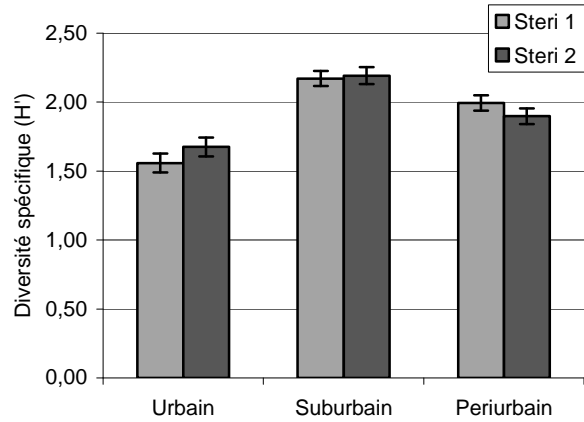


Figure 51 : diversité spécifique H' (moyenne ± e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation et à des modalités de stérilisation des placettes à la deuxième étape de la succession

C. Patrons de corrélation entre les traits.

Les TWINSPLAN utilisées permettent de mettre en évidence les patrons naturels d'association des traits biologiques, définissant ainsi des types fonctionnels à partir des traits morphologiques et de régénération. Pour les espèces trouvées le long du gradient, 4 types fonctionnels morphologiques et 7 types fonctionnels de régénération sont mis en évidence.

1. Morphologie.

Quatre groupes de traits morphologiques (TFM : types fonctionnels morphologiques) sont identifiés (figure 52) à l'aide de la procédure TWINSPLAN (TFM 1, TFM 2, TFM 3 et TFM 4). Le premier groupe (TFM 1) comprend les espèces avec des feuilles basales en rosette, une hauteur faible (H1) et une stratégie d'étalement latéral important et lent (phalanx). Le deuxième groupe morphologique (TFM 2) est constitué des espèces à faible étalement latéral (compact) et de hauteur moyenne (H2 et H3). Le groupe TFM 3 comprend quant à lui uniquement les espèces à croissance verticale, sans étalement latéral. Enfin, le dernier type fonctionnel (TFM 4) est constitué par les espèces à très fort étalement latéral par forte émission de stolons ou rhizome (Guerilla) présentant également une forte croissance en hauteur (H4 et H5) sans rosette basale (Tige).

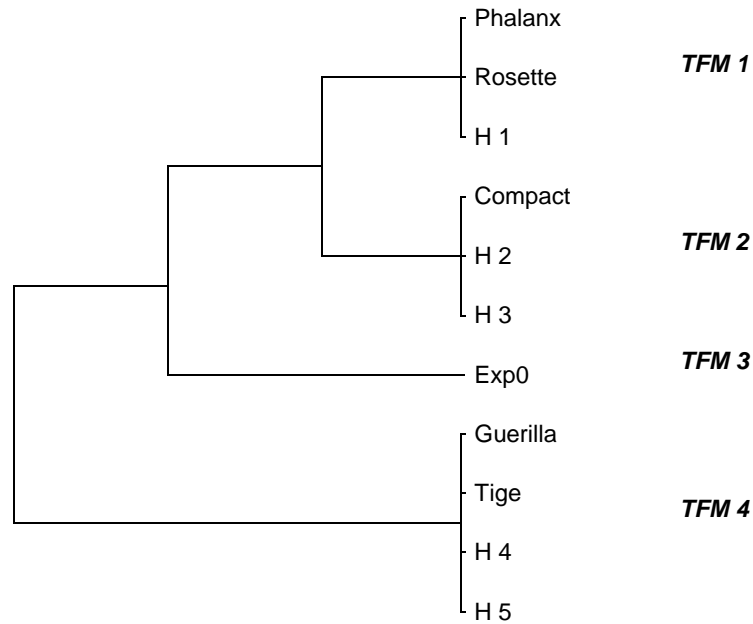


Figure 52 : représentation graphique de la TWINSpan n°1 sur la matrice traits morphologiques-espèces (TFM : type fonctionnels morphologiques, définis dans le texte)

Lors de la DCA (figure 53), les espèces sont classées manuellement dans chacun de ces groupes, en fonction du nombre d'occurrences dans chacun des groupes de traits. Certaines espèces ne semblent pas pouvoir être affiliées à l'un des groupes et sont classées sous la dénomination FTM 0. De plus, la DCA permet de hiérarchiser l'importance relative des traits. La DCA n° 1 est fortement influencée par la structure de la canopée et l'axe 1 (21,5 % d'inertie) oppose les espèces à rosette basale et celles sans rosettes basales. Cette distinction correspond au premier branchement de la TWINSpan (opposant TFM 1, 2 et 3 à TFM 4)

En effet, les espèces appartenant au groupe 4 sont ségréguées sur la droite du plan factoriel de la DCA alors que les espèces des groupes 1 et 2 sont situées à proximité de l'axe 2 où les espèces à rosette, de faible hauteur et à étalement latéral faible ou moyen se retrouvent. L'axe 2 (11,1 % d'inertie) permet de séparer TFM 1 de TFM 2 puisque les espèces compactes et de hauteur moyenne sont situées au milieu du plan factoriel. Le groupe TFM 1 semble pouvoir être séparé en 2 sous groupes distincts, un sous groupes avec les espèces de faible hauteur (*Oxalis acetosela*) et un sous-groupe avec les espèces à faible étalement latéral (*Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*). Le groupe TFM 3 est situé sur le plan factoriel entre les groupes TFM 4 et les groupes TFM 1 et 2, semblant indiquer une stratégie intermédiaire entre ces groupes, ce groupe étant constitué des espèces à rosette, sans étalement latéral.

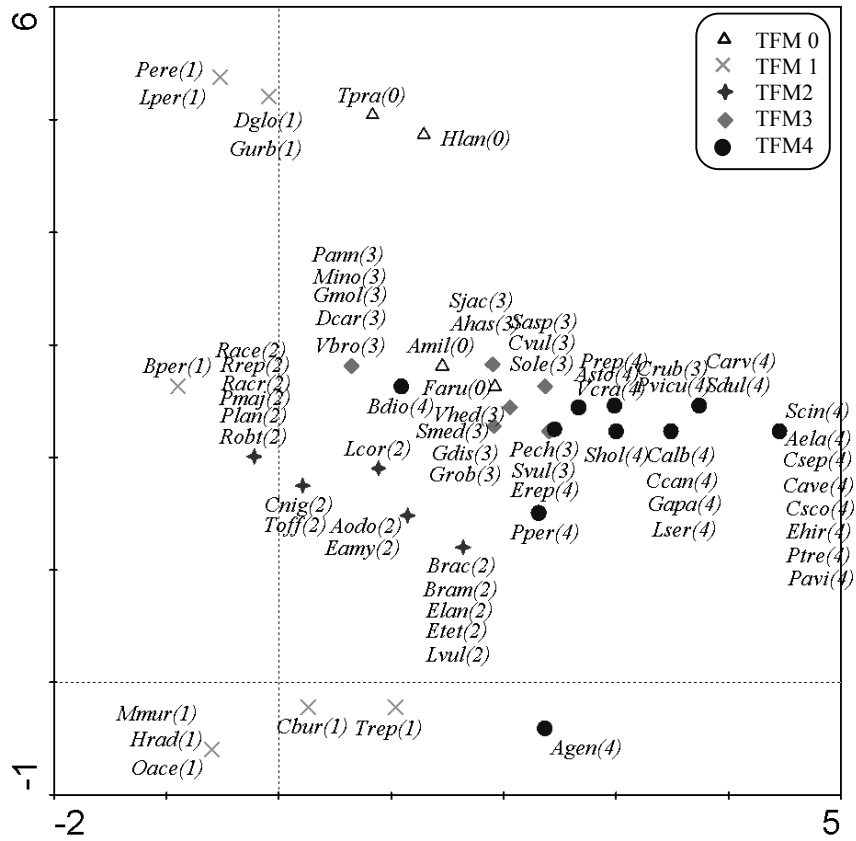


Figure 53a : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la DCA n°1 (sur la matrice traits morphologiques - espèces).

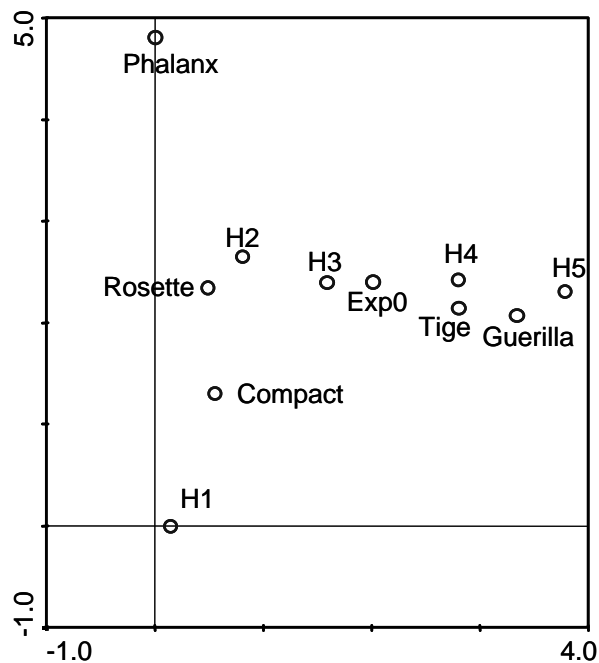


Figure 53b : projection des traits dans le plan factoriel 1-2 de la DCA n°1 (sur la matrice traits morphologiques - espèces)

2. Régénération.

Sept groupes de traits de régénération (TFR : types fonctionnels de régénération) sont identifiés (figure 54) à l'aide de la procédure TWINSpan (TFR 1, TFR 2, TFR 3, TFR 4, TFR 5 et TFR 6). Le TWINSpan sépare ces 7 groupes en deux sous ensembles, TFR 1 à TFR 5 et TFR 6 et 7 en fonction du cycle de vie (TFR 1 à 5 : pérennes, TFR 6 & 7 : annuelles). Le premier groupe comprend les espèces dont les graines ont une longévité limitée (SB I). Le deuxième groupe est constitué des espèces à reproduction végétative, et les espèces hémicryptophytes et phanérophytes. Les groupes TFR 3 et TFR 4 apparaissent proches sur la TWINSpan. Le TFR 3 comprend les espèces à graines lourde et dispersées par zoochorie. La masse des graines du TFR 4 est médiane (MSeed 2 et MSeed 3) et constitue une banque de graines permanente à court terme (SB II). De plus, ces espèces se reproduisent par germination de graines ayant séjournés dans le sol. Le cinquième groupe (TFR 5) comprend les espèces à agent de dispersion inconnu, se reproduisant par un apport massif de graines sur le sol germant immédiatement. Les deux groupes restant (TFR 6 et 7) sont proches également. Le groupe TFR 6 est composé des espèces anémochores (et possédant des graines de masse faible) constituant des banques de graines permanentes. Le dernier groupe (TFR 7) contient les thérophytes.

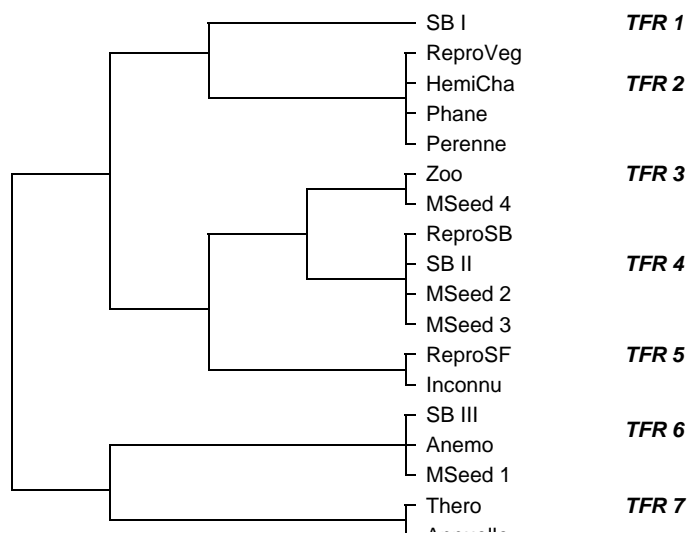


Figure 54 : représentation graphique de la TWINSpan n°2 sur la matrice traits de régénération-espèces (TFR : type fonctionnel de régénération, définis dans le texte)

L'axe 1 (20,7 % d'inertie) de la DCA n°2 (figure 55) sépare les six groupes dans les 2 sous ensembles définis plus haut (TFR 1, 2, 3, 4, 5 et TFR 6, 7). L'axe 1 sépare ces deux sous groupes en opposant, à droite du plan factoriel les espèces annuelles et à gauche les espèces pérennes. Cet axe permet également de séparer le sous-groupe des espèces pérennes en fonction de leur mode de reproduction : les groupes TFR 1 et 2 semblent contenir des espèces clonales alors que les groupes TFR 3, 4 et 6 comprennent des espèces se reproduisant par le biais de banque de graines. Les espèces annuelles se trouvent dans la même région du plan factoriel que les espèces anémochores. L'axe 2 (14,6 % d'inertie) sépare clairement les groupes TFR 3, 4, TFR 5 et TFR 6 en distinguant les espèces anémochores des espèces zoochores et des espèces à mode de dispersion inconnu.

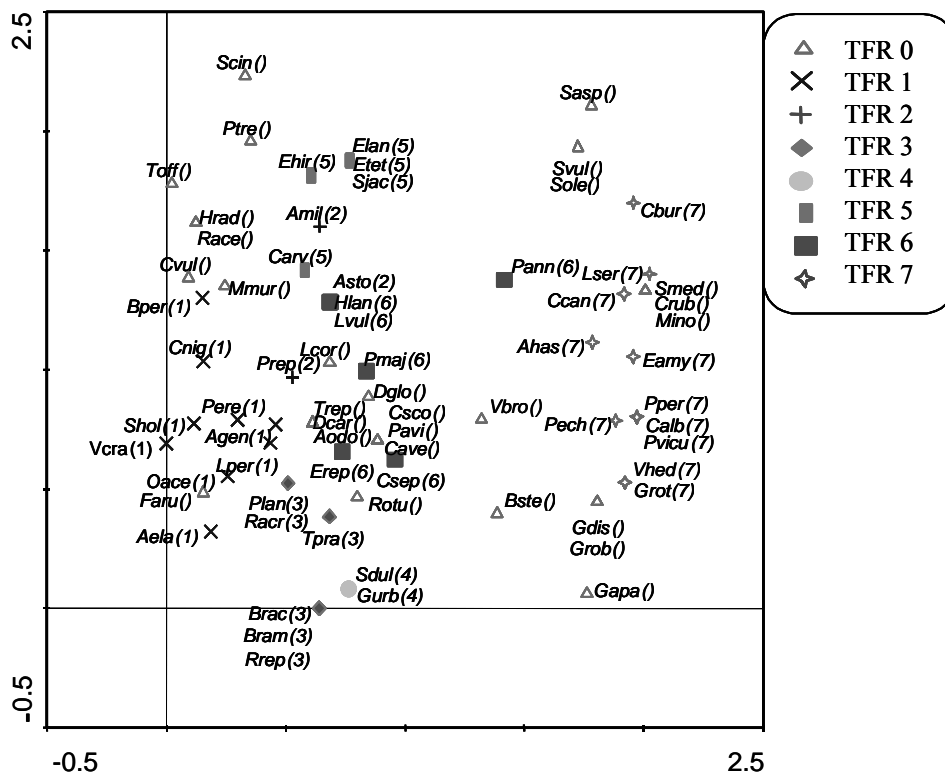


Figure 55a : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la DCA n°2 (sur la matrice traits de régénération - espèces)

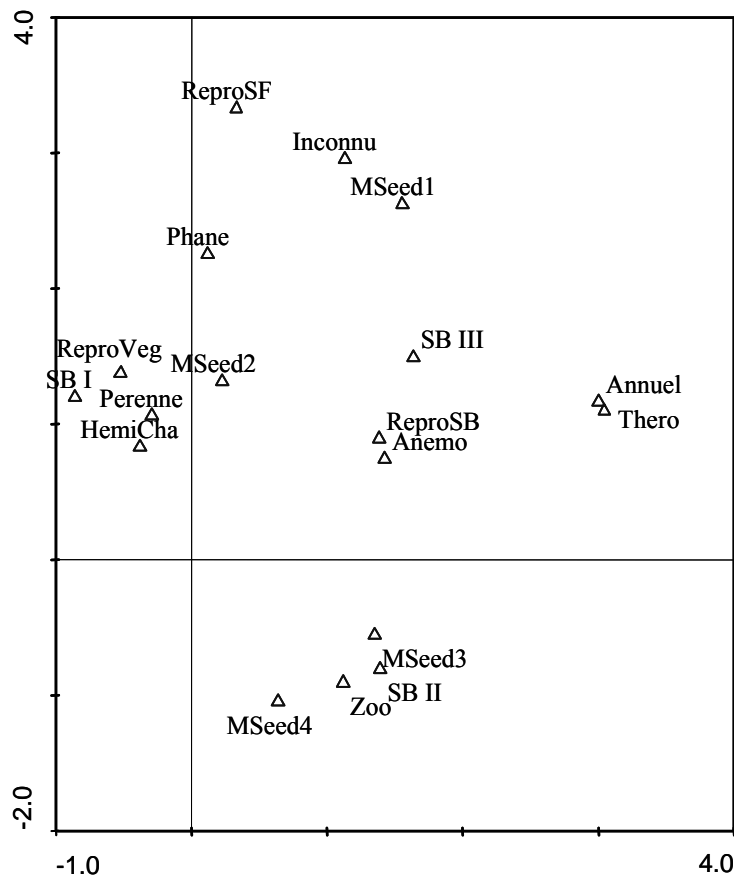


Figure 55b : projection des traits dans le plan factoriel 1-2 de la DCA n°2 (sur la matrice traits de régénération - espèces)

D. Dynamique des groupes de réponse au cours de la succession.

Les groupes de réponse sont établis à l'aide de CCA permettant de croiser des tableaux d'abondances simulées des espèces (tableaux espèces-traitement) et des tableaux de traits morphologiques ou de régénération de ces espèces (les espèces constituant les communautés sont présentés dans les annexes D à E).

1. Etape de colonisation.

La CCA n°1 (figure 56) qui couple les matrices espèces-traitement et espèces-traits morphologiques possède un rapport de trace $\lambda_{CCA} / \lambda_{CA} = 0,63$ (test de Monte-Carlo : $F = 3,2$; $p = 0,01$), la répartition des espèces dans les différentes modalités d'urbanisation et de stérilisation est donc expliquée significativement à 63 % par les traits morphologiques des espèces. La carte factorielle des traitements différencie les trois niveaux d'urbanisation (figure 56 a). Les modalités de stérilisation sont proches du centre du plan factoriel. Les groupes

périurbain et urbain sont différenciés par l'axe 1 (88,3 % d'inertie) alors que le groupe suburbain se distingue des deux groupes précédents sur l'axe 2 (9,2 % d'inertie).

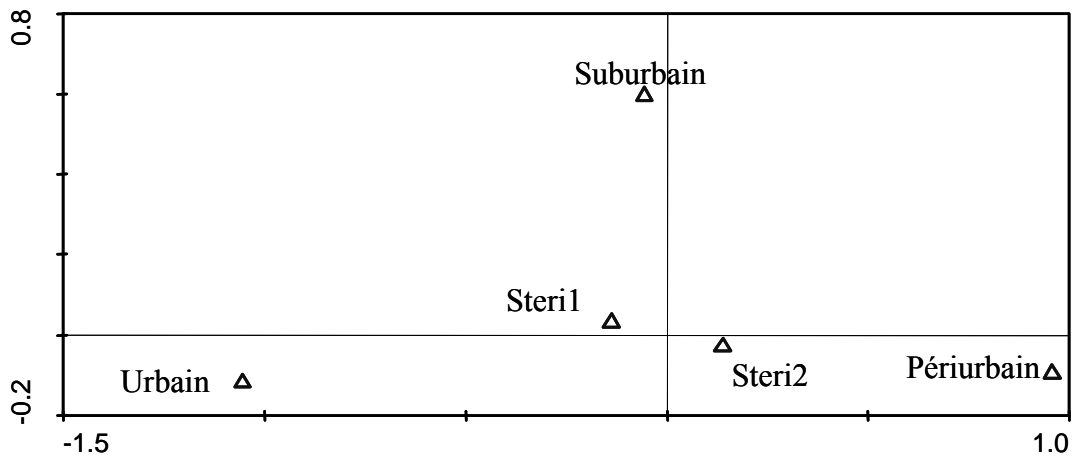


Figure 56a : projection des traitements dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°1

Les espèces appartenant au TFM 3 et 4 se trouvent aux deux extrémités de l'axe 1 avec des espèces comme *Cerastium arvense*, *Solanum dulcamara*, *Geranium molle* et *Matricaria inodora* pour le périurbain et *Agrostis stolonifera*, *Poa annua*, *Veronica hederifolia* en urbain. Néanmoins, le plan factoriel des variables environnementales de la CCA n°1 indique que les espèces périurbaines et urbaines sont caractérisées par certains traits uniquement des types fonctionnels définis précédemment. Ainsi, les espèces périurbaines ont une hauteur forte (H4 et H5) et une rosette basale (Rosette) typique du TFM 4 alors que les espèces urbaines sont

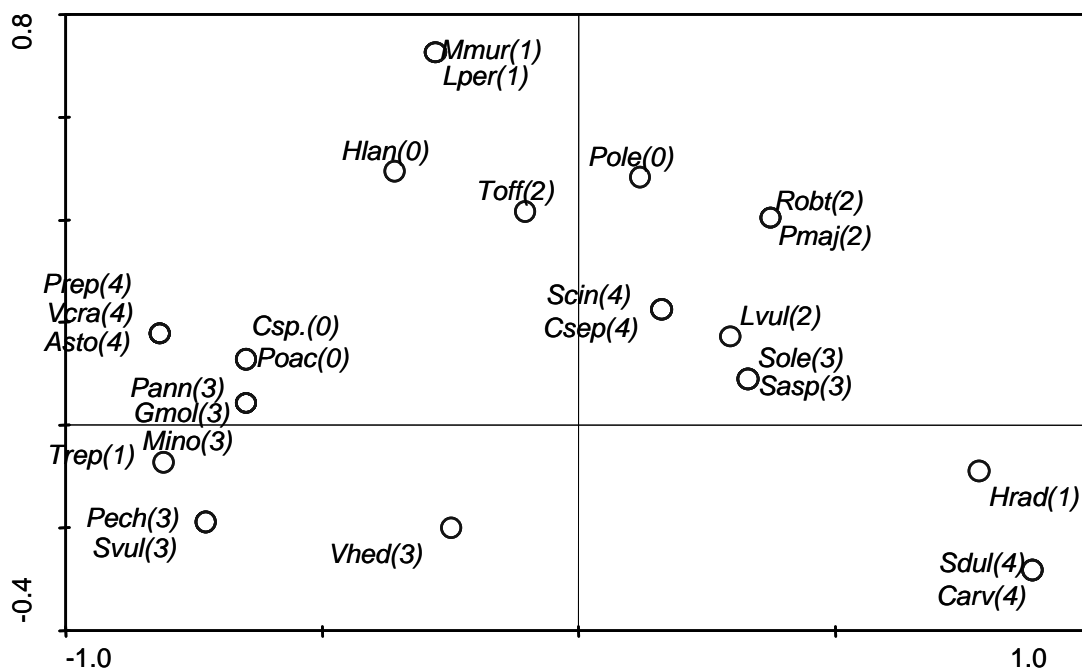


Figure 56b : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°1

caractérisées par une expansion latérale forte (Guerilla) et une absence de rosette (Tige) typiques de TFM 4 et des espèces à expansion horizontale (Exp0) typique de TFM 3. L'axe 2 ségrège les espèces à expansion latérale moyenne (Phalanx) dans le traitement suburbain.

