



Facteurs responsables de la distribution des espèces végétales et de sa dynamique aux pieds des arbres d'alignement à Paris

Mona Omar

► To cite this version:

Mona Omar. Facteurs responsables de la distribution des espèces végétales et de sa dynamique aux pieds des arbres d'alignement à Paris. Ecologie, Environnement. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS; Université Libanaise. Faculté des Sciences (Beyrouth, Liban), 2018. Français. NNT : 2018MNHN0031 . tel-03247088

HAL Id: tel-03247088

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-03247088>

Submitted on 2 Jun 2021

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

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

Table des matières

Liste des figures	IV
Remerciements	V
Introduction générale.....	1
A. Qu'est-ce que c'est la biodiversité ?	3
B. Pourquoi s'intéresser particulièrement à l'écosystème urbain	4
C. L'écologie urbaine, qu'est-ce que c'est ?	5
I. L'écologie urbaine étudie la relation entre biodiversité et milieu urbain. En quoi consiste ce concept ? Pourquoi s'intéresser à ce domaine de l'écologie ? Quels en sont ses buts et son importance ?	5
II. Impacts de l'urbanisation sur la biodiversité. Quelles sont les menaces ?	6
III. Emergence de la conservation de la biodiversité urbaine et pratiques de gestion ...	7
D. Pourquoi s'intéresser à l'étude de la flore urbaine sauvage vasculaire ?	8
I. Eléments historiques	8
II. La prise en compte de la biodiversité végétale sauvage en ville, ses bienfaits et caractéristiques	9
III. La richesse floristique en espèces sauvages en ville et ses déterminants dans la littérature en écologie	10
E. Filtres urbains	11
I. Effets des filtres urbains sur la diversité végétale fonctionnelle	11
II. La ville vue comme une série de filtres	12
III. Apport de l'étude des traits fonctionnels pour expliciter les mécanismes de filtres urbains : Intérêts et perspectives de recherche sur l'influence de l'environnement urbain sur les traits fonctionnels des plantes	13
IV. Relation entre traits fonctionnels et environnement urbain	14
F. La flore des pieds des arbres d'alignement	15
I. Pourquoi s'intéresser à la flore spontanée des pieds des arbres d'alignement	15
II. La flore spontanée des pieds des arbres dans la littérature en écologie	16
G. La distribution et la dynamique des espèces végétales en milieu urbain	18
I. Les patrons de distribution et dynamique des espèces en milieu urbain	18
II. La théorie neutre de la biodiversité permet-elle d'expliquer la distribution et la dynamique des espèces ?	19
III. Critiques et avenir de la théorie neutre	20
H. Contexte et objectifs de cette étude	21
I. Problématique abordée	22

Chapitre 1 : Méthodologie générale	25
A. Zone d'étude	27
B. Inventaires floristiques	30
C. Utilisation de données de sciences participatives : Sauvage De Ma Rue.....	34
D. Les suivis de la biodiversité.....	34
I. Généralités	34
II. Utilité des données historiques	36
III. Présentation du travail de Joseph Vallot	36
IV. Utilité et limites des données d'inventaires	37
E. Les analyses statistiques et leurs difficultés : Limites des études corrélatives.....	40
F. SPOMSIM.....	40
Chapitre 2 : Distribution des espèces végétales spontanées aux pieds des arbres d'alignement	43
A. Introduction:	45
Article 1: Drivers of the distribution of spontaneous plant communities and species within urban tree bases	46
B. Synthèse, limites et perspectives:	65
Chapitre 3 : Dynamique des espèces végétales spontanées aux pieds des arbres d'alignement à Paris.....	67
A. Introduction	69
Article 2: Colonization and extinction dynamics among the plant species at tree bases in Paris (France)	70
B. Synthèse, limites de cette étude et son intérêt pour l'écologie urbaine	86
Chapitre 4 : Déterminants de changements de composition des communautés végétales sur 130 ans.....	89
A. Introduction	91
Article 3: Drivers behind temporal composition changes of plant communities over 130 years	93
B. Synthèse, limites et perspectives	128
Discussion générale	131
A. Pieds des arbres, habitat et/ou corridor écologique pour la flore sauvage urbaine ?133	
B. La distribution et la dynamique des espèces végétales des pieds des arbres d'alignement sous influence urbaine :.....	134

C.	La longévité des graines dans la banque du sol, une lacune à combler dans l'étude de la dynamique de métapopulation.....	134
D.	Gérer les pieds des arbres d'alignement d'une façon écologique	136
E.	Les déterminants de changement de composition de communautés des plantes sur 130 ans.....	138
Conclusion générale et perspectives		141
Bibliographie générale (articles inclus)		145

Liste des figures

Fig. 1 : Localisation de la zone d'étude au sein de Paris, dans le quartier de Bercy, au 12 ^{ème} arrondissement.	28
Fig. 2 : Pied d'arbre dans le 12ème arrondissement de Paris-Rue de Reuilly / © crédit photo : Nazir Al Sayed	31
Fig. 3 : Pied d'arbre dans le 12ème arrondissement de Paris-Rue de Joseph Kessel / © crédit photo : Nazir Al Sayed	32
Fig. 4 : Pied d'arbre dans le 12ème arrondissement de Paris-Avenue Daumesnil / © crédit photo : Mona OMAR	32
Fig. 5 : Photos des pieds d'arbre et des espèces communes au 12ème arrondissement de Paris / © crédit photo : Mona OMAR	34
Fig. 6 : Pied d'arbre inaccessible dans le 12ème arrondissement de Paris-Rue de Terroirs de France / © crédit photo : Mona OMAR	39
Fig.7 : Pied d'arbre inaccessible dans le 12ème arrondissement de Paris-Rue Villiot / © crédit photo : Mona OMAR	39
Fig. 8 : Colonisation de proche en proche, d'un pied d'arbre occupé à un pied d'arbre vide/ d'après Noëlie Maurel	41
Fig. 9 : Colonisation par pluie de graines favorisée dans les rues proches des espaces verts/ d'après Nathalie Machon	41

Remerciements

Les remerciements occupent une place à part dans une thèse : la partie sur laquelle chacun se précipite (parfois la seule qui sera lue !), une partie où l'on peut « se lâcher » et faire affleurer la tranche de vie qu'a représenté la thèse, au-delà de la science... Comme en cette fin de thèse je ne garantis pas la perspicacité de mes neurones, j'adresse par avance toutes mes plates excuses aux personnes que j'aurais omises dans la longue liste qui vient !

En premier lieu, je tiens à remercier chaleureusement les membres de mon jury de thèse : Pierre-Olivier Cheptou et Sandrine Godefroid qui ont accepté de m'avoir fait l'honneur de juger mes travaux de recherche, et les examinateurs Hervé Daniel et Bruno Colas d'avoir accepté d'examiner les points forts et les points faibles de mes travaux. Dans la foulée, un grand merci aux membres de mon (unique) comité de thèse : Philippe Clergeau, Sandrine Pavoine, Colin Fontaine et Bruno Colas (à nouveau !). Vos encouragements et vos conseils m'ont été précieux...

Merci à mes directeurs de thèse

Un grand merci, bien sûr, à celle par qui tout a commencé, c'est-à-dire Nathalie. Merci, pour avoir cru en moi quand j'ai débarqué au labo en voulant faire un stage de Master 2, ce qui m'a permis de se retrouver quelques mois plus tard avec cette thèse, dans la continuité du sujet de mon stage de master 2, entre les mains. Je dois l'avouer que je n'ai pas eu à le regretter. En prime, cela m'a permis d'hériter d'une directrice de thèse vraiment chouette, dont la bonne humeur et la gentillesse ne sont plus à prouver au sein du labo.... Merci, en particulier, pour la confiance dont tu m'as témoigné depuis le tout début. Merci de m'avoir appris la recherche ! Grâce à toi j'ai gagné en assurance et tu sais bien que ce n'est pas rien : il n'y a pas que le travail dans notre vie, alors sache que j'apprécie tout autant les liens qui se sont créés au fil du temps et ton aide pendant les moments les plus difficiles...

Merci également à Jalal pour avoir soutenu ce projet dès le départ, et qui m'a offert la possibilité de faire une thèse en cotutelle. Merci pour tous les échanges que nous avons pu avoir, pour toutes tes bonnes idées, tes conseils, ton engagement, tes encouragements et sourires ! Merci aussi pour ton humanité distingué et support moral tout au long de ces trois années.

Merci au directeur du laboratoire

Je tiens également à remercier le directeur du laboratoire, Romain Julliard de m'avoir accueillie chez les CESCOIENS et permis de goûter à cette ambiance unique, mélange d'enthousiasme, de dynamisme et de convivialité, qui nous offre une si bonne qualité de vie et de travail au quotidien ! Je suis reconnaissante et ravie d'en profiter un peu plus longtemps, avant d'aller écologiser sous d'autres cieux.

Merci au CESCO, ce labo incroyable autant du point de vue scientifique qu'humain.

Merci aux coquelicots d'être tout simplement le meilleur bureau qui existe ! Merci à Gabrielle pour ta grande générosité intellectuelle et tout ton savoir en R et au-delà. Surtout merci pour ton aide dans les analyses statistiques. Merci à Kévin pour ses nombreux coups de mains, notamment quand je devais affronter les modèles mixtes. Merci à Fabien pour son soutien, ses conseils et son aide dans la mise en forme de ce manuscrit. Merci également à Colin et Emmanuelle pour vos compétences qui m'ont permis de rendre ces travaux de thèse d'une meilleure qualité. Merci à Jeanne pour notre collaboration dans le cadre d'étude des déterminants de changements de composition de communautés de plantes sur 130 ans.

Mes plus chaleureux remerciements vont également à mes camarades de bureau Anna-Christina, Typhaine, Margot, Anya, Flavie, François, Julie et plus largement à toute l'équipe du laboratoire pour la très bonne ambiance générale.

Je n'oublie sûrement pas le 55. Je ne tente pas la liste exhaustive, mais, simplement, en vrac, merci à : Alex, Romain, Florence, Pauline, Adrienne, Julie, Anne... Sans oublier les gestionnaires : Guillaume, Christine et Sabine que je remercie du fond du cœur pour leur gentillesse infinie...

Merci à Anaïs Ranera, Mahjouba Fassa (Ecole Doctorale) pour l'attention qu'elles portent à leurs étudiants, le thé et le sourire lors des inscriptions font toujours plaisir !

Un très grand merci à toutes les personnes avec lesquelles j'ai interagi dans le cadre de cette thèse : Laura, Chloé, et mes stagiaires Paul, Sébastien, Marion, Ambre, Gaëtan, merci pour votre aide et compagnie sur le terrain.

Merci tout court

Juste quelques mots pour ma famille, le reste restera entre nous. Un immense merci à ma sœur Mira, mes deux frères, Omar et Mohamad, qui m'ont gratifiée d'amour et apporté leur soutien pendant ces années d'étude, malgré la distance. Je leur adresse toute ma gratitude du fond du cœur.

Un immense merci à mes parents, Ali et Hanadi, les meilleurs parents au monde, pour m'avoir légué cette soif d'apprendre, cette envie de comprendre, cette curiosité qui m'ont menée là, et finalement pour m'avoir découvert la nature dès le plus jeune âge. Ces moments en bord de l'eau avec la canne à pêche, en forêt avec le panier à champignon, ou en montagne avec le sac à rando... ont été autant de moments qui ont contribué à mon émerveillement et ma curiosité pour la nature. Merci à toi Maman d'avoir été présente tout au long de mon cursus académique et pour ton écoute. J'espère que tu en serais fière. Je remercie tout particulièrement mon père, qui n'a jamais cessé de m'accompagner et me soutenir dans cette voie de l'écologie.

Sans oublier la plus belle rencontre inattendue de ma vie, mon cher époux et mathématicien préféré, Nazir, avec qui j'ai partagé beaucoup d'émotions, de joies et de tendresses. Je t'exprime ici mes remerciements en ultra-majuscules pour ta présence, ta confiance, ton aide dans la partie statistique de cette thèse. Pendant ta compagnie sur le terrain, j'ai découvert en toi une curiosité écologique particulière notamment pour l'identification de la flore sauvage et sa nomenclature botanique latine. Merci également pour ton enthousiasme contagieux à l'égard de mes travaux, ton soutien quotidien indéfectible, ta patience, pour avoir su trouver les mots justes dans les moments les plus difficiles.

Introduction générale

A. Qu'est-ce que c'est la biodiversité ?

La biodiversité, mot composé des mots bio (du grec βίος « vie ») et « diversité », est la diversité du vivant sur la Terre. Ce terme vient de la contraction de l'expression anglaise "biological diversity", c'est à dire "diversité biologique". L'expression "biological diversity" a été inventée par Thomas Lovejoy en 1980, tandis que le terme "biodiversity" lui-même a été inventé par Walter G. Rosen en 1985 lors de la préparation du National Forum on Biological Diversity organisé par le National Research Council en 1986. Le mot "biodiversité" a été employé officiellement pour la première fois en 1988 par l'entomologiste américain E.O. Wilson. Auparavant, on parlait de "diversité du vivant".

La biodiversité s'évalue suivant trois niveaux de diversité biologique.

- **La diversité écologique** (ou diversité des écosystèmes). Les écosystèmes sont différents en fonction du support de vie (biotope) façonné par la situation géographique, le paysage, le relief, le climat...
- **La diversité spécifique** (ou diversité des espèces). Dans un même écosystème, on trouve des espèces vivantes très différentes.
- **La diversité génétique** (ou diversité des gènes). Le patrimoine génétique des animaux différencie les individus au sein d'une même espèce.

Elle s'apprécie en considérant ces trois niveaux, ainsi que les interactions au sein de ces niveaux d'organisation et entre eux. Ce terme, évoque aussi la crise qui touche la diversité biologique et sa préservation évoquées lors de la Convention sur la diversité biologique au cours du sommet de la Terre, Rio, en 1992. Le concept de biodiversité renvoie également à la présence de l'Homme :

« l'homme qui la menace, l'homme qui la convoite, l'homme qui en dépend pour un développement durable de ses sociétés ».

Cette biodiversité est quantifiée par les chiffres et ramenée souvent à un nombre d'espèces. Sachant que, selon Purvis et Hector (2000), 86% des espèces terrestres et 91% des espèces marines n'ont pas encore été découvertes, décrites ou classées et que seulement 10% des espèces de la planète ont été décrits, la biodiversité ne se limite donc pas à la somme des espèces, mais représente l'ensemble des interactions entre gènes, individus, populations, espèces, communautés, écosystèmes ainsi qu'avec leur environnement physico-chimique, sur plusieurs niveaux. Et tout cela est la conséquence de processus écologiques et évolutifs qui s'inscrivent dans le temps : la biodiversité n'est pas figée, elle est soumise à des menaces, notamment en milieu urbain, dont les effets pourraient être irréversibles. Dans le cadre de ma thèse, je me suis intéressée à l'étude de la biodiversité dans cet écosystème singulier : l'écosystème urbain.

B. Pourquoi s'intéresser particulièrement à l'écosystème urbain

L'écosystème urbain présente des traits originaux et concentre, sur les mêmes zones, diverses pressions anthropiques. Il est particulièrement caractérisé par une importante hétérogénéité dans la qualité des habitats disponibles et constitué majoritairement d'une mosaïque de zones résidentielles, industrielles, commerciales, entrecoupées de réseaux de transports et d'espaces verts auxquels s'ajoutent des habitats spécifiques (jardins, zones rudérales, parcs, interstices urbains, etc.) (Breuste, Niemelä, & Snep, 2008). L'artificialisation de l'espace, l'imperméabilité des surfaces, la densité de la population humaine, l'intensité de la circulation routière, la faible quantité d'eau disponible, les « îlots de chaleur urbains », la pollution ponctuelle ou diffuse de l'air et du sol, la gestion intense (usage de produits phytosanitaires et phytocides et de fertilisants et la teneur en azote sont aussi caractéristiques de l'environnement urbain (Schmidt, Moore, & Alber, 2014).

Avec l'accroissement démographique et l'emprise croissante de l'homme sur son environnement, ces espaces anthropisés ont suscité une curiosité grandissante. Si l'Europe anglo-saxonne a été plus précoce que le reste de l'Europe dans son intérêt pour la faune et la flore des villes (Clergeau, 2008), des inventaires, notamment floristiques, ont été réalisés dans de nombreuses villes européennes dès la deuxième moitié du 19^{ème} siècle. Par exemple, Joseph Vallot a entamé des inventaires floristiques au centre de Paris en 1883. De même, Paul Jovet s'est livré à des inventaires botaniques à Paris à partir des années 1920 (Lizet, 1997). Plus tard, la reconquête par la végétation des sites bombardés et des villes en ruines à la sortie de la Seconde Guerre mondiale a permis de suivre l'évolution de la flore sur plusieurs décennies et a contribué à l'émergence progressive de l'écologie urbaine dans la seconde moitié du 20^{ème} siècle, notamment en Allemagne et en Europe centrale (Sukopp, 2002).

C. L'écologie urbaine, qu'est-ce que c'est ?

- I. L'écologie urbaine étudie la relation entre biodiversité et milieu urbain. En quoi consiste ce concept ? Pourquoi s'intéresser à ce domaine de l'écologie ? Quels en sont ses buts et son importance ?

L'écologie urbaine est *stricto sensu* un domaine de l'écologie (la science qui étudie les écosystèmes) qui s'attache à l'étude de l'écosystème : la ville. Globalement, elle désigne une discipline qui consiste à étudier la biodiversité qui se trouve dans une zone urbaine ainsi que les interactions entre cette diversité biologique et la ville.

L'écologie urbaine est apparue à l'école de Chicago dans les années 1920 (Joseph & Grafmeyer, 2004) où les sociologues tentaient de transposer des concepts issus de l'écologie animale et végétale à l'étude des comportements humains et de l'organisation des communautés humaines en contexte urbain. En dehors de l'école de Chicago, l'écologie urbaine, définie en tant que science associant la recherche théorique et la recherche appliquée, a deux significations différentes (Pickett

et al., 2001; Rebele, 1994; Sukopp, 1998). Une première écologie urbaine relève de la planification et de l'aménagement, elle s'intéresse à la gestion des problèmes environnementaux intrinsèques aux régions urbaines (pollutions des eaux, de l'air et des sols, gestion des déchets, du bruit et des eaux usées, planification des réseaux de transport, etc.). Une seconde écologie urbaine est de nature scientifique : l'écologie *dans* la ville qui s'intéresse à l'étude des facteurs qui influencent, en milieu urbain, la distribution, l'abondance des espèces et leur dynamique au sein des différents habitats présents dans les zones urbaines, ainsi que les interactions entre ces espèces et leurs relations aux flux d'énergie et de la matière. Elle s'attache donc à l'étude des conséquences de l'urbanisation sur la biodiversité : la pollution de l'eau ; de l'air ; la destruction des habitats et l'accélération des extinctions d'espèces (Pakarinen, 1994).

II. Impacts de l'urbanisation sur la biodiversité. Quelles sont les menaces ?

On estime aujourd'hui que plus de la moitié de la population humaine mondiale vit en milieu urbain (ONU, 2012). Nous sommes ainsi passés d'un milliard d'habitants aux alentours de 1800 à près de six milliards d'habitant au début du XX^{ème} siècle (Harrison & Pearce, 2000). Nous sommes aujourd'hui 7,5 milliards d'êtres humains. D'après les dernières projections de l'ONU, nous pourrions être 11 milliards en 2100 et cette croissance pourrait se poursuivre (Gerland et al., 2014). Cette croissance exponentielle de la population humaine s'est accompagnée d'un impact considérable sur la biodiversité. La destruction des habitats et leur fragmentation, est la menace la plus forte pour la diversité biologique et la première cause de la crise d'extinction actuelle de nombreuses espèces (Miller & Hobbs, 2002). Ensuite vient l'homogénéisation biotique qui gagne progressivement presque toutes les zones urbaines (McKinney, 2006): les espèces indigènes sont remplacées par des cosmopolites (voir par ex. Sudnik-Wójcikowska, 1988; Whitney, 1985)

adaptées au régime de perturbation urbaine (“les espèces urbanophiles” dans le sens de Wittig, Diesing, & Gödde, 1985), et pouvant rendre de plus faibles services écosystémiques (Chapin et al., 1998; Díaz & Cabido, 2001).

III. Emergence de la conservation de la biodiversité urbaine et pratiques de gestion

C’est dans ce contexte que va émerger l’idée de la préservation de toutes les composantes de la biodiversité des villes de laquelle l’homme dépend (Mindell, 2009). La notion des services écosystémiques rend compte de la valeur de la biodiversité à travers les services qu’elle peut rendre à l’homme et la contribution qu’elle peut apporter à son bien-être (Costanza et al., 1998; Dearborn & Kark, 2010; Fuller et al., 2007). On attribue alors à la biodiversité des valeurs d’usage. Elle fournit les matières premières nécessaires à la vie comme la nourriture, le bois ou encore les substances pharmaceutiques (services d’approvisionnement). Elle joue aussi un rôle plus indirect en régulant le climat (réduction de l’effet d’îlot de chaleur (DeNardo et al., 2005)), la qualité de l’air (Nowak, Crane, & Stevens, 2006), y compris en ville (Bolund & Hunhammar, 1999). Elle aide à la formation et au maintien de sols fertiles (Pickett et al. 2008), assure la pollinisation des cultures, sert d’habitat pour de nombreuses espèces, et intervient dans les cycles des nutriments (Mace, Norris, & Fitter, 2012) (services de régulation et de support). Elle fait partie de la culture des hommes, elle leur permet de pratiquer des loisirs (Pysek, et al., 1998) (services culturels). On attribue alors à la biodiversité des valeurs d’option : parmi les espèces non encore connues ou les substances non encore identifiées peuvent par exemple se cacher des médicaments.

Dans les deux cas, les espèces qui fournissent les services écosystémiques ne sont pas spécialement les espèces remarquables qui attirent déjà l’attention nécessaire à leur protection, mais plutôt la biodiversité sauvage. C’est cette partie de la biodiversité qui a focalisé notre attention au cours de

cette thèse. Dans cette optique, il ne s'agit donc plus seulement de tenter de maintenir des îlots de nature dans un état sauvage à l'abri des activités humaines, mais de mettre en œuvre une gestion diversifiée afin de préserver la capacité évolutive des processus écologiques ainsi que des espèces au sein des habitats fortement marqués par les activités humaines (Larrère & Larrère, 1997). Les premiers actes concrets de la conservation de l'environnement urbain en France date de 1960 pour voir l'apparition de la loi sur la création des parcs nationaux. Parallèlement à ces créations de parcs, et afin d'atténuer l'effet barrière qu'elles peuvent jouer certaines structures urbaines, des plantations des arbres ont eu lieu progressivement en ville (Prevett 1991) étant donné que le maintien et l'amélioration de la qualité de la biodiversité urbaine nécessitent la présence de patches favorables au développement des espèces au milieu de la matrice environnante hostile à leur installation, ainsi que des connexions entre ces patches (Clergeau, 2008; Blanc & Clergeau, 2010). Ces patches d'habitats en milieu urbain pourraient donc fonctionner comme des corridors écologiques assurant des connexions entre les différents parcs, par exemple, pour faciliter le mouvement de certaines espèces en favorisant leur distribution et dynamique entre ces espaces (FitzGibbon, Putland, & Goldizen, 2007).

C'est donc sur ce point qu'une partie de mes travaux de thèse s'est focalisée. Plus particulièrement, nous nous sommes questionnés sur le rôle de corridor, pour la flore sauvage vasculaire, que pourraient avoir en milieu urbain ces patches linéaires que représentent les arbres d'alignement.

D. Pourquoi s'intéresser à l'étude de la flore urbaine sauvage vasculaire ?

I. Eléments historiques

L'étude écologique des milieux urbains en général est née dans les années 1920. On prit alors conscience de l'action de l'homme sur son environnement et des effets néfastes de l'urbanisation.