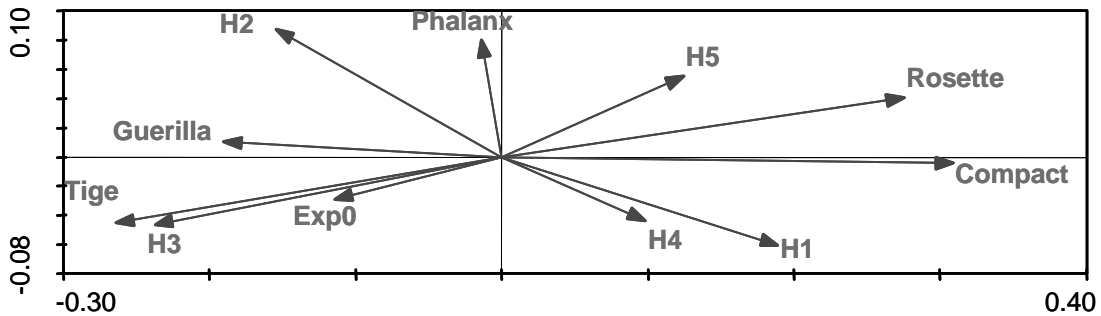


Figure 56c : projection des traits morphologiques dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°1

La CCA n°2 (figure 57) qui couple les matrices espèces-traitements et espèces-traites de régénération possède un rapport de trace $\lambda_{CCA} / \lambda_{CA} = 0,89$ (test de Monte-Carlo : $F = 6,2$; $p = 0,005$). Le plan factoriel 1-2 de l'analyse sépare sur l'axe 1 (77,8 % d'inertie) les traitements périurbain et urbain alors que l'axe 2 (17,8 % d'inertie) isole le traitement suburbain en haut de cet axe. Les modalités de stérilisation sont très peu séparées les unes des autres sur ce plan factoriel (figure 57a).

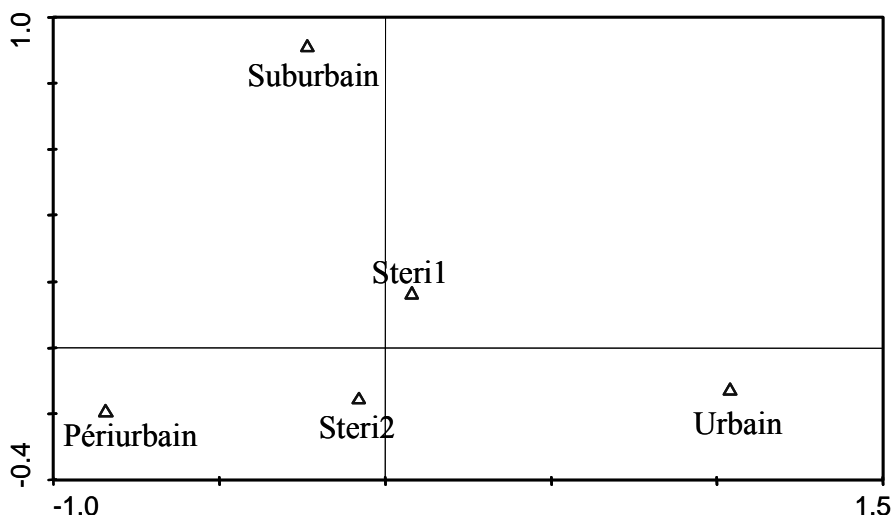


Figure 57a : projection des traitements dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n° 2

Les espèces périurbaines sont caractérisées par une reproduction végétative, ou par le biais de graines enfouies dans le sol. Ces espèces sont hémicryptophytes avec des graines de masse assez importante (MSeed 3). Les espèces périurbaines appartiennent en majorité aux TFR 1 et 4 avec des espèces comme *Rumex obtusifolius*, *Lolium perenne*, *Cerastium arvense*.

Les espèces urbaines sont des espèces phanérogames à petites graines, formant une banque de graines permanente. Le groupe de réponse des thérophytes est commun aux espèces périurbaines et urbaines. Un autre groupe de réponse, constitué d'espèces se régénérant par le biais de graines pouvant germer rapidement (ReproSF) est commun à ces deux traitements.

Le traitement suburbain est isolé et caractérisé par des espèces à graines lourdes, souvent dispersées par zoochorie ou par un biais inconnu.

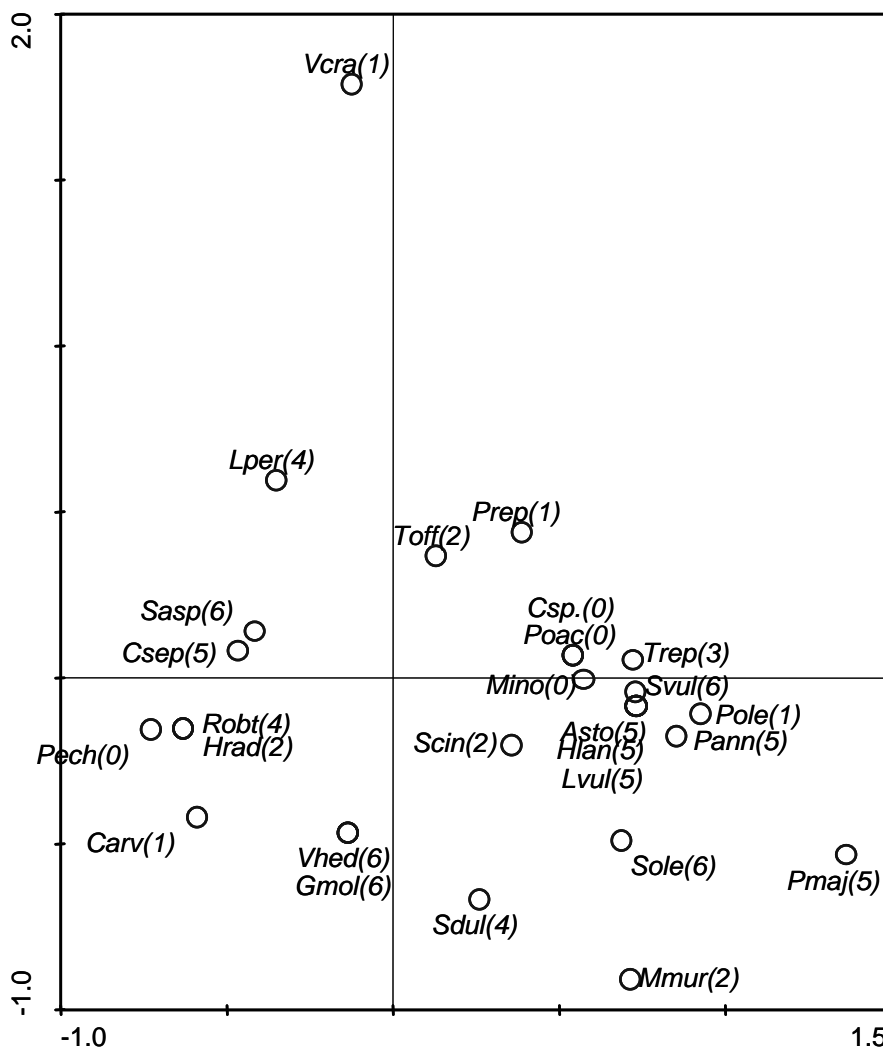


Figure 57b : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n° 2

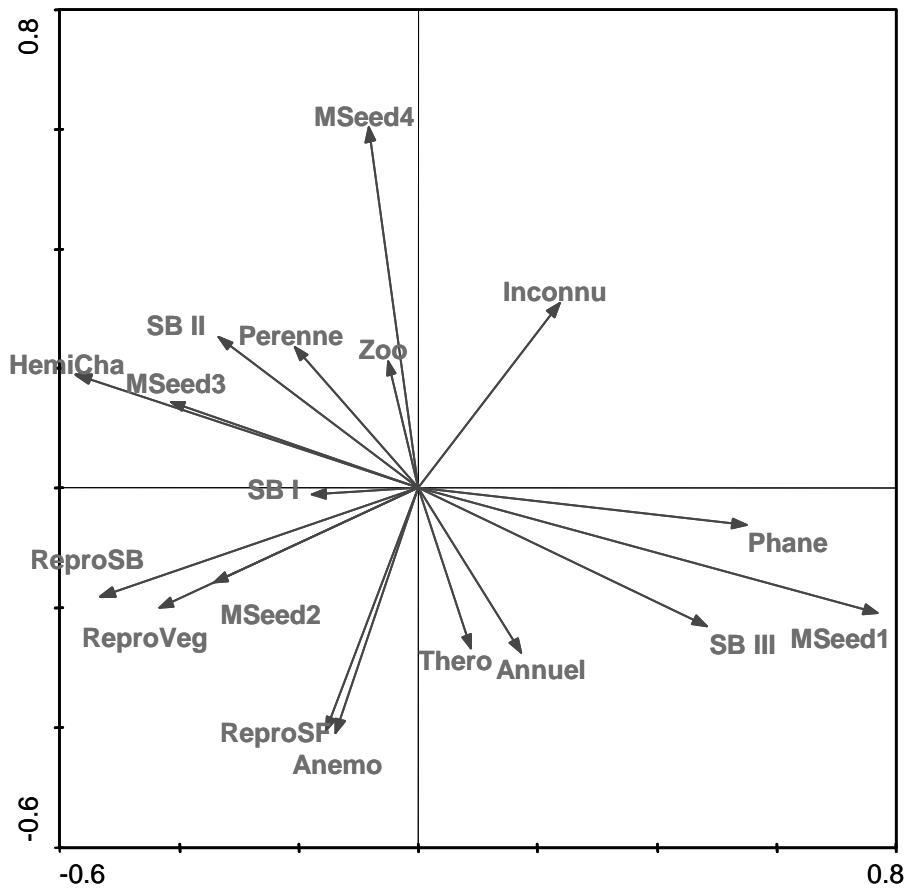


Figure 57c : projection des traits de régénération dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n° 2

Les différents groupes de réponse à des niveaux d'urbanisation différents, à la première étape de l'expérimentation sont résumés dans le tableau 23.

Tableau 23 : résumé des groupes de réponse en fonction du niveau d'urbanisation, à l'étape de colonisation

| | Morphologie | Régénération |
|------------|---|---|
| Périurbain | Rosette . plantes très hautes (H5) . plantes hautes (H4) | Pérennes : . graines lourdes . reproduction <i>via</i> plusieurs modes |
| Suburbain | Expansion latérale moyenne (Phalanx) | Graines lourdes Zoochorie |
| Urbain | Pas de rosette : . expansion latérale importante (Guerilla) . expansion nulle (Tige) | Annuelles : . graines légères . banque de graines permanente Phanérogames |

2. Première étape de la succession.

La CCA n° 3 (figure 58) couple les matrices espèces-variables et espèces-traits morphologiques d'octobre 2004. La matrice des traits explique significativement 71 % de la répartition des espèces dans les différents traitements ($\lambda_{CCA} / \lambda_{CA} = 0,71$; test de Monte-Carlo : $F = 6,8$; $p = 0,005$). Les traitements urbain et périurbain sont séparés par l'axe 1 (79,1 % d'inertie) alors que l'axe 2 (18,5 % d'inertie) isole le traitement suburbain (figure 58a).

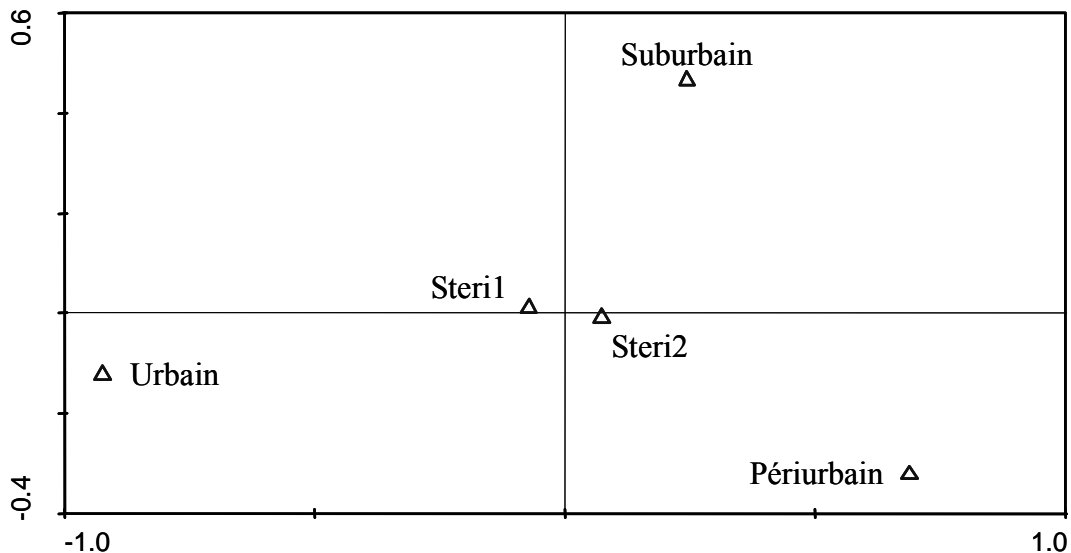


Figure 58a : projection des traitements dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°3

Le traitement périurbain permet de distinguer plusieurs groupes de réponse morphologiques. Ainsi, des espèces des TFM 1 et 2 sont présentes dans ce traitement. Ces espèces sont des espèces à faible expansion latérale (Compact), présentent une rosette basale (Rosette) et sont de faible hauteur (H1).

Les espèces urbaines présentent un groupe de réponse avec des espèces à forte croissance latérale (Guérilla) et une absence de rosette basale (Tige) qui sont des espèces du TFM 4 (*Agrostis stolonifera*, *Potentilla reptans*), dispersées par anémochorie (*Conyza canadensis*).

Le traitement suburbain ne met en évidence qu'un seul groupe de réponse morphologique, avec des espèces à expansion latérale nulle.

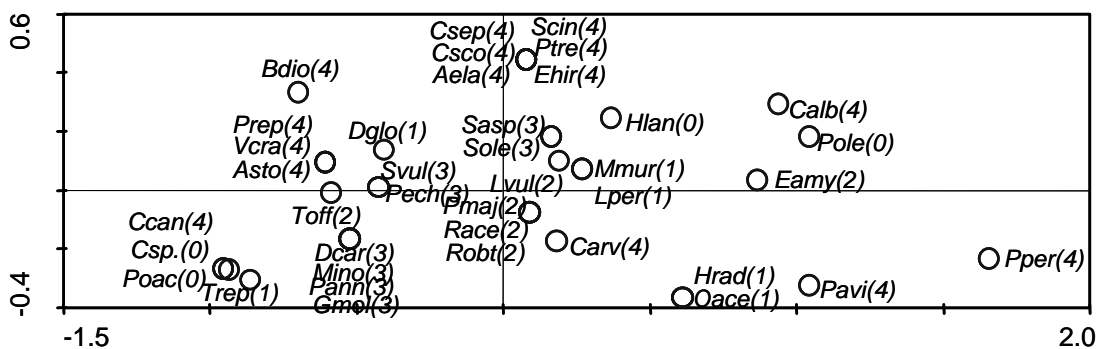


Figure 58b : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°3

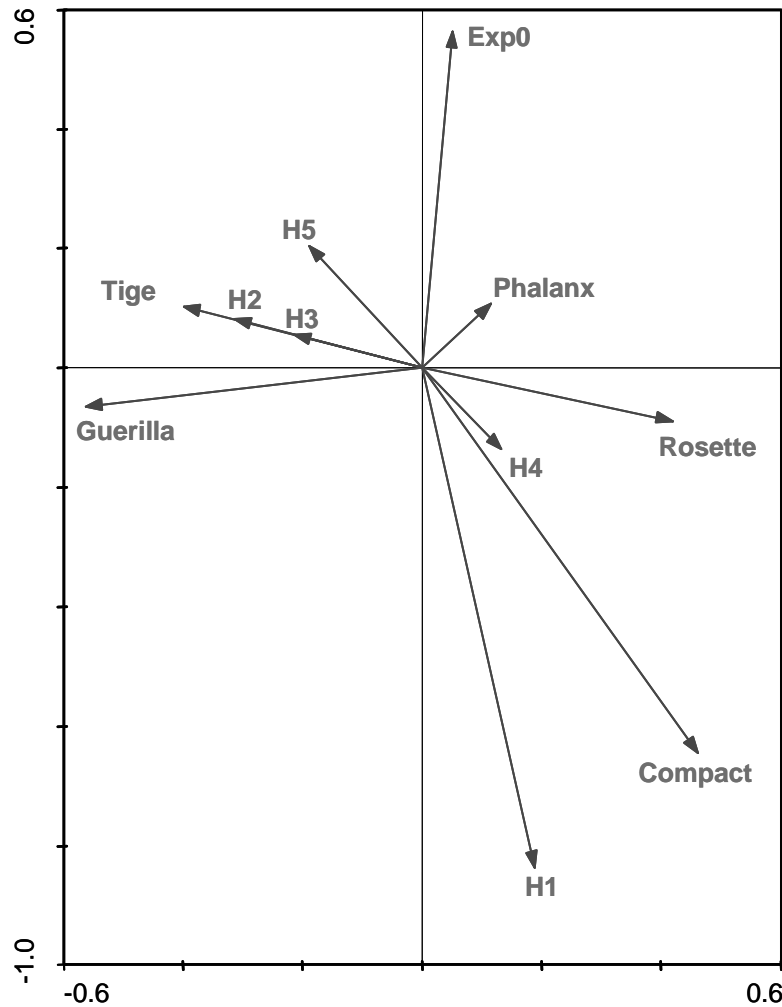


Figure 58c : projection des traits morphologiques dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°3

La CCA n° 4 (figure 59) couple les matrices espèces-variables et espèces-trait de régénération de la 1ère étape de succession. Cette CCA isole les traitements de manière identique à la CCA n° 3 (axe 1 : 65,5 % d'inertie, axe 2 : 29,4 % d'inertie. $\lambda_{CCA}/\lambda_{CA} = 0,66$; test de Monte-Carlo : $F = 2,9$; $p = 0,01$). De plus, la variance de l'axe 2 est également expliquée par le traitement périurbain (figure 59a).

Trois groupes de réponse sont définis dans le périurbain, grâce aux traits de régénération, ces espèces sont majoritairement des espèces Hemicryptophytes ou Chamaephytes (HemiCha) qui se distinguent les unes des autres par leur mode principal de régénération (reproduction végétative ou par le biais de graines enfouies ou non). Ainsi, le groupe se reproduisant par le biais de graines germant rapidement contient les espèces anémochores et le groupe se reproduisant végétativement forme une banque de graines transitoire.

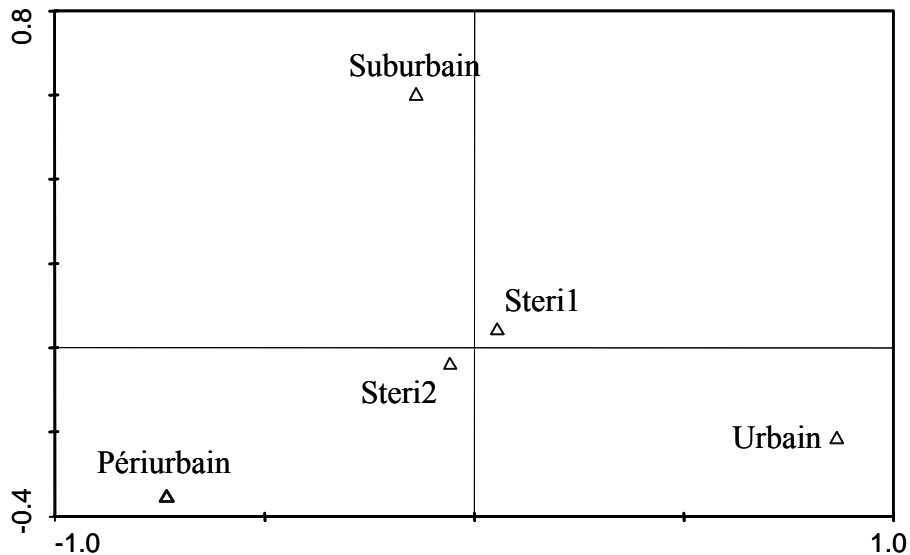


Figure 59a : projection des traitements dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n° 4

De plus, la CCA n°4 permet d'identifier deux groupes de régénération en urbain (contenant principalement des pérennes) : un groupe à graines légères formant une banque de graines permanente et à mode de dispersion non spécifié et un groupe d'espèces formant également une banque de graines permanente et dispersées par zoochorie.

Deux groupes de régénération sont mis en évidence dans le suburbain. Ces deux groupes sont constitués d'annuelles, un groupe contient les espèces à graines lourdes et formant des banques de graines transitoires à long terme, l'autre groupe contient les espèces à graines légères, formant des banques de graines permanentes.

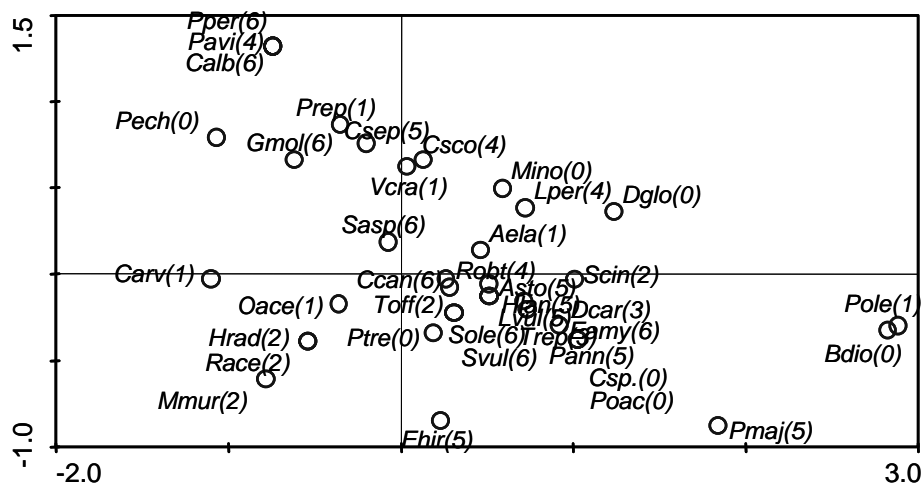


Figure 59b : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n° 4

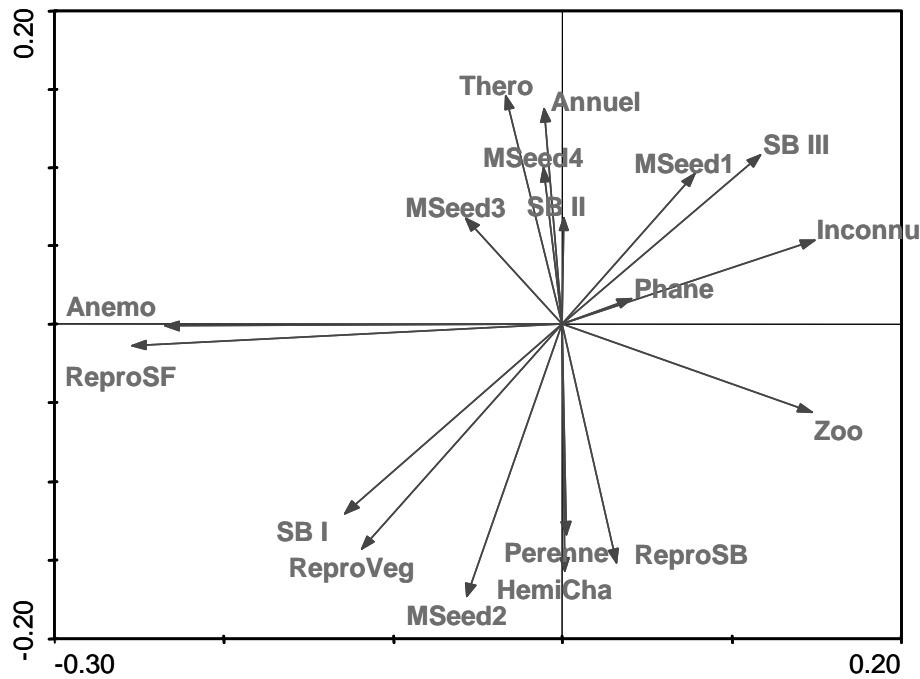


Figure 59c : projection des traits de régénération dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n° 4

Les différents groupes de réponse à des niveaux d'urbanisation différents, à la première étape de la succession sont résumés dans le tableau 24.

Tableau 24 : résumé des groupes de réponse en fonction du niveau d'urbanisation, à la première étape de la succession

| | Morphologie | Régénération |
|------------|---|---|
| Périurbain | Rosette : <ul style="list-style-type: none"> . plantes petites (H1) . faible expansion (Compact) | Pérennes : <ul style="list-style-type: none"> . reproduction végétative . anémochorie . reproduction sexuée . banque de graines transitoire |
| Suburbain | Expansion latérale nulle | Annuelles : <ul style="list-style-type: none"> . graines lourdes . banque de graines transitoire . graines légères . banque de graines permanentes |
| Urbain | Pas de rosette : <ul style="list-style-type: none"> . expansion latérale importante (Guerilla) | Pérennes : <ul style="list-style-type: none"> . banque de graines permanente - zoochorie - vecteur de dispersion inconnu |

3. Deuxième étape de la succession.

Les CCA n°5 et n° 6 couplent les matrices espèces-traitement de l'année 2005 avec les matrices espèces-traités (morphologiques et régénératifs). La CCA n°5 (figure 60) possède un rapport de trace $\lambda_{CCA} / \lambda_{CA} = 0,58$ (test de Monte-Carlo : $F = 6,2$; $p = 0,005$). Le plan factoriel 1-2 de cette CCA met en évidence une séparation des traitements périurbain et urbain le long de l'axe 1 (74,5 % d'inertie) alors que l'axe sépare les traitements périurbain et suburbain (le traitement périurbain apportant une contribution non négligeable à cet axe) (figure 60a).

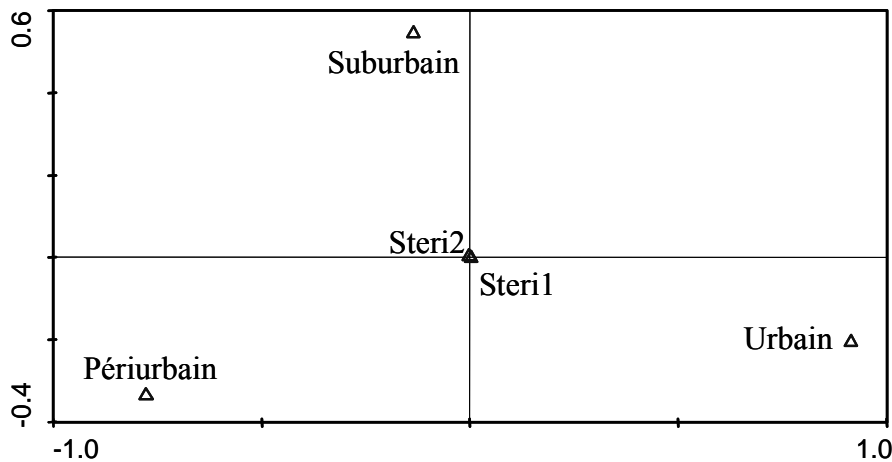


Figure 60a : projection des traitements dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°5

Les espèces avec rosette basale sont présentes dans les stations périurbaines et suburbaines mais la stratégie d'étalement latéral ainsi que la hauteur permet de distinguer ces deux traitements. Les espèces périurbaines sont de hauteur moyenne (H3 et H4) et ont une expansion latérale faible (Compact) ou moyenne (Phalanx). De plus, des espèces sans rosette basale (Tige) sont présentes dans les stations périurbaines, telles que *Bromus sterilis* ou *Festuca arundinacea*.

Les espèces situées dans les zones urbaines sont préférentiellement sans rosette basale (Tige) et de forte hauteur (H5) du groupe TFM 4 ainsi que des espèces à expansion latérale nulle (Exp0).

Les groupes de réponse suburbains sont constitués d'espèces à rosette, de hauteur faible (H2) et avec une expansion latérale forte (Guérilla).

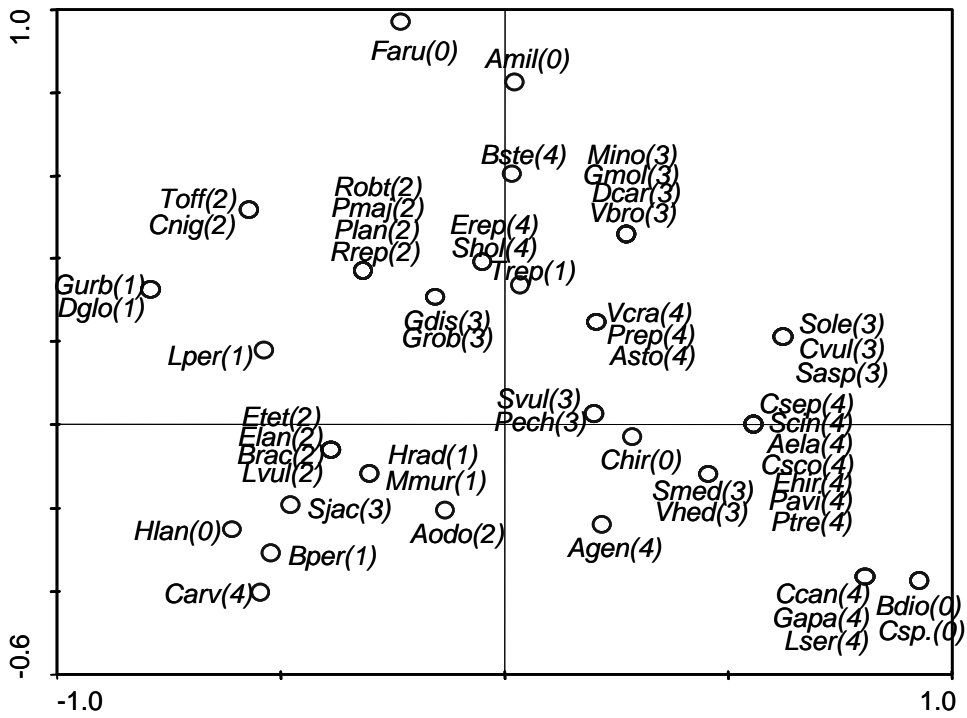


Figure 60b : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°5

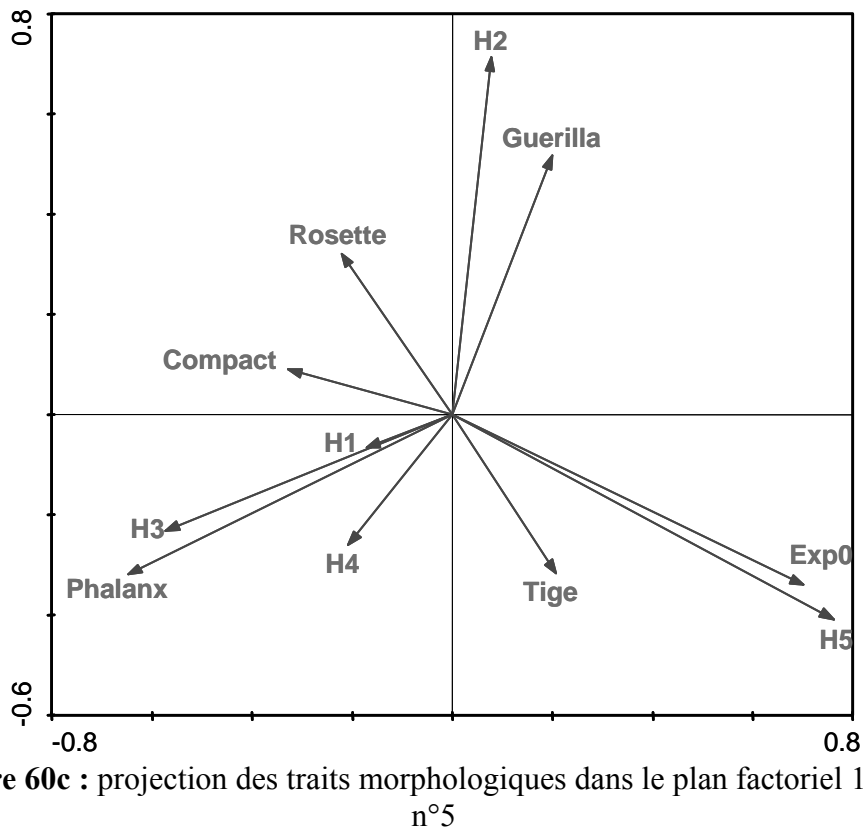


Figure 60c : projection des traits morphologiques dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°5

La CCA n°6 (figure 61) a un rapport de trace $\lambda_{CCA}/\lambda_{CA} = 0,50$ (test de Monte-Carlo : $F = 2,90$; $p = 0,01$). Le traitement urbain est fortement représenté sur l'axe 1 (65,8 % d'inertie), alors que l'axe 2 (28,5 % d'inertie) permet de séparer les traitements périurbain et suburbain. Ces 2 traitements sont également représentés sur la gauche de l'axe 1 (figure 61a).

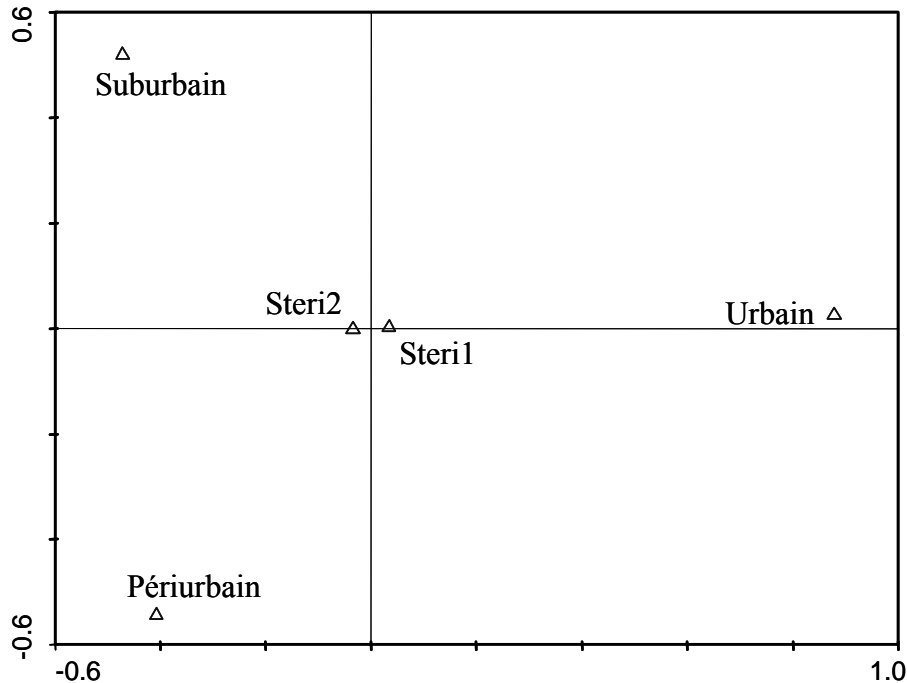


Figure 61a : projection des traitements dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n° 6

Le traitement périurbain contient des pérennes (Hemicryptophytes et Chamaephytes) qui se scindent en deux groupes de réponse, un groupe d'espèces se reproduisant végétativement et un autre constitué d'espèces formant une banque de graines permanente à long terme.

Dans le milieu urbain, le groupe de réponse constitué est composé d'espèces annuelles, à graines légères (MSeed 1) formant une banque de graines transitoire (*Capsella bursa-pastoris*, *Gallium aparine*). Ces espèces sont souvent dispersées par anémochorie (*Conyza canadensis*, *Picris echinoides*, *Sonchus oleraceus*).

Le traitement suburbain comprend également des hémicryptophytes et des chamaephytes, distinguées des espèces du périurbain par la masse des graines et leur longévité. Ce traitement met en évidence un groupe d'espèces dont la masse des graines est relativement élevée (MSeed 3) de faible longévité (SB I) et un autre groupe formant des graines lourdes (MSeed 4)

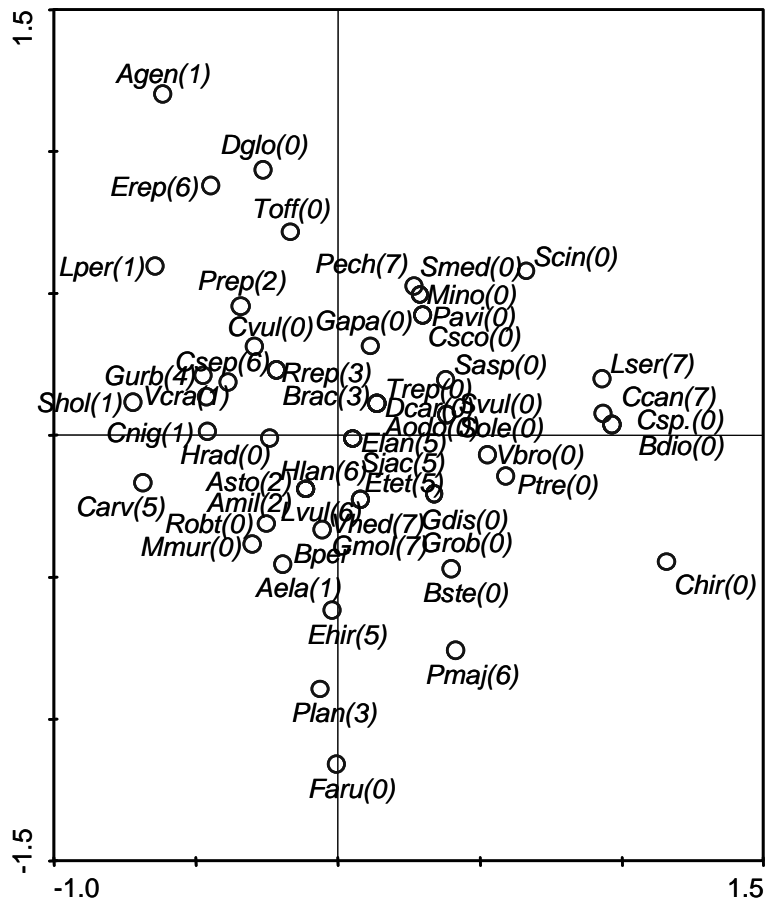


Figure 61b : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n° 6

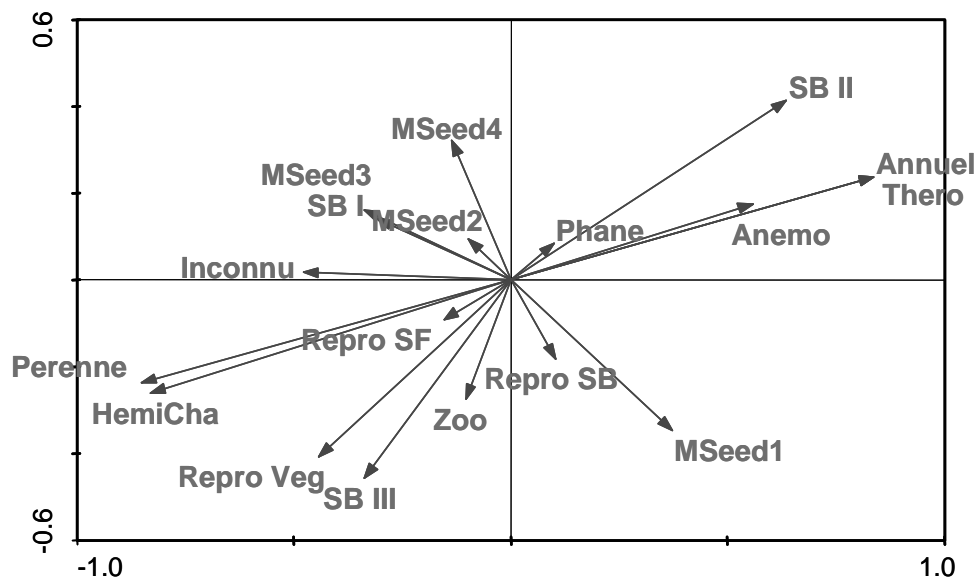


Figure 61c : projection des traits de régénération dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n° 6

Les différents groupes de réponse à des niveaux d'urbanisation différents, à la première étape de la succession sont résumés dans le tableau 24.

Tableau 25 : résumé des groupes de réponse en fonction du niveau d'urbanisation, à la deuxième étape de la succession

| | Morphologie | Régénération |
|------------|--|---|
| Périurbain | Rosette : . plantes hautes (H4) . plantes moyennes (H3) . expansion faible (Compact) . expansion moyenne (Phalanx) Pas de rosette | Pérennes : . banque de graines permanente (SB III) . reproduction végétative (Repro Veg) |
| Suburbain | Rosette : . plantes petites (H2) . expansion importante (Guerilla) | Pérennes : . graines moyennes (MSeed 3) . banque de graines transitoire (SB I) . graines lourdes (MSeed 4) |
| Urbain | Pas de rosette : . plantes hautes (H5) . expansion nulle (Exp0) | Annuelles : . graines légères (MSeed 1) . banque de graines transitoire (SB II) . anémochorie (Anemo) |

3. DISCUSSION.

A. Dynamique du recouvrement et de la biodiversité.

Lors de cette étude de la colonisation et de la succession des espèces végétales en fonction de l'urbanisation autour des sites considérés, la végétation recouvre la quasi totalité des placettes en un an (la valeur minimale est atteinte en périurbain, où 80 % de l'espace est recouvert par la végétation). Le recouvrement est quasiment nul dans les espace suburbains. Dans les espaces périurbains et urbains, la colonisation est plus rapide dans les placettes où subsiste la banque de graines située 5 cm sous la surface (Steri1). Cette banque de graines est constituée d'espèces profondément enfouies, qui sont des graines à longue durée de vie (Thompson *et al.*, 1993). Cette forte longévité, souvent associée à des espèces à cycle de vie court (Grime *et al.*, 1988) permet à ces espèces de préempter rapidement l'espace rendu disponible par la perturbation initiale. En effet, les niches de régénération sont très souvent déterminées par la dormance des graines (Lavorel *et al.*, 1998) et la banque de graines joue très souvent un rôle important dans la recolonisation végétale, surtout après des perturbations (Arnesto & Pickett, 1985 ; Lavorel *et al.*, 1993). Par la suite, la différence de recouvrement entre les placettes ayant subies des modalités de stérilisation différente a tendance à s'effacer, et les taux de recouvrement sont très proches. Les placettes dans lesquelles toute la banque de graines est supprimée ont même une légère tendance à un recouvrement plus fort. Entre juillet

et octobre 2004, une grande surface d'espace libre est disponible pour réceptionner les semences issues de la pluie de graines (en juillet, la densité de la pluie de graines n'est pas très importante sur le gradient, comme vu précédemment) et ces espèces présentes dans la pluie de graines sont recrutées. Entre 2004 et 2005, le recouvrement devient presque total grâce au recrutement d'espèces pérennes à reproduction végétative (la clonalité constitue une stratégie de reproduction permettant une occupation importante de l'espace par les individus).

La richesse et la diversité spécifique de la végétation à la 2ème étape de succession sont plus importantes dans les relevés périurbains et urbains que dans les relevés suburbains. Elles sont également plus élevées dans les placettes où une banque de graines est maintenue, notamment dans les relevés urbains. En effet, la pluie de graines est beaucoup plus faible (diversité et densité) dans la zone urbaine que dans les autres zones du gradient, accentuant ainsi les différences de biodiversité entre les modalités de stérilisation du sol. De plus, certaines espèces apportées dans la pluie de graines ne germent pas immédiatement (Grime *et al.*, 1988), alors que les espèces contenues dans la banque de graines peuvent germer immédiatement après la perturbation initiale. En octobre 2004, les valeurs de biodiversité sont distribuées de la même façon qu'en juillet, confirmant que la biodiversité initiale joue un rôle important sur les phases suivantes de la succession (Tilman, 1997). Néanmoins, les valeurs de richesse et diversité des placettes sans banques de graines périurbaines sont plus élevées que celles des placettes avec banque de graines : les opportunités d'installation d'espèces sont plus fortes dans les placettes sans banque de graines, du fait de leur recouvrement de végétation plus faible, permettant ainsi l'installation d'un plus grand nombre d'espèces (Johnstone, 1986 ; Touzard, 1999). Cette opportunité d'installation d'un plus grand nombre d'espèces semble confirmé par les valeurs de richesse et diversité de juillet 2005, puisque les placettes suburbaines, où l'espace disponible était très important en 2004, se retrouvent en juillet 2005 avec les valeurs de biodiversité les plus élevées du gradient d'urbanisation.