Les études écologiques timides des débuts concernaient essentiellement la faune des villes, puis elles s'étendirent aux végétaux.

Les espèces sauvages des milieux urbains ont commencé d'attirer l'attention des écologues vers la fin du 19^{ème} siècle (Pysek et al., 1998). Ces études s'intéressaient aux espèces végétales qui poussent naturellement sans intervention humaine, par opposition à la flore cultivée/plantée dont le développement est dépendant de l'homme. Ils travaillaient sur les interstices urbains (fissures des murs, les pavés et les trottoirs etc.) et des îlots microscopiques de « verdure », constituant des refuges pour de nombreuses espèces végétales sauvages et jouant un rôle important dans le maintien de cette biodiversité végétale urbaine.

II. La prise en compte de la biodiversité végétale sauvage en ville, ses bienfaits et caractéristiques

Cette flore spontanée, commune en ville, est un des éléments constitutifs de la plus grande partie de la biomasse de l'écosystème urbain et sa richesse assure son bon fonctionnement (Gaston & Fuller, 2008). Elle est, par ailleurs, responsable de la majeure partie des services écosystémiques rendus (Millenium Ecosystem Assessment 2005). La flore urbaine participe aussi à la régulation des îlots de chaleur urbains, à la dépollution de l'eau de l'air et du sol, l'abondance et la diversité de pollinisateurs (Meena et al., 2015), et plus largement, par son aspect esthétique, agrmente la vie des citadins et agit de façon bénéfique sur leur santé et leur bien-être spirituel (Tzoulas et al., 2007). McKinney (2006) a évalué les caractéristiques de cette flore urbaine sauvage en termes des paramètres qui leur permettent de se maintenir sur plusieurs années (urban adapters ou exploiters (e.g., Mackin-Rogalska, Pinowski, Solon, & Wojcik, 1988; Sukopp & Werner, 1982)) et résister dans ces habitats fortement anthropisés. Certaines plantes ont de fortes capacités reproductrices. Elles peuvent être capables de produire une grande quantité de graines qui se disséminent

facilement. Elles ont une reproduction rapide, ainsi qu'une forte tolérance aux perturbations telles que le piétinement (Pickett et al., 2001). Ces plantes, qualifiées de typiquement urbaines, semblent être celles qui supportent le mieux d'être piétinées, et ont le pouvoir germinatif le plus élevé, les plus fortes capacités de dispersion, enfin sont celles qui exploitent et supportent la plus grande quantité de déchets anthropiques (Kowarik, 2011).

III. La richesse floristique en espèces sauvages en ville et ses déterminants dans la littérature en écologie

En ce qui concerne les espèces végétales, les villes apparaissent souvent comme des milieux plus riches que les paysages environnants (Walter 1971; Kühn et al., 2004), en relation avec leurs tailles et leurs nombres d'habitants (Pysek 1998, Ceplova et al. 2017). La plus forte richesse en ville peut s'expliquer par la forte hétérogénéité d'habitats offrant des ressources multiples pour une grande variété d'espèces (Deutschewitz et al., 2003; Ramalho & Hobbs 2012). Les aires urbaines sont également largement associées à la présence d'un grand nombre d'espèces sauvages spontanées (Kowarik 1995) et des multiples réservoirs ou source de graines (Jardins, parcs ou autres espaces verts) (Knapp et al., 2010). Ainsi, une partie conséquente de la biodiversité végétale en ville peut être formée par des espèces sauvages. Gérin-Lajoie (2002) a évalué les facteurs influençant la diversité floristique des bords de route en zone urbanisée. La végétation y est très hétérogène, autant d'un point de vue quantitatif que qualitatif. La composition est liée aux caractéristiques locales des routes, telles que leur topographie, et les pratiques de gestion dont elles font l'objet. Ensuite, en 2012, dans le but de mieux comprendre aussi les facteurs influençant la biodiversité en ville, Penone et al. ont étudié les interactions ayant lieu entre le milieu urbain et les dépendances vertes ferroviaires. En premier lieu, ils ont étudié les effets de l'urbanisation sur la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés végétales et animales (orthoptères,

escargots) des dépendances vertes et ensuite étudié l'apport de ces dépendances vertes ferroviaires au fonctionnement de la biodiversité en ville. Leurs résultats soulignent l'importance des filtres liés à la fragmentation et à l'environnement urbain dans l'assemblage des communautés et montrent un rôle de refuge ainsi qu'une connectivité fonctionnelle au sein des dépendances vertes ferroviaires en milieu urbain.

E. Filtres urbains

I. Effets des filtres urbains sur la diversité végétale fonctionnelle

Les règles d'assemblage des espèces au sein des communautés végétales urbaines ont été synthétisées et conceptualisées comme une succession hiérarchique de filtres abiotiques et biotiques qui agissent à des échelles spatio-temporelles et déterminent l'assemblage des communautés (Keddy, 1992; Diaz, Cabido, & Casanoves, 1998; Lortie et al., 2004). Les contraintes de dispersion vont constituer le premier filtre à l'échelle du paysage (Zobel, 1997), ensuite viennent les conditions environnementales locales et spécifiques à la ville (Godefroid & Koedam, 2007a; Grimm et al., 2008) (températures élevées liées à l'îlot de chaleur urbain, sécheresse et le stress hydrique, ou encore l'environnement lumineux (Grimm et al., 2008; Pickett et al., 2001) disponibilité de ressources, niveau de perturbation etc.) qui vont constituer un second filtre excluant les espèces incapables de tolérer ces conditions.

Le dernier filtre est constitué finalement par les interactions biotiques qui déterminent quelles espèces ont la plus forte probabilité d'être dominantes au sein des communautés (Cingolani et al., 2007). A cela s'ajoute, les événements historiques, des contraintes biogéographiques et des processus évolutifs (Keddy, 1992). Enfin, ces différents filtres permettent de comprendre l'assemblage des communautés : certaines espèces présentes régionalement trouvent dans les villes des habitats favorables à leur survie et s'y installent de façon permanente (Knapp et al., 2008;

Williams, Hahs, & Vesk, 2015). Plus spécifiquement, parmi l'ensemble de ces espèces, celles capable de passer les différents filtres urbains à la fois biotiques et abiotiques, arrivent à se maintenir sur plusieurs années. D'autres espèces, impactées par les modifications induites par le développement urbain, se raréfient. En effet, l'urbanisation peut interférer avec les différents filtres décrits ci-dessus en modifiant l'assemblage des communautés. Il apparaît donc intéressant d'évaluer la manière avec laquelle ces filtres biotiques et abiotiques agissent sur les communautés des plantes sauvages urbaines, et de mettre en lumière, plus particulièrement, l'influence des modifications induites par l'homme.

II. La ville vue comme une série de filtres

En milieu urbain, les différents types de filtres sont fortement conditionnés par les activités humaines qui tendent également à modifier les conditions environnementales (Williams et al., 2009). Cela se traduit par des niveaux de pollution plus élevés (Lovett, Weathers, & Arthur, 2002), des altérations des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des sols (Pickett et al., 2011), associés à des températures plus élevées dues à l'îlot de chaleur urbain (Landsberg, 1981). Le filtre humain, lié à la fragmentation des patches d'habitats, agit sur le pool d'espèces initial (Grimm et al., 2008) : les patches d'habitat sont de petite taille et isolés au sein de la matrice urbaine composée de surfaces bâties (Stenhouse, 2004). Cette fragmentation est susceptible d'affecter la capacité des espèces à se maintenir dans cet environnement urbain. Enfin, les préférences humaines constituent un filtre important dans la distribution et répartition de la flore en contexte urbain. De par ses choix en termes de gestion et d'esthétisme, l'homme contraint la dynamique et la distribution des espèces végétales influençant l'assemblage et la composition des communautés végétales (Cadotte, 2006; Clobert et al., 2001). Dans ce cas, les interactions entre les espèces vont

être aussi modifiées : (1) d'une part par l'introduction continue et propre à la ville des espèces nouvelles au sein du pool régional (Lortie et al., 2004). Certaines d'entre elles s'adaptent très vite et ont un caractère envahissant (Hanspach et al., 2008). Et (2) d'autre part, les tentatives d'éradication dont font l'objet les espèces indésirables pour l'homme. Cependant la disparition rapide de certaines espèces, l'apparition des plantes exotiques pourraient perturber profondément les processus écologiques naturels en entraînant un changement dans la composition des communautés végétales. Ces changements sont probablement induits par l'évolution climatique et l'urbanisation qui sont considérées des facteurs clés des dynamiques actuelles de biodiversité.

De façon diffuse ou directe, les activités humaines auraient donc une très forte influence sur l'assemblage des espèces en ville. Dans cette optique, Williams et al. (2009) suggère même que les préférences humaines constitueraient un filtre à part entière.

La compréhension des traits, qui permettent aux espèces de persister en milieu urbain, permet de comparer des communautés appartenant à des flores différentes, ainsi que d'apporter une interprétation plus fine des processus d'assemblage des espèces (Diaz, Cabido, & Casanoves, 1998).

III. Apport de l'étude des traits fonctionnels pour expliciter les mécanismes de filtres urbains : Intérêts et perspectives de recherche sur l'influence de l'environnement urbain sur les traits fonctionnels des plantes

La prise en compte des traits fonctionnels des espèces dans les analyses a permis de préciser certaines caractéristiques propres à l'environnement urbain pouvant être mis en relation avec leur distribution et assemblage. Un trait est une caractéristique morphologique, écophysiologique ou génétique d'un organisme (Lavorel et al., 1997) ; la plupart du temps, il est mesuré à l'échelle de l'individu et est utilisé pour comparer les espèces les unes aux autres (McGill et al., 2006). Un trait

fonctionnel est une caractéristique que l'on peut lier au fonctionnement de l'organisme et qui agit sur ses performances (McGill et al., 2006; Violle et al., 2007). Dès le début de l'étude de la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, l'importance des traits des espèces sur le fonctionnement des écosystèmes a été montrée (Hector et al., 1999; Tilman et al., 1997). Dans ces études, les espèces sont rassemblées par groupes fonctionnels en fonction de leurs similitudes fonctionnelles. Ces traits, qualitatifs (ex : plante annuelle ou pérenne, plante indigène ou exotique, les stratégies de Grime (Grime, 1988) : compétitive, stress-tolérant, rudéral, modes de pollinisation, de dispersion ou encore de germination,) et quantitatifs (ex : les valeurs d'Ellenberg (Ellenberg, 1988) de préférences de température, d'humidité, de lumière des plantes), peuvent varier selon les conditions du milieu au cours du temps, on parle alors de « traits de réponses » (Lavorel & Garnier, 2002). Ces caractéristiques, décrivant la réponse de la performance écologique ou préférence écologique (Violle et al., 2007), représentent davantage un optimum en relation avec les facteurs du milieu.

IV. Relation entre traits fonctionnels et environnement urbain

La mise en relation des traits fonctionnels avec l'environnement urbain a été réalisée à deux échelles d'étude :

- Echelle large en prenant en compte des variations à l'échelle de toutes les espèces.
- Echelle locale en analysant les changements au sein de certaines communautés végétales.

Les études de Duncan et al. (2011) et Palma et al. (2017), basées sur des comparaisons de données floristiques anciennes et actuelles, aident à déterminer ainsi la liste des espèces qui se sont maintenues dans un lieu tout au long du processus d'urbanisation, des espèces qui ont colonisé un lieu avec l'urbanisation, et des espèces disparues suite à cette urbanisation. Ces travaux ont pris en

compte le rôle du filtre lié à la préférence des espèces pour certains habitats. Par exemple, les milieux humides ou oligotrophes sont des habitats particulièrement impactés par l'urbanisation d'une façon directe ou indirecte. La transformation de cet habitat élimine ainsi un certain nombre d'espèces et leurs traits associés (Knapp et al., 2010). Ces études sont relativement rares et sont faites sur une petite échelle temporelle et portent sur des habitats boisés (Vallet et al., 2010; Schwoertzig et al., 2016) ou sur des habitats patrimoniaux (Albrecht & Haider, 2013; Williams et al., 2005). Ils montrent, par la prise en compte des traits fonctionnels, que les espèces favorisées en ville sont souvent héliophiles, basophiles et supportent la sécheresse (Godefroid, Monbaliu, & Koedam, 2007b; Vallet et al., 2010). Ces espèces sont adaptées aux modifications et perturbations environnementales urbaines en raison de leur cycle de vie par exemple (Hill, Roy, & Thompson, 2002). Il subsiste néanmoins un manque de connaissance à des larges échelles temporelles de l'effet des filtres environnementaux liés aux préférences des espèces dans les habitats urbains sur le changement de communauté de plantes (Devictor et al., 2012). Dans le cadre de cette thèse, nous avons pris en compte cette lacune et étudié cet effet sur 130 ans (1883-2017).

F. La flore des pieds des arbres d'alignement

I. Pourquoi s'intéresser à la flore spontanée des pieds des arbres d'alignement

Pour mettre en évidence cette flore qui arrive, malgré toutes les contraintes urbaines, à coloniser les micro-habitats urbains (entre les cailloux du goudron, pieds des arbres, murs, pelouses ou zones herbeuses, jardinières, fissures de bitume, pavés, sous les haies et massifs arbustifs, chemin de terre, etc.) (Lundholm & Marlin, 2006), notre choix est tombé sur un habitat exclusivement urbain ayant une taille constante réduite (entre 1 et 4 m²) et une qualité très hétérogène, et pourtant pourrait être en mesure de servir d'habitats pour la flore spontanée, que sont les pieds des arbres plantés le long des routes. Nous nous sommes intéressés particulièrement à ce micro-habitat étant

donné le peu d'études existantes sur sa flore au moment du lancement de notre étude, et nous avons donc jugé opportun d'effectuer un suivi annuel capable de fournir une vue assez fine de cette flore et de sa dynamique au cours des années.

C'est dans ces espaces que pousse une flore spontanée vasculaire. Cette dernière réussit à s'adapter à des conditions de vie difficiles notamment parce qu'elle est, coupée, arrachée, piétinée et subit les différents aléas liés à la vie en ville (pollution, présence de poussières et microparticules, etc.). Ces conditions extrêmes vont augmenter le stress des plantes ou altérer la chimie du sol (Farmer, 1993).

II. La flore spontanée des pieds des arbres dans la littérature en écologie

Jusqu'à présent, très peu d'attention a été portée en écologie urbaine aux pieds des arbres, habitat pourtant exclusivement urbain. Les travaux menés au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier par Cheptou ont été pionniers en la matière. Dans son équipe, les pieds des arbres sont envisagés comme modèle d'étude en dynamique des populations et en écologie évolutive : ils constituent en effet des patches de taille constante, d'éloignement connu, isolés au sein d'une matrice défavorable. Cheptou et ses collègues se sont intéressés à une petite Astéracée rudérale proche du pissenlit, le crépis de Nîmes (*Crepis sancta*).

Leurs résultats mettent en lumière l'importance de la configuration spatiale des patches d'habitat que constituent les pieds des arbres dans la dynamique non seulement démographique mais aussi évolutive des populations de plantes en ville (Cheptou et al., 2008).

Notamment, ils ont mis en évidence une divergence dans la stratégie de dispersion entre populations rurales et populations urbaines de pieds d'arbres. *C. sancta* produit à la fois des achènes légers surmontés d'un pappus, capables d'être disséminés à des distances importantes, et

de lourds achènes dépourvus de pappus et faiblement dispersants. Or, dans le système « pieds d'arbres », les populations de *C. sancta* produisent une plus grande proportion de gros achènes : ce changement des fréquences phénotypiques traduit le coût à la dispersion dans le milieu très fragmenté que forment les pieds des arbres.

Deux années plus tard, une autre étude est parue sur la flore vasculaire spontanée des pieds des arbres des rues, visant à tester l'hypothèse d'une homogénéisation des flores urbaines.

Pour Wittig et Becker (2010), cibler les pieds des arbres est un moyen d'optimiser la mise en évidence d'un tel patron floristique. En effet, argumentent-ils, l'homogénéisation induite par l'urbanisation est souvent analysée sur la base de flores globales, connues pour l'ensemble d'une ville, incluant bien sûr tous les habitats urbains mais aussi différents habitats moins typiques, tels que des boisements ou prairies relictuels. La flore de ces derniers habitats, lorsqu'elle est prise en compte dans le pool global des espèces, tendrait à « masquer » les effets homogénéisants de l'urbanisation en soi. Les pieds des arbres, habitat typiquement urbain présent jusqu'au cœur des villes, constituent à l'opposé un objet idéal pour s'affranchir de ce problème. Une cinquantaine de pieds des arbres ont donc été inventoriés dans sept villes européennes (Londres, Paris, Hambourg, Berlin, Copenhague, Vienne, Varsovie). La distance floristique moyenne entre communautés est bien plus faible pour ces pieds d'arbres qu'elle ne l'est pour les milieux forestiers avoisinants, et une part importante des espèces recensées (31 à 41% selon les villes) est commune à toutes les villes. En outre, la comparaison avec un jeu de données américain montre que 80% des espèces vues à Baltimore ont également été vues en Europe (26% sont même parmi les plus constantes, celles trouvées dans toutes les villes de l'étude). Wittig et Becker (2010) en tirent les conclusions suivantes : (1) la flore des pieds des arbres traduit bien une homogénéisation induite par l'urbanisation ; au vu des similarités constatées non seulement entre villes européennes mais aussi

entre villes européennes et américaine, (2) la richesse de la flore dans les habitats urbains sensu stricto ne contribue pas au maintien de la biodiversité globale.

En 2010 aussi, viennent les travaux de thèse de Maurel, au Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris, qui a examiné les patrons de distribution des espèces exotiques et invasives d'un nombre plus élevé d'arbre d'alignement que celui inventorié par Wittig et Becker (1500 pieds d'arbres), mais sur une échelle locale : le quartier de Bercy, au 12^{ème} arrondissement de Paris. Ses résultats confirment que la flore des pieds des arbres est riche en espèces exotiques, mais relativement pauvre en espèces invasives, excluant donc l'hypothèse d'une expansion facilitée en ville par les corridors potentiels que constituent les alignements arborés. Bien que les communautés des pieds des arbres d'alignement n'étaient pas strictement le sujet de ses travaux de thèse, il s'avère intéressant d'étudier la composition de ces communautés, la distribution, ainsi que la dynamique de l'ensemble de la flore spontanée qui s'y installe. Dans le cadre de ma thèse, pour faire suite aux travaux de Maurel, je me suis donc intéressée à ce sujet afin de combler cette lacune qui n'avait pas été prise en compte en 2010. Il y a donc là tout un champ à explorer sur les facteurs responsables de la distribution des espèces végétales et de sa dynamique aux pieds des arbres d'alignement à Paris (Omar et al., 2018)

G. La distribution et la dynamique des espèces végétales en milieu urbain

I. Les patrons de distribution et dynamique des espèces en milieu urbain

Comme dans les autres écosystèmes, les patrons de distribution et dynamique des espèces en milieu urbain sont principalement influencés par les caractéristiques biotiques et abiotiques du milieu, les interactions intra et interspécifiques (compétition, relations trophiques...) et les processus d'extinction, de colonisation et de migration qui sous-tendent la dynamique des populations entre patches d'habitat (Niemelä, 1999). Toutefois, l'action conjuguée des contraintes

urbaines (déjà citées plus haut) détermine la nature, la quantité et l'organisation spatiale – très hétérogène – des habitats disponibles pour les espèces animales et végétales. Elle a par conséquent une influence forte, dans ces habitats, sur la dynamique des populations et sur la structure et la composition des communautés urbaines (Muratet et al., 2007; Niemelä, 1999; Rebele, 1994) étant donné que ce milieu est caractérisé par des paramètres qui facilitent l'installation et le développement de certaines espèces végétales ou animales (Sukopp, 2004) et que les villes semblent plus riches en nombre d'espèces végétales par rapport aux milieux ruraux spatialement proches et se dotent de plus en plus d'espaces verts très naturels, offrant un espace de vie et de prédation favorable à une foule d'espèces animales et végétales. En 1970, Perring, 1970 était le premier à découvrir ce phénomène, qui a été confirmé par d'autres études (par ex. Kühn, Durka, & Klotz, 2004; Pysek et al., 1998).

II. La théorie neutre de la biodiversité permet-elle d'expliquer la distribution et la dynamique des espèces ?

Selon Hubbell (2001), la théorie neutre, évoquée dans son livre “The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography”, est basée sur trois principes principaux qui amènent à une nouvelle vision de l'écologie des communautés : l'équivalence écologique entre individus, leur nombre constant au sein des communautés et le rôle important de la limitation de dispersion. Néanmoins, cette théorie, très axée sur les processus stochastiques, nuance fortement le rôle de l'environnement sur l'assemblage des communautés et aussi l'abondance des espèces en leur sein. La nécessité d'avoir une hypothèse nulle afin d'expliquer la dynamique et la distribution des communautés est d'ailleurs une des raisons évoquées pour justifier l'élaboration de théories neutres (Leibold & McPeck, 2006). Les principes généraux de la théorie neutre suggèrent plutôt que les espèces sont identiques et d'égaux compétiteurs *per capita*. Toutes les espèces peuvent

ainsi se développer sur un site donné, faisant en sorte que la composition de la communauté est déterminée largement par la dispersion stochastique des individus. L'abondance des espèces d'une communauté suit une dérive stochastique alors que la diversité suit un équilibre dynamique entre l'extinction des résidents et l'apparition de nouveaux individus par immigration ou spéciation (Hubbell, 2001, 2005, 2006). En effet, le modèle de Hubbell (2001) au niveau de la métacommunauté suggère que le nombre d'individus est constant ; à chaque génération, un individu mort est remplacé aléatoirement soit par une nouvelle espèce produite par spéciation selon la probabilité v , soit de façon stochastique, par un individu provenant d'une espèce déjà présente dans la métacommunauté selon une probabilité $1-v$. Ce taux à l'échelle locale et la spéciation à l'échelle de la métacommunauté compensent ces extinctions (Hubbell, 2001) et maintiennent la diversité dans le système (Chave & Leigh, 2002).

III. Critiques et avenir de la théorie neutre

Le modèle proposé par Hubbell a déjà fait l'objet de maintes critiques (Chave & Leigh Jr, 2002; Leibold & McPeck, 2006; Tilman, 2004). Dans une méta-analyse, Cottenie (2005) indique que sur 158 communautés étudiées, seulement 8 % d'entre elles seraient réellement gouvernées par des processus neutres. Les détracteurs de la théorie neutre stipulent que cette théorie ne peut inclure des explications écologiques plus traditionnelles telles que les caractéristiques des espèces, les interactions interspécifiques, les relations trophiques et la réponse des organismes à l'abondance et à la distribution des ressources (Chave, 2004; Holyoak & Loreau, 2006; Wilson & Lundberg, 2006).

A travers l'étude des communautés végétales des pieds des arbres, nous allons chercher à savoir si la distribution et la dynamique des espèces végétales aux pieds des arbres d'alignement pourraient être régies ou non par l'application du principe de neutralité aux espèces.

H. Contexte et objectifs de cette étude

Suite aux travaux de Maurel (2010), le travail sur la flore des pieds des arbres d'alignement que j'ai mené au cours de ma thèse, s'inscrit dans le cadre d'un programme de recherche vaste, financé par l'Agence Universitaire de la Francophonie, programme de bourse d'excellence Eiffel et l'Agence Nationale pour la Recherche.

L'objectif de cette étude est donc d'étudier cet élément très particulier des milieux urbains qu'est le pied d'arbre d'alignement. Il constitue un micro site d'environ 2 m², régulièrement espacé le long des trottoirs et apparemment accueillant pour certaines espèces végétales.