B. Groupes fonctionnels et groupes de réponse à l'urbanisation.

Les analyses multivariées effectuées ont permis de mettre en évidence des groupes fonctionnels de réponse variables en fonction du niveau d'urbanisation considéré. Même si des espèces représentantes de chaque trait sont présentes dans toutes les modalités d'urbanisation, les groupes de réponse sont constitués des espèces s'agrégeant ensemble en fonction de leur réponse aux facteurs environnementaux liés à l'urbanisation. Les DCA réalisées afin d'avoir une définition inductive des groupes fonctionnels (Lavorel *et al.*, 1998), qui sont à distinguer des groupes de réponse (les groupes fonctionnels constituent ici des

patrons d'association des espèces en fonction des traits morphologiques et de régénération qu'elles partagent) dégagent des grands groupes qui sont ensuite divisés. Ainsi, pour les traits morphologiques, 2 grands groupes se dégagent qui opposent les plantes à rosette basale et les espèces à tige feuillée. Pour les traits de régénération, la distinction principale entre les groupes fonctionnels se fait en fonction du cycle de vie des espèces, opposant ainsi les espèces pérennes et annuelles.

1. Groupes de réponse initiaux.

La première date explorée ici est celle qui suit immédiatement la perturbation initiale de stérilisation du sol. Les espèces présentes sont donc des espèces ayant subies plusieurs filtres environnementaux, celui de la dispersion, donc de l'arrivée sur le site (Ozinga *et al.*, 2005) et celui de l'établissement sur le site (recrutement de l'espèce).

Le groupe des espèces thérophytes est un groupe qui se trouve classiquement dans les débuts de processus de succession végétale après perturbation (McIntyre *et al.*, 1995 ; Lavorel *et al.*, 1998) même si les autres groupes sont déjà présents. Les thérophytes sont légèrement plus présentes dans la zone urbaine puisque l'urbanisation favorise l'installation, puis le maintien de ce groupe avec des espèces comme *Senecio vulgaris*, *Taraxacum officinale*, *Sonchus oleaceus*). Ce groupe des espèces thérophytes est également présent dans les autres niveaux d'urbanisation avec en suburbain des espèces comme *Sonchus asper*, *calystegia sepium*. et des espèces comme *Geranium molle*, *Picris echioides*. en périurbain. Le niveau périurbain est néanmoins dominé par des espèces pérennes, principalement à reproduction végétative ; de la même façon, Lavorel *et al.*(1999) observent dans des friches méditerranéennes que le recrutement d'espèces annuelles est moins sensible dans les stades jeunes de la succession.

Un autre trait important est un trait d'occupation de l'espace. Ainsi, les espèces à rosettes, fréquentes à la suite des perturbations (McIntyre *et al.*, 1995 ; Diaz & Cabido, 1997 ; Lavorel *et al.*, 1998) sont bien représentées dans les placettes périrubaines. L'expansion latérale des plantes constitue une stratégie d'occupation rapide de l'espace. En s'étalant rapidement, les espèces peuvent ainsi préempter rapidement l'espace et les ressources (Lovett-Doust, 1981 ; Touzard, 1999). A ce titre, ces espèces à expansion rapide se retrouvent très présentes dans la zone urbaine, où les ressources nutritives sont plus importantes. Dans cette même zone, des espèces sans expansion latérale se trouvent également, puisque l'ouverture du couvert végétal permet l'installation d'autres espèces.

2. Dynamique des groupes de réponse lors de la succession.

La dynamique végétale (entre juillet 2004 et juillet 2005) (figure 62) met en évidence une augmentation de nombre d'espèces graminées (*Dactylis glomerata*, *Anthoxanthum odoratum*, *Bromus sterilis*, *Bromus racemosus*, *Arrhenaterum elatius*, *Elymus repens*, *Vulpia bromoides*) conformément aux schémas classiques de succession végétale (Touzard, 1999). Ces nouvelles espèces sont souvent des espèces pérennes, qui rencontrent les conditions optimales pour leur installation et leur maintien dans des stades plus tardifs de la succession (Noble & Slatyer, 1980 ; Tilman, 1994).

Lors de la 1ère étape de la succession, les groupes de réponse morphologiques se maintiennent dans toutes les stations. Ces groupes se différencient de ceux définis lors de l'étape de colonisation, principalement par leur composition taxonomique. Les groupes de réponse reproductifs sont légèrement modifiés. Ainsi, en urbain, la présence d'espèces annuelles devient plus marquée, notamment avec l'apparition à cette date de *Conyza canadensis* qui est une espèce germant tardivement (Grime *et al.*, 1988). Les espèces du milieu urbain restent des espèces formant des banques de graines permanentes, comme en forment souvent les espèces thérophytes. Les espèces présentes forment souvent des banques de graines permanentes, cette forme de maintien des espèces semble particulièrement importante en milieu urbain où l'isolement spatial des populations est fort. En effet, une banque de graines permanente permet d'éviter l'extinction locale d'une population en tamponnant l'effet des fluctuations imprévisibles (Dupré & Ehrlén, 2002).

La dominance d'espèces pérennes en périurbain se précise également, et ces espèces pérennes se caractérisent par des modes de reproduction très nombreux, permettant ainsi d'augmenter la diversité fonctionnelle. Ces espèces sont souvent apportées sur le site par le vent, puisque le couvert végétal alentour est plus important en périurbain qu'en urbain. A l'inverse, la dispersion des graines en milieu urbain est assurée par les animaux, principalement du fait de la faible quantité de graines dispersables par le vent (les dispersions longue distance sont des évènements relativement rares, Nathan *et al.*, 2002 ; Soons *et al.*, 2004).

En juillet 2005, la fermeture du milieu en urbain entraîne une disparition des espèces à rosettes et une augmentation du recouvrement des espèces hautes. La hauteur plus importante assure un avantage compétitif pour les espèces se trouvant dans des sols plus fertiles (Fynn *et al.*, 2005) comme c'est le cas en urbain. Dans la zone périurbaine, la diversité fonctionnelle reste élevée puisque plusieurs groupes morphologiques coexistent. Le nombre plus important

de groupes de réponse dans cette zone permet un recouvrement total des placettes. De plus, les groupes de réponse initiaux restent présents alors qu'ils ont disparus de la zone urbaine. En ce qui concerne les groupes de réponse de régénération, les espèces formant des banques de graines permanentes sont beaucoup moins présentes, sans doute à la suite de l'arrêt du processus de colonisation par les espèces présentes dans la banque de graines. Les espèces de cette zone se dispersent par anémochorie, contrairement à 2004. Ce fait indique un renouvellement interne de la communauté puisque le faible couvert végétal à proximité du site ne permet pas l'arrivée de graines depuis l'extérieur. Ces graines dispersées par le vent proviennent donc d'espèces situées sur les placettes, et notamment de *Coryza canadensis*.

A l'inverse, en périurbain, 2 groupes de réponse existent, maintenant la diversité fonctionnelle plus élevée dans cette zone que dans les autres. Ces espèces peuvent former des réserves sous forme de banque de graines permanente, si bien que même en cas d'exclusion compétitive, le système possédera toujours une capacité de résilience plus importante que les placettes de la zone urbaine.

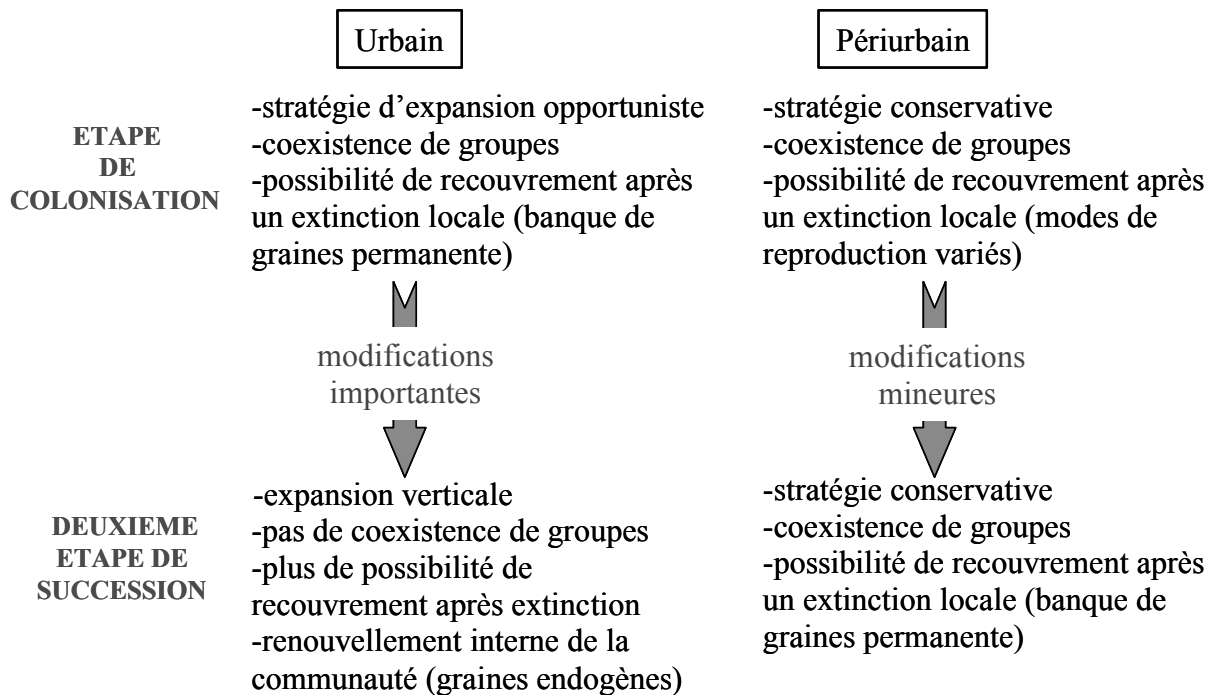


Figure 62 : résumé des changements intervenant entre le début et la fin de l'expérimentation en urbain et périurbain.

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES.

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES.

Ce travail cherche à mettre en évidence le rôle de l'urbanisation croissante sur les écosystèmes et en particulier les écosystèmes végétaux. En effet, s'il existe des inventaires exhaustifs de la flore en milieu urbain, et ce sur une quantité relativement importante de villes (Rennes, Paris, Berlin, Seattle, Munich, Berlin...), la littérature concernant l'action et les pressions exercées par l'urbanisation sur le fonctionnement et la dynamique de ces communautés est limitée.

1. DISCUSSION GENERALE.

L'approche synchronique utilisée dans un premier temps a permis de mettre en évidence des différences de composition spécifique de la végétation au sens large (incluant la végétation proprement dite, mais également la banque de graines et le flux de graines) grâce à des stations d'étude situées le long d'un gradient d'urbanisation.

A mesure que l'intensité de l'urbanisation croît, l'exigence en azote des végétaux composant les communautés augmente puisque les espèces présentes en centre ville sont plus nitrophiles que les espèces situées dans la frange périurbaine de Rennes. De plus, ces espèces présentes en zone urbaine, si elles forment pour la plupart des banques de graines transitoires, n'en demeurent pas moins plus apte que les espèces périurbaines et suburbaines à former des banques de graines permanentes à long terme. Ce cortège d'espèces (nitrophiles, formant souvent des banques de graines à long terme) constitue un ensemble d'espèces rudérales (*sensu* Grime, 1979). Cette stratégie de maintien des espèces (croissance rapide, dispersion d'un grand nombre de propagules, survie dans le sol sous forme de graines) semble fréquente dans le milieu urbain (Kent *et al.*, 1999 ; Godefroid, 2001 ; Godefroid & Koedam, 2003). Dans le contexte d'un faible taux de changement d'usage des sols (les surfaces minérales le restent et la plupart des espaces verts sont conservés), l'abondance et le maintien de ce type d'espèces dans un milieu peu végétalisé peut surprendre car il s'agit fréquemment d'espèces de début de succession. Les espèces rudérales sont généralement responsables de la plus grande part de la diversité végétale en ville, laissant ainsi penser que les pressions exercées par la ville sur les communautés végétales maintiendraient celles-ci dans un état proche des stades premiers des successions. Curieusement, malgré la forte présence de sources potentielles d'espèces exotiques (parcs publics et jardins privés notamment), un nombre extrêmement faible

d'exotiques ou d'introduites est comptabilisé dans le milieu urbain. La rareté de ces espèces est signalée par Kent *et al.* (1999) en Grande Bretagne mais ces auteurs signalent que l'apparition de ces espèces est fortement liée à l'intensification de l'urbanisation et certains auteurs comme Kowarik (1995), Celesti-Grapow & Blasi (1998) et McKinney (2006) indiquent une présence importante d'exotiques dans des villes de plus grande taille.

Néanmoins, les conditions climatiques et édaphiques semblent favorables à l'installation d'espèces exotiques (potentiellement envahissantes) en milieu urbain. En effet, l'urbanisation induit une spécialisation des communautés végétales (McKinney, 2006 ; Maurer *et al.*, 2000) en réponse aux modifications des conditions abiotiques. Or, ces modifications (enrichissement du sol en nutriments, élévation de la température entre autres) seraient particulièrement favorables aux espèces exotiques (Godefroid, 2001), surtout dans les régions tempérées.

La perturbation du cycle de l'azote (mesurée à Rennes sous la forme d'une minéralisation de l'azote plus forte en urbain qu'en périurbain) a déjà été observée dans différentes villes, quelle que soit la localisation biogéographique (Pouyat, *et al.*, 1997 ; Pouyat & Turechek, 2001 ; Zhu & Carreiro, 2004a ; Zhu & Carreiro, 2004b ; Zhu *et al.*, 2004) et est une conséquence conjointe de deux phénomènes :

- l'augmentation des dépôts d'azote minéral en ville (lié à la combustion d'énergies fossiles).
- l'augmentation de température en ville.

En effet, les sites saturés en azote minéral (souvent par d'importants apports extérieurs : dépôts atmosphériques ou amendements d'origine anthropique) ont souvent une capacité de nitrification (et de minéralisation au sens général) augmentée (Aber *et al.*, 1998). De la même façon, l'augmentation de la température entraîne une augmentation de l'activité nitrifiante de la biomasse microbienne du sol (Zogg *et al.*, 1997).

Comme signalé par plusieurs auteurs (De Keersmaeker *et al.*, 2004 ; Wamelink *et al.*, 1998) cette augmentation de la disponibilité de minéraux pourrait agir comme un crible environnemental en favorisant le maintien des espèces particulièrement exigeantes en azote ou en agissant directement sur les taux de germination des graines présentes dans le sol.

La température de l'air et du sol est un facteur qui contrôle différentes étapes du cycle de vie des espèces végétales (Fitter & Hay, 1987 ; Golluscio *et al.*, 2005). L'îlot de chaleur urbain mesuré sur la ville de Rennes agit donc sur la phénologie des végétaux. Ainsi, Mimet (2005) signale que le débourrement foliaire de *Platanus acerifolia* et le débournement floral de

Prunus cerasus et *Platanus acerifolia* est plus précoce dans les sites urbains de Rennes. De plus, l'augmentation de température entraîne une croissance plus rapide et plus importante (en hauteur) des espèces herbacées (obs. pers.) et une floraison plus précoce en zone urbaine qu'en zone périurbaine. Cette phase de floraison semble également être plus longue en ville.

Préalablement aux étapes d'établissement et de maintien des espèces, l'urbanisation agit comme un crible sur les capacités d'installation des espèces sur les stations. La phase de dispersion des végétaux est particulièrement importante puisqu'elle permet aux plantes de coloniser des espaces laissés vacants par des perturbations. Or, la réduction du couvert végétal entraînée par l'urbanisation et mesurée par Aguejdad (2003) conduit à une réduction de la production de graines en terme de densité de propagules. De plus, la structuration verticale de la ville crée nombre d'obstacles pour les espèces anémochores, augmentant alors l'importance de la dispersion des espèces zoochores par les animaux. L'ensemble de ces facteurs entraîne une diminution de la densité de graines piégées sur les sites urbains, alors que les espèces favorisées par l'urbanisation semblent être préférentiellement des espèces se reproduisant par le biais de la reproduction sexuée. Enfin, la faible similarité entre la végétation et la pluie de graines en urbain (alors que cette similarité est plus importante en périurbain) indiquerait des sources de propagules plus lointaines en zone urbaine qu'en zone périurbaine, mettant ainsi l'accent sur l'importance potentielle de la dispersion longue distance des propagules Nathan *et al.*, 2002 ; Ozinga *et al.*, 2004 ; Ozinga *et al.*, 2005a ; Ozinga *et al.*, 2005b ; Soons *et al.*, 2004 ; Soons & Ozinga, 2005).

Une approche expérimentale le long du gradient a permis de mettre en évidence la réponse de la végétation à l'urbanisation et les implications de cette réponse dans les processus de colonisation et de succession biologiques dans les écosystèmes végétaux (chapitre 5). Le dispositif expérimental utilisé (des placettes dans lesquelles tout ou partie de la banque de graines a été supprimée) permet également d'obtenir des informations sur l'importance relative de la banque de graines et du flux de graines.

Lors de la phase de colonisation du substrat, l'importance d'une banque de graines consistante est mise en évidence, puisque les placettes possédant une banque de graines sont plus rapidement recouvertes par la végétation que les placettes où les graines ont été totalement supprimées du sol, et ce, quel que soit le niveau d'urbanisation étudié. La banque de graines rémanente est une banque de graines permanente, puisqu'elle est constituée de graines profondément enfouies (la banque de graines de l'année est située dans les 3 à 5 premiers

centimètres du sol). Le recouvrement plus rapide observé dans les placettes faiblement stérilisées est une conséquence de l'expression de la banque de graines, et en particulier des espèces thérophytes (*sensu* Raunkiaer, 1934) qui répondent particulièrement favorablement aux perturbations du substrat (Lavorel & Garnier, 2002 ; Touzard *et al.*, 2002). Lors de perturbations du sol, ces espèces, qui produisent fréquemment des graines à longue durée de vie, peuvent germer rapidement pour occuper l'espace laissé vacant par les perturbations.

Il est également intéressant de noter que les placettes situées dans la ville (dans les zones urbaines et suburbaines) affichent un taux de colonisation moins élevé que les placettes situées à l'extérieur de la ville. En effet, si les banques de graines des différents niveaux d'urbanisation sont sensiblement équivalentes en terme de richesse et de densité (Chapitre 2), la part apportée par le flux de graines est beaucoup moins importante à l'intérieur de la ville (Chapitre 4). De plus, les placettes avec une banque de graines sont également les plus riches et les plus diversifiées. En effet, la richesse et la diversité sont généralement plus élevées dans la banque de graines que dans le flux de graines (Luzuriaga *et al.*, 2005) car les graines sont dispersées en plus grand nombre à proximité de l'individu reproducteur (Rew *et al.*, 1996). Les graines présentes dans le sol et les graines apportées de l'extérieur peuvent germer et s'établir sur les sites, conduisant ainsi à une biodiversité plus forte.

Cette approche expérimentale permet de tirer des conclusions quant à la réponse de la végétation à l'urbanisation, principalement à l'échelle de la communauté ou de l'écosystème. En fonction de l'étape de la succession considérée (étape de colonisation, première et deuxième étape de la succession), différents groupes de réponse sont différenciés le long du gradient d'urbanisation. Les groupes de réponse sont de deux types : morphologiques et reproductif. Ils constituent des patrons d'associations de caractères biologiques de espèces, donnant ainsi des informations utiles sur les stratégies développées à l'échelle de la communauté, afin que celle-ci puisse se maintenir.

Si des changements interviennent entre les différentes étapes étudiées pour tous les différents niveaux d'urbanisation, ceux-ci sont distingués par le rythme et l'intensité de ces changements de groupes de réponse intervenant au cours du temps.

Ainsi, les groupes de réponse en périurbain sont peu modifiés. A l'étape de colonisation, l'assemblage de caractères biologiques de la communauté permet de mettre en évidence la coexistence de groupes de réponse, une stratégie d'expansion plutôt conservative (les ressources sont investies dans la conservation des structures plutôt que dans la reproduction) et surtout une capacité importante de recouvrement en cas de perturbation entraînant une extinction locale (grâce à l'établissement d'une banque de graines permanente et l'existence de

plusieurs stratégies de reproduction). A la deuxième étape de la succession végétale, les changements sont faibles, puisque la réponse de la végétation est quasiment identique, même si cette réponse est parfois due à d'autres assemblages de caractères biologiques que lors de l'étape de colonisation (la capacité de recouvrement suite à une extinction est uniquement due à la capacité de former une banque de graines permanentes par exemple). Il est à noter que la quantité d'espèces annuelles diminue entre ces deux étapes et que la reproduction est principalement végétative à cette étape.

A l'inverse, les groupes de réponse sont très modifiés dans la zone urbaine. Lors de la première étape (étape de colonisation), plusieurs groupes de réponse coexistent. L'expansion des espèces peut se faire selon 2 plans : des espèces à développement vertical coexistent avec des espèces pouvant occuper rapidement l'espace horizontal grâce à une stratégie d'expansion plutôt opportuniste. De plus, les espèces présentes ont la possibilité de former une banque de graines permanente, qui est une assurance de pouvoir se remettre d'une extinction locale. Lors de la 2ème étape de la succession, la stratégie d'expansion des espèces de la communauté considérée est principalement une stratégie d'expansion verticale. Les espèces sont principalement anémochores et ne peuvent plus former de banque de graines permanentes à long terme. Or, la faible quantité de graines piégée en milieu urbain (chapitre 4) laisse penser que les graines arrivant proviennent de la stations expérimentale urbaine.

2. SYNTHÈSE GÉNÉRALE (figure 63).

L'urbanisation agit à plusieurs échelles spatio-temporelles sur la dynamique de la végétation.

Ainsi, lors des premières étapes de la succession végétale, le facteur modifié par l'urbanisation est le flux de graines (en terme de densité de graines, mais également en terme de composition spécifique). Le flux de graines est présent au cours de l'ensemble de la succession végétale et également lors de la phase de maintien, puisqu'il est une fonction du couvert végétal environnant les sites. Néanmoins, il semble être de moins en moins important au cours du temps pour les communautés végétales dans la zone périurbaine, puisque les perturbations relativement faibles permettent une reproduction principalement végétative. Inversement, puisque l'urbanisation favorise les espèces annuelles, le flux de graines conserve son importance au cours du temps dans le maintien de la communauté (des microsites sont

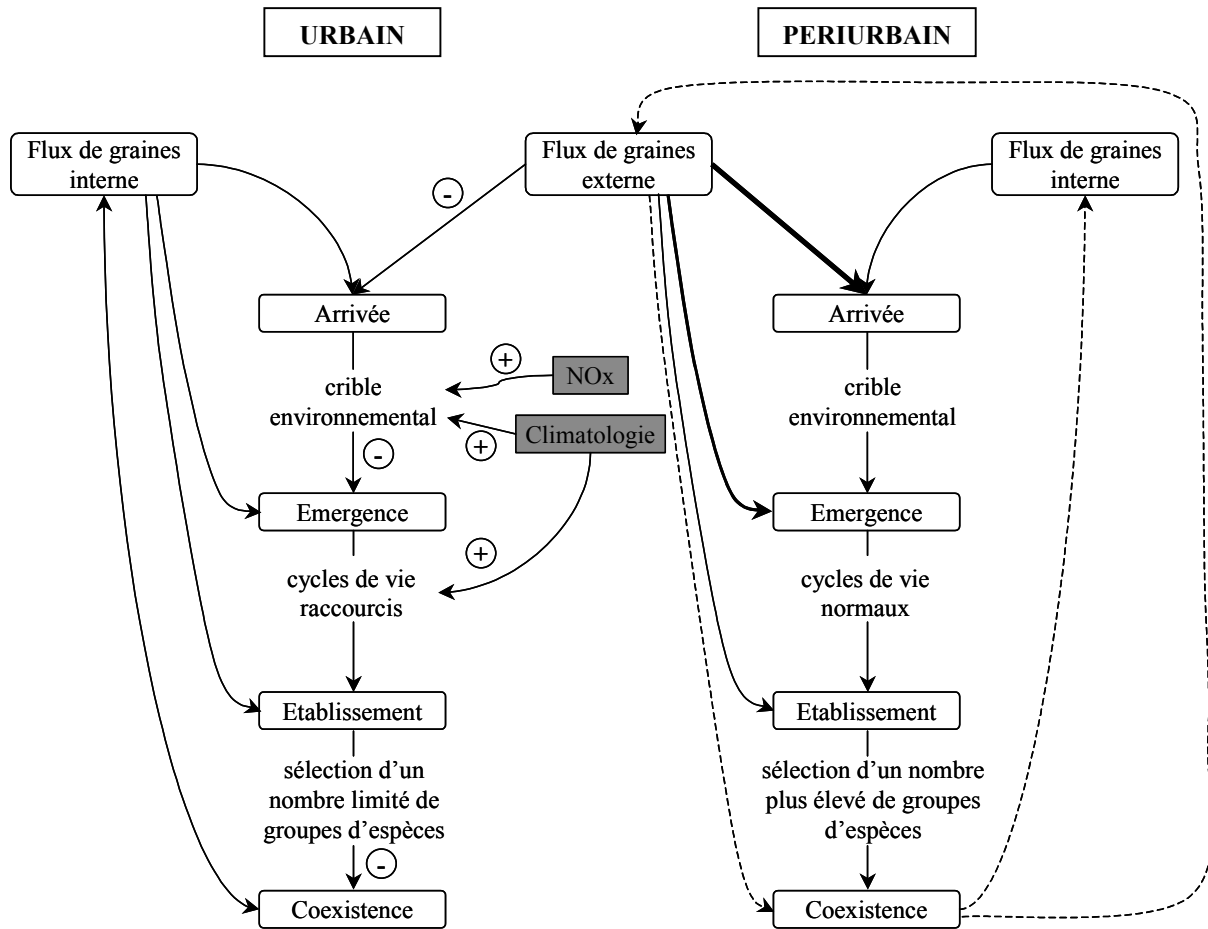


Figure 63 : schéma synthétique de l'influence de l'urbanisation sur les différentes phases de la dynamique de la végétation.

libérés à la fin de chaque saison de végétation et peuvent être préemptés par les graines situées dans la pluie de graines ou ayant été incorporées à la banque de graines les saisons précédentes).

Entre la phase d'arrivée des espèces sur le site et l'émergence des germinations, l'urbanisation semble agir comme un crible environnemental sur les capacités de germination de espèces, de par la forte teneur en oxyde d'azotes et l'augmentation de chaleur à l'intérieur de la ville.

L'établissement des espèces est la phase durant laquelle les espèces développent la capacité à produire des descendants viables (Westermann & Kowarik, 2006) durant laquelle l'urbanisation va à nouveau agir comme crible environnemental, et ce en favorisant des espèces à cycle de vie plutôt court (rudérales pour la plupart). L'augmentation de température induite par la structure même de la ville va également agir sur les espèces en raccourcissant leur cycle de vie (obs. pers., données non montrées).

Lors de la phase plus stable (appelée phase de coexistence dans la figure 63), l'urbanisation a favorisé un nombre limité de groupes de réponse, conduisant à une perte de richesse spécifique du flux de graines. De plus, la ville n'offre que peu d'opportunités d'installation pour ces espèces, en dehors de la station où elle ont été comptabilisées. De la cadre de cette thèse, l'ensemble de ces facteurs a conduit à un début d'invasion des placettes urbaines par *Conyza canadensis*.

3. CRITIQUES ET PERSPECTIVES.

A Critiques.

L'approche utilisée dans ce travail a amené à considérer la ville comme un emboîtement de cercles concentriques, subissant des degrés d'urbanisation croissants. Ces cercles concentriques correspondent souvent à des unités historiques de développement de la ville, du moins pour les parties les plus anciennes de la ville (Dana *et al.*, 2002). Il est néanmoins important de garder à l'esprit que la plupart des villes ne sont pas de simples cercles, puisque un nombre important de cités subit un phénomène de périurbanisation (mitage de la matrice agricole par l'installation de zones résidentielles en dehors du périmètre de la ville) (Alberti *et al.*, 2001). Néanmoins, cette approche reste validée par les données d'occupation du sol, qui confirment l'existence de degrés d'urbanisation croissants du périurbain vers l'urbain. De plus, Kühn *et al.* (2004) mettent en évidence l'existence de 3 groupes de réponse grossiers de végétation qui correspondent plus ou moins aux niveaux d'urbanisation utilisés lors de l'approche concentrique de la ville.

Tableau 26 : regroupement des espèces en fonction de leur réponse à l'urbanisation et de leur position sur le gradient (d'après Kühn *et al.*, 2004)

| Type d'espèce | Réponse à l'urbanisation | Conséquence écologique | Niveau de plus forte occurrence de l'espèce |
|-----------------------|--------------------------|-----------------------------------|---|
| Urbanophobes | Evitement | Disparition de l'espèce | Périurbain |
| Urbanophiles modérées | Adaptation | | Suburbain |
| Urbanophiles | Exploitation | Inféodement de l'espèce au milieu | Urbain |

Enfin, une difficulté subsiste lors de cette approche pour intégrer la réponse des communautés végétales dans le milieu suburbain. En effet, cette partie du gradient présente à la fois des caractéristiques du milieu urbain (îlot de chaleur urbain, pollution atmosphérique, éclairage public permanent) et du périurbain (potentialités d'importation d'espèces depuis l'extérieur plus importantes, possibilité d'échapper à l'îlot de chaleur urbain et à la pollution en fonction des vents). La position de cette zone, entre l'urbain et le périurbain peut conduire à la nécessité de la considérer comme un écotone.

B. Perspectives.

Pour affiner la connaissance du fonctionnement des écosystèmes situés dans une zone urbanisée, mais également pour appréhender les relations existantes entre les écosystèmes de la zone urbaine, des approches complémentaires à des échelles différentes semblent indispensables.

Ainsi, à l'échelle de l'espèce, l'étude des réponses plastiques d'espèces cibles aux facteurs climatiques (fortement modifiés en zone urbaine) pourrait être particulièrement intéressante. Des expérimentations prématurément stoppées ont permis de différencier, à première vue, deux réponses différentes des individus : un groupe d'espèces augmente fortement sa croissance (vitesse et taille) en réponse à l'urbanisation, alors que le deuxième groupe (contenant moins d'espèces) a plutôt tendance à ralentir sa croissance.

Cette approche pourrait être envisagée *in natura* mais également grâce à des expérimentations en conditions contrôlées.

A une échelle plus large, l'influence du paysage environnant sur la structure de la végétation pourrait être envisagée en recherchant des corrélations entre l'usage des terres (occupation actuelle du sol mais également changement d'usage des sols intervenus depuis la deuxième moitié du 20^{ème} siècle) et la végétation existante.

De plus, une connaissance plus fine de la structure verticale de la ville et de la microclimatologie permettrait d'apporter des renseignements précieux sur la dispersion des espèces entre l'urbain et le périurbain. En effet, si le périurbain est plutôt perçu comme une source d'espèces indigènes, l'urbain peut être considéré comme une multitude de puits (taches de végétation dispersées dans la ville). Une connaissance plus précise des dispersions longues distances entre le périurbain et l'urbain permettrait d'apporter des informations importantes en terme de gestion des espaces semi-naturels situés dans la ville. Comme les dispersions longue distance sont très difficiles à mesurer, une approche au niveau des populations végétales

pourrait être envisagée. Cette approche permettrait également de connaître l'influence de l'isolement des tâches de végétation urbaines sur la structure génétique des populations.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

- Aber, J., McDowell, W., Nadelhoffer, K., Magill, A., Berntson, G., Kamakea, M., McNulty, S., Currie, W., Rustad, L. & Fernandez, I. 1998. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Bioscience*. **48** : 921-934.
- Abril, A., Caucás, V. & Bucher, E.H. 2001. Reliability of the in-situ incubation methods used to assess nitrogen mineralization: a microbiological perspective. *Applied Soil Ecology*. **17** : 125-130.
- Aguejedad, R., 2003. Etude d'indicateur de la structure paysagère en milieu urbain et péri-urbain par télédétection : application le long d'un gradient ville-campagne sur l'agglomération rennaise. DEA ESTEA. Rennes 2. 81 p.
- Alberti, M., Botsford, E. & Cohen, A. 2001. Quantifying the urban gradient: linking urban planning and ecology. In Marzluf, J.M., Bowman, R. & Donnelly, R. (eds) *Avian ecology in an urbanizing world*. Kluwer Academic Publishers, Norwell, MA. pp 68-85.
- Amiaud, B. & Touzard, B., 2004. The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in old embanked marshlands of Western France. *Flora*. **199** : 25-35
- Arnesto, J.J. & Pickett, S.T.A. 1985. Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. *Ecology*. **66** : 230-240.
- Bakker, J.P. 1989. *Nature management by grazing and cutting. On the ecological significance of grazing and cutting regimes applied to restore species-rich grassland communities in the Netherlands*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherland. 416 p.
- Bakker, J. P., Bakker, E. S., Rosén, E., Verweij, G. L. & Bekker, R. M., 1996a. Soil seed bank composition along a gradient from dry alvar grassland to *Juniperus* shrubland. *Journal of Vegetation Science*. **7**. 165-176
- Bakker, J. P. & Berendse, F., 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology and Evolution*. **14**. 63-68
- Bakker, J.P., Bos, A.F., Hoogveld, J. & Muller, H.J. 1991. The role of the seed bank in restoration management of semi-natural grassland. In Ravera, O. (ed.) *Terrestrial and aquatic ecosystems; perturbation and recovery*. Ellis Horwood Limited, New York. pp. 449-455.
- Bakker, J. P., Poschlod, P., Strykstra, R. J., Bekker, R. M. & Thompson, K., 1996b. Seed banks and seed dispersal : important topics in restoration ecology. *Acta Bot. Neerl.* **45** : 461-490
- Bischoff, A., 2002. Dispersal and establishment of floodplain grassland species as limiting factors in restoration. *Biological Conservation*. **104** : 25-33
- Blattner, F. & Kadereit, J.W. 1991. Patterns of seed dispersal in two species of *Papaver* L. under near natural conditions. *Flora*. **185** : 55-64.
- Blondel, J., 2003. Guilds or functional groups: does it matter ? *Oikos*. **100** : 223-231
- Bouwmeester, H.J., Derks, L., Keizer, J.J. & Karssen, C.M. .1994. Effects of endogenous nitrate content of *Sisymbrium officinale* seeds on germination and dormancy. *Acta Botanica Neerlandica* **12** : 39-50.

- Bullock, J. M. & Clarke, R. T., 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia*. **124**. 506-521
- Callaghan, T.V. & Jonasson, S. 1995 Arctic terrestrial ecosystems and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A*, **352** : 259-276.
- Celesti Grapow, L. and Blasi, C., 1998. A comparison of the urban flora of different phytoclimatic regions in Italy. *Global Ecology and Biogeography Letters*. **7**. 367-378
- Chaillou, S., Morot-Gaudry, J.F., Salsac, L., Lesaint, C. & Jolivet, E. 1986. Compared effects of NO₃⁻ or NH₄⁺ on growth and metabolism of French bean. *Physiol. Veg.* **24** : 679-687.
- Chang, C.-H. & Meroney, R. N., 2003. Concentration and flow distributions in urban street canyons: wind tunnel and computational data. *Journal of Wind Engineering and Industrial Aerodynamics*. **91**. 1141-1154
- Chesson, P.L. & Case, T.J. 1986. Overview: nonequilibrium community theories, chance, variability, history, and coexistence. *Community Ecology*. Diamond, J, Case, T.J. (eds). pp. 229-239. Harper & Row, New York.
- Cilliers, S. S. & Bredenkamp, G. J., 2000. Vegetation on road verges on an urbanisation gradient in Potchefstroom, South Africa. *Landscape and Urban Planning*. **46**. 217-239
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. **199** : 1302-1310
- Connell, J. H. & Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *American Naturalist*. **111** : 1119-1144.
- Cummins, K. W. 1974. Structure and functions of stream ecosystems. *Bioscience*. **24**: 631-641.
- Dana, E. D., Vivas, S. & Mota, J. F., 2002. Urban vegetation of Almeria City - a contribution to urban ecology in Spain. *Landscape and Urban Planning*. **59**. 203-216
- DeCandido, R., 2004. Recent changes in plant species diversity in urban Pelham Bay Park, 1947-1998. *Biological Conservation*. **120**. 129-136
- DeKeersmaeker, L., Martens, L., Verheyen, K., Hermy, M., De Schrijver, A. & Lust, N., 2004. Impact of soil fertility and insolation on diversity of herbaceous woodland species colonizing afforestations in Muizen forest (Belgium). *Forest Ecology and Management*. **188**. 291-304
- de la Flor, F. S. & Dominguez, S. A., 2004. Modelling microclimate in urban environments and assessing its influence on the performance of surrounding buildings. *Energy and Buildings*. **36**. 403-413
- Diaz, S. & Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*. **8** : 463-474.
- Dupré, C. & Ehrlén, J., 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology*. **90**: 796-805
- Ecke, F. & Rydin, H., 2000. Succession on a land uplift coast in relation to plant strategy theory. *Ann. Bot. Fennici*. **37**. 163-171

- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R. Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D. 1991. Zeigewerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, **18**:1-248
- Eriksson, O. & Jakobsson, A., 1999. Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary Ecology*. **13**. 411-423
- Feldman, S.R. & Lewis, J.P. 1990. Output and dispersal of propagules of *Carduus acanthoides* L. *Weed Research*. **30** : 161-169.
- Fenger, J., 1999. Urban air quality. *Atmospheric Environment*. **33**. 4877-4900
- Fitter A. & Hay R. 1987. *Environmental Physiology of Plants*. Academic Press, London.
- Freeman, C., 1999. Development of a simple method for site survey and assessment in urban areas. *Landscape and Urban Planning*. **44**. 1-11
- Freeman, C. & Buck, O., 2003. Development of an urban ecological mapping methodology for urban areas in New Zealand. *Landscape and Urban Planning*. **63**. 161-173
- Fynn, R. W. S., Morris, C. D. & Kirkman, K. P., 2005. Plant strategies and trait trade-offs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. *Journal of Ecology*. **93**. 384-394
- Gadgil, M. 1971. Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology*. **52** : 253-261.
- Gauch, H.G.Jr. 1981. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gause, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Haffner, New York.
- Gerritsen, J. & Greening, H. S., 1989. Marsh seed banks of the Okefenokee swamp: effects of hydrologic regime and nutrients. *Ecology*. **70**. 750-763
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of Torrey Botanical Club*. **53** : 1:20.
- Godefroid, S., 2001. Temporal analysis of the Brussels flora as indicator for changing environmental quality. *Landscape and Urban Planning*. **52**. 203-224
- Godefroid, S. & Koedam, N., 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
- Golluscio, R. A., Oesterheld, M. & Aguiar, M. R., 2005. Relationship between phenology and life form: a test with 25 Patagonian species. *Ecography*. **28**. 273-282
- Greene, D. F. & Johnson, E. A., 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology*. **70**. 339-347
- Greene, D. F. & Johnson, E. A., 1996. Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology*. **77**: 595-609
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*. **111** : 1169-1194.

- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation process*. John Wiley & Sons. Chichester.
- Grime, J.P. 1987. Dominant and subordinate components of plant communities: implications for succession, stability and diversity. In: Gray, A.J., Crawley, M.J. & Edwards, P.J. (eds) *Colonization succession and stability*. Blackwell Sci. Publ., Oxford. pp. 413-428.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. 1988. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. Unwin Hyman Ltd., London. 741 p.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*. **52** : 107-145.
- Grubb, P.J.. 1987. Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants and fungi. In: Gray, A.J., Crawley, M.J. & Edwards, P.J. (eds) *Colonization succession and stability*. Blackwell Sci. Publ., Oxford. pp. 81-102.
- Hardesty, B. D. & Parker, V. T., 2002. Community seed rain patterns and a comparison to adult community structure in a West African tropical forest. *Plant Ecology*. **164**. 49-64
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London, New York. 892 p.
- Herben, T., Krahulec, F., Hadincova, V. & Kovartoova, M.. 1993. Small-scale dynamics of plant species in a grassland community over six years. *Journal of Vegetation Science*. **4** : 171-178.
- Hill, M.O., Mountford, J.O., Roy, D.B., Bunce, R.G.H. 1999. *Ellenberg's indicator values for British plants*. ECOFACT, vol. 2 Technical Annex. London : Department of Environment, Transport and the Regions. 46p.
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P. & Thompson, K. (1999) Allocating C–S–R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* **85**, 282–296.
- Howes, H.F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **13** : 201-228
- Hutchinson, G.E. 1959. Hommage to Santa Rosalia, or Why are there so many kind of animals? *American Naturalist*. **93** : 145-159.
- Huston. M. A. 1979. A general hypothesis of diversity. *American Naturalist*. **113** : 81-101.
- Huston, M. A. 1994. *Biological diversity*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- INSEE, 2005. Tableaux de l'économie française. Edition 2005-2006. 208 pp.
- Jamieson, N., Barraclough, D., Unkovich, M. & Monaghan, R., 1998. Soil N dynamics in a natural calcareous grassland under a changing climate. *Biol. Fertil. Soils*. **27**. 267-273
- Jefferson, R.G. & Usher, M.B. 1989. Seed rain dynamics in disused chalk quarries in the Yorkshire Wolds, England, with special reference to nature conservation. *Biological Conservation*. **47** : 123-136.
- Johnstone, I.M. 1986. Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biological Review*. **61** : 369-394.

- Jutila, H. M., 2003. Germination in Baltic coastal wetland meadows: similarities and between vegetation and seed bank. *Plant Ecology*. **166**. 275-293
- Kalamees, R. & Zobel, M., 1998. Soil seed bank composition in different successional stages of a species rich wooded meadow in Laelatu, western Estonia. *Acta Oecologica*. **19**. 175-180
- Keeney, D.R. & Nelson, D.W. 1982. Nitrogen-organic forms. In Page, A.K., Miller, R.H. & Keeney, D.R. (eds) *Methods for soil analysis. Part 2*. ASA and SSSA, Madison. pp. 831-871.
- Kennedy, F. & Pitman, R., 2004. Factors affecting the nitrogen status of soils and ground flora in Beech woodlands. *Forest Ecology and Management*. **198**. 1-14
- Kent, M., Stevens, R. A. & Zhang, L., 1999. Urban plant ecology patterns and processes: a case study of the flora of the City of Plymouth, Devon, U.K. *Journal of Biogeography*. **26**. 1281-1298
- Klimes, L. 1999. Plant mobility in a species-rich grassland. *Journal of Vegetation Science*. **10** : 209-218.
- Kopacek, J., Prochazkova, L. & Hejzlar, J., 1997. Trends and seasonal patterns of bulk deposition of nutrients in the Czech Republic. *Atmospheric Environment*. **31**. 797-808
- Kostel-Hughes, F., Young, T. P. & McDonnell, M. J., 1998. The soil seed bank and its relationship to the aboveground vegetation in deciduous forest in New York City. *Urban Ecosystems*. **2**. 43-59
- Kowarik, I., 1995. On the role of alien species in urban flora and vegetation. In Pysek, P., Prach, K., Rejmánek, M. & Wade, P.M. (eds.): *Plant invasions - general aspects and special problems*, SPB Academic Publishing, Amsterdam. pp. 85-103.
- Kühn, I., Durka, W. & Klotz, S., 2004. BioFlor-a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions*. **10**: 363-365
- Lasa, B., Frechilla, S., Lamsfus, C. & Aparicio-Tejo, P. M., 2001. The sensitivity to ammonium nutrition is related to nitrogen accumulation. *Scientia Horticulturae*. **91**. 143-152
- Lavorel, S., Debussche, M., Lebreton, J.D. & Lepart, J. 1993. Seasonal patterns in the seed bank of Mediterranean old-fields. *Oikos*. **67** : 114-128.
- 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.
- Lavorel, S., Rochette, C. & Lebreton, J.D. 1999. Functional groups of response to disturbance in Mediterranean old-fields. *Oikos*. **84** : 480-498
- Lavorel, S., Touzard, B., Lebreton, J.D. & Clement, B. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecologica*. **19** : 227-240.
- Lawes, J.B., Gilbert, J.H. & Masters, M.T. 1882. Agricultural, botanical and chemical results of experiments on the mixed herbage of permanent meadow, conducted for more than twenty years in succession on the same land. Part II. The botanical results. *Phil. Trans. Roy. Soc. B*. **173** : 1181-1413.
- Legendre, P. and Gallagher, E. D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*. **129**. 271-280

- Lepart, J. & Escarre, J. 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.* **14** : 133-178.
- Levin, S.A. 1974. Dispersion and population interactions. *The American Naturalist.* **108** : 207-228.
- Liu, G.H., Zhou, J., Li, W. & Cheng, Y. 2005. The seed bank in a subtropical freshwater marsh: implications for wetland restoration. *Aquatic Botany.* **81** : 1-11.
- Lokta, A.J. 1925. *Elements of physical biology.* Williams & Williams, Baltimore
- Longley, I. D., Gallagher, M. W., Dorsey, J. R., Flynn, M. & Barlow, J. F., 2004. Short-term measurements of airflow and turbulence in two street canyon in Manchester. *Atmospheric Environment.* **38.** 69-79
- Lovett, G. M., Traynor, M. M., Pouyat, R., Carreiro, M. M., Zhu, W.-X. & Baxter, J. W., 2000. Atmospheric deposition to oak forests along an urban-rural gradient. *Environmental Science & Technology.* **34.** 4294-4300
- Lovett Doust, L., 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). *Journal of Ecology.* **69:** 743-755
- Luzuriaga, A. L., Escudero, A., Olano, J. M. & Loidi, J., 2005. Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance. *Acta Oecologica.* **27:** 57-66
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology.* Harper & Row, New York, USA.
- Malanson, G. P. & Armstrong, M. P., 1996. Dispersal probability and forest diversity in a fragmented landscape. *Ecological Modelling.* **87.** 91-102
- Maurer, U., Peschel, T. & Schmitz, S., 2000. The flora of selected urban land-use types in Berlin and Postdam with regard to nature conservation in cities. *Landscape and Urban Planning.* **46.** 209-215
- McDonald, A. W., Bakker, J. P. & Vegelin, K., 1996. Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows. *Journal of Vegetation Science.* **7.** 157-164
- McDonnell, M. J. and Pickett, S. T. A., 1990. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology.* **71.** 1232-1237
- 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
- McIntyre, S., Lavorel, S. & Tremont, R. M., 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology.* **83:** 31-44
- McKinney, M. L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation.* **127.** 247-260
- Mellilo, J.M., Prentice, I.C., Farquhar, G.D., Shulze, E.D. & Sala, O.E. 1995. Terrestrial Biotic responses to environmental change and feedbacks to climate. In Houghton, JT *et al* (eds) *Climate Change 1995: the Science of Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge. pp. 445-482.