Le travail sur la flore des pieds des arbres d'alignement au cours de cette étude a un triple objectif :

- d'une part, comprendre les facteurs (conditions locales, paysage, mais aussi gestion et usages, caractéristiques biologiques de plantes) influençant la composition et la distribution de cette flore (Omar et al., 2018) ;

- d'autre part, analyser le rôle de ces patchs d'habitat, de taille très réduite mais présents en grand nombre et agencés non aléatoirement dans l'espace (alignements arborés), dans la dynamique des populations et des communautés de plantes en milieu urbain ; en particulier, nous formons l'hypothèse que les pieds des arbres jouent, pour la flore sauvage, le rôle de corridors en « pas japonais » (*'stepping-stone corridors'*) favorisant les flux de graines et de pollens entre différents « éléments verts » de la ville.

-Finalement, déterminer l'effet des conditions environnementales et anthropiques sur le changement de composition de communautés végétales sur 130 ans grâce aux données récoltées par Joseph Vallot en 1883 et à celles des plantes actuelles de sauvage de ma rue (2011-2017).

Dans le cadre de ma thèse, je me suis donc intéressée au rôle que pouvaient jouer, en milieu urbain très fragmenté, les alignements de pieds des arbres dans la diffusion des espèces.

I. Problématique abordée

Dans cette étude, on considèrera le patch (i.e. le pied d'arbre) comme l'unité d'habitat, c'est à dire un élément du paysage constituant une unité écologique fonctionnelle, plus ou moins stable ou isolé, pour une certaine échelle temporelle et spatiale.

Cette thèse consiste à analyser les données provenant des inventaires floristiques de 1474 pieds d'arbres dans le quartier de Bercy effectués de 2009 à 2017 par l'équipe de Nathalie Machon pour répondre aux questions suivantes :

Les pieds des arbres sont-ils considérés comme des habitats pour les espèces végétales dans le milieu urbain ? Pour quelles espèces ? Quels sont les facteurs qui agissent sur la distribution des plantes dans les pieds des arbres ? Comment ces plantes colonisent-elles nos rues ? Se déplacent-elles d'un pied d'arbre à l'autre grâce à leurs graines, fruits, spores, ces structures qui permettent leur dissémination ? Proviennent-elles des espaces verts situés à proximité ? Quelles sont les caractéristiques biologiques des plantes et celles du quartier qui déterminent le modèle de dynamique de métapopulation ? Quels sont les déterminants environnementaux et anthropiques du changement de la composition des communautés végétales en ville sur 130 ans ?

Ces inventaires font suite à ceux réalisés depuis 2009 sur les mêmes pieds des arbres qui constituent ainsi un suivi de la dynamique des communautés peuplant ces micro-espaces urbains végétalisés.

En premier lieu, un point sera fait sur la zone d'étude ainsi que les inventaires floristiques et les paramètres locaux saisis sur le terrain (chapitre 1). Le chapitre 2 vise à mieux comprendre les facteurs influençant la composition et la distribution des espèces végétales spontanée. Ensuite, le chapitre 3 traitera le rôle que les pieds des arbres d'alignement pourraient assurer pour la flore qui pousse à ses pieds. Puis, le chapitre 4 met en lumière l'effet des conditions environnementales et anthropiques sur le changement de composition de communautés végétales sur 130. Enfin, la discussion générale qui s'appuie sur les différents articles scientifiques insérés dans les chapitres 2-3-4.

Chapitre 1 : Méthodologie générale

A. Zone d'étude

Etudier le milieu urbain tel que l'agglomération parisienne est très intéressant car ce type de milieu occupe des surfaces croissantes dans le monde et concerne de plus en plus de gens (plus de la moitié de la population humaine vit dans des villes). Etudier Paris revient à étudier un milieu bien particulier, où les conditions de vie : température, air, sol, sont différentes du territoire rural. Avec ses 2.3 millions d'habitants sur un territoire d'à peine 100 kilomètres carrés, Paris est l'une des capitales les plus denses au monde. Mais elle dispose tout de même d'une multitude de petits habitats écologiques différents : les parcs, les jardins, les pieds des arbres, les fissures des trottoirs, les pelouses, anciennes voies ferroviaires, toit des bâtiments...

Notre étude a été réalisée dans Paris intra-muros qui constitue un centre urbain extrêmement dense propice à tester l'hypothèse d'une amélioration des flux de graines et de pollens par les alignements arborés (hypothèse des corridors en « pas japonais »).

Au sein de Paris, nous avons circonscrit la zone d'étude au 12^{ème} arrondissement, un des arrondissements les plus densément peuplés de France (23,000 habitants/km², INSEE, 2017), situé à rive droite par rapport à la Seine, autour du parc de Bercy, de la coulée verte René-Dumont (promenade plantée), et du complexe ferroviaire constitué par la gare de Lyon, la gare de Bercy et les voies ferrées qui les desservent, que j'appellerai par la suite « complexe GDLB » (Fig. 1, Tableau 1).

Nous avons analysé la distribution de la flore dans le quartier de Bercy aux pieds de 1474 arbres d'alignement et évalué l'impact des structures urbaines sur cette distribution. Cette étude s'est basée sur 7 ans d'inventaires floristiques, effectués entre 2009 et 2015, répartis sur l'ensemble du quartier, dans tous les pieds des arbres d'alignement existant.

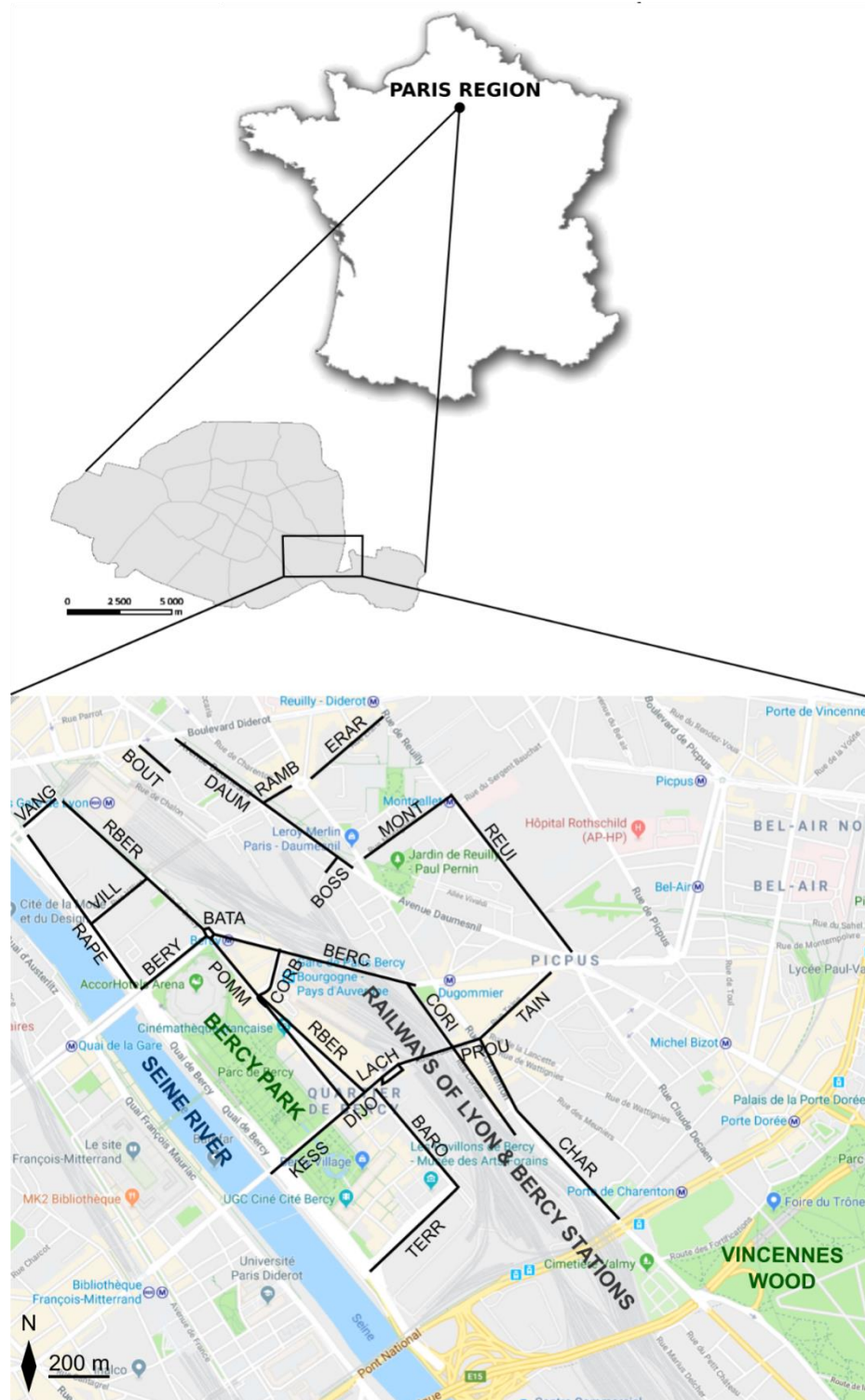


Figure 1 : Localisation de la zone d'étude au sein de Paris, dans le quartier de Bercy, au 12^{ème} arrondissement. En gris est figuré le complexe ferroviaire GDLB, comprenant les gares de Lyon et de Bercy et l'ensemble des voies ferrées qui les desservent. En vert sont figurés le parc de Bercy

et le bois de Vincennes. En bleu, figure la Seine. Les noms des rues en abréviation sont cités dans le tableau ci-dessous.

Tableau 1 : Noms des rues, nombre de patchs et l'essence de l'arbre par rue.

Noms des rues en abréviation	Nom complet des rues	Nombre de patchs/rue	Espèce d'arbre/rue
BARO	Baron le Roy	62	<i>Platanus</i>
BATA	Bataillon du Pacifique	31	<i>Ailanthus</i>
BERC	boulevard de Bercy	126	<i>Aesculus</i>
BERY	boulevard de Bercy	99	<i>Tilia</i>
BOSS	Charles Bossut	6	<i>Prunus</i>
BOUT	Jean Bouton	11	<i>Tilia</i>
CHAR	Charenton	144	<i>Platanus</i>
CORB	Corbineau	16	<i>Robinia</i>
CORI	Coriolis	8	<i>Platanus</i>
DAUM	Daumesnil	186	<i>Platanus</i>
DIJO	Dijon	10	<i>Platanus</i>
ERAR	Erard	16	<i>Prunus</i>
GERT	Gerty Archimède	8	<i>Ailanthus</i>
KESS	Joseph Kessel	69	<i>Platanus</i>
LACH	Lachambeaudie	31	<i>Platanus</i>
MONT	Montgallet	52	<i>Prunus</i>
POMM	Pommard	39	<i>Tilia</i>
PROU	Proudhon	5	<i>Prunus</i>
RAMB	Rambouillet	7	<i>Prunus</i>
RAPE	Quai de la Rapée	97	<i>Platanus</i>
RBER	Bercy	136	<i>Tilia</i>
REUI	Reuilly	145	<i>Platanus</i>
TAIN	Taine	62	<i>Tilia</i>
TERR	Terroirs de France	45	<i>Platanus</i>
VANG	Van Gogh	15	<i>Carpinus</i>
VILL	Villiot	48	<i>Aesculus</i>

B. Inventaires floristiques

1474 pieds d'arbres, répartis dans 26 rues, avenues, quais et places, ont fait l'objet d'inventaires floristiques dans la zone d'étude en mai et juin 2009. Les données des inventaires floristiques ont été enregistrées dans la base de données du CESCO par le biais du site de suivi des plantes à fleurs, SPAF (<http://spaf.thyb.net/>) selon le référentiel taxonomique TAXREF (v 11.0) (Gargominy, Michel, & Terceire, 2017). Dans la suite de cette partie, je désignerai les pieds des arbres par le terme « patches ».

Chaque rue a fait l'objet d'une description relative à sa configuration (nombre de voies de circulation, position des arbres entre la chaussée et les bâtiments, régularité et espacement moyen des arbres) et à sa fréquentation (intensité de la fréquentation piétonne et automobile, diversité des modes de déplacement, présence de maîtres promenant leur chien).

Au niveau de chaque patch, nous avons noté plusieurs paramètres locaux susceptibles d'influencer la flore présente : essence de l'arbre ; ancienneté de la plantation de l'arbre (< 2 ans vs. > 2 ans) ; traitement du pied de l'arbre (sol nu, pose d'une grille, pleine ou ajourée, ou revêtement dit « stabilisé », il s'agit des revêtements appliqués à la surface du sol et composés d'un mélange sableux incluant une proportion variable de ciment, allant de 2 à 4% environ (François Nold, Ingénieur TP Divisionnaire, Chef du laboratoire d'agronomie DEVE / SSTV / DESV, Chênaie du Parc Floral, Ville de Paris, communication personnelle), celui-ci pouvant être intact (« stabilisé dur ») ou partiellement abîmé (« pseudo-stabilisé »)) ; degré de tassement lié principalement au piétinement ; présence/absence de déjections canines. Nous avons noté aussi la hauteur dominante ainsi que la hauteur maximale de la végétation (classes : « < 10 cm », « 10 à 50 cm », « 50 à 100 cm », « > 100 cm »).

Le Tableau 1 résume les noms des 26 rues de la zone d'étude, le nombre de patches ainsi que

l'essence d'arbre par rue. Nous avons relevé l'ensemble des taxons de plantes vasculaires sauvages composant la communauté locale, ainsi que leur abondance et leur statut de floraison dans le patch. L'abondance locale de chaque espèce a été estimée sur une échelle semi-quantitative de 1 à 5 : « 1 » lorsque l'espèce couvrait moins de 5% de la surface du patch, « 2 » de 6 à 25%, « 3 » de 26 à 50%, « 4 » de 51 à 75%, « 5 » au-delà de 75%. Le recouvrement global de la communauté dans chaque patch a été aussi renseigné, suivant la même échelle que pour le recouvrement par espèce. Les espèces non spontanées (plantées ou semées) n'ont pas été relevées.

Des inventaires similaires ont été réalisés chaque année à partir de 2009 jusqu'à 2018 entre mai et juin de chaque année et seront poursuivis ultérieurement (Fig. 2-3-4).

L'objectif est de répéter ces inventaires pendant plusieurs années afin de disposer d'une série de données permettant une approche diachronique de la dynamique spatio-temporelle de la flore des pieds des arbres d'alignement (Fig. 5).



Fig. 2 : Pied d'arbre dans le 12ème arrondissement de Paris-Rue de Reuilly / © crédit photo : Nazir Al Sayed

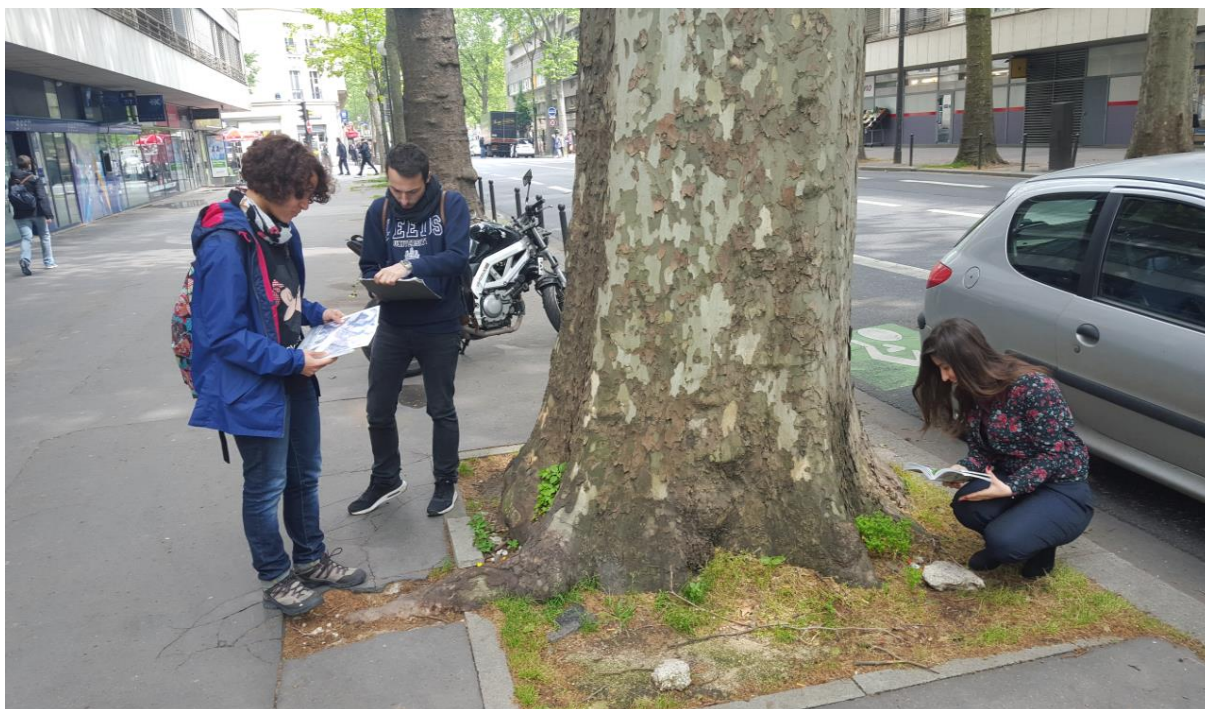


Fig. 3 : Pied d'arbre dans le 12ème arrondissement de Paris-Rue de Joseph Kessel / © crédit photo : Nazir Al Sayed



Fig. 4 : Pied d'arbre dans le 12ème arrondissement de Paris-Avenue Daumesnil / © crédit photo : Mona OMAR



Poa annua



Sonchus oleraceus



Conyza canadensis



Taraxacum campylodes



Senecio vulgaris



Matricaria recutita



Plantago lanceolata



Cerastium glomeratum



Cirsium arvense



Stellaria media et Plantago major

*Sisymbrium irio**Parietaria judaica*

Fig. 5 : Photos des pieds d'arbre et des espèces communes au 12ème arrondissement de Paris / © crédit photo : Mona OMAR

C. Utilisation de données de sciences participatives : Sauvage De Ma Rue

Au cours de cette thèse, nous nous sommes aussi servis des données du projet "Sauvage De Ma Rue" (<http://sauvagesdemarue.mnhn.fr/>) initié en 2011, dans le cadre d'un vaste programme de sciences participatives mené par le Muséum National d'Histoire Naturelle, Vigie-Nature. L'objectif de ce projet est de faire participer les botanistes amateurs, professionnels ou observateurs intéressés à l'inventaire des espèces végétales sauvages qui poussent dans les interstices des rues de leurs villes en France (pieds d'arbres, murs, pelouses ou zones herbeuses, plate-bande et jardinières, fissures de bitumes et pavés, massifs arbustifs, chemin de terre, graviers). Ce programme a connu rapidement un grand succès avec plus de 80 000 données enregistrées entre 2011 et 2017. Nous avons particulièrement utilisé les données de la flore sauvage des rues parisiennes (chapitre 4-article 3).

D. Les suivis de la biodiversité

I. Généralités

Au vu de ce qui a été dit dans l'introduction, dans le but de mesurer l'efficacité des changements de modes de gestion pour la biodiversité et pour sensibiliser les agents ou les usagers, il semble

important d'assurer un suivi de l'évolution de la biodiversité de ces patchs (Stork, Samways, & Eeley, 1996) en particulier dans un contexte de changement globaux et face au déclin général de la biodiversité (Balmford et al., 2005; Pereira & Cooper, 2006). C'est le rôle donc des programmes que nous désignons sous les termes de monitorings ou de suivis de tout ou d'une partie de ces espèces, en étudiant à des intervalles réguliers l'état de certaines de leurs populations. L'idée de suivre la biodiversité n'est pas nouvelle. Son importance à l'échelle spatio-temporelle est d'ailleurs aussi bien évoquée dans la Stratégie Nationale de la Biodiversité dans la Charte Régionale pour la biodiversité en Ile-de-France. Ainsi, l'inventaire exhaustif de la flore sauvage qui croît spontanément dans les rues parisiennes date de l'année 1883 (Vallot, 1883). A une petite échelle, les suivis de biodiversité permettent de répondre aux demandes des gestionnaires d'espaces ou des personnes chargées de mettre en place de politiques de gestion et d'aménagement et de mener des actions en faveur de la biodiversité et de sensibiliser le grand public aux questions de la biodiversité et de sa conservation (chapitre 2 et 3). A large échelle, l'objectif des suivis, surtout dans le cadre de programmes plus vastes, par exemple de sciences participatives, est plutôt de comprendre les changements à long-terme de la biodiversité soumise aux pressions anthropiques et environnementales (Balmford, Green, & Jenkins, 2003; Devictor et al., 2008-chapitre 4). Ce type de suivi peut alors avoir une fonction d'aide à la décision. Et puisque la biodiversité est dynamique, c'est également un outil indispensable pour envisager une gestion adaptative (*adaptive management*) (Yoccoz, Nichols, & Boulinier, 2001).

Toutefois, ce n'est que récemment qu'a été soulignée la nécessité de disposer de monitorings de la biodiversité à grande échelle, sur une large variété de groupes taxonomiques (Pereira & Cooper, 2006). Cette prise de conscience fait suite, notamment, aux engagements des 190 pays ayant ratifié la convention sur la diversité biologique (UNEP, 1992), de freiner l'érosion de leur biodiversité

d'une manière significative (Balmford, Green, & Jenkins, 2003). Les programmes de suivis des communautés à large échelle sont entamés à la fin du XIX^{ième} siècle (Lebrun, 1966), aussi les évolutions temporelles habituellement inférées pour ces communautés sont souvent établies à partir des données disponibles à l'heure actuelle. Ces données comprennent essentiellement des données historiques d'inventaires.

II. Utilité des données historiques

Les données historiques, lorsqu'elles sont accompagnées de renseignements suffisants, peuvent témoigner de disparitions locales de populations, ou même de disparitions à l'échelle d'une région. C'est ainsi que des cas de disparition d'espèces ont pu être documentées à Paris, comme *Botrychium matricariifolium* (Retz.) A. Braun ex Koch présent dans le Val d'Oise au XIX^{ième} siècle (Lebrun, 1966), ou *Dactylorhiza sambucina* (L.) présente en Seine-et-marne jusqu'au milieu du XX^{ième} siècle (Virot, 1950). Au cours de cette thèse, grâce aux données historiques de Joseph Vallot sur la flore spontanée des rues en 1883, nous avons pu identifier la disparition de certaines espèces suite à la destruction de leur habitat par l'urbanisation et le changement des conditions environnementales (voir chapitre 4-article 3).

III. Présentation du travail de Joseph Vallot

Un travail sur la flore des ruines des monuments anciens commencé en 1880 aux arènes de Nîmes et continué depuis sur divers monuments, a amené Joseph Vallot à étudier la flore des rues parisiennes. Il a été conduit, dans le but de rechercher d'où proviennent les plantes des rues, à dresser la liste des espèces qui croissent spontanément au centre de Paris. En 1883, Vallot a publié son livre intitulé : « Essai sur la flore du pavé de Paris limité aux boulevards extérieurs, ou Catalogue des plantes qui croissent spontanément dans les rues et sur les quais– 1883 ».

IV. Utilité et limites des données d'inventaires

Les données des inventaires fournissent de précieux renseignements sur le suivi de la richesse, la distribution et dynamique d'une espèce, et sur l'évolution de ces paramètres au cours du temps. C'est ainsi que la publication périodique d'atlas de répartition au Royaume-Uni (BSBI Monitoring Scheme) a déjà permis d'observer des changements dans la flore ; ainsi les plantes typiques de prairies et des habitats aquatiques, tendent à voir leur aire de répartition se réduire, tandis que dans le même temps des espèces introduites sont en pleine expansion (Rich & Woodruff, 1996). De même, l'étude Preston, Pearman, & Dines en 2002 met en évidence une expansion récente des espèces méditerranéennes dans le bassin Parisien avec des espèces telles que *Andryala integrifolia* L., *Polypogon monspeliensis* (L.) Desf., *Sporobolus indicus* (L.) R.BR. ou encore *Scolymus hispanicus* L.