- Milberg, P. 1995. Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos*. **72** : 3-13.
- Mimet, A. 2005. *L'îlot de chaleur urbain et le déclenchement précoce des stades phénologiques des végétaux sur la ville de Rennes : le cas du platane (Platanus acerifolia) et du cerisier (Prunus cerasus)*. Master 2 Recherche BES, Université de Rennes I. 23 p.
- Moorhead, D.L. & Reynolds, J.F. 1993. Effects of climate change in decomposition in arctic tussock tundra: a modeling synthesis. *Arctic and Alpine Research*. **25** : 403-412.
- Mitchell, R.J., Marrs, R. & Auld, M. - 1998. A comparative study of the seedbanks of heathland and successional habitats in Dorset, Southern England. *Journal of Ecology*. **86** : 588-596.
- Nathan, R., Katul, G. G., Horn, H. S., Thomas, S. M., Oren, R., Avissar, R., Pacala, S. W. and Levin, S. A., 2002. Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*. **418**. 409-413
- Nathan, R. and Muller-Landau, H. C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*. **15**. 278-285
- Niemelä, J., 1999. Ecology and urban planning. *Biodiversity and Conservation*. **8**. 119-131
- Noble, I. R. & Slayter, R. O., 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*. **43**: 5-21
- OECD, 2002. Organisation for Environmental Cooperation and Development Environmental Data Compendium, pp. 14-22.
- Oke, T. R. 1987. *Boundary layer climates*. 2nd ed., Methuen, N.Y.
- Ozinga, W. A., Bekker, R. M., Schaminée, J. H. J. & van Groenendael, J. M., 2004. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology*. **92**: 767-777
- Ozinga, W. A., Hennekens, S. M., Schaminée, J. H. J., Bekker, R. M., Prinzing, A., Bonn, S., Poschlod, P., Tackenberg, O., Thompson, K., Bakker, J. P. & Groenendael van, J., 2005a. Assessing the relative importance of dispersal in plant communities using an ecoinformatics approach. *Folia Geobotanica*. **40**. 53-67
- Ozinga, W. A., Schaminée, J. H. J., Bekker, R. M., Bonn, S., Poschlod, P., Tackenberg, O., Bakker, J. & Groenendael van, J., 2005b. Predictability of plant species composition from environmental conditions is constrained by dispersal limitation. *Oikos*. **108**: 555-561
- Park, S.-K., Kim, S.-D. & Lee, H., 2004. Dispersion characteristics of vehicle emission in an urban street canyon. *Science of the Total Environment*. **323**. 263-271
- Peco, B., de Pablos, I., Traba, J. & Levassor, C., 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. *Basic and Applied Ecology*. **6**: 175-183
- Peco, B., Ortega, M. & Levassor, C. 1998. Similarity between seed bank and vegetation in mediterranean grassland: a predictive model. *Journal of Vegetation Science*. **9** : 815-828.
- Pellissier, V., Gallet, S. & Rozé, F., 2004. Comparison of the vegetation and seed bank on hedge banks of different ages in Brittany, France. *Environmental Management*. **34**. 52-61

- Peterjohn, W.T., Foster, C.J., Christ, M.J. & Adams, M.B. 1999. Patterns of nitrogen availability within a forested watershed exhibiting symptoms of nitrogen saturation. *Forest Ecology Management*. **119** : 247-257.
- Pickett, S. T. A., Burch Jr, W. R., Dalton, S. E., Foresman, T. W., Grove, J. M. & Rowntree, R., 1997. A conceptual framework for the study of human ecosystems in urban areas. *Urban Ecosystems*. **1**. 185-199
- Pickett, S.T.A., White, P.S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, USA. 472 p.
- Pielaa, A., Lewis, M. A., Lele, S. & de-Camino-Beck, T. 2006. Sequential sampling designs for catching the tail of dispersal kernels. *Ecological Modelling*. **190** : 205-222.
- Poschlod, P. & Jackel, A.K. 1993. Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen. I. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporengens und der Diasporenbank auf zwei Kalkmagerrasenstandorten der Schwäbischen Alb. *Flora*. **188** : 49-71.
- Poudevigne, I., Van Rooij, S., Morin, P. & Alard, D., 1997. Dynamics of rural landscapes and their main driving factors: a case study in the Seine valley, Normandy, France. *Landscape and Urban Planning*. **38**. 93-103
- Pouyat, R. M. & Carreiro, M. M., 2003. Controls on mass loss and nitrogen dynamics of oak leaf litter along a urban-rural use gradient. *Oecologia*. **135**. 288-298
- Pouyat, R., Groffman, P., Yesilonis, I. & Hernandez, L., 2002. Soil carbon pools and fluxes in urban ecosystems. *Environmental Pollution*. **116**. 107-118
- Pouyat, R., McDonnell, M. J. & Pickett, S. T. A., 1997. Litter decomposition and nitrogen mineralization in oak stands along an urban-rural land use gradient. *Urban Ecosystems*. **1** : 117-131
- Pouyat, R. & Turechek, W. W., 2001. Short- and long-term effects of site factors on net N-mineralization and nitrification rates along an urban-rural gradient. *Urban Ecosystems*. **5**. 159-178
- Rabinowitz, D. & Rapp, J.K. 1980. Seed rain in a north American tall grass prairie. *Journal of Applied Ecology*. **17** : 797-802.
- Rae, D. A., Armbruster, W. S., Edwards, M. E. & Svengard-Barre, M., 2006. Influence of microclimate and species interactions on the composition of plant and invertebrate communities in alpine northern Norway. *Acta Oecologica*. **29** : 266-282
- Raison RJ, Connell MJ & Khanna PK. 1987. Methodology for studying fluxes of soil mineral-N *in situ*. *Soil Biology and Biochemistry* **29** : 1557-1563.
- Raunkjær, C.C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford University Press. 632 p.
- Rew, L. J., Froud-Williams, R. J. and Boatman, N. D., 1996. Dispersal of *Bromus sterilis* and *Anthriscus sylvestris* seed within arable field margin. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. **56**. 107-114

- Rossignol, N., Bonis, A. & Bouzillé, J.-B. Consequences of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland. *Applied Soil Ecology*. **31** : 62-72.
- Rozé, F. 1986. *Le cycle de l'azote dans les landes bretonnes*. Thèse d'Etat en Sciences Naturelles, spécialité Ecologie. Université Rennes 1. 292 p.
- Sale, P.F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *The American Naturalist*. **111** : 337-359.
- Saliou, P., 2000. *Analyses phytoécologique et fonctionnelle du bocage breton en vue de sa restauration ou récréation*. Thèse de 3ème cycle. Université Rennes 1. 313 p.
- Schmidha, A. & Ellner, S. 1984. Coexistence of species with similar niches. *Vegetatio*. **58** : 29-55
- Sheldon, J.C. & Burrows, F.M. 1973. The dispersal effectiveness of achene-papuss units of selected Compositae in steady winds with convection. *New Phytologist*. **72** : 665-675.
- Silvertown, J., 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*. **19**. 605-611
- Smart, S. M., Bunce, R. G. H., Marrs, R. H., 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 traits representation. *Biological Conservation*. **124**. 355-371
- Smith, R. S., Shiel, R. S., Millward, D., Corkhill, P. & Sanderson, R. A., 2002. Soil seed banks and the effects of meadow management on vegetation change in a 10-year meadow field trial. *Journal of Applied Ecology*. **39**. 279-293
- Song, I.-J., Hong, S.-K., Kim, H.-O., Byun, B. & Gin, Y., 2005. The pattern of landscape patches and invasion of naturalized plants in developed areas of urban Seoul. *Landscape and Urban Planning*. **70**. 205-219
- 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
- Soons, M. B. & Ozinga, W. A., 2005. How important is long-distance seed dispersal for the regional survival of plant species? *Diversity and Distributions*. **11**. 162-172
- Sorensen, I. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant society based on similarity of species content. *K. Danske. Vidensk. Selsk.* **5** : 1-34.
- Sprent, J. I., 1987. *The ecology of nitrogen cycle*. Cambridge University Press. 151 p.
- Symonides, E., 1986. Seed bank in old-field successional ecosystems. *Ekologia Polska*. **34**. 3-29
- Takahashi, M., Higaki, A., Nohno, M., Kamada, M., Okamura, Y., Matsui, K., Kitani, S. & Morikawa, H., 2005. Differential assimilation of nitrogen dioxide by 70 taxa of roadside trees at an urban pollution level. *Chemosphere*. **61** : 633-639
- Ter Braak, C. J. F., 1986. Canonical correspondance analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*. **67**: 1167-1179

- ter Heerdt, G. N. J., Verweij, G. L., Bekker, R. M. & Bakker, J. P., 1996. An improved method for seed-bank analysis : seedling emergence after removing soil by sieving. *Functional Ecology*. **10**. 144-151
- Thompson, K. 1978. The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography*. **5** : 424-430.
- Thompson, K., Bakker, J.P. & Bekker, R.M. 1997. *Soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 276 p.
- Thompson, K., Band, S. R. & Hodgson, G., 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*. **7**. 236-241
- Thompson, K. & Grime, J. P., 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*. **67**. 893-922
- Tilman, D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*. **58** : 3-15.
- Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*. **75**: 2-16
- Tilman, D., 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*. **78**: 81-92
- Touzard, B., 1999. *Dynamique de la diversité végétale en milieu herbacé humide après abandon des pratiques culturales*. Thèse de 3ème cycle. Université de Rennes 1. 292 p.
- Touzard, B., Amiaud, B., Langlois, E., Lemaufiel, S. & Clément, B., 2002. The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in an eutrophic alluvial wetland of Western France. *Flora*. **197**. 175-185
- Tracy, B.F. & Frank, D.A. 1998. Herbivore influence on soil microbial biomass and nitrogen mineralization in a northern grassland ecosystem: Yellowstone National Park. *Oecologia*. **114** : 556-562.
- 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
- Tscherko, D., Kandeler, E. & Jones, T. H., 2001. Effect of temperature on below-ground N-dynamics in a weedy model ecosystem at ambient and elevated atmospheric CO₂ levels. *Soil Biology & Biochemistry*. **33**. 491-501
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M. & Webb, D.A. - 1964-1980. *Flora Europaea*. Press C.U., Cambridge, London, New York, Melbourne. 5 vol., 464, 455, 370, 505 & 452 p.
- United Nation Population Division, 2004. World urbanization prospects. U.N. Department of Economic and Social Affairs, New York, USA. 336 p.
- Urbanska, K. M. and Fattorini, M., 2000. Seed rain in high-altitude restoration plots in Switzerland. *Restoration Ecology*. **8**. 74-79

- Valbuena, L. & Trabaud, L., 2001. Contribution of the soil seed bank to post-fire recovery of a heathland. *Plant Ecology*. **152**. 175-183
- van der Maarel, E. & Sykes, M.T. 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science*. **4** : 179-188.
- van der Pilj, L., 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 214 p.
- van der Valk, A.G. 1986. The impact of litter and annual plants on recruitment from the seed bank of a lacustrine wetland. *Aquatic Botany*. **24** : 13-26.
- Venterea, R., Groffman, P., Verchot, L., Magill, A. & Aber, J. 2004. Gross nitrogen process rates in temperate forest soils exhibiting symptoms of nitrogen saturation. *Forest Ecology Management*. **196** : 129-142
- Verkaar, H.J., Schenkeveld, A.J. & Van de Klashort, M.P. 1983. The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: dispersal of seeds. *New Phytologist*. **95** : 335-344.
- Voogt, J. A. & Oke, T. R., 2003. Thermal remote sensing of urban climates. *Remote Sensing of Environment*. **86**. 370-384
- Wagner, R.H. 1965. The annual seed rain of adventive herbs in a radiation damage forest. *Canadian journal of Botany*. **53** : 810-813.
- Walbridge, M.R. 1997. Urban ecosystems. *Urban ecosystems*. **1** : 1-2.
- Walter, H. 1979. *Vegetation of the earth and ecological systems of the geobiosphere*. Springer Verlag, New-York, USA. 274 p.
- Wamelink, G. W. W., van Dobben, H. F. & van der Eerden, L. J. M., 1998. Experimental calibration of Ellenberg's indicator value for nitrogen. *Environmental Pollution*. **102**. 371-375
- Wang, B. C. and Smith, T. B., 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*. **17**. 379-385
- Watkinson, A.R. 1978. The demography of a sand dune annual : *Vulpia fasciculata*. iii. The dispersal of seeds. *Journal of Ecology*. **66** : 483-498.
- Weber, C., 2003. Interaction model application for urban planning. *Landscape and Urban Planning*. **63**. 49-60
- Westermann, J. & Kowarik, I. 2006. Mechanisms of plant establishment in disused railway areas. In Graduitenkoilleg 780/2 "Urban Ecology" (eds) *Shrinking cities: ecological consequences and challenges for urban development*. pp 129-131.
- Williams, N. S. G., McDonnell, M. J. & Seager, E. J., 2005. Factors influencing the loss of an endangered ecosystem in urbanising landscape: a case study of native grassland from Melbourne, Australia. *Landscape and Urban Planning*. **71**. 35-49

- Whitford, V., Ennos, A. R. & Handley, J. F., 2001. "City form and natural process"-indicators for the ecological performance of urban areas and their application to Mirseyside, U.K. *Landscape and Urban Planning*. **57**. 91-103
- Zabinski, C., Wojtowicz, T. & Cole, D. 2000. The effects of recreation disturbance on subalpine seed banks in the Rocky Mountains of Montana. *Canadian Journal of Botany*. **78** : 577-582.
- Zerbe, S., Maurer, U., Schmitz, S. & Sukopp, H., 2003. Biodiversity in Berlin and its potential for nature conservation. *Landscape and Urban Planning*. **3**. 139-148
- Zhu, W.-X. & Carreiro, M. M., 2004a. Variations of soluble organic nitrogen and microbial nitrogen in deciduous forest soils along an urban-rural gradient. *Soil Biology & Biochemistry*. **36**. 279-288
- Zhu, W.-X. & Carreiro, M. M., 2004b. Variations of soluble organic nitrogen and microbial nitrogen in deciduous forest soils along an urban-rural gradient. *Soil Biology & Biochemistry*. **36**. 279-288
- Zhu, W.-X., Dillard, N. D. & Grimm, N. B., 2004. Urban nitrogen biochemistry: status and processes in green retention basins. *Biogeochemistry*. **71**: 177-196
- Zogg, G.P., Zak, D.R., Ringelberg, D.B., MacDonald, N.W., Pregitzer, K.S. & White, D.C. 1997. Compositional and functional shifts in microbial communities due to soil warming. *Soil Sci Soc Am J*. **61** : 475-481

LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX.

LISTE DES FIGURES.

Pages

| | |
|---|----|
| Figure 1 : localisation géographique du site d'étude (commune de Rennes, France, 01°40'46" W - 48°06'53" N) | 21 |
| Figure 2 : plan factoriel 1-2 de l'ACP de classification des sites sur la base du recouvrement des différentes classes. | 22 |
| Figure 3 : localisation des stations d'observation (RB 1 à RB 9) et des stations expérimentales (RS 1, RS 2, RS 3) le long du gradient d'urbanisation. | 23 |
| Figure 4 : localisation des stations de mesures météorologiques le long du gradient d'urbanisation | 24 |
| Figure 5 : précipitations mensuelles par niveau d'urbanisation (moyenne \pm e.s.) | 25 |
| Figure 6 : diagrammes ombrothermiques annuels pour chaque niveau d'urbanisation | 26 |
| Figure 7 : températures minimales (moyenne mensuelle \pm e.s.) au cours de l'année (juillet 2004 à juin 2005) pour chacun des niveau d'urbanisation | 27 |
| Figure 8 : régression de la température minimale annuelle (moyenne \pm e.s.) sur la distance des stations au centre. | 28 |
| Figure 9a : projection des relevés dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°1 | 30 |
| Figure 9b : projection des espèces dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°1 | 30 |
| Figure 10 : quatre types de banque de graines, définis sur la base de la dynamique saisonnière de la pluie de graines et des graines des banques de graines superficielle et profonde (d'après Poschlod & Jackel, 1993, modifié) | 34 |
| Figure 11 a : projection des échantillons de la banque de graines superficielle dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°2 | 41 |
| Figure 11 b : projection des espèces de la banque de graines superficielle dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°2 | 42 |
| Figure 12 b : projection des échantillons de la banque de graines profonde dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°3 | 44 |
| Figure 12 b : projection des espèces de la banque de graines profonde dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°3 | 45 |
| Figure 13 : recouvrement relatif de la végétation (p_i) pour les indices N d'Ellenberg. | 46 |
| Figure 14 : probabilité de présence (p_i) des espèces dans la banque de graines superficielle pour les indices N d'Ellenberg | 46 |
| Figure 15 : abondance relative moyenne (\pm e.s.) des différents types de banque de graines en fonction du niveau d'urbanisation dans la banque de graines superficielle | 48 |
| Figure 16 : abondance relative moyenne (\pm e.s.) des différents types de banque de graines en fonction du niveau d'urbanisation dans la banque de graines profonde. | 49 |
| Figure 17 : stocks d'azote minéral (NH_4^+ , NO_3^-) (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation le 4 avril | 58 |
| Figure 18 : stocks d'azote minéral (NH_4^+ , NO_3^-) (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation le 25 avril | 59 |
| Figure 19 : stocks d'azote minéral (NH_4^+ , NO_3^-) (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation le 17 mai | 59 |
| Figure 20 : stocks d'azote minéral (NH_4^+ , NO_3^-) (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation le 7 juin | 60 |

| | |
|--|-----|
| Figure 21 : quantité de NO_3^- produite par intervalle de 3 semaines (en $\mu\text{g.g sol sec}^{-1}$, moyenne \pm e.s.). | 61 |
| Figure 22 : quantité de NH_4^+ produite par intervalle de 3 semaines (en $\mu\text{g.g sol sec}^{-1}$, moyenne \pm e.s.). | 61 |
| Figure 23 : quantité d'azote minéral total produite par intervalle de 3 semaines (en $\mu\text{g.g sol sec}^{-1}$, moyenne \pm e.s.) | 62 |
| Figure 24 : extrapolations des quantités de NO_3^- déposées par les précipitations entre chaque intervalle de mesure (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation | 66 |
| Figure 25 : extrapolations des quantités de NH_4^+ déposées par les précipitations entre chaque intervalle de mesure (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation | 66 |
| Figure 26 : extrapolations des quantités de NO_2 déposées par les précipitations entre chaque intervalle de mesure (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation | 66 |
| Figure 27 : densité de la pluie de graines (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation. | 75 |
| Figure 28 : densité de graines piégées sur les pièges adhésifs (moyenne \pm e.s.) des stations Périurbaines en fonction de la date et de l'orientation | 77 |
| Figure 29 : densité de graines piégées sur les pièges adhésifs (moyenne \pm e.s.) des stations Suburbaines en fonction de la date et de l'orientation | 78 |
| Figure 30 : densité de graines piégées sur les pièges adhésifs (moyenne \pm e.s.) des stations Urbaines en fonction de la date et de l'orientation | 78 |
| Figure 31 : richesse spécifique (moyenne \pm e.s.) de la pluie de graines totale, en fonction du niveau d'urbanisation | 79 |
| Figure 32 : richesse spécifique totale du flux aérien de graines des stations Urbaines en fonction de la date | 79 |
| Figure 33 : richesse spécifique totale du flux aérien de graines des stations Suburbaines en fonction de la date | 80 |
| Figure 34 : richesse spécifique totale du flux aérien de graines des stations Périurbaines en fonction de la date | 80 |
| Figure 35 : nombre total de graines capturées, par espèce (espèces les plus piégées), en fonction du niveau d'urbanisation | 80 |
| Figure 36 : nombre total de graines capturées, par espèce (espèces moyennement piégées), en fonction du niveau d'urbanisation | 81 |
| Figure 37 : nombre total de graines capturées, par espèce (espèces les moins piégées), en fonction du niveau d'urbanisation. | 81 |
| Figure 38 a : projection des espèces piégées dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°4 | 82 |
| Figure 38 b : projection des pièges à graines dans le plan factoriel des axes 1 et 2 de l'ACP n°4 | 83 |
| Figure 39 : similarité (indice de Sorensen moyen \pm e.s.) entre la pluie de graines et la végétation des prairies des différents niveaux d'urbanisation (des lettres différentes indiquent des différences significatives à $p < 0,05$) | 84 |
| Figure 40 : similarité (indice de Sorensen moyen \pm e.s.) entre la pluie de graines et la végétation des lisières des différents niveaux d'urbanisation (des lettres différentes indiquent des différences significatives à $p < 0,05$) | 84 |
| Figure 41 : schéma du dispositif expérimental (en gris : suppression de l'ensemble de la banque de graines de 0 à 20 cm ; hachuré : suppression de la banque de graines de 0 à 5 cm) | 95 |
| Figure 42 : résumé de la méthode de détermination des groupes fonctionnels de réponse (Var. Env : niveau d'urbanisation et de stérilisation) | 100 |

| | |
|---|-----|
| Figure 43 : taux de recouvrement (moyenne \pm e.s.) de la végétation en juillet 2004 (Stéri1 : placette stérilisée de 0 à 5 cm ; Stéri2 : placette stérilisée de 0 à 20 cm) | 101 |
| Figure 44 : taux de recouvrement (moyenne \pm e.s.) de la végétation en octobre 2004 (Stéri1 : placette stérilisée de 0 à 5 cm ; Stéri2 : placette stérilisée de 0 à 20 cm) | 102 |
| Figure 45 : taux de recouvrement (moyenne \pm e.s.) de la végétation en juillet 2005 (Steri1 : placette stérilisée de 0 à 5 cm ; Steri2 : placette stérilisée de 0 à 20 cm) | 102 |
| Figure 46 : richesse spécifique S (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation et des modalités de stérilisation des placettes à l'étape de colonisation. | 104 |
| Figure 47 : diversité spécifique H' (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation et des modalités de stérilisation des placettes à l'étape de colonisation. | 104 |
| Figure 48 : richesse spécifique S (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation et des modalités de stérilisation des placettes à la première étape de la succession | 104 |
| Figure 49 : diversité spécifique H' (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation et des modalités de stérilisation des placettes à la première étape de la succession | 104 |
| Figure 50 : richesse spécifique S (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation et des modalités de stérilisation des placettes à la deuxième étape de la succession | 105 |
| Figure 51 : diversité spécifique H' (moyenne \pm e.s.) en fonction du niveau d'urbanisation et des modalités de stérilisation des placettes à la deuxième étape de la succession | 105 |
| Figure 52 : représentation graphique de la TWINSpan n°1 sur la matrice traits morphologiques-espèces (TFM : type fonctionnel morphologique, définis dans le texte) | 106 |
| Figure 53a : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la DCA n°1 (sur la matrice traits morphologiques - espèces). | 107 |
| Figure 53b : projection des traits dans le plan factoriel 1-2 de la DCA n°1 (sur la matrice traits morphologiques - espèces) | 107 |
| Figure 54 : représentation graphique de la TWINSpan n°2 sur la matrice traits de régénération-espèces (TFR : type fonctionnel de régénération, définis dans le texte) | 108 |
| Figure 55a : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la DCA n°2 (sur la matrice traits de régénération - espèces) | 109 |
| Figure 55b : projection des traits dans le plan factoriel 1-2 de la DCA n°2 (sur la matrice traits de régénération - espèces) | 110 |
| Figure 56a : projection des traitements dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°1 | 111 |
| Figure 56b : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°1 | 111 |
| Figure 56c : projection des traits morphologiques dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°1 | 112 |
| Figure 57a : projection des traitements dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°2 | 112 |
| Figure 57b : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°2 | 113 |
| Figure 57c : projection des traits de régénération dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°2 | 114 |
| Figure 58a : projection des traitements dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°3 | 115 |
| Figure 58b : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°3 | 115 |
| Figure 58c : projection des traits morphologiques dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°3 | 116 |
| Figure 59a : projection des traitements dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°4 | 117 |
| Figure 59b : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°4 | 117 |

| | |
|---|-----|
| Figure 59c : projection des traits de régénération dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n° 4 | 118 |
| Figure 60a : projection des traitements dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°5 | 119 |
| Figure 60b : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°5 | 120 |
| Figure 60c : projection des traits morphologiques dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n°5 | 120 |
| Figure 61a : projection des traitements dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n° 6 | 121 |
| Figure 61b : projection des espèces dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n° 6 | 122 |
| Figure 61c : projection des traits de régénération dans le plan factoriel 1-2 de la CCA n° 6 | 122 |
| Figure 62 : résumé des changements intervenant entre le début et la fin de l'expérimentation sur les sites urbain et périurbain. | 127 |
| Figure 63 : schéma synthétique de l'influence de l'urbanisation sur les différentes phases de la dynamique de la végétation | 136 |

LISTE DES TABLEAUX.

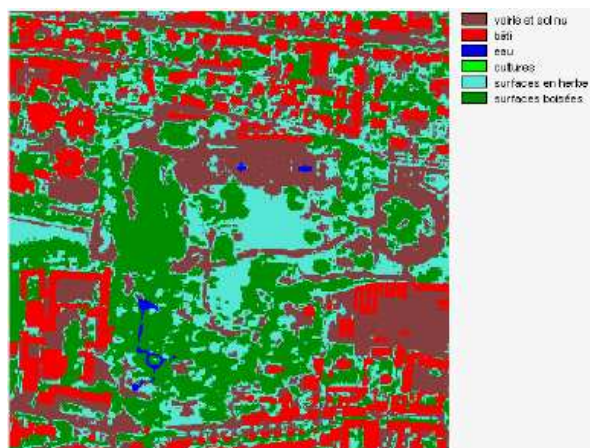
| | |
|--|----|
| Tableau 1 : résumé des transformations utilisées pour le traitement des données de banque de graines et de végétation. | 37 |
| Tableau 2 : stocks d'azote minéral du sol (moyenne \pm e.s.) et résultats des ANOVAs sur ces données. | 39 |
| Tableau 3 : probabilité de présence (p_i) des espèces présentes dans la banque de graines superficielle | 40 |
| Tableau 4 : probabilité de présence (p_i) des espèces présentes dans la banque de graines profonde (5-10 cm) | 43 |
| Tableau 5 : corrélation sur les rangs de Pearson entre les matrices Banques de graines superficielles et probabilités associées (tests de permutations multiples de Mantel) | 47 |
| Tableau 6 : corrélation sur les rangs de Pearson entre les matrices Banques de graines superficielles et Banques de graines profonde (tests de permutations multiples de Mantel) | 47 |
| Tableau 7 : récapitulatif des variations des paramètres biotiques et abiotiques considérés. | 49 |
| Tableau 8 : résultats des ANOVAs sur les stocks d'azote minéral du sol (NO_3^- , NH_4^+ , N_{total}) le 4 avril 2005. | 58 |
| Tableau 9 : résultats des ANOVAs sur les stocks d'azote minéral du sol (NO_3^- , NH_4^+ , N_{total}) le 25 avril 2005. | 59 |
| Tableau 10 : résultats des ANOVAs sur les stocks d'azote minéral du sol (NO_3^- , NH_4^+ , N_{total}) le 17 mai 2005. | 60 |
| Tableau 11 : résultats des ANOVAs sur les stocks d'azote minéral du sol (NO_3^- , NH_4^+ , N_{total}) le 7 juin 2005. | 60 |
| Tableau 12 : résultats des ANOVAs sur les taux de minéralisation entre le 4/04/2005 et le 25/04/2005 du nitrate, de l'ammonium et de l'azote minéral total (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.g sol sec}^{-1}$ pour trois semaines d'incubations) en fonction du niveau d'urbanisation | 62 |

| | |
|---|-----|
| Tableau 13 : résultats des ANOVAs sur les taux de minéralisation entre le 25/04/2005 et le 17/05/2005 du nitrate, de l'ammonium et de l'azote minéral total (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.g sol sec}^{-1}$ pour trois semaines d'incubations) en fonction du niveau d'urbanisation | 63 |
| Tableau 14 : résultats des ANOVAs sur les taux de minéralisation entre le 17/05/2005 et le 7/06/2005 du nitrate, de l'ammonium et de l'azote minéral total (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.g sol sec}^{-1}$ pour trois semaines d'incubations) en fonction du niveau d'urbanisation. | 63 |
| Tableau 15 : résultats des ANOVAs sur les taux totaux de minéralisation (somme des minéralisations) du nitrate, de l'ammonium et de l'azote minéral total (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.g sol sec}^{-1}$ pour trois semaines d'incubations) en fonction du niveau d'urbanisation. | 64 |
| Tableau 16 : résultats des ANOVAs sur les quantités extrapolées des dépôts d'azote minéral entre le 22 avril et le 28 avril (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.j}^{-1}$) en fonction du niveau d'urbanisation | 64 |
| Tableau 17 : résultats des ANOVAs sur les quantités extrapolées des dépôts d'azote minéral entre le 28 avril et le 12 mai (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.j}^{-1}$) en fonction du niveau d'urbanisation | 65 |
| Tableau 18 : résultats des ANOVAs sur les quantités extrapolées des dépôts d'azote minéral entre le 12 mai et le 30 mai (moyennes \pm e.s. en $\mu\text{g.j}^{-1}$) en fonction du niveau d'urbanisation | 65 |
| Tableau 19 : densité de graines piégées pour toutes les espèces présentes dans la pluie de graines et codes utilisées pour les analyses. La présence à la fois dans la végétation et dans la pluie de graines est également signalée (1 = espèce présente dans les 2 compartiments). | 76 |
| Tableau 20 : résultats des ANOVAs à 2 voies effectuées sur les valeurs de recouvrement de la végétation | 101 |
| Tableau 21 : résultats des ANOVAs à 2 voies effectuées sur les valeurs de richesse spécifique (S) | 103 |
| Tableau 22: résultats des ANOVAs à 2 voies effectuées sur les valeurs de diversité spécifique (H') | 103 |
| Tableau 23 : résumé des groupes de réponse en fonction du niveau d'urbanisation, à l'étape de colonisation. | 114 |
| Tableau 24 : résumé des groupes de réponse en fonction du niveau d'urbanisation, à la première étape de la succession. | 118 |
| Tableau 25 : résumé des groupes de réponse en fonction du niveau d'urbanisation, à la deuxième étape de la succession. | 123 |
| Tableau 26 : regroupement des espèces en fonction de leur réponse à l'urbanisation et de leur position sur le gradient (d'après Kühn <i>et al.</i> , 2004) | 137 |

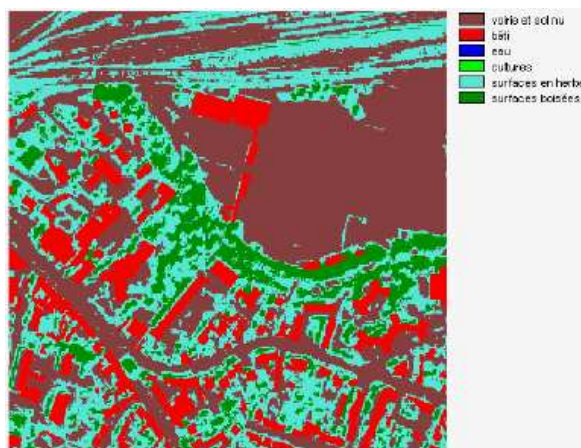
ANNEXES.

Annexe A1 : carte d'occupation des sols dans des fenêtres de 500 x 500 m., centrées autour des sites (d'après Aguejdad, 2003, modifié)

Niveau urbain



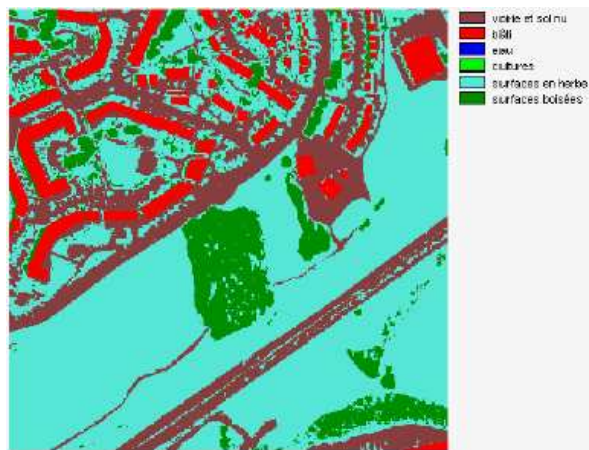
RB1



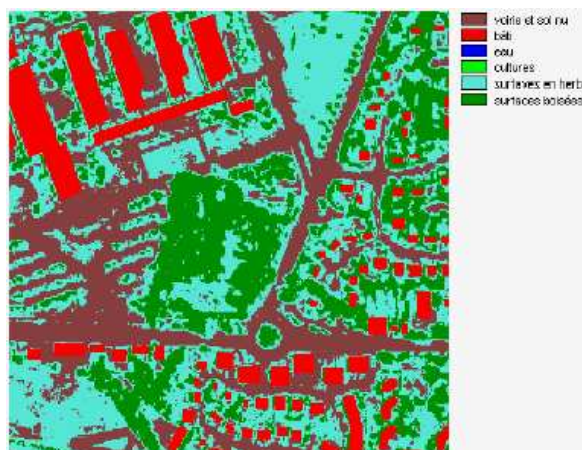
RB2

Annexe A2 : carte d'occupation des sols dans des fenêtres de 500 x 500 m., centrées autour des sites (d'après Aguejdad, 2003, modifié)

Niveau suburbain

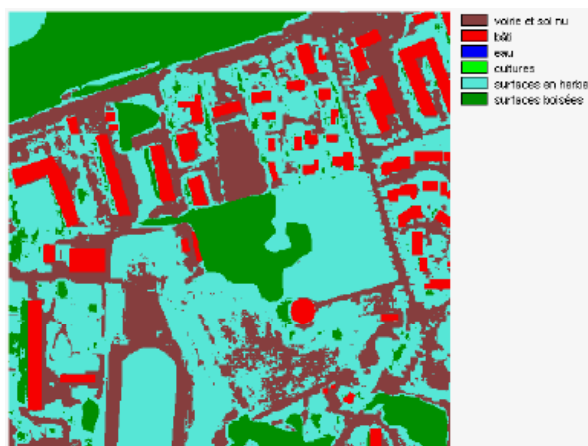


RB3



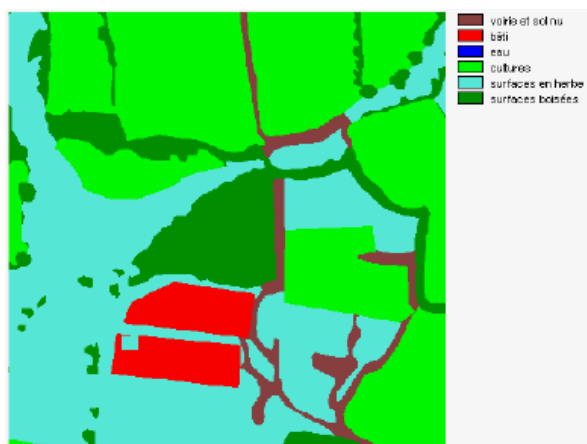
RB4

RB5

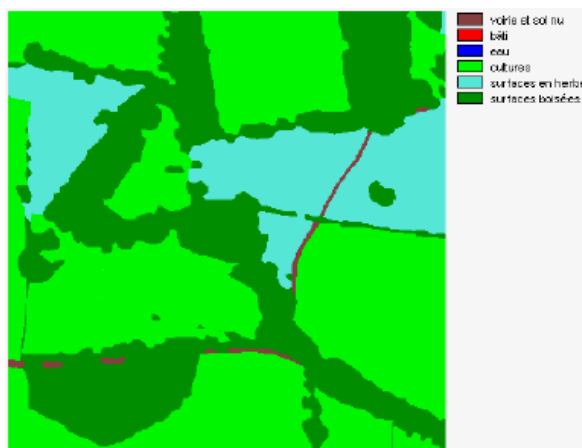


Annexe A3 : carte d'occupation des sols dans des fenêtres de 500 x 500 m., centrées autour des sites (d'après Aguejedad, 2003, modifié)

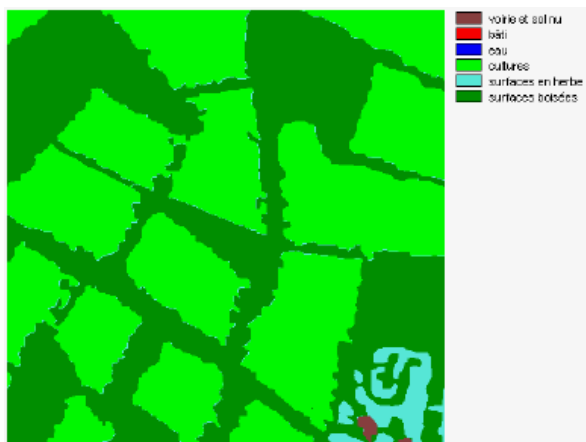
Niveau périurbain



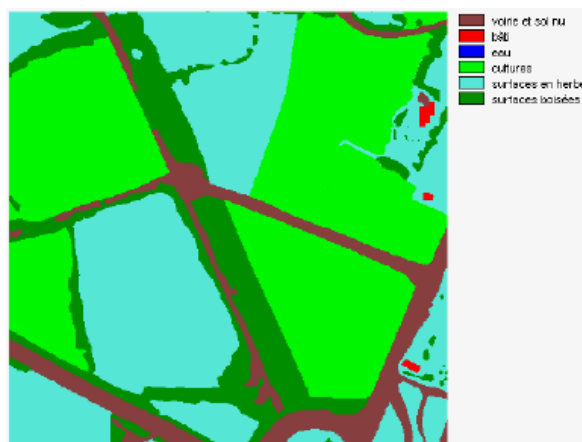
RB6



RB7



RB8



RB9

Annexe B : recouvrement relatif (p_i) moyen des espèces de la végétation en fonction du niveau d'urbanisation, et codes utilisés pour les ACP n°1-2-3

| Espèce | Code | Urbain | Suburbain | Périurbain |
|----------------------------------|------|--------|-----------|------------|
| <i>Acer campestre</i> | Acam | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Acer negundo</i> | Aneg | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Acer pseudoplatanus</i> | Apse | 0,02 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Achillea millefolium</i> | Amil | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Aesculus hippocastanum</i> | Ahip | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Agrostis capillaris</i> | Acap | 0,06 | 0,00 | 0,04 |
| <i>Agrostis stolonifera</i> | Asto | 0,14 | 0,03 | 0,07 |
| <i>Ajuga reptans</i> | Arep | 0,03 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Alliaria petiolata</i> | Apet | 0,04 | 0,04 | 0,00 |
| <i>Alopecurus geniculatus</i> | Agen | 0,00 | 0,01 | 0,00 |
| <i>Anagalis arvensis</i> | Aarv | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Anemone nemorosa</i> | Anem | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> | Aodo | 0,00 | 0,00 | 0,03 |
| <i>Anthriscus sylvestris</i> | Asyl | 0,06 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Arrhenaterum elatius</i> | Aela | 0,00 | 0,01 | 0,00 |
| <i>Arum italicum</i> | Aita | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Arum maculatum</i> | Amac | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Bellis perennis</i> | Bper | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Bromus sterilis</i> | Bste | 0,00 | 0,01 | 0,00 |
| <i>Calystegia sepium</i> | Csep | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Carex nigra</i> | Cnig | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Carex ovalis</i> | Cova | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Carex pendula</i> | Cpen | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Carex remota</i> | Crem | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Carex sp.</i> | Csp. | 0,04 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Carpinus betulus</i> | Cbet | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Castanea sativa</i> | Csat | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Cedrus atlantica</i> | Catl | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Centaurea nigra</i> | Cnig | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Cerastium arvense</i> | Carv | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Cirsium arvense</i> | Carv | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Conopodium majus</i> | Cmaj | 0,00 | 0,02 | 0,00 |
| <i>Corylus avellana</i> | Cave | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Craetagus monogyna</i> | Cmon | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Crepis capillaris</i> | Ccap | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Cytisus scoparius</i> | Csco | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Dactylis glomerata</i> | Dglo | 0,01 | 0,07 | 0,04 |
| <i>Digitalis purpurea</i> | Dpur | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Elymus repens</i> | Erep | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Epilobium hirsutum</i> | Ehir | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Euonymus europæus</i> | Eeur | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Euphorbia amygdaloides</i> | Eamy | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Fragaria vesca</i> | Fves | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Festuca ovina</i> | Fovi | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Festuca rubra</i> | Frub | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Frangula alnus</i> | Faln | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Fraxinus excelsior</i> | Fexc | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Galeopsis tetratis</i> | Gtet | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Galium aparine</i> | Gapa | 0,00 | 0,01 | 0,04 |
| <i>Geranium robertianum</i> | Grob | 0,00 | 0,02 | 0,00 |
| <i>Geum urbanum</i> | Gurb | 0,06 | 0,14 | 0,00 |
| <i>Glechoma hederacea</i> | Ghed | 0,00 | 0,03 | 0,00 |
| <i>Hedera helix</i> | Hhel | 0,16 | 0,14 | 0,11 |
| <i>Heracleum spondylium</i> | Hspo | 0,00 | 0,05 | 0,01 |
| <i>Holcus lanatus</i> | Hlan | 0,00 | 0,00 | 0,10 |
| <i>Holcus mollis</i> | Hmol | 0,00 | 0,00 | 0,12 |
| <i>Hyacinthoides non-scripta</i> | Hnon | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Hypericum calycinum</i> | Hcal | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Hypericum humifusum</i> | Hhum | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Hypericum linarifolium</i> | Hlin | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Hypericum pulchrum</i> | Hpul | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Hypochaeris radicata</i> | Hrad | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Ilex aquifolium</i> | Iaqu | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Juncus conglomeratus</i> | Jcon | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Lapsana communis</i> | Lcom | 0,05 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Laurus communis</i> | Lcom | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Leontodon hirsuta</i> | Lhir | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Leucanthemum vulgare</i> | Lvul | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Lonicera nitida</i> | Lnit | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Lonicera periclynum</i> | Lper | 0,00 | 0,00 | 0,02 |
| <i>Lotus corniculatus</i> | Lcor | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Lotus ulginosus</i> | Lulg | 0,00 | 0,00 | 0,00 |

Annexe B (suite).

| Espèce | Code | Urbain | Suburbain | Périurbain |
|-----------------------------|------|--------|-----------|------------|
| <i>Luzula campestris</i> | Lcam | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Medicago polymorpha</i> | Mpol | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Melissa sp</i> | Msp | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Moehringia trinervia</i> | Mtri | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Mycelis muralis</i> | Mmur | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Oenanthe crocata</i> | Ocro | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Oxalis acetosella</i> | Oace | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Phoenix dactylifera</i> | Pdac | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Plantago major</i> | Pmaj | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Poa annua</i> | Pann | 0,13 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Poa trivialis</i> | Ptri | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Polytrichum formosum</i> | Pfor | 0,02 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Populus tremula</i> | Ptre | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Potentilla recta</i> | Prec | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Prunus avium</i> | Pavi | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Prunus laurocerasus</i> | Plau | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Prunus spinosa</i> | Pspi | 0,00 | 0,00 | 0,02 |
| <i>Pteridium aquilinum</i> | Paqu | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Pyrus cordifolia</i> | Pcor | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Quercus robur</i> | Qrob | 0,00 | 0,00 | 0,04 |
| <i>Ranunculus ficaria</i> | Rfic | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Ranunculus flammula</i> | Rfla | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Ranunculus repens</i> | Rrep | 0,00 | 0,01 | 0,00 |
| <i>Rosa canina</i> | Rcan | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Rubus fruticosus</i> | Rfru | 0,01 | 0,10 | 0,09 |
| <i>Rumex obtusifolius</i> | Robt | 0,03 | 0,06 | 0,00 |
| <i>Sambucus nigra</i> | Snig | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Senecio jacobea</i> | Sjac | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Senecio vulgare</i> | Svul | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Solanum dulcamara</i> | Sdul | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Sonchus asper</i> | Sasp | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Sorbus torminalis</i> | Stor | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Stachys sylvatica</i> | Ssyl | 0,00 | 0,01 | 0,00 |
| <i>Stellaria graminea</i> | Sgra | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Stellaria holostea</i> | Shol | 0,00 | 0,03 | 0,03 |
| <i>Stellaria media</i> | Smed | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Tamus communis</i> | Tcom | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Taraxacum officinale</i> | Toff | 0,00 | 0,01 | 0,00 |
| <i>Taxus baccata</i> | Tbac | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Teucrium scorodonia</i> | Tsco | 0,00 | 0,00 | 0,07 |
| <i>Trifolium pratense</i> | Tpra | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Trifolium repens</i> | Trep | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Ulex europaeus</i> | Ueur | 0,00 | 0,00 | 0,02 |
| <i>Urtica dioica</i> | Udio | 0,04 | 0,07 | 0,00 |
| <i>Veronica chamaedrys</i> | Vcha | 0,00 | 0,02 | 0,00 |
| <i>Veronica hederifolia</i> | Vhed | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Vicia cracca</i> | Vcra | 0,00 | 0,02 | 0,00 |
| <i>Vicia sepia</i> | Vsep | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Viola sp.</i> | Vsp. | 0,00 | 0,06 | 0,00 |