Ces observatoires sont porteurs d'un triple-objectifs :

- Objectif scientifique par la définition des variations d'abondance des espèces dans les communautés et la recherche des causes de ces variations (changements globaux, modification de pratiques...) ;
- Objectif pédagogique par la valeur éducative/sensibilisation des programmes de sciences participatives ;
- Objectif politique par l'élaboration d'indicateurs de biodiversité, synthèse des informations sur l'état moyen de la biodiversité dans des conditions et à un instant donné.

Les inventaires apparaissent donc comme des éléments de base dans le cadre de tout suivi de biodiversité. Toutefois, ils présentent un certain nombre de limites. En premier lieu, il est souvent reproché un manque de standardisation aux méthodes d'inventaires. Ainsi, estimer un changement de fréquence des espèces au cours du temps, comme cela a été fait au Royaume-Uni, implique des

prises de données homogènes d'un inventaire à l'autre, ce qui est rarement le cas et entraîne de nombreux biais et sources de variabilités (Hortal, Lobo, & Jiménez-Valverde 2007). On peut citer notamment quelques limites qui correspondent aussi à notre cas pour les inventaires floristiques dans notre zone d'étude :

- (1) Une pression d'échantillonnage inégale sur la zone d'étude (Rich, 1998), ou au cours du temps (Rich, 2006). Par exemple, pour les inventaires floristiques des pieds des arbres au quartier de Bercy, par manque de temps et d'observateurs, les inventaires de 2013 n'ont pas pu être exhaustifs et ne se sont concentrés que sur 13 espèces. Les données de 2013 n'ont donc pas été prises en compte dans nos analyses. D'autres facteurs influencent les données récoltées notamment comme les travaux qui ont lieu annuellement dans le quartier d'étude et qui bloquent l'accès à certains pieds des arbres, ou peuvent provoquer même l'enlèvement des arbres (Fig. 6-7).
- (2) Une hétérogénéité dans les méthodes employées et les compétences entre botanistes. Ainsi pour obtenir des données comparables entre différents secteurs, il est indispensable que chaque observateur pratique le même nombre de relevé dans chacun de ces secteurs, avec des surfaces d'inventaires similaires (Rich & Woodruff, 1996). Par ailleurs, il a pu être montré, dans de nombreux cas, qu'une grande partie des différences dans la composition floristique observée entre inventaires était attribuable aux différences de compétences entre observateurs (Camaret, Bourjot, & Dobremez, 2004). Cette variabilité inter-observateurs peut-être à l'origine d'erreurs d'interprétation, en générant notamment des phénomènes de pseudo-turnover (Rich & Woodruff, 1996). Du fait, de la grande diversité des compétences de observateurs bénévoles, on comprend l'hétérogénéité des données récoltées au cours des années.

Malgré les critiques formulées à l'égard de ces méthodes, il ne s'agit pas de remettre en cause leur utilité. Le fait que les données d'inventaires soient exposées à des sources de variabilité nombreuses n'en altère pas complètement la valeur. Il est simplement nécessaire d'en tenir compte lors de l'interprétation des données.



Fig. 6 : Pied d'arbre inaccessible dans le 12ème arrondissement de Paris-Rue de Terroirs de France / © crédit photo : Mona OMAR

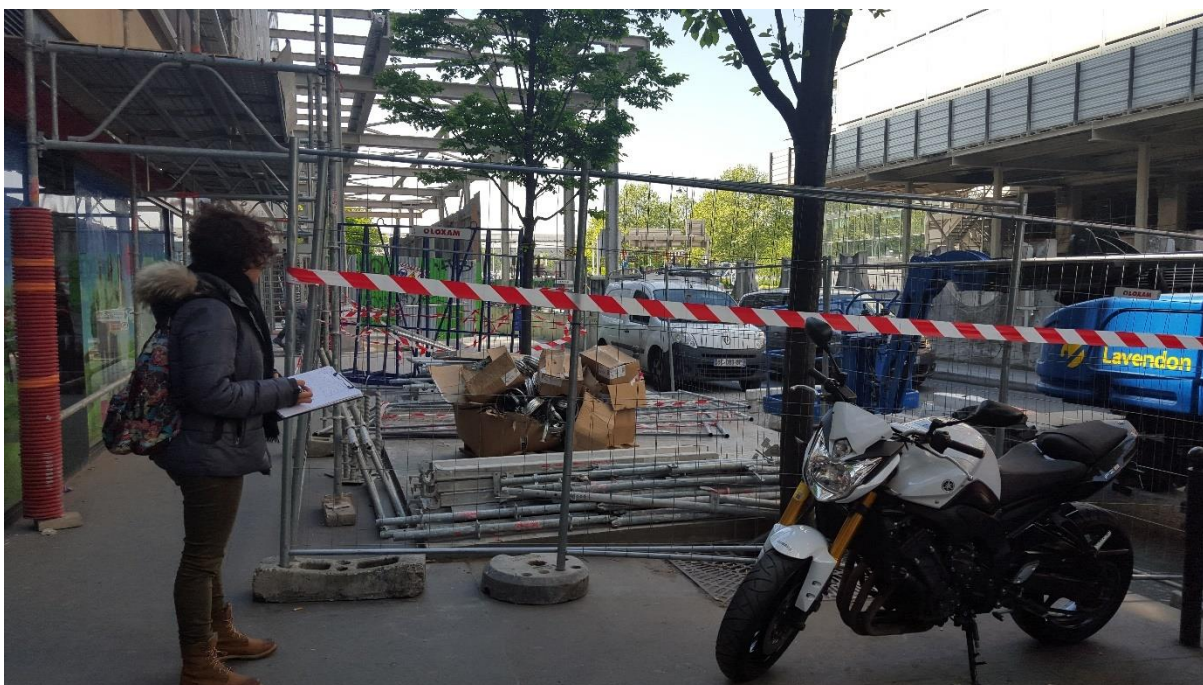


Fig.7 : Pied d'arbre inaccessible dans le 12ème arrondissement de Paris-Rue Villiot / © crédit photo : Mona OMAR

E. Les analyses statistiques et leurs difficultés : Limites des études corrélatives

Nous avons analysé les paramètres influençant la richesse spécifique, c'est-à-dire le nombre d'espèces vues par pied d'arbre, et ceux influençant la présence/absence des plantes les plus fréquemment observées (observées au moins 50 fois dans le jeu de données) (article 1-chapitre 2) ainsi que leur dynamique en utilisant des modèles linéaires généralisés (article 2-chapitre 3). Chacun des modèles linéaires généralisés présentés a fait l'objet d'une analyse de variance (Anova) de type II (effets testés indépendamment de l'ordre d'introduction des variables dans le modèle) afin d'identifier les paramètres ayant un effet significatif (positif ou négatif) sur la variable de réponse.

Nous avons aussi analysé les déterminants de changement de composition de communautés de plantes sur 130 ans en utilisant des ACP (article 3-chapitre 4). Pour chaque analyse, des corrélations, plus ou moins forte entre les paramètres étudiés, existent. De telles corrélations ne permettent pas d'établir avec certitude une relation de causalité entre tous les paramètres corrélés étudiés. De ce fait, il s'avèrerait intéressant de mener des études expérimentales afin de déterminer les facteurs clés qui influencent la distribution et la dynamique des espèces.

F. SPOMSIM

Comme évoquée dans l'introduction, l'écologie urbaine s'intéresse à l'étude des facteurs qui influencent la dynamique des espèces au sein des différents habitats présents dans les zones urbaines. Le logiciel SPOMSIM, créé par Moilanen en 2004, permet d'étudier cette dynamique de métapopulation en estimant les probabilités de colonisation et d'extinction pour chaque espèce. Nous l'avons utilisé donc pour modéliser la dynamique des espèces végétales spontanées communes aux pieds des arbres d'alignement et explorer de plus près la potentielle contribution de ces structures comme corridors en « pas japonais » (*'stepping-stone corridors'*) pour la flore

urbaine (Fig. 8), ainsi que le rôle que pourraient jouer les espaces verts situés à proximité des pieds des arbres comme « Ile continent » (Fig. 9).

Ce logiciel fonctionne en chaine de Markov du premier ordre (l'état d'occupation d'un pied d'arbre par une espèce au temps $t+1$ ne dépend que de l'état au temps t) et ne prend en compte que le critère de présence-absence d'une espèce à un temps t . Il calcule une valeur d'AICc (Akaike Information Criterion corrigé pour les petits effectifs), qui permet de discriminer les différents modèles. Cependant, ce logiciel présente des limites présentées dans la partie de discussion générale.

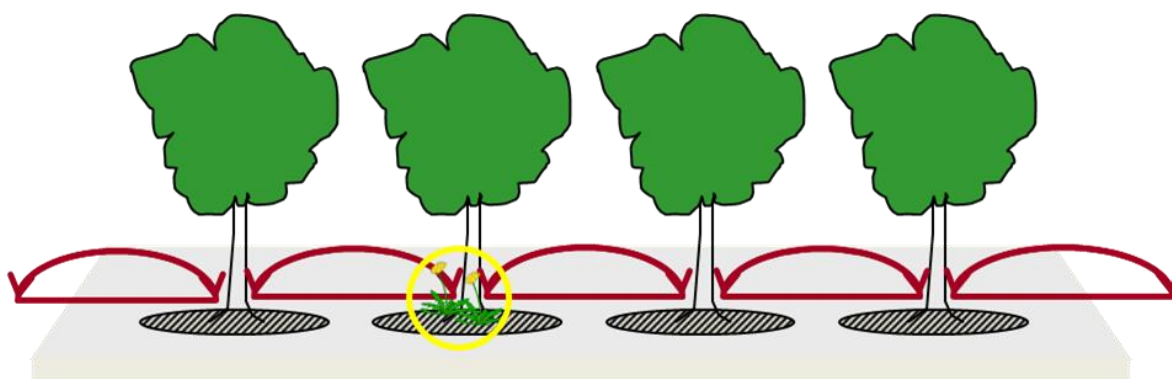


Fig. 8 : Colonisation de proche en proche, d'un pied d'arbre occupé à un pied d'arbre vide/ d'après Noëlie Maurel

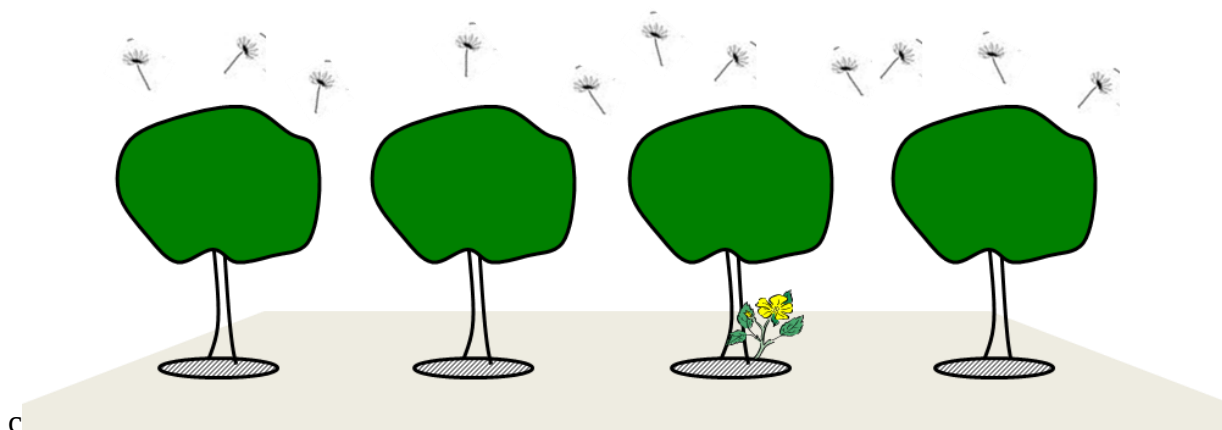


Fig. 9 : Colonisation par pluie de graines favorisée dans les rues proches des espaces verts/ d'après Nathalie Machon

Chapitre 2 : Distribution des espèces végétales spontanées aux pieds des arbres d'alignement

A. Introduction:

Comprendre les mécanismes qui génèrent la distribution spatiale des organismes est l'un des principaux objectifs de l'écologie (Wiens et al., 1993). Les villes peuvent être particulièrement utiles pour élucider ces mécanismes pour les communautés végétales grâce à l'étude des filtres environnementaux décrits par Lortie et al. (2004). Ces filtres agissent donc sur la composition et la structure des communautés en sélectionnant les espèces selon leurs caractéristiques biologiques, et celles liés à l'environnement urbain fragmenté par les activités humaines (Williams, Hahs, & Vesk, 2015).

Afin d'identifier les déterminants de la composition de communauté de plantes et la distribution des espèces fréquentes des pieds des arbres d'alignement, nous avons en premier abordé cette question à travers une approche orientée sur les différents paramètres à l'échelle du pied d'arbre, de la rue et des traits biologiques liés à la dispersion des graines et à leur longévité dans la banque du sol.

D'après la littérature, il existe des liens étroits entre la présence des espaces verts ouverts (parcs, jardins, forêts, friches ferroviaires) en milieu urbain et la richesse spécifique (Pauleit & Duhme, 2000; Whitford, Ennos, & Handley, 2001). Notre objectif est donc aussi d'étudier si les principaux réservoirs de biodiversité urbaine locale de notre quartier d'étude (les berges de la Seine, le bois de Vincennes, le parc de Bercy et les gares de Lyon et de Bercy) pourraient avoir un impact sur la composition de communauté de plantes et la distribution des espèces fréquentes aux pieds des arbres d'alignement. Nos résultats visent à améliorer les pratiques de gestion de la biodiversité urbaine.

Article 1: Drivers of the distribution of spontaneous plant communities and species within urban tree bases

Publié dans la revue « *Urban Forestry and Urban Greening* »

Comme énoncé dans l'introduction, un des objectifs de cette thèse est d'étudier les facteurs influençant la composition des communautés des plantes ainsi que la distribution des 28 espèces les plus fréquemment observées dans un habitat urbain fortement fragmenté, que sont les rues avec leurs pieds des arbres d'alignement, surtout pour combler le manque patent de connaissances sur la flore sauvage des pieds des arbres urbains. Dans ce premier article, nous avons analysé, dans un premier temps, les données d'inventaires floristiques récoltées en 2014 de la flore aux pieds de 1474 arbres d'alignement mené dans 26 rues dans le quartier de Bercy, du 12^{ème} arrondissement de Paris, afin d'évaluer : i) l'effet des caractéristiques des pieds des arbres (circonférence du tronc, présence ou absence de grille, compaction du sol, excrément animal, insolation, l'essence de l'arbre), ii) de la rue (orientation des rues par rapport aux vents dominants), iii) du quartier (distance aux espaces verts situé à proximité), iv) des caractéristiques biologiques des espèces (poids des graines, présence ou absence de dispositifs de dispersion associés aux fruits et la durée de vie des graines dans la banque du sol) sur la composition des communautés végétales et la distribution des espèces fréquentes aux pieds des arbres.



Drivers of the distribution of spontaneous plant communities and species within urban tree bases

Mona Omar^{a,c,*}, Nazir Al Sayed^b, Kévin Barré^a, Jalal Halwani^c, Nathalie Machon^a

^a Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO, UMR7204), Sorbonne Université, MNHN, CNRS, UPMC, CP135, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France

^b Faculty of Engineering, Lebanese University, Tripoli, Lebanon

^c Water & Environment Science Laboratory, Faculty of Public Health, Lebanese University, Tripoli, Lebanon

ARTICLE INFO

Keywords:

Bercy
Paris
Plant communities
Spontaneous flora
Urban biodiversity
Urban tree bases
Urbanized zones

ABSTRACT

Many studies have shown that the quality of biodiversity influences the well-being of citizens. Nevertheless, the drivers that shape biodiversity in urbanized zones are poorly understood. Although tree bases present reduced surface areas, they occur in great numbers in a deliberate spatial arrangement and may play an important ecological role in urban environments by offering limited favorable spaces for the development of spontaneous flora. The purpose of this study was to identify the factors that influence the composition of plant communities harbored by tree bases in an urban district. We analyzed floristic inventory data collected in 2014 about plants growing at the bases of the 1474 trees on the 26 streets of the Bercy district in Paris (France).

Our results indicated that the plant communities growing in the urban tree bases varied according to different factors. The abundance and distribution of these species were dependent on their biological traits (seed longevity in the soil bank) as well as the tree base characteristics (tree trunk diameter, equipment type around the tree bases, soil compaction, animal excrement, solar radiation, and urban tree species), the street orientation according to the air flow following the Seine River, and the geographic structure of the district (the influence of the presence of green spaces). The results of this study showed that the tree bases could be considered favorable stepping-stone habitats for certain species between more important green spaces such as parks and gardens. Thus, these areas actively participate in the enhancement of urban biodiversity.

1. Introduction

Understanding the mechanisms that generate the spatial distributions of organisms at different spatial scales is one of the major goals of ecology (Wiens et al., 1993). Cities may be especially valuable for elucidating these mechanisms for plant communities through the study of the environmental filters described by Lortie et al. (2004). These filters are supposed to select species according to their traits, in relationships with the environmental characteristics (warmer climates due to the urban heat island (UHI), pollution, and drought), the human practices they are subjected to (Williams et al., 2015) and the fragmentation of habitats.

Thus, plant functional traits could be used to identify some community assembly processes (Kraft et al., 2015). For example, traits linked to dispersal vectors are commonly investigated in urban plant trait studies because fragmentation induced by urbanization may have

an impact on gene flow among populations (McGarigal and Cushman, 2002). In fact, according to Howe and Smallwood, 1982; Willson and Traveset, 2000; Zipperer et al., 2000; and Bierwagen, 2007, fragmentation seems to impede gene flow among populations, which may be critical for the movement of populations, despite Fahrig's review (2017) showing that, through many possible processes (i.e., increased functional connectivity, habitat diversity, positive edge effects, reduced competition, the spreading of risk, and landscape complementation), fragmentation could also lead to positive ecological responses.

The longevity of seeds in the soil is also a trait that is worth studying because plants with extensive seed banks are known to contribute to the buildup of remnant population systems in which many local populations persist over long periods and withstand unfavorable conditions (Eriksson, 1996). Plant species with long-lived seeds are expected to be favored in cities, where disturbances are frequent and rather unpredictable (Westermann et al., 2011).

* Corresponding author at: UMR 7204 – CESCO – CP135, Muséum national d'Histoire naturelle, Département Homme et environnement, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France.

E-mail addresses: mona.omar@edu.mnhn.fr (M. Omar), nazir.alsayed@gmail.com (N. Al Sayed), kevin.barre@mnhn.fr (K. Barré), jhalwani@ul.edu.lb (J. Halwani), nathalie.machon@mnhn.fr (N. Machon).

<https://doi.org/10.1016/j.ufug.2018.08.018>

Received 19 September 2017; Received in revised form 28 August 2018; Accepted 31 August 2018

Available online 06 September 2018

1618-8667/ © 2018 Elsevier GmbH. All rights reserved.

Spontaneous native urban vegetation has commonly been described as demonstrating resilience (Ignatieva et al., 2000) and exhibiting adaptations to human disturbance (Lundholm and Marlin, 2006; Sukopp, 2004). According to Walter (1971), cities generally host a higher number of vascular plant species than rural areas of the same size. Most animal and plant species in cities dwell in diverse habitats including parks, public gardens (Shwartz et al., 2013), flowerbeds, lawns, river banks, railways and green spaces at business sites (Serret et al., 2014). Among these habitats, the bases of urban-aligned trees represent particular micro-green spaces, and their numbers in certain cities (more than 100,000 in Paris (Contassot, 2008)) indicate a significant influence on the quality of the biodiversity in these cities (Pellegrini and Baudry, 2014; Schmidt et al., 2014). These trees can also harbor a number of plant species, especially in streets where there is limited management and trampling.

Few studies have examined the species that grow in these small public spaces. Due to good knowledge of the urban territory and intensive inventories of the flora in tree bases, it may be possible to determine the distribution of species according to their traits, to environmental features and to the district structure with respect to its layout and the location of green spaces among the streets. It may also be likely to determine the respective role of these factors at the local level (patch effects), street level and district level (urban matrix effects) on the distribution of species.

Thus, the aim of this paper was to describe the plant communities growing at the base of urban trees in a district of Paris (Bercy, the 12th arrondissement) (Fig. 1) and to elucidate the drivers of community compositions. This district was chosen for its high number in alignment trees. Furthermore, it is situated in the neighborhood of the Seine River and the urban Vincennes Wood and includes a large park (Bercy Park) and the Lyon and Bercy railway stations, which could represent sources for certain plant populations in the streets. For this purpose, we listed the plant species that were growing in the 1474 tree bases of the district in 2014 and attempted to explain their abundance and distribution according to their biological traits as well as the tree base, street and district characteristics. The results are intended to assist in improving management practices relating to urban biodiversity.

2. Methods

2.1. Study area

The study area is located in the 12th arrondissement (i.e., administrative district) of Paris, the capital city of France (the World Geodetic System 1984 reference is 48° 50' 26.91" N, 2° 23' 17.46" E); the area covers an area of approximately 6.38 km² and contains 26 streets that are primarily lined by buildings (some with small gardens), railways (Bercy and Lyon stations) and a large public garden (Bercy Park). The study area lies on the north side of the Seine River and the west side of Vincennes Wood, and its human population is approximately 144,000 inhabitants, which is equivalent to approximately 23,000 inhabitants/km² (INSEE, 2017).

Our study included all 26 streets and avenues in the district that were planted with alignment trees. In these streets, all 1474 bases (hereafter called "patches") of trees planted linearly and regularly on the pavements were inventoried. The patch areas around the tree bases were more or less constant all over the district (1–2 m², Fig. 2). These streets are all managed similarly and during the same period; they are subjected to the regular elimination of vegetation (most of the roots included) once a year in October by using weeders as hoes in addition to brush-cutters. For tree bases equipped by grills, this equipment is removed during the weeding task by the city workers, according to the testimony of the technical services in charge of cleaning the streets.

2.2. Floristic inventories

The 1474 patches were inventoried (Fig. 1, Appendix A) once for all of the wild vascular plant taxa in May or June of 2014.

The survey was based on the presence/absence of each species per tree. Only ten tree bases of the 1474 total hosted intentionally cultivated horticultural plants. We deliberately chose to exclude the "cultivated vegetation" from the study, because these species are chosen according to human preferences and their study fits into another research field (see Knapp et al., 2008; Kendal et al., 2012) and because of their very low abundance in the district. Thus, we restricted our study to natural and spontaneous flora.

The determination of the species was performed with the French flora (Tison and de Foucault, 2014). The taxonomic reference for the species was the French Flora Reference TAXREF v8.0 (Gargominy et al., 2014).

All of the statistical analyses were performed with R version 3.0.2 (Team, 2013). The statistical analyses were performed according to the presence or absence of all the species, but they were deepened for those hosted by more than 50 tree bases (hereafter called "the abundant species").

2.3. Community level

2.3.1. Characteristics of the district, street and tree base level

The species richness (S) and the number of insect-pollinated species (NIPS) were quantified on the basis of the inventories. Because pollination success may be negatively affected by the impervious surfaces in the neighborhood (Pellissier et al., 2012), we suspected that tree bases that were too distant from green spaces could be devoid of insects. The NIPS was examined to identify the patches that may have been frequented by insects and thus probably hosted multitaxon interactions. The determination of the NIPS was performed with BIOLFLOR (Trait Database of the German Flora: <http://www.ufz.de/biolflor>, Kühn et al., 2004). For each species, we also recorded its dispersal mechanism (anemochorous, epizoochorous and barochorous species) according to the Tela Botanica website (<http://www.tela-botanica.org>).

At the district level, we examined the influence of the presence of large green spaces (parks, woods, etc.) on the species richness and NIPS. Geographic Information System ArcGIS 10.2 software (ESRI 2013) was used to calculate the smallest Euclidean distance of each of the tree bases from the borders of the railway stations, Bercy Park, the Seine River and Vincennes Wood. We verified that the influence of other ruderal sites, all much smaller than the studied ones, had a negligible influence on the tree base vegetation because they were masked by the effect of larger ones when we were previously testing the effects of Square Saint-Eloi and the garden of Reuilly (two secondary green spaces by size) on the species richness and NIPS, which were not significant (results not shown).

At the street level, we studied the possible effects of the street orientation according to the air flow following the Seine River to see if it was parallel (i.e., subjected to the air flow) or perpendicular (i.e., protected by buildings bordering the streets). The street orientation was deduced from district satellite images (Appendix A). Previous tests (Fisher tests, not shown) indicated that parallel and perpendicular streets do not show any significant difference in pedestrian frequency or the quantity of traffic.

At the tree base level, we tested the possible effects of the following: (1) the equipment types around the tree bases (no equipment, partially covered, or totally covered); (2) the soil compaction (whether the soil was compacted by pedestrians or not), as estimated by the observers after verifying the capacity of the human eye to discriminate this characteristics with a pocket penetrometer on ten tree bases (non compacted, i.e., penetration resistance values lower than 2 kg/cm²; compacted soil has a penetration resistance value (prv) greater than 2 kg/cm² (Vaquero, 2005)); (3) the presence of animal excrement; and

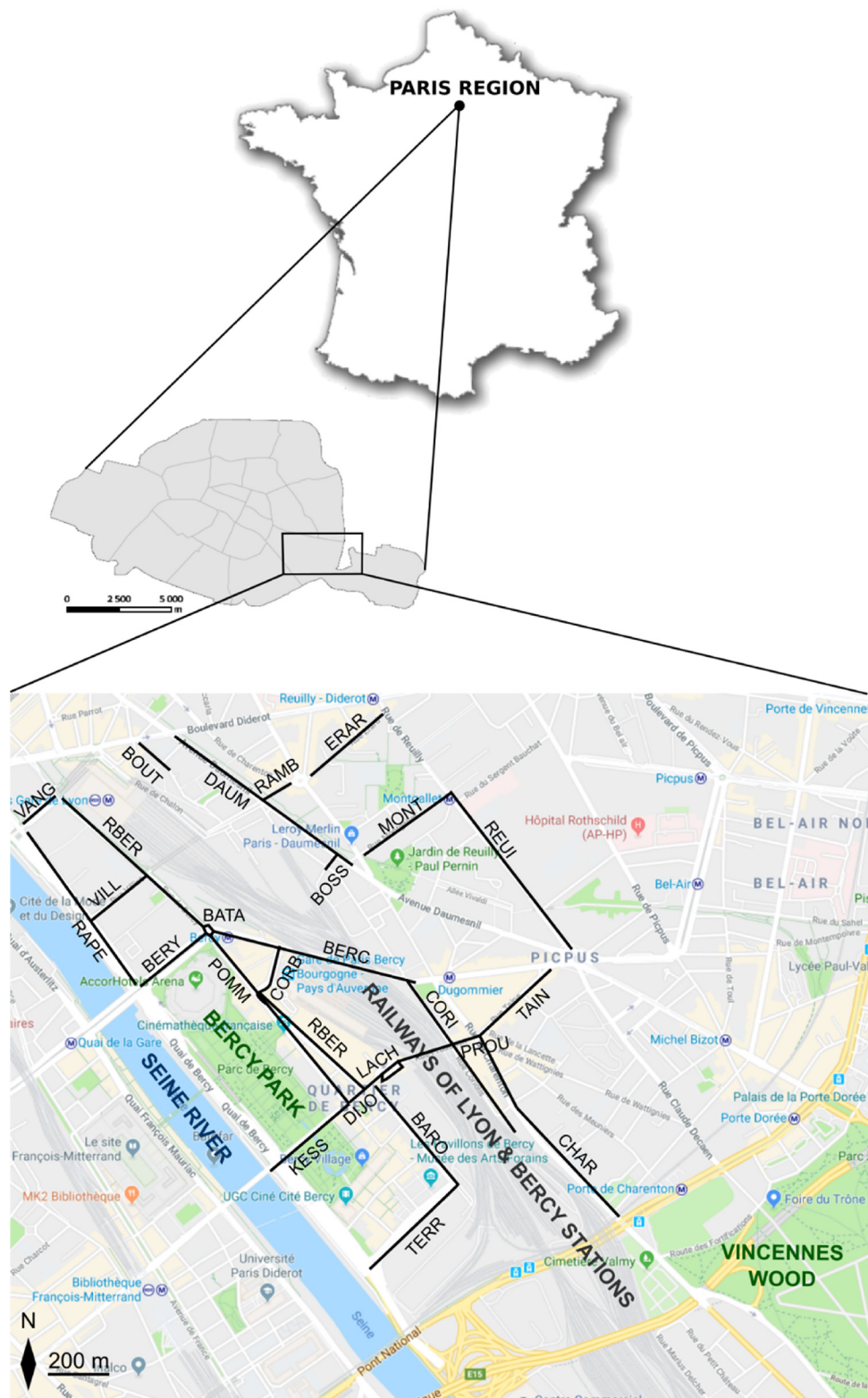


Fig. 1. Map of the Bercy district in the 12th arrondissement of Paris (France) where the floristic inventories were taken. From Maurel, (2010). The names of the streets are given in Appendix A.

(4) the planted tree species (*Platanus x hispanica* Miller ex Münchh., *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Prunus armeniaca* L., *Tilia cordata* Mill., *Aesculus hippocastanum* L., *Carpinus betulus* L., and *Robinia pseudoacacia* L.), the information of which was deduced from field observations; and (5) the tree trunk diameter at breast height (DBH), which was measured at 4.5 feet (1.4 m) above the ground with a

calibrated diameter tape wrapped around the circumference of the trees (Lawson, 1967; Lewis, 1989).

To examine the potential impact of light on the communities, we also calculated the effect of the solar light received by each tree base using the solar map provided by Apur (Paris Urbanism Agency) that indicated the level of exposure in kWh/m²/yr per 250 cm² pixel as

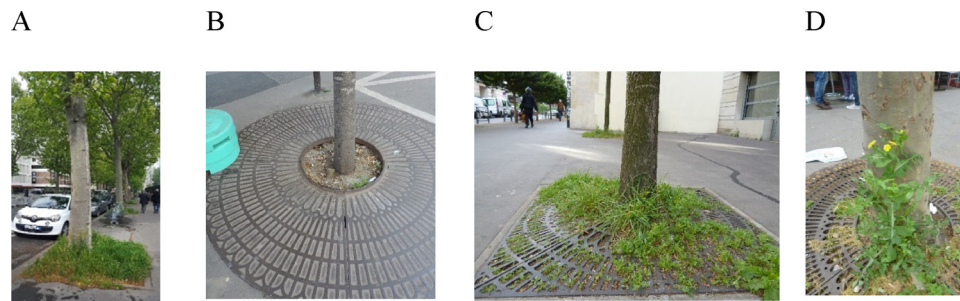


Fig. 2. Pictures illustrating the tree base coverings: (A) tree base without equipment, (B) tree base totally covered, (C) & (D) tree bases with partial grills. Examples of a frequent type of spontaneous vegetation in tree bases in Paris (*Poa annua* (A) & (C), *Sonchus oleraceus* (D), and *Stellaria media* (C)).

calculated from the simulation of the average annual solar radiation, and by considering the effects of shadows from buildings (Besse, 2011). We then calculated the mean insolation value of each tree base using ArcGIS 10.2 software. These values varied from 17,000 kW/m²/yr to 1,115,000 kW/m²/yr, which we transformed by natural logarithm. Partial grills affect access to light under the grills, but we assumed that, in the holes, the light is the same as it is in tree bases without grills (which is true when the vegetation is a few centimeters high).

2.3.2. Statistical analysis at the community level

To determine which factors have an influence on the species richness and NIPS per tree base, we used a generalized linear model. First, we used the cor function with the Spearman method to reveal possible correlations among the tested factors (Kendall, 1938). None of the variables were correlated (results not shown). We then used the variance inflation factors (VIFs) from the R package “car” (Fox et al., 2017) to discard the possible variables that generated excessive collinearity with the other variables in full models. All the variables showed VIF values < 5, meaning there was no striking evidence of multicollinearity (Chatterjee and Hadi, 2015). The spatial autocorrelation was also tested among the residuals of the models using the Mantel test, and we obtained nonsignificant spatial autocorrelation in all cases. We thus assumed that spatial autocorrelation was either absent or negligible. We fitted a generalized additive model (GAM) to the data with the R package “mgcv” (Wood, 2017) to explore the potential need for the quadratic transformation of variables in generalized linear models (GLMs). We then used the glm.nb function in the R Package “MASS” (Venables and Ripley, 2002) to study the possible effect of the six following factors and their one-on-one interactions: (1) the influence of the smallest Euclidean distance from each of the green spaces on the species richness and NIPS; (2) the tree species; (3) the tree base equipment; (4) the soil compaction; (5) the tree trunk diameter; (6) the natural logarithm of the solar radiation; and (7) the presence of animal excrement within each tree base.

We performed an ANOVA to test whether the difference in the mean species richness and NIPS was statistically significant. We also examined the relative variance-explained calculation using adjusted R-squared results for the models. We used the Bonferroni-Holm method to adjust the p-values when performing these multiple statistical tests (Armstrong, 2014).

Tukey’s “honestly significant difference” method was applied using the glht function in the R “multicomp” package (Ruxton and Beauchamp, 2008) to identify which groups were significantly different from the others.

For species richness and NIPS, there was no striking evidence of overdispersion in the models since the values ranged from 0.8 to 1.25. We validated the models by checking the residual plots. The observed residuals were consistent with the stochastic errors.

2.4. Species distribution

We deepened the study for the 28 species that were present with an occurrence of at least 50 patches of the 1474, hereafter called “the abundant species”. The other species could not be subjected to the following analyses due to a lack of sufficient data.

2.4.1. Characteristics of the district, street and patch levels

We examined the species distribution among the 1474 patches, i.e., for each species, we recorded the patches in which they were present and absent. The species abundance was estimated as the number of patches that were occupied in the study district (Table 1).

At the district level, we intended to examine the influence of green spaces, which represent a potential source of seeds, on the presence of each of the abundant species.

At the patch level, we studied the effects of (1) the tree base

Table 1

The names of the 28 abundant species, their Iδ value, and the species abundance as well as the R²c and the R²m for each species. For mixed-effects models, the marginal R² is the part of variance explained by the following fixed factors: (1) the tree base equipment, (2) the soil compaction, (3) the tree species, (4) the natural logarithm of the solar radiation, (5) the presence of animal excrement and (6) the influence of the smallest Euclidean distance from each of green spaces on the presence/absence of the abundant species; conditional R² is explained by both fixed and random factors (streets).

Species	Iδ	Species abundance	R ² m	R ² c
<i>Cerastium glomeratum</i>	4.35	50	0.09	0.12
<i>Plantago lanceolata</i>	3.07	68	0.28	0.29
<i>Cirsium arvense</i>	2.36	54	0.25	0.27
<i>Lolium perenne</i>	2.17	93	0.07	0.09
<i>Picris echioides</i>	1.85	64	0.11	0.13
<i>Parietaria judaica</i>	1.73	58	0.12	0.15
<i>Torilis japonica</i>	1.72	66	0.07	0.16
<i>Epilobium tetragonum</i>	1.59	65	0.08	0.23
<i>Veronica persica</i>	1.57	68	0.11	0.18
<i>Veronica arvensis</i>	1.55	90	0.09	0.10
<i>Chenopodium album</i>	1.34	105	0.23	0.25
<i>Senecio vulgaris</i>	1.31	115	0.11	0.23
<i>Lactuca serriola</i>	1.26	155	0.31	0.35
<i>Matricaria recutita</i>	1.25	205	0.34	0.37
<i>Geranium molle</i>	1.21	58	0.15	0.17
<i>Senecio inaequidens</i>	1.17	77	0.12	0.15
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	1.15	294	0.14	0.18
<i>Polygonum aviculare</i>	1.14	181	0.38	0.42
<i>Hordeum murinum</i>	1.08	584	0.27	0.30
<i>Sonchus asper</i>	1.05	60	0.07	0.13
<i>Plantago major</i>	1.03	107	0.11	0.17
<i>Picris hieracioides</i>	1.01	64	0.20	0.23
<i>Sisymbrium irio</i>	0.98	261	0.24	0.27
<i>Stellaria media</i>	0.93	224	0.14	0.16
<i>Sonchus oleraceus</i>	0.83	390	0.19	0.22
<i>Taraxacum campylodes</i>	0.82	662	0.25	0.29
<i>Conyza canadensis</i>	0.81	666	0.37	0.41
<i>Poa annua</i>	0.75	1175	0.04	0.07

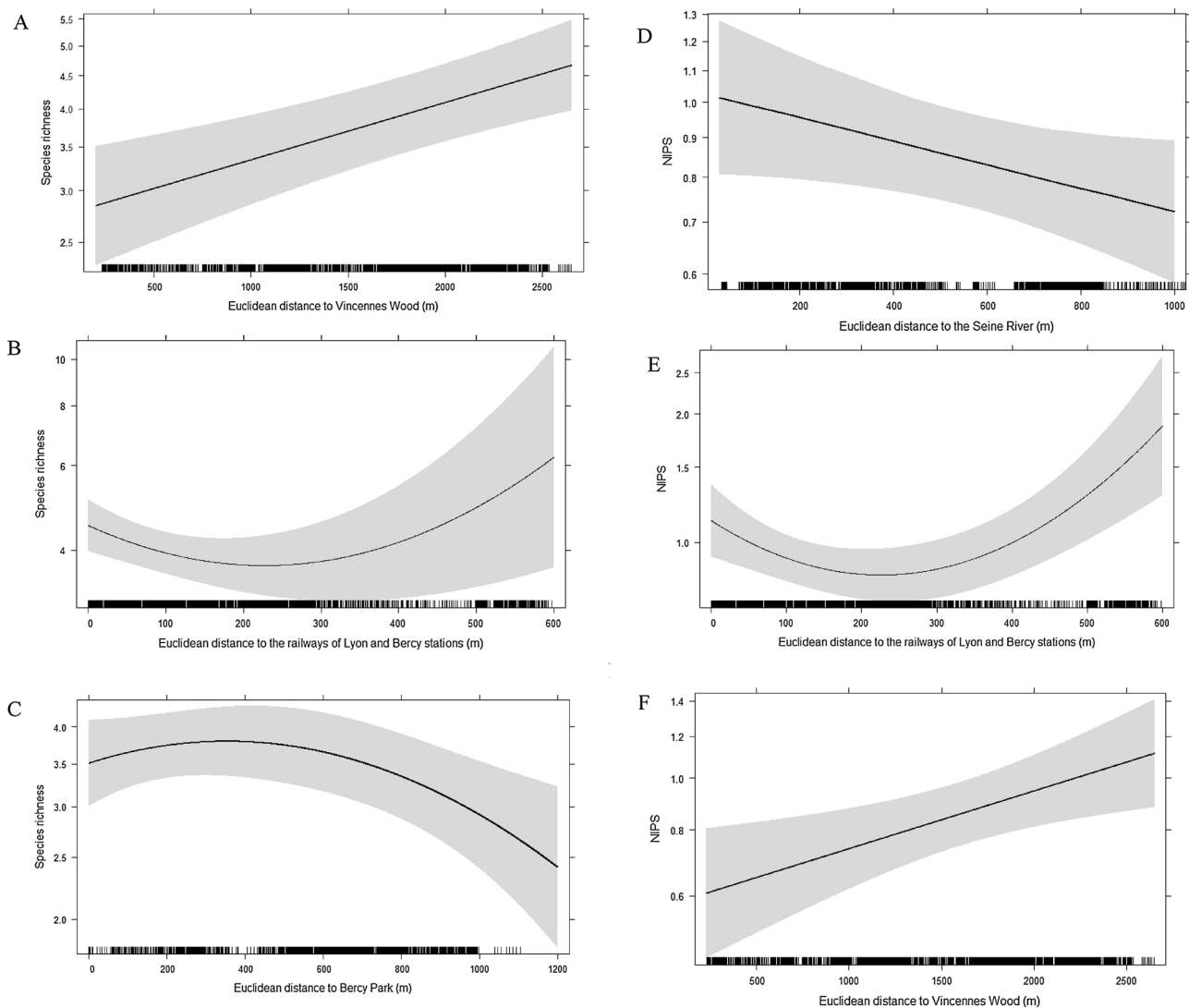


Fig. 3. Predicted values and 95% confidence intervals (grey shaded area) of the species richness (A, B and C) and NIPS (D, E and F) from GLMs according to the Euclidean distance to (A) Vincennes Wood, (B) the Lyon and Bercy railway stations, (C) Bercy Park, (D) the Seine River, (E) the Lyon and Bercy railway stations and (F) Vincennes Wood. The vertical dense lines at the bottoms of the figures show each tree base observation.

equipment, (2) the soil compaction, (3) the tree species, (4) the natural logarithm of the solar radiation and (5) the presence of animal excrement on the presence/absence of the abundant species.

2.4.2. Statistical analysis on species distribution

For each of the abundant species (i.e., > 50, Table 1), we used the “glmer” function in R package lme4 (Bates et al., 2014), R software 3.0.2) for fitting a generalized linear mixed-effect model (GLMM) using the binomial distribution to test, in their presence, the effect of the variables above, exerting a random effect on the street variable. We used the cor then the vif.mer functions to discard the possible variables that generated excessive collinearity with the other variables in the full models; there was no striking evidence of multicollinearity. The spatial autocorrelation was also tested among the residuals of the models using the Mantel test, and we obtained nonsignificant spatial autocorrelation in all cases. We thus assumed that the spatial autocorrelation was either absent or negligible. An ANOVA (R package car) using the street as a random factor was performed to test whether the differences in the means were significant. We used the Bonferroni-Holm method to adjust the probability when making these multiple statistical tests for each of the 28 abundant species.

For the mixed-effects models, we then calculated the marginal R^2

(the part of the variance explained by the fixed factors), and the conditional R^2 (as explained by both fixed and random factors) (Nakagawa and Schielzeth, 2013) using the r.squaredGLMM function from the MuMIn package (Barton, 2009).

Moreover, there was no striking evidence of overdispersion in the models since the values ranged from 0.8 to 1.25. We validated the models by checking the residual plots. The observed residuals were consistent with the stochastic errors.

2.4.3. Biological characteristics of the abundant species

For the abundant species, 100 dry seeds issued from the Seed Bank of the National Museum of Natural History (BGM) were weighed and examined to determine if they originated from dispersal parts (wing, pappus, etc.). The longevity of the seeds in the soil seed banks was deduced from (Thompson et al., 1997), and the species were classified into the following categories: (1) transient, (2) short-term or (3) long-term persistent according to whether the seeds were known to persist in the soil for (1) less than one year, (2) at least one year or (3) at least five years, respectively.

Furthermore, because the species may be more or less randomly distributed over the district, we wanted to characterize their distribution as “aggregated” or “spread.” Following Morisita (1959a, 1959b),

we divided the district into g groups of ten consecutive tree bases. For each species, we counted the number n_i ($i = 1, 2, 3, \dots, g$) of tree bases occupied by the species in each group. N is the total number of tree bases occupied by the species as follows:

$$N = \sum_{i=1}^g n_i$$

where δ corresponds to the unbiased estimate of Simpson's measure of diversity (Simpson, 1949):

$$\delta = \frac{\sum_{i=1}^g n_i(n_i-1)}{N(N-1)}$$

Then, for each of the abundant species, we calculated $I_s = g\delta$.

I_s is a measure of the dispersion of the species in the district ($I_s = 1$: random, $I_s < 1$: uniform and $I_s > 1$: aggregated distributions) (Morisita, 1959a, 1959b).

For each of the abundant species, we then tested the potential relationships linking the I_s value and each of the plant traits presented above separately (i.e., the seed weight, dispersal parts and seed bank longevity) using ANOVA F-tests. There was no striking evidence of multicollinearity between the tested variables.

3. Results

3.1. Community level

The inventories of the 1474 patches indicated that there was a total of 117 species in 2014, and 35 were insect-pollinated species. The species richness per patch varied from 0 to 19, and the NIPS varied from 0 to 7. On average, each patch hosted 4.80 plant species and 1.19 insect-pollinated species.

3.1.1. District level

For the species richness, our GAM results showed that the distance to the Seine River, Bercy Park and the Lyon and Bercy railway stations had quadratic effects, and for NIPS, the distance to Bercy Park and to the railway stations had quadratic effects. Globally, the species richness increased with the distance from Vincennes Wood (Fig. 3A) and decreased with the distance from the Lyon and Bercy railways (Fig. 3B) and Bercy Park (Fig. 3C). The distance to the Seine River did not show a significant effect on the species richness. For the insect-pollinated species, there were more NIPS in the neighborhood of the Seine River (Fig. 3D) and the Lyon and Bercy railway stations (Fig. 3-E). However, the number of species increased with the distance to Vincennes Wood (Fig. 3F). The effect of Bercy Park was not significant on the NIPS (Table 2).

3.1.2. Street scale

The species richness and NIPS appeared to be dependent on the orientation of the streets relative to the air flow created by the Seine River (Appendix A, Fig. 4A–B). In fact, parallel streets hosted significantly more species ($S = 5.75$, $NIPS = 3.96$) than perpendicular ones ($S = 1.79$, $NIPS = 0.69$).

Out of a total of 117 species, 40.2% produced anemochorous seeds, and animal-dispersed and barochorous species accounted for 22.2 and 28.2%, respectively. The species in the other categories (endozoochorous, myrmecochorous and autochorous species) were too few to be analyzed.

Parallel streets hosted significantly more species in the mean than perpendicular ones for the 3 dissemination categories (Student's t-tests; anemochorous: 17.5/8.7, p -value = 0.006; epizoochorous: 8.4/4.1, p -value = 0.028; barochorous: 15.3/9.1, and p -value = 0.026).

3.1.3. Tree base scale

For the species richness and the NIPS, our results for GAM showed

Table 2

Mixed effect of the tree base equipment, the mean insolation, the tree species, the presence of animal excrement, the distance from the 4 green spaces, and their one-on-one interactions on the species richness and NIPS. The degree of freedom is equal to 1 for all the studied variables.

	Species richness		NIPS	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	−0.34(0.41)	N.S.	−5.16(1.91)	**
Trunk	−0.05(0.02)	*	−0.11(0.07)	*
I(Trunk ²)	0.04(0.01)	**	0.04(0.04)	N.S.
Grill	1.26(0.68)	N.S.		N.S.
NCSoil	1.79(0.46)	***	4.14(2.05)	***
CSoil	0.7(0.52)	N.S.	2.73(2.23)	N.S.
TCover	0.51(0.34)	N.S.	0.55(0.47)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	0.34(0.25)	***	1.21(0.82)	**
<i>Carpinus</i>	0.97(0.85)	*	4.27(2.42)	*
<i>Aesculus</i>	0.78(0.41)	*	3.58(1.92)	*
<i>Platanus</i>	1.61(0.41)	***	4.84(1.91)	*
<i>Prunus</i>	1.06(0.49)	*	3.88(2.08)	*
<i>Robinia</i>	0.47(0.37)	N.S.	−0.42(0.41)	N.S.
<i>Tilia</i>	0.97(0.46)	*	3.67(2.02)	N.S.
Insolation	0.01(0.01)	N.S.	0.03(0.04)	N.S.
Excrement	0.56(0.07)	***	0.62(0.23)	***
Railway	−0.04(0.06)	N.S.	−0.23(0.11)	*
I(Railway ²)	0.11(0.025)	***	0.23(0.06)	***
Park	−0.16(0.06)	**	−0.12(0.16)	N.S.
I(Park ²)	−0.06(0.02)	*	0.01(0.07)	N.S.
River	0.005(0.07)	N.S.	−0.17(0.04)	***
I(River ²)	0.05(0.05)	N.S.		
Wood	0.08(0.04)	**	0.02(0.01)	**
NCSoil.:Railway		**		***

that the tree trunk diameter had quadratic effects. As expected, the results increased when the diameter of the tree trunk decreased. The results also indicated that the species richness and NIPS may depend on the equipment covering the tree bases. As expected, free bases with non compacted soil were the richest ($S = 6.01$, $NIPS = 1.84$), and the bases with total coverage were the poorest ($S = 4.21$, $NIPS = 0.95$) (Fig. 5A–B). The effect of the tree species was significant for both. For example, *Ailanthus altissima* hosted the most species at their bases ($S = 6.41$, $NIPS = 1.65$). *Robinia pseudoacacia* had the lowest species richness and NIPS ($S = 2.75$, $NIPS = 0.25$) (Fig. 6A–B).