Annexe C : recouvrement relatif (p_i) moyen des espèces de la végétation en fonction du niveau d'urbanisation et de la profondeur de stérilisation du sol, et codes utilisés pour les CCA n°1 et n°2

| Espèces | Codes | Urbain | | Suburbain | | Périurbain | |
|-----------------------------|-------|---------|----------|-----------|----------|------------|----------|
| | | 0-5 cm. | 0-20 cm. | 0-5 cm. | 0-20 cm. | 0-5 cm. | 0-20 cm. |
| <i>Agrostis stolonifera</i> | Asto | 0,14 | 0,12 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Calystegia sepium</i> | Csep | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,00 | 0,00 | 0,04 |
| <i>Cana sp.</i> | Csp. | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Cirsium arvense</i> | Carv | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,05 | 0,06 |
| <i>Geranium molle</i> | Gmol | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,01 |
| <i>Holcus lanatus</i> | Hlan | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Hypochaeris radicata</i> | Hrad | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,12 | 0,46 | 0,59 |
| <i>Leucanthemum vulgare</i> | Lvul | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Lolium perenne</i> | Lper | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,04 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Matricaria inodora</i> | Mino | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Mycelis muralis</i> | Mmur | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Picris echioides</i> | Pech | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,04 |
| <i>Plantago major</i> | Pmaj | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Poa annua</i> | Pann | 0,05 | 0,03 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Portulaca oleacera</i> | Pole | 0,02 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Potentilla reptans</i> | Prep | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Rumex obtusifolius</i> | Robt | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,02 | 0,01 | 0,01 |
| <i>Salix cinerea</i> | Scin | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Senecio vulgaris</i> | Svul | 0,33 | 0,38 | 0,07 | 0,00 | 0,01 | 0,00 |
| <i>Solanum dulcamara</i> | Sdul | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Sonchus asper</i> | Sasp | 0,04 | 0,05 | 0,08 | 0,11 | 0,40 | 0,22 |
| <i>Sonchus oleacerus</i> | Sole | 0,02 | 0,09 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Taraxacum officinale</i> | Toff | 0,05 | 0,02 | 0,02 | 0,03 | 0,03 | 0,02 |
| <i>Trifolium repens</i> | Trep | 0,23 | 0,12 | 0,02 | 0,03 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Veronica hederifolia</i> | Vhed | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Vicia cracca</i> | Vcra | 0,00 | 0,00 | 0,07 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |

Annexe D : recouvrement relatif (p_i) moyen des espèces de la végétation en fonction du niveau d'urbanisation et de la profondeur de stérilisation du sol, et codes utilisés pour les CCA n°3 et n°4

| Espèces | Codes | Urbain | | Suburbain | | Périurbain | |
|-------------------------------|-------------|---------|----------|-----------|----------|------------|----------|
| | | 0-5 cm. | 0-20 cm. | 0-5 cm. | 0-20 cm. | 0-5 cm. | 0-20 cm. |
| <i>Arrhenaterum elatius</i> | <i>Aela</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,03 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Agrostis stolonifera</i> | <i>Asto</i> | 0,18 | 0,21 | 0,01 | 0,03 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Bryonia dioica</i> | <i>Bdio</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Chenopodium album</i> | <i>Calb</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Cirsium arvense</i> | <i>Carv</i> | 0,00 | 0,03 | 0,02 | 0,00 | 0,04 | 0,07 |
| <i>Conyza canadensis</i> | <i>Ccan</i> | 0,09 | 0,11 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Cytisus scoparius</i> | <i>Csco</i> | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Calystegia sepium</i> | <i>Csep</i> | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,07 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Cana sp.</i> | <i>Csp.</i> | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Daucus carotta</i> | <i>Dcar</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Dactylis glomerata</i> | <i>Dglo</i> | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Euphorbia amygdaloides</i> | <i>Eamy</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Epilobium hirsutum</i> | <i>Ehir</i> | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Geranium molle</i> | <i>Gmol</i> | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Holcus lanatus</i> | <i>Hlan</i> | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,02 | 0,01 | 0,02 |
| <i>Hypochaeris radicata</i> | <i>Hrad</i> | 0,01 | 0,01 | 0,06 | 0,11 | 0,36 | 0,47 |
| <i>Lolium perenne</i> | <i>Lper</i> | 0,02 | 0,01 | 0,05 | 0,03 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Leucanthemum vulgare</i> | <i>Lvul</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,03 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Matricaria inodora</i> | <i>Mino</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Mycelis muralis</i> | <i>Mmur</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,04 | 0,02 |
| <i>Oxalis acetosella</i> | <i>Oace</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Poa annua</i> | <i>Pann</i> | 0,04 | 0,04 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Polygonum aviculare</i> | <i>Pavi</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Picris echioides</i> | <i>Pech</i> | 0,00 | 0,01 | 0,02 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Plantago major</i> | <i>Pmaj</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Portulaca oleracea</i> | <i>Pole</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Polygonum persicaria</i> | <i>Pper</i> | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Potentilla reptans</i> | <i>Prep</i> | 0,00 | 0,00 | 0,03 | 0,02 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Populus tremula</i> | <i>Ptre</i> | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Rumex acetosa</i> | <i>Race</i> | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Rumex obtusifolius</i> | <i>Robt</i> | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,01 | 0,02 | 0,02 |
| <i>Sonchus asper</i> | <i>Sasp</i> | 0,15 | 0,29 | 0,64 | 0,55 | 0,51 | 0,33 |
| <i>Salix cinerea</i> | <i>Scin</i> | 0,02 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Sonchus oleraceus</i> | <i>Sole</i> | 0,01 | 0,05 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Senecio vulgaris</i> | <i>Svul</i> | 0,07 | 0,04 | 0,03 | 0,02 | 0,00 | 0,02 |
| <i>Taraxacum officinale</i> | <i>Toff</i> | 0,11 | 0,04 | 0,00 | 0,03 | 0,00 | 0,01 |
| <i>Trifolium repens</i> | <i>Trep</i> | 0,29 | 0,13 | 0,00 | 0,03 | 0,00 | 0,00 |
| <i>Vicia cracca</i> | <i>Vcra</i> | 0,00 | 0,01 | 0,04 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |

Annexe E : recouvrement relatif (p_i) moyen des espèces de la végétation en fonction du niveau d'urbanisation et de la profondeur de stérilisation du sol, et codes utilisés pour les CCA n°5 et n°6

| Espèces | Codes | Urbain | | Suburbain | | Périurbain | |
|--------------------------------|-------|--------|---------|-----------|---------|------------|---------|
| | | 0-5 cm | 0-20 cm | 0-5 cm | 0-20 cm | 0-5 cm | 0-20 cm |
| <i>Achillea millefolium</i> | Amil | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Acmis stolonifera</i> | Asto | 0.26 | 0.37 | 0.17 | 0.22 | 0.13 | 0.10 |
| <i>Alonecurus neniculatus</i> | Anen | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> | Ando | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Arrhenaterum elatius</i> | Aela | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Conyza canadensis</i> | Ccan | 0.43 | 0.34 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Bellis perennis</i> | Bper | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Bromus racemosus</i> | Brac | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Bromus ramosus</i> | Bram | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Bromus sterilis</i> | Bste | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.01 |
| <i>Bryonia dioica</i> | Bdio | 0.00 | 0.02 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Calystegia sepium</i> | Csen | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.03 | 0.00 | 0.02 |
| <i>Cana sp</i> | Csp | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Cansella bursa pastoris</i> | Chur | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Centaurea nigra</i> | Cnia | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Cirsium arvense</i> | Carv | 0.00 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.05 | 0.09 |
| <i>Cirsium vulgare</i> | Cvil | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.00 |
| <i>Corvus avellana</i> | Cave | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Cytisus scoparius</i> | Csco | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Dactylis glomerata</i> | Dalo | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.01 |
| <i>Daucus carota</i> | Dcar | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.01 |
| <i>Elvum renens</i> | Fren | 0.00 | 0.00 | 0.04 | 0.11 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Fnilobium hirsutum</i> | Fhir | 0.00 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Fnilobium lanceolatum</i> | Flan | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Fnilobium tetragonum</i> | Ftet | 0.02 | 0.04 | 0.06 | 0.06 | 0.02 | 0.01 |
| <i>Festuca arundinacea</i> | Faru | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Gallium aparine</i> | Gana | 0.05 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Geranium dissectum</i> | Gdis | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 |
| <i>Geranium robertianum</i> | Grob | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Geranium molle</i> | Grot | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Geum urbanum</i> | Guir | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Holcus lanatus</i> | Hlan | 0.00 | 0.00 | 0.07 | 0.06 | 0.46 | 0.48 |
| <i>Hordeum secalinum</i> | Hsec | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Hypochaeris radicata</i> | Hrad | 0.00 | 0.00 | 0.08 | 0.10 | 0.08 | 0.05 |
| <i>Lactuca seriola</i> | Lser | 0.00 | 0.04 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>L. eucanthemum vulgare</i> | Lvil | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.01 |
| <i>Lolium perenne</i> | Lper | 0.00 | 0.00 | 0.15 | 0.09 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Lolium corniculatus</i> | Lcor | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Matricaria inodora</i> | Mino | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.02 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Mycelis muralis</i> | Mmur | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.09 | 0.08 |
| <i>Oxalis acetosa</i> | Oace | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Picris echinoides</i> | Pech | 0.02 | 0.02 | 0.05 | 0.03 | 0.01 | 0.01 |
| <i>Plantago lanceolata</i> | Plan | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Plantago maior</i> | Pmai | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Poa annua</i> | Pann | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Panicum tremula</i> | Ptre | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Potentilla erecta</i> | Pere | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Potentilla reptans</i> | Pren | 0.00 | 0.00 | 0.16 | 0.12 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Prunus avium</i> | Pavi | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Ranunculus acris</i> | Racr | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Ranunculus renens</i> | Rren | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Rumex acetosa</i> | Race | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Rumex obtusifolius</i> | Rotu | 0.00 | 0.00 | 0.08 | 0.03 | 0.08 | 0.09 |
| <i>Salix cinerea</i> | Scin | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Senecio jacobaea</i> | Sjac | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.01 |
| <i>Senecio vulgare</i> | Svil | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Sonchus asper</i> | Sasn | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Sonchus oleraceus</i> | Sole | 0.06 | 0.04 | 0.03 | 0.03 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Stellaria holostea</i> | Shol | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Stellaria media</i> | Smed | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.00 |
| <i>Taraxacum officinale</i> | Toff | 0.01 | 0.02 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Trisetum sp</i> | Tsp | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Trifolium pratense</i> | Tpra | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Trifolium repens</i> | Tren | 0.06 | 0.02 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Veronica hederifolia</i> | Vhed | 0.00 | 0.02 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Vicia cracca</i> | Vcra | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Vulpia bromoides</i> | Vbro | 0.00 | 0.00 | 0.01 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |

TABLE DES MATIERES.

| | Pages |
|---|-------|
| INTRODUCTION GENERALE. | 9 |
| CHAPITRE 1 : PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET DES STATIONS EXPERIMENTALES ET RESULTATS PRELIMINAIRES. | 19 |
| 1. SITUATION GEOGRAPHIQUE. | 21 |
| A. Commune de Rennes. | 21 |
| B. Différenciation des niveaux d'urbanisation. | 21 |
| 2. CLIMATOLOGIE. | 23 |
| 3. RESULTATS PRELIMINAIRES. | 28 |
| A. Pédologie | 28 |
| B. Patrons de végétation. | 28 |
| CHAPITRE 2 : AZOTE MINERAL ET BANQUE DE GRAINES DU SOL COMME FACTEURS EXPLICATIFS DE LA VEGETATION | 31 |
| INTRODUCTION. | 33 |
| 1. MATERIELS ET METHODES. | 35 |
| A. Echantillonnage. | 35 |
| <i>1. Végétation.</i> | 35 |
| <i>2. Sol.</i> | 35 |
| <i>3. Banque de graines.</i> | 36 |
| B. Analyse des données. | 37 |
| 2. RESULTATS. | 39 |
| A. Stocks d'azote minéral du sol. | 39 |
| B. Composition floristique de la banque de graines. | 39 |
| <i>1. Banque de graines superficielle.</i> | 39 |
| <i>2. Banque de graines profonde.</i> | 42 |
| C. Compositions fonctionnelles de la végétation et de la banque de graines. | 45 |
| D. Comparaisons des différents compartiments biologiques. | 46 |
| E. Longévité de la banque de graines. | 47 |
| 3. DISCUSSION. | 49 |
| A. Végétation | 50 |
| B. Banque de graines. | 51 |
| CHAPITRE 3 : DYNAMIQUE DE L'AZOTE MINERAL EN RELATION AVEC LA CLIMATOLOGIE ET LES DEPOTS ATMOSPHERIQUES. | 53 |
| INTRODUCTION. | 55 |
| 1. MATERIELS ET METHODES. | 56 |
| A. Prélèvement et analyse des échantillons | 56 |
| <i>1. Minéralisation de l'azote.</i> | 56 |
| <i>2. Concentrations en azote minéral des précipitations.</i> | 57 |
| B. Traitement des données. | 57 |

| | |
|--|----|
| 2. RESULTATS. | 58 |
| A. Evolution des stocks d'azote minéral | 58 |
| B. Variation de la minéralisation de l'azote. | 60 |
| C. Relation entre la température et la minéralisation de l'azote. | 64 |
| D. Dépôt d'azote minéral atmosphérique. | 64 |
| 3. DISCUSSION. | 65 |
| | |
| CHAPITRE 4 : PLUIE DE GRAINES : VARIATIONS EN FONCTION DE L'URBANISATION ET IMPORTANCE POUR LA COEXISTENCE DES ESPECES. | 69 |
| INTRODUCTION. | 71 |
| 1. MATERIELS ET METHODES. | 72 |
| A. Echantillonnage. | 72 |
| 1. Piégeage des graines. | 72 |
| 2. Végétation. | 73 |
| B. Traitement des données. | 74 |
| 2. RESULTATS. | 75 |
| A. Dynamique temporelle et spatiale de la pluie de graines. | 75 |
| 1. Densité de graines piégées. | 75 |
| 2. Richesse spécifique de la pluie de graines. | 79 |
| B. Composition taxonomique de la pluie de graines. | 80 |
| 1. Variations spatiales de l'abondance des espèces. | 80 |
| 2. Variations spatiales de la composition taxonomique de la pluie graines | 82 |
| C. Similarité entre la pluie de graines et la végétation. | 83 |
| 3. DISCUSSION. | 85 |
| A. Limites de la méthode. | 85 |
| B. Influence de l'urbanisation sur la pluie de graines. | 85 |
| C. Relation entre la pluie de graines et la végétation. | 86 |
| D. Influence de l'urbanisation sur la composition de la pluie de graines. | 87 |
| | |
| CHAPITRE 5 : SUCCESSION VEGETALE ET REPONSE DE LA VEGETATION A L'URBANISATION. | 89 |
| INTRODUCTION. | 91 |
| 1. MATERIEL ET METHODES. | 94 |
| A. Choix des stations. | 94 |
| B. Préparation des stations. | 94 |
| C. Données de végétation. | 95 |
| D. Traits biologiques des espèces. | 96 |
| 1. Traits morphologiques. | 96 |
| a. Structure du couvert. | 96 |
| b. Hauteur de la canopée. | 96 |
| c. Stratégies d'expansion latérale. | 96 |
| 2. Traits de régénération. | 97 |
| a. Histoire de vie | 97 |
| b. Formes de vie. | 97 |
| c. Masse des graines. | 97 |
| d. Agent de dissémination. | 98 |
| e. Dormance des graines. | 98 |
| f. Stratégie de reproduction. | 98 |

| | |
|---|-----|
| E. Traitement des données. | 98 |
| 2. RESULTATS. | 100 |
| A. Dynamique du recouvrement végétal. | 100 |
| B. Dynamique de la richesse et de la diversité spécifique. | 103 |
| C. Patrons de corrélation entre les traits. | 105 |
| 1. <i>Morphologie.</i> | 105 |
| 2. <i>Régénération.</i> | 108 |
| D. Dynamique des groupes de réponse au cours de la succession. | 110 |
| 1. <i>Etape de colonisation.</i> | 110 |
| 2. <i>Première étape de la succession.</i> | 115 |
| 3. <i>Deuxième étape de la succession.</i> | 119 |
| 3. DISCUSSION. | 123 |
| A. Dynamique du recouvrement et de la biodiversité. | 123 |
| B. Groupes fonctionnels et groupes de réponse à l'urbanisation. | 124 |
| 1. <i>Groupes de réponse initiaux.</i> | 125 |
| 2. <i>Dynamique des groupes de réponse lors de la succession.</i> | 126 |
| DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES. | 129 |
| 1. DISCUSSION GENERALE. | 129 |
| 2. SYNTHESE GENERALE. | 135 |
| 3. CRITIQUES ET PERSPECTIVES. | 137 |
| A. Critiques | 137 |
| B. Perspectives. | 138 |
| REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES. | 139 |
| LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX. | 153 |
| ANNEXES | 163 |

URBANISATION CONSEQUENCES ON VEGETATION DYNAMIC.

N° d'Ordre : 3498, defended on december 11th, 2006

Vincent PELLISSIER

Equipe Dynamique des Communautés, UMR CNRS 6553 Ecobio
Complexe Scientifique de Beaulieu
Université de Rennes 1
35042 RENNES cedex

Abstract :

Fast and deep changes occurring since the middle of the 20th century have led to an intensification of land use and to population concentration in urban areas. Increasing urbanisation has led to a biotic homogenisation which has made necessary a clearer understanding of ecosystems functioning within urban areas, until now neglected by ecologist.

This work addresses questions about interactions between urbanisation and biotic diversity in plants communities, located along a rural-urban gradient, in the city of Rennes (Ille-et-Vilaine, western France).

The first chapter of the thesis attempts to highlight the gradient of urbanization using physical descriptors such as land-use around the sites and climatic variations generated by urbanization. Urbanization induces an increase in artificial surfaces (built and roadway system) and an increase in temperature (urban heat island). The changes of specific composition along the gradient are also described in this chapter.

The second chapter is about the relations between the vegetation in place and the seed bank, as well as the possible consequences of the increase in mineral nitrogen stocks in urban areas on the expression of the seed bank and the maintain of the vegetal species along the gradient.

The influence of urbanisation on the process of nitrogen mineralisation is approached in the third chapter. Mineralisation is overall more important in urban zone, a part of this increase being explained by the higher minimal temperatures in this zone and another part by higher atmospheric nitrogen depositions. The modifications of air flow and the reduction of vegetalised surfaces in urban area influences the seed rain and the density of trapped seeds is lower in urban zone than in periurban one.

The final chapter is deals with the response of the vegetation to urbanisation, using experimental stations in which all or part of the seed bank was removed. During the first period of the experimentation (colonisation), vegetation covering was faster in the plots with a remnant seed bank. The periurban area has the fastest covering for this step of the succession. Thereafter, the experimental stations had the same rate of covering. During the stage of colonisation, urban species were annual, could form permanent seed bank and have an important lateral expansion. The periurban species were mostly perennial which reproduce vegetatively or sexually, thus forming several groups of answer. During the last step considered, the groups remained identical in periurban area whereas the urban species were anemochorous and did not form a permanent seed-bank anymore. The low cover of vegetation in urban area seems to indicate that the species arriving in this zone came from the inside of the plots, leading to a renewal of the community without contribution of exogenous propagules.

Keywords : urbanisation, plant communities, seed-bank, seed-flux, response groups, plant dynamic, specific richness and diversity, plant succession, urban heat island, nitrogen mineralisation, land-use changes.

**CONSEQUENCES DE L'URBANISATION SUR LA DYNAMIQUE DE LA
VEGETATION.**

N° d'Ordre : 3498, soutenue le 11 décembre 2006

Vincent PELLISSIER

Equipe Dynamique des Communautés, UMR CNRS 6553 Ecobio
Complexe Scientifique de Beaulieu
Université de Rennes 1
35042 RENNES cedex

Résumé :

Les changements rapides et profonds en cours depuis le milieu du 20ème siècle ont entraîné une intensification de l'usage des sols et une concentration des populations dans des zones urbaines. L'urbanisation croissante a conduit à une homogénéisation du vivant, qui a rendu nécessaire une appréciation plus claire du fonctionnement des écosystèmes en zone urbaine, jusque là négligée par les écologistes.

Ce travail s'intéresse aux interactions entre la diversité biologique et l'urbanisation dans des communautés végétales situées le long d'un gradient rural-urbain, localisé sur la commune de Rennes (Ille-et-Vilaine, Ouest de la France).

Le premier chapitre de la thèse s'attache à mettre en évidence le gradient d'urbanisation à l'aide de descripteurs physiques tels que l'usage des sols autour des sites et les variations climatiques engendrées par l'urbanisation. L'urbanisation induit une augmentation des surfaces artificielles (bâti et voirie) et une augmentation de température (îlot de chaleur urbain). Les changements de composition spécifique le long du gradient sont également décrits dans ce chapitre.

Le deuxième chapitre concerne les relations entre la végétation en place et la banque de graines, ainsi que les conséquences possibles de l'augmentation des stocks d'azote minéral du sol sur l'expression de la banque de graines et le maintien des espèces végétales le long du gradient.

L'influence de l'urbanisation sur le processus de minéralisation de l'azote est abordée dans le troisième chapitre. La minéralisation est globalement plus importante en zone urbaine et une partie de cette augmentation est expliquée par les températures minimales plus importantes dans cette zone et une partie est expliquée par des dépôts d'azote atmosphérique plus importants.

Les modifications de flux d'air et la réduction des surfaces végétalisées en zone urbaine influencent la pluie de graines dans cette zone. La densité de graines piégées est moins importante en zone urbaine qu'en zone périurbaine.

Le dernier chapitre s'intéresse à la réponse de la végétation à l'urbanisation, en utilisant des sites expérimentaux dans lesquels toute ou partie de la banque de graines a été supprimée. Durant la première période de l'expérimentation (colonisation), le recouvrement est plus rapide dans les placettes avec une banque de graines rémanente. La zone périurbaine a le recouvrement le plus rapide à ce stade de la succession. Ensuite, les stations ont le même taux de recouvrement. Pendant l'étape de colonisation, les espèces urbaines sont annuelles, peuvent former des banques de graines permanentes et ont une expansion latérale importante. Les espèces périurbaines sont des pérennes qui se reproduisent végétativement ou sexuellement, formant ainsi plusieurs groupes de réponse. Durant la dernière étape considérée, les groupes restent identiques en zone périurbaine alors que les espèces urbaines sont anémochores et ne forment plus de banque de graines permanentes. La faible présence de végétation en zone urbaine semble indiquer que les espèces arrivant dans cette zone viennent de l'intérieur de la zone, conduisant à un renouvellement de la communauté sans apport de propagules exogènes.

Mots clés : urbanisation, communautés végétales, banque de graines, flux de graines, groupes de réponse, dynamique végétale, diversité et richesse spécifique, succession végétale, îlot de chaleur urbain, minéralisation de l'azote, changement d'usage des sols.