According to our results, the effect of the insolation mean was not significant on the species richness and the NIPS. Tree bases with animal excrement hosted more species than the ones without it ($S = 6.95$, $NIPS = 2.03$).

We found many significant interactions between some of the factors, e.g., between the equipment around the tree bases or the compaction of the soil and the distances to the Lyon and Bercy railway stations for the species richness and NIPS (Table 2).

Moreover, most of these effects explained an important proportion of the variance in the models. The R^2 value for the global model with the interactions is 0.36 for the species richness and 0.24 for the NIPS.

3.2. Distribution of the abundant species according to the district characteristics, tree base, and biological traits of the species

Among the 117 species recorded in 2014, 28 were considered abundant (i.e., 24%) because they were present in at least 50 tree bases. Fourteen of these species were particularly abundant (the number of observations was higher than 100) as follows: *Chenopodium album* L., *Plantago major* L., *Senecio vulgaris* L., *Lactuca serriola* L., *Polygonum aviculare* L., *Matricaria recutita* (L.) Rauschert, *Stellaria media* (L.) Vill., *Sisymbrium irio* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Sonchus oleraceus* L., *Hordeum murinum* L., *Taraxacum campyloides* G. E. Haglund and *Conyza canadensis* (L.) Cronquist. The most abundant was *Poa annua* L., which was observed in 1175 tree bases.

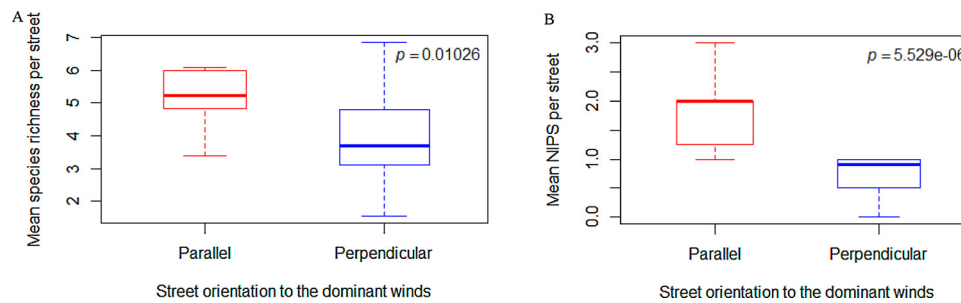


Fig. 4. Box plot of (A) the mean species richness and (B) the mean NIPS per street according to the orientation of the streets relative to the dominant winds.

3.2.1. Species distribution according to the district characteristics

Our results regarding the effects of the smallest Euclidean distance from each the green spaces on the presence/absence of the most abundant species are presented in Table 3, which shows the species that were mostly growing near or far from the green spaces. Certain species appeared to be distributed independently of any green spaces.

3.2.2. Species distribution according to the tree base characteristics

The positive or negative effects of the equipment at the tree base, the tree species and the mean insolation on the presence of the most abundant species are presented in Table 4. Certain plants appear to be able to grow regardless of the equipment and the soil compaction. We found that the presence of certain plants was dependent on the species of the trees under which they grew. The results of GLMs associated with the negative binomial error distribution showed that the presence of animal excrement had a significant positive effect on the presence of the 28 abundant species.

For each species and each variable, there is an estimate with the standard error and a p-value presented in Appendix B. The magnitude of R^2_c , which describes the proportion of variance explained by both the fixed effects and the random factor on the presence of each abundant species, is given in Table 1. A high amount of this variance is explained by the random (i.e., the street) effect, as the conditional R^2 is

higher than the marginal R^2 for all the species.

3.2.3. Species distribution according to their biological characteristics

The Simpson's index of diversity presented in the material and methods section was used to classify the 28 abundant species according to their degree of aggregation among the patches of the district. The most widespread species, *Poa annua*, had an I_s value of 0.7, and the most aggregated species, *Cerastium glomeratum*, had an I_s of 4.35 (Table 1).

We tested the correlation between the I_s value and three seed characteristics to try to explain the status of the dispersed or aggregated species (Table 1). First, we did not observe a correlation between the seed weight (Fig. 7A) or the presence or absence of dispersal devices on the seeds or fruits (Fig. 7B) and the I_s . However, a strong relationship was observed between the seed longevity in the soil bank and the distribution of the species (Fig. 7C). The transient species are less dispersed than the species with a persistent seed bank.

4. Discussion

The data from the intensive inventory performed in May and June 2014 were used to list all of the species growing at the bases of all the urban trees of a district in Paris. The flora was rather rich (117 species

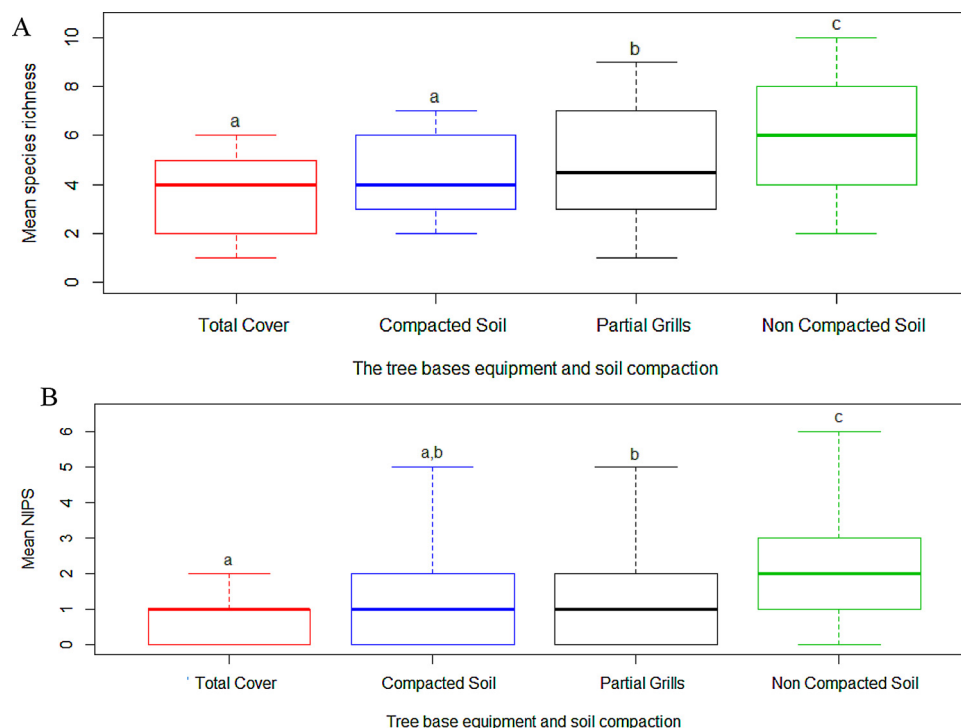


Fig. 5. Effect of the equipment that might cover the tree bases on (A) the mean species richness and (B) the mean NIPS, with letters identifying groups that significantly differ from one another according to Tukey's post hoc test.

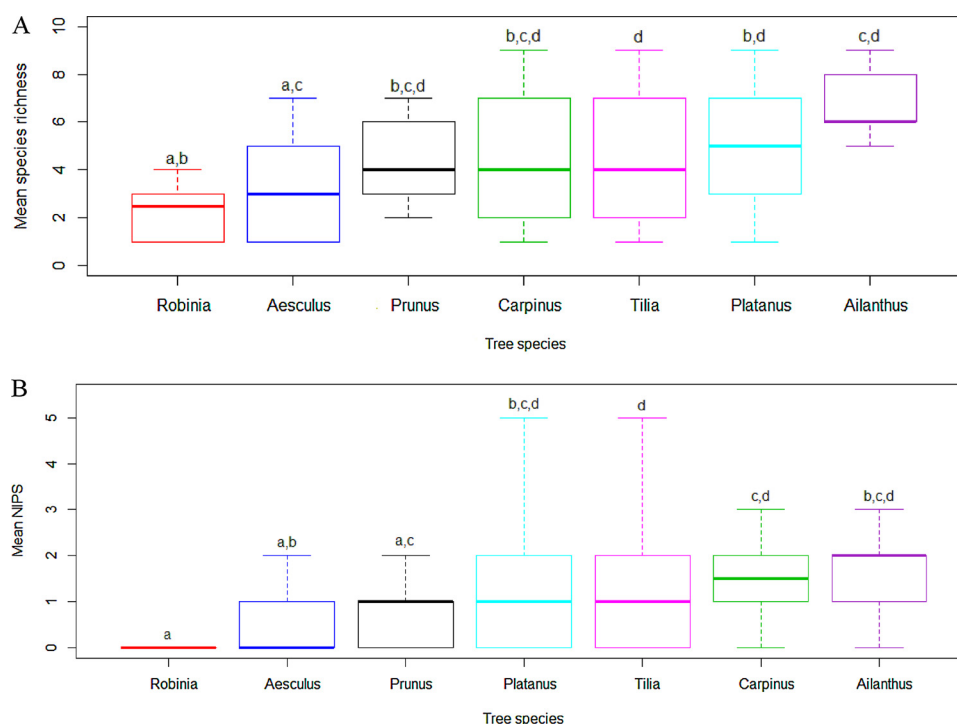


Fig. 6. Effect of the tree species on (A) the mean species richness of the communities in the patches and (B) the mean NIPS (Tukey's HSD post hoc test).

The urban tree species are *Platanus x hispanica* Miller ex Münchh., *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Prunus armeniaca* L., *Tilia cordata* Mill., *Aesculus hippocastanum* L., *Carpinus betulus* L., and *Robinia pseudoacacia* L.

Table 3

The influence of the smallest Euclidean distance from each of green spaces on the presence/absence of each of the 28 abundant species. The pictograms have the following meanings: : distance to Lyon and Bercy railway stations/: Distance to Bercy Park/: Distance to the Seine River/: Distance to Vincennes Wood.

Species				
<i>Conyza canadensis</i>				Far
<i>Matricaria recutita</i>	Far		Near	
<i>Taraxacum campylodes</i>	Far		Near	
<i>Picris echioides</i>	Far			
<i>Chenopodium album</i>	Near			
<i>Stellaria media</i>	Near			
<i>Senecio inaequidens</i>	Near	Near		
<i>Polygonum aviculare</i>	Near	Near	Far	
<i>Cirsium arvense</i>		Far	Near	Near
<i>Plantago lanceolata</i>		Far		Near
<i>Lactuca serriola</i>		Near	Far	Far
<i>Plantago major</i>		Near		
<i>Picris hieracioides</i>		Near	Near	Near
<i>Sisymbrium irio</i>		Near	Far	Far
<i>Veronica persica</i>			Near	
<i>Veronica arvensis</i>			Near	
<i>Hordeum murinum</i>				Near
<i>Geranium molle</i>				Near

for a cumulative surface of approximately 0.25 ha) and abundant despite the equipment that was occasionally placed on the ground to prevent vegetation growth, tree damage and pressure imposed by trampling pedestrians (Kutiel and Zhevelev, 2001) when compared, for example, to data given by (Wittig and Becker, 2010), i.e., an average of 81 spontaneous species growing in the European cities of London, Paris, Hamburg, Copenhagen, Berlin, Vienna and Warsaw around their urban street trees.

4.1. Community level

Differences were observed in the species richness and NIPS at the

Table 4

The positive or negative effect of (1) the soil compaction, (2) the tree base equipment, (3) the tree species, and (4) the natural logarithm of the solar radiation on the presence/absence of the 28 abundant species. The pictograms have the following meanings: : non compacted soil; : partial grills; : compacted soil; : *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle; : *Aesculus hippocastanum* L.; : *Carpinus betulus* L.; and : the natural logarithm of the mean insolation.

Species							
<i>Parietaria judaica</i>	+	-				+	
<i>Plantago lanceolata</i>	+						-
<i>Picris echioides</i>	+	+					
<i>Lactuca serriola</i>	+			+	+		
<i>Matricaria recutita</i>	+			+			
<i>Senecio inaequidens</i>	+	+					
<i>Polygonum aviculare</i>	+	-		+		+	-
<i>Hordeum murinum</i>	+	-		+			-
<i>Sisymbrium irio</i>	+	-				+	+
<i>Sonchus oleraceus</i>	+	+					
<i>Taraxacum campylodes</i>	+					+	
<i>Conyza canadensis</i>		+				+	
<i>Geranium molle</i>			+				
<i>Capsella bursapastoris</i>		-					
<i>Plantago major</i>			+				
<i>Chenopodium album</i>				+	+		-
<i>Cirsium arvense</i>							-
<i>Senecio vulgaris</i>						+	
<i>Sonchus asper</i>							+
<i>Lolium perenne</i>						+	

bases of the tree species according to various district, street and tree base characteristics.

4.1.1. District level

Our results showed that the effects of the green spaces such as the railways, Vincennes Wood and Bercy Park on the species richness were significant. Except for Vincennes Wood, which seems to host fewer species in its neighborhood, large green areas are surrounded by rich

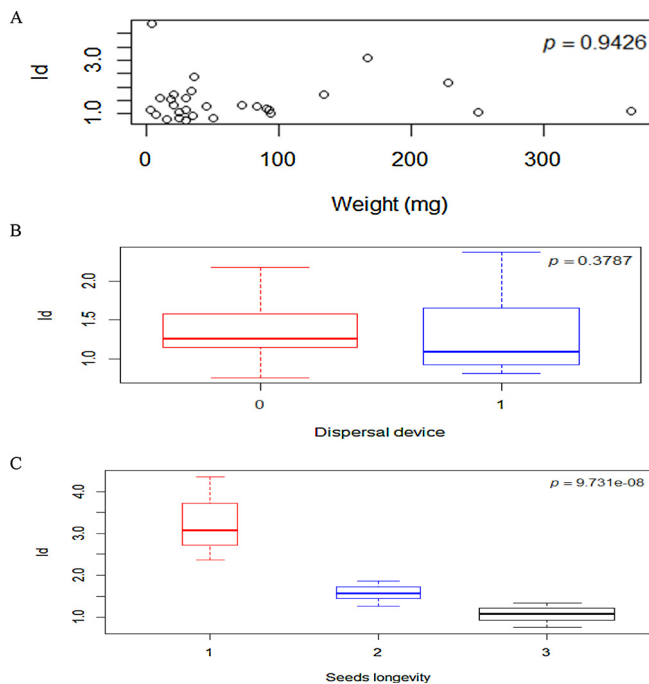


Fig. 7. Relationships among the characteristics of the seeds: A. Weight of 100 seeds (in mg), B. presence (code 1) or absence (code 0) of a seed dispersal part (pappus, wing, etc.), C. seed longevity category (1, low; 2, intermediate; and 3, long) and species dispersal index (Id, (Morisita, 1959a, 1959b)).*.

tree bases because they play the role of population “sources” for the large number of species around them. According to Pauleit and Duhme, (2000) and Whitford et al. (2001), close links exist between urban land cover spatial structure (i.e. configuration types: built-up areas and open green spaces (parks, gardens, forests, woodlands, railway fallow lands) and the species richness. Open green spaces, emphasizing a mosaic of habitat patches, may contribute to improve biodiversity supply in urban environments and have a positive impact on species richness in neighborhood patches, whereas building sites in the neighborhood seemed to have negative influence. The influence of surrounding green spaces on urban biodiversity was shown to operate in a radius of 200 m (Muratet et al., 2007). This suggests that these spaces could be considered as main reservoirs for local urban biodiversity and might have a significant positive impact on surrounding floristic composition and species richness. In the same way, we showed that the Lyon and Bercy railway stations and the Bercy park, within a radius of 100 m and 400 m respectively, increased the floristic diversity of patches (Fig. 3B–C). For the NIPS, the effects of the bank of the Seine River and the Lyon and Bercy railway stations were significant. Around the Seine River, we found more species that were pollinated by insects. This result could be explained by the need for the insects to forage near wet zones. Next to the Lyon and Bercy railway stations, we also found more entomogamous species. We hypothesize that there could be many plants that are brought by trains from suburb. Actually, suburban zones are often characterized by abundant floral resources and high and variable pollinator densities (Hinniers et al., 2012) that could be transported by train as they are by cars (Von Der Lippe and Kowarik, 2007).

4.1.2. Street scale

Because it constitutes a corridor for the wind, the Seine River directs air flows in its direction (Bozonnet et al., 2006). Our result showed that the species richness and NIPS were dependent on the street orientation to the Seine River, whereas these streets showed no differences in pedestrian frequency and traffic. Tree bases located in streets parallel to the Seine River hosted more species than those in perpendicular streets, which suggested that the air flows induced by the river could effectively

transport a number of different species in its direction into the district. The seeds, especially the anemochorous ones, could use the lanes formed by the buildings lining the parallel streets but could be stopped by the buildings bordering the perpendicular streets. This result is in accordance with Johansson et al. (1996) which revealed that wind disperses seeds along river corridors thanks to the air flows induced by the river and thus could explain the species distribution patterns we observed. It also joins the study of Barcala and Meseguer (2007), which showed that buildings could play a windbreak function, reducing crosswind effects on train's slipstream and thus yielding a good seed retention system.

4.1.3. Tree base level

The structure of the equipment (partial grills and total covers) that was eventually covering the soil of the tree base and the place taken by the trunks of the trees had an influence on the richness of the flora. Clearly, any decrease in free space for vegetation (by grid or trunk) led to a reduction in the number of species at the tree bases. Our results indicated that the species richness was greater in patches with young plantations. It is likely that if the age of the tree plantation influences the number of species per patch, then the influence is partly due to the trunk diameters being so large that they significantly reduce the patch area for other plant growth (Maurel, 2010). It could also be due to the supply of seeds in the soil brought with the young tree at the stage of its transplantation. Concerning the strong effect of compaction that we obtained in our study, this result is consistent with some previous studies showing that it leads to reductions in soil porosity and infiltration (Monti and Mackintosh, 1979), reduces the diversity and abundance of plant species (Liddle, 1996), alters growth forms (Bayfield et al., 1981), and changes the vegetation cover, structure and productivity (Forbes et al., 2005).

The tree species also influenced the richness and NIPS of the communities. Allelopathy, i.e., the production of chemical compounds (Rice, 2012) that lead to the germination or growth inhibition of other species, is a mechanism that has been described for a long time (Molisch, 1937; Rice, 1979; Catalán et al., 2013). Allelopathy is certainly used by some urban trees such as *Robinia pseudoacacia*, whose leaves contain robinetin, myricetin and quercetin (Nasir et al., 2005), and it inhibits shoot and root growth. Al Naib and Rice (1971) explained the failure of herbaceous species to grow under the *Platanus* canopy and in areas with an accumulation of fallen leaves, which was not caused by low minerals, water or light contents but rather by the chemical inhibitors produced by these trees. However, if *Robinia pseudoacacia* hosts the fewest species at its base, then allelopathy does not appear to be a driving factor underlying the number of species surrounding *Ailanthus* and *Platanus*. Note that there is no accumulation of leaves at the base of the alignment trees because the technical services remove them with leaf blowers as soon as they fall on the pavement.

Concerning the impact of the light as a factor that influences the richness of the communities, this study showed that the potential impact of the solar light received by each tree base throughout the district on the species richness and NIPS was not significant. This result is not consistent with studies that demonstrated the role of the luminosity on the quality of communities as an environmental variable driving the plant species composition (Godefroid et al., 2007; Politi Bertoncini et al., 2012). Nevertheless, if the species richness and NIPS remain the same, regardless of the light, the list of species may be different between shaded and lit parts of the streets.

Our results showed that, compared other trees, trees with dog excrement hosted the most species at their bases. According to Bloor et al. (2012), animal excrement provides soil organic matter and nutrients to the plants and has a positive effect on the surrounding plant growth. In Paris, dog excrement is rarely picked up by dog owners when left in tree bases. Moreover, the presence of visible excrement also certainly indicates the presence of urine, which is a potential source of nitrogen. Thus, the excrement degrades on the surface of the soil and releases the

nutrients it contains, which could have a fertilizing effect. Even if the relationships between fertilizers and species richness are not clear (Politi Bertoncini et al., 2012), the effect is potentially positive for a large portion of urban plants because they are relatively well-adapted to rich, polluted soils, which is one of the filters we mentioned above (Diaz et al., 1998; Lortie et al., 2004).

In addition to the long lists of simple effects highlighted by our results, many interactions are also significant. Their interpretation is often quite complex. For example, it appears that an interaction effect on the species richness and NIPS was found between the compaction of the soil and the distance to the railways. This finding seems to show that next to the railways, the tree bases with non compacted soil were richer than those at more than 100 m, perhaps because of the seeds brought by the trains (Penone et al., 2012).

The last result that should be noted is the strong street effect shown by this study. Surely, the combination of several factors leads to the particularity of each street (environmental characteristics, treatments by technical services, frequency of pedestrians, animals and vehicles, etc.). It is also possible that the community of tree bases arose randomly from each green space and leads to original communities according to Hubbell's theory (2001).

4.2. Distribution of the species according to the district and tree base characteristics and their biological traits

4.2.1. Abundant species according to the district and tree base characteristics

The Lyon and Bercy railway stations represent an important amount of surface area and unoccupied zones that are occasionally left fallow, and combined with the public Bercy Park, they present an area of 14 ha; thus, these areas may represent the source of the plant populations growing in the tree bases for each of the abundant species. The Seine River is the third-longest river in France. Because of its inextricable connection to Paris, the river's gently flowing waterway could capture the seeds of certain plants along its length (approximately 485 miles/780 km) and deposit the plants on the banks of the river. The largest public park in the city, Vincennes Wood, encompasses a total area of 995 ha (2459 acres) and could also be considered a potential seed source. These seeds could be transported by long-distance dispersal in mud stuck to shoes or on car tires from the stations or from the park to the tree bases of adjacent streets (Nathan et al., 2008). Our general inventory of the flora of Bercy Park revealed the presence of several species (including species found next to the park), such as *Lactuca serriola*, *Senecio inaequidens* and *Sisymbrium irio*. For the Lyon and Bercy railway stations, the species with the highest abundance were *Chenopodium album* and *Senecio inaequidens*. The species found in the Vincennes Wood neighborhood were *Capsella bursa-pastoris*, *Geranium molle*, *Cirsium arvense*, *Veronica arvensis*, *Picris hieracioides* and *Plantago lanceolata*. Finally, on the bank of the Seine River, we found the following species to be abundant: *Cirsium arvense*, *Picris hieracioides*, *Plantago lanceolata*, *Taraxacum campyloides*, *Torilis japonica* and *Veronica arvensis*.

In total, covering the tree bases prevented plant growth. The presence of partial grills reduced the surface for plant growth but prevented soil compaction, thus favoring certain species. For example, *Plantago major* appeared to be especially able to grow in compacted soils as previously observed by Engelaar et al. (1993).

We also highlighted the abundant species that grew better in light and open areas. The species we found primarily in tree bases lit by the sun, including *Sonchus oleraceus*, *Sisymbrium irio*, and *Hordeum murinum*, were considered heliophytic according to Julve's classification (Julve, 1998). We believe that their dependence on the light is stronger than it is for other species that were also designated by Julve as heliophytic but were found less systematically in lit patches. *Cirsium arvense*, *Plantago lanceolata*, *Chenopodium album* and *Polygonum aviculare* were found in the shaded tree bases where they could surely find more

moisture, even if there is no evidence that shade and moisture are correlated.

The average annual precipitation in Paris is 664 mm (Wittig and Becker, 2010) and irrigation by the Paris technical services occurs frequently. For example, irrigation occurs during the pavement cleanings that are performed with the tanker trucks that spray water at high pressure onto the asphalt-covered parts of the sidewalks and indirectly waters the tree bases. Therefore, for herbaceous species, the amount of water is more than acceptable and sufficient to water them (Galmés et al., 2007).

The species of trees planted in the streets could also constitute strong filters for certain plant species. As previously explained, this result was clearly related to the allelopathic effects on the herbaceous species of the tree base communities, which varied according to the species' tolerance to the extracts from the litter. Moreover, certain annual plants such as *Chenopodium album* (mostly found under *Aesculus hippocastanum* and *Ailanthus altissima*) are known to use allelopathic chemicals to release their seeds from dormancy (Baldwin and Preston, 1999).

4.2.2. Abundant species according to their biological traits

We used an index describing the species distribution to classify the species on a continuum from very aggregated to very dispersed species. Before choosing the I_s value (following Morisita, 1959a, 1959b and Simpson, 1949), we tested other indices. The first index tested here was the species distribution index (SDI), which represents the coefficient of variation for the average abundance among the considered streets. The second index was the logit of the proportion of tree bases occupied by a specific species in each of the 26 streets (Thomsen et al., 1991; Manel et al., 2002). We found that the three indices were strongly correlated with the species abundance. Nevertheless, the selected index was not influenced by strong differences in the number of tree bases among streets when the others were.

Contrary to our expectations, the distribution of species was not correlated with the weight of their seeds or the presence of a seed dispersal part that could influence their dispersal capacity. We hypothesized that seeds carrying dispersal parts or seeds that were light would be distributed over a greater distance than the other seeds. Hurka and Haase (1982) showed that certain light seeds, even those without a dispersal part, could be carried by the wind over long distances or via ingestion by vertebrate animals (mostly birds and mammals) by endozoochory (Corlett, 1998). Nevertheless, those two traits were not correlated to a more widespread distribution of the species. The result could be explained by the following two hypotheses: (1) all seed types, light or very light and with or without dispersal devices, have the same potential to be spread by human activity because seeds can be transported in mud stuck to shoes or car tires (Sukopp, 2004; Von Der Lippe and Kowarik, 2007), and/or (2) other factors may be involved in plant dispersal throughout an urban landscape, e.g., the seed longevity in the soil bank. In actuality, this trait could be the primary characteristic influencing the distribution of the species among the tree bases. Species with a persistent seed bank can form remnant populations (Eriksson, 1996), which enables them to bridge periods of unfavorable environmental conditions. This result is consistent with the observations described in Bossuyt and Hermy (2003), who determined the potential role of persistent soil seedbanks in restoring plant communities (Bossuyt and Hermy, 2003; Piessens et al., 2005). The species of long-term persistent seeds are often ruderal or competitive species, and they are typical of disturbed sites. They can survive for a long period in the soil and colonize the newly established community by seed dispersal or through the germination of seeds buried in the soil seedbank and could thus be dispersed more extensively throughout the district.

We also tested the correlation that could exist between the species life span (annual and perennial plants) and Simpson's index I_s , but we observed no significant relationship. This result suggests that the seed

bank primarily influences the plant distribution. Plants that can restart from the roots do not seem to be favored, and thus, we believe that they are removed by weeding.

Through all these results, we have highlighted that the management by technical services of the tree bases may represent a major filter for plant species. These services regularly remove a large part of the vegetative tissues of plants growing at the bases of the trees (once a year), sparing only propagules such as seeds and primarily favoring species that are able to disperse and to persist under the shape of seeds in the soil. The advantage could be all the more important in helping the seeds to survive after production.

5. Conclusions

Our study showed how small patches such as tree bases in the urban matrix can be habitats and corridors, likely linking urban green areas.

Our results demonstrated that species that were adapted for growth at the bases of urban trees in cities were influenced by different factors. First, environmental filters selected for the best-adapted traits (e.g., longevity in the soil bank and adaptation to fertilizers). The geographical structure of the district, the presence of certain green spaces and streets and the weeding and watering of the vegetation could impact the species constituting these plant communities. In certain cities, the tree bases cover large cumulative areas and host a large number of species. Thus, they certainly play an ecological role and actively participate in the development of biodiversity (Flink and Searns, 1993; Jim, 2004; Kong et al., 2010).

The results of our study can provide insights into each urban actor regarding the optimal methods of structuring the districts and streets and managing impervious surfaces to ensure that the best practices are adopted for biodiversity preservation.

From our results, we deduce the following:

- To promote urban biodiversity, it is recommended to protect tree bases from trampling, e.g., by installing small barriers.
- Unless other positive effects are expected (e.g. shading and

evapotranspiration effects; filtering air particles; canopy and habitat for wildlife; aesthetics effects), we propose avoiding the use of certain tree species for alignments, i.e., *Robinia pseudoacacia* L., *Aesculus hippocastanum* L. and *Prunus armeniaca* L., all of which hosted the fewest species at their bases.

- We encourage cities to arrange large tree bases ($> 4 \text{ m}^2$) so that the growth of the trunks does not completely encroach on spontaneous plants.
- In contrast to the instructions given to dog owners, it is suggested to leave dog excrement at the tree bases to enhance species richness.

Furthermore, we propose multiplying the number of large urban green spaces that could serve as reservoirs for biodiversity. In planting more alignment trees at sidewalks, which are fed by the seeds from these parks, and in protecting them from intense practices and human destruction, better conditions are provided for spontaneous wildlife, and ecological functions should be favored. This spatial planning strategy should be adopted to provide the best green space configuration aimed at the sustainable greening of compacted cities.

Funding sources

This work was supported by ANR (Agence Nationale de la Recherche) ECOVILLE [ANR 14 CE22-0021], Agence Universitaire de la Francophonie [2015LBY3], and Eiffel funding < /GS3 > [895175F] <http://www.campusfrance.org/fr/eiffel>.

Acknowledgments

We wish to thank Amélie Barthel, Lise Ropars, Abdoul-Fatahou M'chindra and Baco Said-Allaoui, who performed the floristic survey in 2014 during their internship at the National Museum of Natural History in Paris. We give special thanks to everyone who helped and contributed to this study. We particularly thank Noëlie Maurel for her contribution during her thesis. We are also grateful to the editors of American Journal Experts for their language revisions.

Appendix A. Names of the streets, numbers of tree bases per street and orientation relative to the dominant winds and the tree species

Street abbreviation	Street names	Number of tree bases	Orientation relative to the predominant winds	Tree species
BARO	Baron le Roy	62	Parallel	<i>Platanus</i>
BATA	Bataillon du Pacifique	31	Perpendicular	<i>Ailanthus</i>
BERC	boulevard de Bercy	126	Parallel	<i>Aesculus</i>
BERY	boulevard de Bercy	99	Perpendicular	<i>Tilia</i>
BOSS	Charles Bossut	6	Perpendicular	<i>Prunus</i>
BOUT	Jean Bouton	11	Parallel	<i>Tilia</i>
CHAR	Charenton	144	Parallel	<i>Platanus</i>
CORB	Corbineau	16	Perpendicular	<i>Robinia</i>
CORI	Coriolis	8	Parallel	<i>Platanus</i>
DAUM	Daumesnil	186	Parallel	<i>Platanus</i>
DIJO	Dijon	10	Perpendicular	<i>Platanus</i>
ERAR	Erard	16	Perpendicular	<i>Prunus</i>
GERT	Gerty Archimède	8	Perpendicular	<i>Ailanthus</i>
KESS	Joseph Kessel	69	Perpendicular	<i>Platanus</i>
LACH	Lachambeaudie	31	Perpendicular	<i>Platanus</i>
MONT	Montgallet	52	Perpendicular	<i>Prunus</i>
POMM	Pommard	39	Parallel	<i>Tilia</i>
PROU	Proudhon	5	Perpendicular	<i>Prunus</i>
RAMB	Rambouillet	7	Perpendicular	<i>Prunus</i>
RAPE	Quai de la Rapée	97	Parallel	<i>Platanus</i>
RBER	Bercy	136	Parallel	<i>Tilia</i>
REUI	Reuilly	145	Parallel	<i>Platanus</i>
TAIN	Taine	62	Perpendicular	<i>Tilia</i>
TERR	Terroirs de France	45	Perpendicular	<i>Platanus</i>

VANG	Van Gogh	15	Perpendicular	<i>Carpinus</i>
VILL	Villiot	48	Perpendicular	<i>Aesculus</i>

Appendix B. Mixed effect on the abundant species by the tree base equipment, the natural logarithm of the mean insolation, the presence animal excrement, the tree species and the distance from the 4 green spaces. The degree of freedom is equal to 1 for all studied variables

	<i>Cerastium glomeratum</i>		<i>Plantago lanceolata</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	− 3.52(1.8)	N.S.	6.17 (1.1)	*
Grill	0.93(0.7)	N.S.	− 0.37(0.2)	N.S.
NCSoil	− 0.61(1.3)	N.S.	1.59(0.06)	**
CSoil	− 0.95(1.7)	N.S.	0.07(0.7)	N.S.
TCover	0.09(1.9)	N.S.	0.89(1.9)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	− 0.07(2.1)	N.S.	0.7(0.6)	N.S.
<i>Carpinus</i>	− 0.26(3.2)	N.S.	− 0.09(1.06)	N.S.
<i>Aesculus</i>	− 0.51(1.1)	N.S.	− 0.8(1.08)	N.S.
<i>Platanus</i>	− 0.72(1.5)	N.S.	− 0.21(1.6)	N.S.
<i>Prunus</i>	− 0.04(1.8)	N.S.	− 0.82(1.1)	N.S.
<i>Robinia</i>	− 0.86(2.5)	N.S.	− 0.7(1.6)	N.S.
<i>Tilia</i>	− 0.55(1.9)	N.S.	− 0.61(0.53)	N.S.
Insolation	0.11(2.9)	N.S.	− 1.7(0.2)	**
Excrement	2.42(0.6)	**	2.1(0.4)	***
Railway	− 0.06(0.04)	N.S.	0.004(0.02)	N.S.
Park	− 0.01(0.008)	N.S.	4.6(0.19)	**
River	0.003(0.002)	N.S.	− 3.5(0.01)	*
Wood	0.01(0.009)	N.S.	− 1.9(0.85)	*

	<i>Cirsium arvense</i>		<i>Lolium perenne</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	8.21(2.1)	*	− 1.71(0.4)	*
Grill	− 0.76(0.6)	N.S.	− 0.51(0.5)	N.S.
NCSoil	0.6 1(0.3)	N.S.	0.067(0.5)	N.S.
CSoil	0.72(0.7)	N.S.	− 0.11(0.6)	N.S.
TCover	0.78(0.9)	N.S.	0.72(1.4)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	− 0.8(0.7)	N.S.	0.52(0.2)	N.S.
<i>Carpinus</i>	− 0.09(1.03)	N.S.	1.59(0.04)	**
<i>Aesculus</i>	− 0.8(1.2)	N.S.	0.47(1.07)	N.S.
<i>Platanus</i>	− 0.2(1.6)	N.S.	0.53(1.6)	N.S.
<i>Prunus</i>	− 0.8(1.3)	N.S.	0.58(1.1)	N.S.
<i>Robinia</i>	− 0.67(1.5)	N.S.	0.85(2.2)	N.S.
<i>Tilia</i>	− 0.6(1.7)	N.S.	0.72(1.1)	N.S.
Insolation	− 1.7(0.2)	**	− 0.09(0.2)	N.S.
Excrement	2.05(0.4)	**	2.33(0.03)	***
Railway	0.02(0.01)	N.S.	0.01(0.01)	N.S.
Park	1.45(0.01)	**	0.22(0.01)	N.S.
River	− 1.24(0.01)	*	− 0.07(0.01)	N.S.
Wood	− 0.95(0.07)	*	− 1.15(0.88)	N.S.

	<i>Picris echioides</i>		<i>Parietaria judaica</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	4.89(3.3)	N.S.	− 1.82(1.4)	N.S.
Grill	1.64(0.07)	**	− 1.6(0.5)	**
NCSoil	1.89(0.08)	**	1.43(0.7)	**
CSoil	0.75(0.4)	N.S.	0.03(0.7)	N.S.
TCover	0.78(0.6)	N.S.	− 1.93(0.2)	N.S.

<i>Ailanthus</i>	−0.07(0.7)	N.S.	0.62(0.2)	N.S.
<i>Carpinus</i>	−0.87(0.8)	N.S.	1.59(1.4)	**
<i>Aesculus</i>	−0.31(0.3)	N.S.	2.31(2.07)	N.S.
<i>Platanus</i>	−0.29(0.6)	N.S.	0.53(0.68)	N.S.
<i>Prunus</i>	−0.22(0.5)	N.S.	0.59(0.22)	N.S.
<i>Robinia</i>	−0.71(0.3)	N.S.	−0.22(1.04)	N.S.
<i>Tilia</i>	−0.02(0.7)	N.S.	0.34(1.35)	N.S.
Insolation	−0.19(0.2)	N.S.	−0.45(0.29)	N.S.
Excrement	1.16(0.03)	**	1.15(0.03)	**
Railway	1.19(0.01)	**	−1.02(0.05)	N.S.
Park	0.94(0.71)	N.S.	0.06(0.01)	N.S.
River	−0.33(0.19)	N.S.	−0.19(0.01)	N.S.
Wood	−0.58(0.92)	N.S.	−0.32(0.89)	N.S.

	<i>Torilis japonica</i>		<i>Epilobium tetragonum</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	−2.21(1.24)	N.S.	−1.9(1.61)	N.S.
Grill	−0.51(0.52)	N.S.	0.35(0.52)	N.S.
NCSoil	0.27(0.59)	N.S.	−0.18(0.75)	N.S.
CSoil	−0.03(0.67)	N.S.	−0.38(0.7)	N.S.
TCover	−0.52(0.6)	N.S.	−0.83(0.2)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	0.02(0.1)	N.S.	−0.98(0.2)	N.S.
<i>Carpinus</i>	−0.77(0.6)	N.S.	1.49(0.4)	N.S.
<i>Aesculus</i>	0.42(0.2)	N.S.	0.43(0.7)	N.S.
<i>Platanus</i>	0.63(0.5)	N.S.	0.53(0.6)	N.S.
<i>Prunus</i>	0.55(0.1)	N.S.	0.69(0.3)	N.S.
<i>Robinia</i>	−0.95(0.3)	N.S.	−0.44(0.1)	N.S.
<i>Tilia</i>	0.53(0.24)	N.S.	0.65(0.3)	N.S.
Insolation	0.23(0.20)	N.S.	−0.29(0.24)	N.S.
Excrement	1.51(0.33)	**	2.04(0.039)	**
Railway	0.04(0.02)	N.S.	0.001(0.002)	N.S.
Park	0.01(0.01)	N.S.	0.004(0.001)	N.S.
River	−1.44(0.01)	*	0.007(0.009)	N.S.
Wood	0.52(0.01)	N.S.	0.003(0.006)	N.S.

	<i>Veronica persica</i>		<i>Veronica arvensis</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	−2.04(1.1)	N.S.	−3.16(1.61)	N.S.
Grill	0.04(0.54)	N.S.	0.82(0.43)	N.S.
NCSoil	0.46(0.55)	N.S.	0.18(0.49)	N.S.
CSoil	−0.73(0.97)	N.S.	−0.11(0.7)	N.S.
TCover	−0.82(0.6)	N.S.	−0.83(0.2)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	0.42(0.18)	N.S.	−0.18(0.2)	N.S.
<i>Carpinus</i>	0.51(0.43)	N.S.	0.53(0.5)	N.S.
<i>Aesculus</i>	0.37(0.6)	N.S.	0.63(0.4)	N.S.
<i>Platanus</i>	0.45(0.5)	N.S.	0.71(0.6)	N.S.
<i>Prunus</i>	0.92(0.6)	N.S.	0.69(0.3)	N.S.
<i>Robinia</i>	0.17(0.4)	N.S.	−0.66(0.03)	N.S.
<i>Tilia</i>	0.98(0.64)	N.S.	0.61(0.7)	N.S.
Insolation	−0.16(0.26)	N.S.	0.82(0.32)	N.S.
Excrement	2.19(0.35)	***	2.08(0.02)	***
Railway	0.05(0.01)	N.S.	−0.2(0.01)	N.S.
Park	0.7(0.42)	N.S.	0.1(0.08)	N.S.
River	−1.23(0.08)	**	−1.01(0.09)	***
Wood	−0.3(0.04)	N.S.	−0.9(0.3)	N.S.

	<i>Chenopodium album</i>		<i>Senecio vulgaris</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	− 1.35(1.2)	N.S.	− 1.73(1.4)	N.S.
Grill	0.41(0.14)	N.S.	− 0.17(0.14)	N.S.
NCSoil	− 0.56(0.53)	N.S.	− 0.86(0.62)	N.S.
CSoil	− 0.53(0.54)	N.S.	− 0.19(0.68)	N.S.
TCover	− 0.99(0.86)	N.S.	− 0.32(0.28)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	1.44(0.31)	**	0.68(0.41)	N.S.
<i>Carpinus</i>	0.64(0.53)	N.S.	1.25(0.14)	**
<i>Aesculus</i>	2.45(0.09)	**	0.31(0.12)	N.S.
<i>Platanus</i>	1.53(0.37)	N.S.	0.29(0.23)	N.S.
<i>Prunus</i>	1.62(0.2)	N.S.	0.26(1.11)	N.S.
<i>Robinia</i>	2.83(0.5)	N.S.	0.41(1.31)	N.S.
<i>Tilia</i>	1.64(0.54)	N.S.	0.42(1.36)	N.S.
Insolation	− 1.72(0.21)	*	− 0.08(0.24)	N.S.
Excrement	2.42(0.31)	**	1.81(0.28)	**
Railway	− 3.43(0.1)	*	0.07(0.01)	N.S.
Park	0.6(0.52)	N.S.	− 0.01(0.01)	N.S.
River	0.02(0.01)	N.S.	− 0.02(0.01)	N.S.
Wood	− 0.39(0.27)	N.S.	0.09(0.07)	N.S.

	<i>Lactuca serriola</i>		<i>Matricaria recutita</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	− 8.88(1.8)	***	7.01(3.08)	*
Grill	0.55(0.37)	N.S.	0.07(0.36)	N.S.
NCSoil	1.84(0.06)	**	1.27(0.003)	**
CSoil	0.59(0.34)	N.S.	− 0.49(0.4)	N.S.
TCover	− 0.89(0.9)	N.S.	− 0.32(0.09)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	1.47(0.39)	**	− 0.61(0.54)	N.S.
<i>Carpinus</i>	0.03(0.43)	N.S.	− 0.21(0.5)	N.S.
<i>Aesculus</i>	2.45(0.06)	**	− 4.21(0.98)	*
<i>Platanus</i>	0.55(0.37)	N.S.	− 5.42(0.93)	**
<i>Prunus</i>	0.66(0.2)	N.S.	− 7.09(0.58)	**
<i>Robinia</i>	0.81(0.5)	N.S.	− 0.46(0.23)	N.S.
<i>Tilia</i>	0.64(0.54)	N.S.	− 0.72(0.96)	N.S.
Insolation	0.19(0.18)	N.S.	− 0.35(0.16)	N.S.
Excrement	1.82(0.24)	**	1.69(0.22)	***
Railway	0.09(0.01)	N.S.	2.53(0.001)	**
Park	− 2.49(0.08)	***	0.71(0.09)	N.S.
River	1.22(0.01)	**	− 1.26(0.01)	*
Wood	2.25(0.05)	***	− 0.12(0.07)	N.S.

	<i>Geranium molle</i>		<i>Senecio inaequidens</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	− 2.13(1.01)	N.S.	− 1.76(0.08)	N.S.
Grill	− 0.03(0.07)	N.S.	1.63(0.06)	**
NCSoil	− 2.28(0.005)	*	1.69(0.04)	**
CSoil	4.11(0.004)	**	− 0.24(0.46)	N.S.
TCover	0.94(0.8)	N.S.	− 0.32(0.08)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	0.77(0.39)	N.S.	0.63(0.54)	N.S.
<i>Carpinus</i>	− 0.26(0.36)	N.S.	− 0.95(0.5)	N.S.
<i>Aesculus</i>	0.62(0.92)	N.S.	0.59(0.28)	N.S.
<i>Platanus</i>	0.71(0.42)	N.S.	0.62(0.43)	N.S.
<i>Prunus</i>	0.78(0.63)	N.S.	0.64(0.58)	N.S.
<i>Robinia</i>	0.77(0.5)	N.S.	0.58(0.41)	N.S.

<i>Tilia</i>	0.51(0.51)	N.S.	– 0.72(0.96)	N.S.
Insolation	0.21(0.19)	N.S.	– 0.13(0.23)	N.S.
Excrement	1.28(0.33)	**	1.59(0.26)	***
Railway	– 0.54(0.01)	N.S.	– 3.59(0.41)	***
Park	– 0.41(0.01)	N.S.	– 1.15(0.72)	**
River	– 0.78(0.08)	N.S.	0.15(0.001)	N.S.
Wood	– 2.18(0.92)	**	0.59(0.32)	N.S.

	<i>Capsella bursa-pastoris</i>		<i>Polygonum aviculare</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	– 2.78(2.52)	N.S.	– 14.12(2.11)	***
Grill	– 1.65(0.19)	*	– 1.24(0.31)	**
NCSoil	0.27(0.22)	N.S.	2.45(0.37)	**
CSoil	0.24(0.22)	N.S.	0.93(0.37)	N.S.
TCover	0.46(0.41)	N.S.	0.02(0.01)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	0.45(2.04)	N.S.	1.33(0.24)	**
<i>Carpinus</i>	0.73(1.46)	N.S.	1.13(0.5)	**
<i>Aesculus</i>	0.24(0.91)	N.S.	0.59(0.28)	N.S.
<i>Platanus</i>	0.23(0.18)	N.S.	0.32(0.23)	N.S.
<i>Prunus</i>	– 0.49(0.23)	N.S.	0.21(0.18)	N.S.
<i>Robinia</i>	0.78(0.25)	N.S.	0.49(0.41)	N.S.
<i>Tilia</i>	– 0.045(0.1)	N.S.	0.96(0.15)	N.S.
Insolation	0.28(0.13)	N.S.	– 3.42(0.21)	*
Excrement	1.16(0.19)	***	1.89(0.22)	**
Railway	0.31(0.01)	N.S.	– 4.004(0.17)	***
Park	0.89(0.07)	N.S.	– 3.002(0.92)	**
River	– 0.82(0.01)	N.S.	3.11(0.15)	**
Wood	– 2.16(0.05)	**	0.19(0.08)	N.S.

	<i>Hordeum murinum</i>		<i>Sonchus asper</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	– 5.32(1.82)	**	– 2.89(0.85)	*
Grill	– 1.39(0.22)	***	0.72(0.57)	N.S.
NCSoil	1.79(0.29)	***	– 0.22(0.27)	N.S.
CSoil	0.1(0.25)	N.S.	0.69(0.34)	N.S.
TCover	0.36(0.31)	N.S.	0.59(0.21)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	2.01(0.4)	**	– 0.53(0.24)	N.S.
<i>Carpinus</i>	0.88(0.86)	N.S.	0.62(0.5)	N.S.
<i>Aesculus</i>	0.63(0.91)	N.S.	0.47(0.28)	N.S.
<i>Platanus</i>	0.73(0.18)	N.S.	0.43(0.13)	N.S.
<i>Prunus</i>	0.68(0.23)	N.S.	0.61(0.29)	N.S.
<i>Robinia</i>	0.66(0.25)	N.S.	0.59(0.39)	N.S.
<i>Tilia</i>	0.45(0.4)	N.S.	0.56(0.15)	N.S.
Insolation	1.46(0.13)	***	1.67(0.34)	*
Excrement	1.03(0.16)	***	2.98(0.34)	**
Railway	0.06(0.01)	N.S.	– 0.76(0.01)	N.S.
Park	0.08(0.06)	N.S.	– 0.83(0.01)	N.S.
River	– 0.8(0.3)	N.S.	0.44(0.08)	N.S.
Wood	– 1.76(0.5)	**	0.68(0.24)	N.S.

	<i>Plantago major</i>		<i>Picris hieracioides</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	– 2.08(1.81)	N.S.	– 3.75(0.005)	***
Grill	0.79(0.22)	N.S.	– 0.05(0.44)	N.S.

NCSoil	−1.51(0.005)	*	0.16(0.12)	N.S.
CSoil	4.16(0.004)	**	−0.06(0.79)	N.S.
TCover	0.46(0.41)	N.S.	0.49(0.11)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	0.65(0.61)	N.S.	0.13(0.24)	N.S.
<i>Carpinus</i>	0.83(0.86)	N.S.	−0.06(0.05)	N.S.
<i>Aesculus</i>	0.69(0.81)	N.S.	0.69(0.18)	N.S.
<i>Platanus</i>	0.71(0.18)	N.S.	0.61(0.13)	N.S.
<i>Prunus</i>	0.67(0.23)	N.S.	0.65(0.29)	N.S.
<i>Robinia</i>	0.23(0.25)	N.S.	0.84(0.39)	N.S.
<i>Tilia</i>	0.65(0.4)	N.S.	0.77(0.25)	N.S.
Insolation	−0.15(0.12)	N.S.	−0.05(0.02)	N.S.
Excrement	1.62(0.24)	**	1.85(0.32)	**
Railway	0.1(0.08)	N.S.	−0.02(0.01)	N.S.
Park	−1.21(0.07)	*	−1.29(0.06)	*
River	0.03(0.01)	N.S.	−2.17(0.08)	**
Wood	0.07(0.04)	N.S.	−2.14(0.04)	**

	<i>Sisymbrium irio</i>		<i>Stellaria media</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	−9.92(2.12)	***	−4.24(1.38)	*
Grill	−0.62(0.28)	*	0.37(0.31)	N.S.
NCSoil	0.68(0.32)	*	0.02(0.03)	N.S.
CSoil	−0.73(0.29)	*	−0.06(0.79)	N.S.
TCover	0.46(0.41)	N.S.	0.58(0.41)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	0.71(0.17)	N.S.	0.43(0.38)	N.S.
<i>Carpinus</i>	4.01(0.09)	**	−0.45(0.16)	N.S.
<i>Aesculus</i>	−0.24(0.18)	N.S.	0.49(0.38)	N.S.
<i>Platanus</i>	0.38(0.53)	N.S.	0.51(0.25)	N.S.
<i>Prunus</i>	0.59(0.66)	N.S.	0.54(0.18)	N.S.
<i>Robinia</i>	−0.58(0.13)	N.S.	0.42(0.32)	N.S.
<i>Tilia</i>	0.49(0.52)	N.S.	0.42(0.25)	N.S.
Insolation	1.81(0.15)	*	−0.01(0.01)	N.S.
Excrement	2.95(0.18)	***	1.05(0.17)	**
Railway	−0.04(0.01)	N.S.	−1.02(0.09)	**
Park	−1.49(0.49)	***	0.09(0.03)	N.S.
River	1.82(0.19)	*	0.78(0.02)	N.S.
Wood	3.28(0.65)	***	0.97(0.68)	N.S.

	<i>Sonchus oleraceus</i>		<i>Taraxacum campylodes</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	−4.81(1.62)	*	0.95(0.94)	N.S.
Grill	2.76(0.22)	***	0.33(0.21)	N.S.
NCSoil	4.71(0.26)	**	1.38(0.25)	***
CSoil	−1.57(0.25)	*	0.98(0.23)	N.S.
TCover	0.46(0.41)	N.S.	0.19(0.47)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	0.49(0.82)	N.S.	−0.07(0.37)	N.S.
<i>Carpinus</i>	0.23(0.99)	N.S.	0.67(0.16)	N.S.
<i>Aesculus</i>	0.48(0.21)	N.S.	1.82(0.12)	**
<i>Platanus</i>	0.38(0.19)	N.S.	0.85(0.69)	N.S.
<i>Prunus</i>	0.51(0.29)	N.S.	0.06(0.13)	N.S.
<i>Robinia</i>	0.32(0.13)	N.S.	−0.64(0.15)	N.S.
<i>Tilia</i>	0.44(0.32)	N.S.	0.42(0.25)	N.S.
Insolation	0.74(0.11)	N.S.	−0.15(0.17)	N.S.
Excrement	1.05(0.15)	***	1.28(0.15)	***
Railway	−0.07(0.04)	N.S.	1.01(0.07)	**
Park	0.07(0.05)	N.S.	0.09(0.04)	N.S.
River	−0.09(0.06)	N.S.	−2.83(0.08)	**
Wood	0.04(0.03)	N.S.	−0.09(0.04)	N.S.

	<i>Conyza canadensis</i>		<i>Poa annua</i>	
	Estimate (std error)	Effect	Estimate (std error)	Effect
Intercept	− 1.71(0.49)	N.S.	1.77(1.44)	N.S.
Grill	0.81(0.02)	***	0.21(0.24)	N.S.
NCSoil	− 2.24(0.03)	*	0.01(0.02)	N.S.
CSoil	1.54(0.02)	*	0.02(0.01)	N.S.
TCover	0.48(0.47)	N.S.	0.19(0.47)	N.S.
<i>Ailanthus</i>	0.43(0.49)	N.S.	− 0.64(0.37)	N.S.
<i>Carpinus</i>	0.69(0.49)	N.S.	− 0.16(0.09)	N.S.
<i>Aesculus</i>	1.38(0.09)	**	− 0.15(0.12)	N.S.
<i>Platanus</i>	0.38(0.19)	N.S.	− 0.46(0.44)	N.S.
<i>Prunus</i>	0.25(0.17)	N.S.	− 0.55(0.43)	N.S.
<i>Robinia</i>	0.47(0.39)	N.S.	− 0.42(0.41)	N.S.
<i>Tilia</i>	0.45(0.32)	N.S.	− 0.52(0.44)	N.S.
Insolation	− 0.37(0.14)	N.S.	− 0.14(0.13)	N.S.
Excrement	1.13(0.15)	**	0.86(0.15)	***
Railway	0.02(0.03)	N.S.	0.01(0.01)	N.S.
Park	0.01(0.06)	N.S.	− 0.08(0.07)	N.S.
River	0.09(0.08)	N.S.	0.01(0.09)	N.S.
Wood	2.17(0.74)	**	0.01(0.05)	N.S.

References

- Al Naib, F., Rice, E.L., 1971. Allelopathic effects of *Platanus occidentalis*. *Bull. Torrey Bot. Club* 98 (2), 75. <https://doi.org/10.2307/2483770>.
- Armstrong, R.A., 2014. When to use the Bonferroni correction. *Ophthalmic Physiol. Opt.* 34 (5), 502–508. <https://doi.org/10.1111/opo.12131>.
- Baldwin, I.T., Preston, C.A., 1999. The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores. *Planta* 208 (2), 137–145. <https://doi.org/10.1007/s004250050543>.
- Barcala, M.A., Meseguer, J., 2007. An experimental study of the influence of parapets on the aerodynamic loads under cross wind on a two-dimensional model of a railway vehicle on a bridge. *Proc. Inst. Mech. Eng. Part F: J. Rail Rapid Transit* 221 (4), 487–494. <https://doi.org/10.1243/09544097JRR53>.
- Barton, K., 2009. MuMIn: Multi-Model Inference. R Package Version 1.0.0. <http://R-Forge.r-project.org/projects/mumin/>.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2014. lme4: Linear Mixed-Effects Models Using Eigen and S4. R Package Version, 1 (7). pp. 1–23.
- Bayfield, N.G., Urquhart, U.H., Cooper, S.M., 1981. susceptibility of four species of cladonia to disturbance by trampling in the Cairngorm Mountains, Scotland. *J. Appl. Ecol.* 18 (1), 303. <https://doi.org/10.2307/2402497>.
- Besse, M.-T., 2011. Atelier Parisien d'Urbanisme. *Le Monde Des Cartes* 208, 11–13.
- Bierwagen, B.G., 2007. Connectivity in urbanizing landscapes: the importance of habitat configuration, urban area size, and dispersal. *Urban Ecosyst.* 10 (1), 29–42. <https://doi.org/10.1007/s11252-006-0011-6>.
- Bloor, J.M.G., Jay-Robert, P., Le Morvan, A., Fleurance, G., 2012. Déjections des herbivores domestiques au pâturage: caractéristiques et rôle dans le fonctionnement des prairies. *Productions Animales* 25 (1), 45.
- Bossuyt, B., Hermy, M., 2003. The potential of soil seedbanks in the ecological restoration of grassland and heathland communities. *Belg. J. Bot.* 23–34.
- Bozonnet, E., Belarbi, R., Allard, F., 2006. Modelling air flows around buildings in urban environment. Presented at the International Workshop on Energy Performance and Environmental Quality of Buildings.
- Catalán, P., Vázquez-de-Aldana, B.R., de las Heras, P., Fernández-Seral, A., Pérez-Corona, M.E., 2013. Comparing the allelopathic potential of exotic and native plant species on understory plants: are exotic plants better armed? (p. 65). Presented at the *Anales De Biología*.
- Chatterjee, S., Hadi, A.S., 2015. *Regression Analysis by Example*. John Wiley & Sons.
- Contassot, Y., 2008. Plan climat de Paris : la responsabilité d'une ville. *Annales des Mines - Responsabilité et environnement* 49 (1), 24. <https://doi.org/10.3917/re.049.0024>.
- Corlett, R.T., 1998. Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 73 (4), 413–448. <https://doi.org/10.1017/S0006323198005234>.
- Díaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *J. Veg. Sci.* 9 (1), 113–122. <https://doi.org/10.2307/3237229>.
- Engelaar, W.M.H.G., Bruggen, M.W., Hoek, W.P.M., Huyser, M.A.H., Blom, C.W.P.M., 1993. Root porosities and radial oxygen losses of *Rumex* and *Plantago* species as influenced by soil pore diameter and soil aeration. *New Phytol.* 125 (3), 565–574. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03904.x>.
- Eriksson, O., 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77 (2), 248. <https://doi.org/10.2307/3546063>.
- Fahrig, L., 2017. Ecological responses to habitat fragmentation. *Per Se. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48 (1), 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612>.
- Flink, C.A., Searns, R.M., 1993. *Greenways: A Guide to Planning, Design, and Development*. Island Press.
- Forbes, B., Tolvanen, A., Laine, K., Wielgolaski, F., 2005. Rates and processes of natural regeneration in disturbed habitats. *Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests*. Springer, pp. 193–202.
- Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., et al., 2017. Package 'car'.
Galmés, J., Medrano, H., Flexas, J., 2007. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *New Phytol.* 175 (1), 81–93. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02087.x>.
- Gargominy, O., Tercerie, S., Régnier, C., Ramage, T., Schoelincq, C., Dupont, P., et al., 2014. TAXREF v8. 0, référentiel taxonomique pour la France: Méthodologie, mise en oeuvre et diffusion. *Rapport SPN Vol. 42*.
- Godefroid, S., Monbaliu, D., Koedam, N., 2007. The role of soil and microclimatic variables in the distribution patterns of urban wasteland flora in Brussels, Belgium. *Landsc. Urban Plan.* 80 (1–2), 45–55. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2006.06.001>.
- Hinners, S.J., Kearns, C.A., Wessman, C.A., 2012. Roles of scale, matrix, and native habitat in supporting a diverse suburban pollinator assemblage. *Ecol. Appl.* 22 (7), 1923–1935. <https://doi.org/10.1890/11-1590.1>.
- Howe, H.F., Smallwood, J., 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13 (1), 201–228. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>.
- Hubbell, S.P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (MPB-32)(Monographs in Population Biology). Princeton University Press.
- Hurka, H., Haase, R., 1982. Seed Ecology of *Capsella bursa-pastoris* (Cruciferae): Dispersal Mechanism and the Soil Seed Bank(1)Dedicated to Prof. Dr. Karl Mägdefrau on the occasion of his 75. birthday. *Flora* 172 (1), 35–46. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)31309-9](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)31309-9).
- Ignatieva, M., Meurk, C.D., Newell, C., 2000. Urban biotopes: the typical and unique habitats of city environments and their natural analogues. Presented at the *Urban Biodiversity and Ecology as a Basis for Holistic Planning and Design: Proceedings of a Workshop Held at Lincoln University*. pp. 46–53.
- INSEE, 2017. Comparateur de territoire – Commune de Paris 12e Arrondissement (75112). Retrieved from. (75112). (Accessed 12 October 17). www.insee.fr/fr/statistiques/1405599?geo=COM-75112.
- Jim, C., 2004. Green-space preservation and allocation for sustainable greening of compact cities. *Cities* 21 (4), 311–320. <https://doi.org/10.1016/j.cities.2004.04.004>.
- Johansson, M.E., Nilsson, C., Nilsson, E., 1996. Do rivers function as corridors for plant dispersal? *J. Veg. Sci.* 7 (4), 593–598. <https://doi.org/10.2307/3236309>.
- Julve, P., 1998. *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*. Institut Catholique de Lille, Lille. Retrieved from. <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>.
- Kendal, D., Williams, K.J.H., Williams, N.S.G., 2012. Plant traits link people's plant preferences to the composition of their gardens. *Landsc. Urban Plan.* 105 (1–2), 34–42. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.11.023>.
- Kendall, M.G., 1938. A new measure of rank correlation. *Biometrika* 30 (1/2), 81. <https://doi.org/10.2307/2332226>.

- Knapp, S., Kuehn, I., Wittig, R., Ozinga, W., Poschlod, P., Klotz, S., 2008. Urbanization causes shifts of species' trait state frequencies. *Preslia* 80, 375–388.
- Kong, F., Yin, H., Nakagoshi, N., Zong, Y., 2010. Urban green space network development for biodiversity conservation: identification based on graph theory and gravity modeling. *Landsc. Urban Plan.* 95 (1–2), 16–27. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2009.11.001>.
- Kraft, N.J.B., Godoy, O., Levine, J.M., 2015. Plant functional traits and the multi-dimensional nature of species coexistence. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112 (3), 797–802. <https://doi.org/10.1073/pnas.1413650112>.
- Kühn, I., Durka, W., Klotz, S., 2004. BiolFlor: a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Divers. Distrib.* 10 (5/6), 363–365.
- Kutiel, P., Zhelev, Y., 2001. Recreational use impact on soil and vegetation at picnic sites in Aleppo pine forests on Mount Carmel, Israel. *Isr. J. Plant Sci.* 49 (1), 49–56. <https://doi.org/10.1156/JG2L1-8U80-53NQ-G38C>.
- Lawson, E.R., 1967. Throughfall and stemflow in a pine-hardwood stand in the Ouachita Mountains of Arkansas. *Water Resour. Res.* 3 (3), 731–735. <https://doi.org/10.1029/WR003i003p00731>.
- Lewis, R., 1989. Wetlands restoration/creation/enhancement terminology: suggestions for standardization. *Wetland Creat. Restor.: Status Sci.* 2, 3–89.
- Liddle, M., 1996. *Recreation and the Environment*. Chapman and Hall, London.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107 (2), 433–438. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>.
- Lundholm, J.T., Marlin, A., 2006. Habitat origins and microhabitat preferences of urban plant species. *Urban Ecosyst.* 9 (3), 139–159. <https://doi.org/10.1007/s11252-006-8587-4>.
- Manel, S., Williams, H.C., Ormerod, S.J., 2002. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence: presence-absence modelling. *J. Appl. Ecol.* 38 (5), 921–931. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00647.x>.
- Maurel, N., 2010. De l'introduction à l'invasion : les plantes exotiques en milieu urbain.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effect. *Ecol. Appl.* 12 (2), 335–345. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0335:CEOAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0335:CEOAT]2.0.CO;2).
- Molisch, H., 1937. Einfluss einer pflanze auf die andere, allelopathie.
- Monti, P.W., Mackintosh, E.E., 1979. Effect of camping on surface soil properties in the Boreal Forest Region of Northwestern Ontario, Canada. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 43 (5), 1024. <https://doi.org/10.2136/sssaj1979.03615995004300050042x>.
- Morisita, M., 1959a. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E Biol.* 3, 65–80.
- Morisita, M., 1959b. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E* 21 (2), 5–235.
- Muratet, A., Machon, N., Jiguet, F., Moret, J., Porcher, E., 2007. The role of urban structures in the distribution of wasteland flora in the greater Paris area, France. *Ecosystems* 10 (4), 661. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9047-6>.
- Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* 4 (2), 133–142. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>.
- Nasir, H., Iqbal, Z., Hiradate, S., Fujii, Y., 2005. Allelopathic potential of Robinia pseudo-acacia L. *J. Chem. Ecol.* 31 (9), 2179–2192. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-6084-5>.
- Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., Tsoar, A., 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends Ecol. Evol.* 23 (11), 638–647. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.003>.
- Pauleit, S., Duhme, F., 2000. Assessing the environmental performance of land cover types for urban planning. *Landsc. Urban Plan.* 52 (1), 1–20. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00109-2](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00109-2).
- Pellegrini, P., Baudry, S., 2014. Streets as new places to bring together both humans and plants: examples from Paris and Montpellier (France). *Soc. Cult. Geogr.* 15 (8), 871–900. <https://doi.org/10.1080/14649365.2014.974067>.
- Pellissier, V., Muratet, A., Verfaillie, F., Machon, N., 2012. Pollination success of Lotus corniculatus (L.) in an urban context. *Acta Oecologica* 39, 94–100. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.01.008>.
- Penone, C., Machon, N., Julliard, R., Le Viol, I., 2012. Do railway edges provide functional connectivity for plant communities in an urban context? *Biol. Conserv.* 148 (1), 126–133. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.041>.
- Piessens, K., Honnay, O., Hermy, M., 2005. The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species. *Biol. Conserv.* 122 (1), 61–69. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.05.023>.
- Politi Bertocchini, A., Machon, N., Pavoine, S., Muratet, A., 2012. Local gardening practices shape urban lawn floristic communities. *Landsc. Urban Plan.* 105 (1–2), 53–61. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.11.017>.
- Rice, E.L., 1979. Allelopathy—an update. *Bot. Rev.* 45 (1), 15–109.
- Rice, E.L., 2012. *Allelopathy*. Academic press.
- Ruxton, G.D., Beauchamp, G., 2008. Time for some a priori thinking about post hoc testing. *Behav. Ecol.* 19 (3), 690–693. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn020>.
- Schmidt, K.J., Poppendieck, H.-H., Jensen, K., 2014. Effects of urban structure on plant species richness in a large European city. *Urban Ecosyst.* 17 (2), 427–444. <https://doi.org/10.1007/s11252-013-0319-y>.
- Serret, H., Raymond, R., Foltête, J.-C., Clergeau, P., Simon, L., Machon, N., 2014. Potential contributions of green spaces at business sites to the ecological network in an urban agglomeration: The case of the Ile-de-France region, France. *Landsc. Urban Plan.* 131, 27–35. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.07.003>.
- Shwartz, A., Muratet, A., Simon, L., Julliard, R., 2013. Local and management variables outweigh landscape effects in enhancing the diversity of different taxa in a big metropolis. *Biol. Conserv.* 157, 285–292. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.09.009>.
- Simpson, E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163 (4148), 688. <https://doi.org/10.1038/163688a0>.
- Sukopp, H., 2004. Human-caused impact on preserved vegetation. *Landsc. Urban Plann.* 68 (4), 347–355. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(03\)00152-X](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(03)00152-X).
- Team, R.C., 2013. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Thompson, K., Bakker, J.P., Bekker, R.M., 1997. *The Soil Seed Banks of North West Europe: Methodology, Density and Longevity Vol. 1*. Cambridge university press.
- Thomsen, S.R., Berglund, S., Worlund, I., 1991. Assessing the validity of the logit method for ecological inference. *Eur. J. Polit. Res.* 19 (4), 441–477. <https://doi.org/10.1111/j.1475-6765.1991.tb01197.x>.
- Tison, J.-M., de Foucault, B., 2014. Flora gallica: flore de France. Biotopie Mèze.
- Vaquero, M., 2005. Soil physical properties and banana root growth. Presented at the Banana Root System: Towards a Better Understanding for Its Productive Management. Proceedings of an International Symposium Held in San José, Costa Rica on 3–5 November 2003. International Network for the Improvement of Banana and Plantain (INIBAP). pp. 125–131.
- Venables, W., Ripley, B., 2002. Random and mixed effects. *Modern Applied Statistics With S*. Springer, pp. 271–300.
- Von Der Lippe, M., Kowarik, I., 2007. Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conserv. Biol.* 21 (4), 986–996. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00722.x>.
- Walter, H., 1971. *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Westermann, J.R., von der Lippe, M., Kowarik, I., 2011. Seed traits, landscape and environmental parameters as predictors of species occurrence in fragmented urban railway habitats. *Basic Appl. Ecol.* 12 (1), 29–37. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.11.006>.
- 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 Merseyside, UK. *Landsc. Urban Plan.* 57 (2), 91–103. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(01\)00192-X](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(01)00192-X).
- Wiens, J.A., Stenseth, N.C., Horne, B.V., Ims, R.A., 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66 (3), 369. <https://doi.org/10.2307/3544931>.
- Williams, N.S.G., Hahs, A.K., Veski, P.A., 2015. Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology. Evol. Syst.* 17 (1), 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.10.002>.
- Willson, M.F., Traveset, A., 2000. The ecology of seed dispersal. *Seeds: Ecol. Regener. Plant Commun.* 2, 85–110.
- Wittig, R., Becker, U., 2010. The spontaneous flora around street trees in cities—a striking example for the worldwide homogenization of the flora of urban habitats. *Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 205 (10), 704–709. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2009.09.001>.
- Wood, S.N., 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. CRC press.
- Zipperer, W.C., Wu, J., Pouyat, R.V., Pickett, S.T.A., 2000. The application of ecological principles to urban and urbanizing landscapes. *Ecol. Appl.* 10 (3), 685. <https://doi.org/10.2307/2641038>. <http://www.tela-botanica.org>.

B. Synthèse, limites et perspectives:

A l'issue de cette étude, il apparaît donc que la flore des pieds des arbres serait relativement riche. La quantité d'espèces présentes dans ces micro-espaces en ville est due à la grande variété des conditions qui y coexistent à l'échelle du quartier, de la rue, du pied d'arbre et des traits biologiques des espèces.

Nous avons aussi pu mettre en évidence que les rues sont plus riches en plantes aux alentours des espaces verts. Ces plantes sont plus souvent pollinisées par des insectes que dans les quartiers où le bâti est prépondérant. Naturellement, les plantes sont trouvées plus nombreuses lorsque la terre n'est pas couverte par des grilles ou qu'elle n'est pas trop tassée par les piétons. C'est sous les Ailantes que le nombre d'espèces est le plus important, et sous les Robiniers qu'il est le plus pauvre. Les rues parallèles à la Seine, c'est à-dire dans le sens des vents dominants, sont les plus peuplées par les espèces anémochores, épizoochores et barochores, ainsi que celles les mieux enrichies par les déjections animales.

Mais ces résultats très généraux méritent d'être examinés sous l'angle des espèces elles-mêmes. Quelles sont les espèces bien disséminées dans tout le quartier et celles qui sont recluses uniquement dans quelques rues ? Les grandes gagnantes sont le Pâturin annuel, la Vergerette du Canada et le Pissenlit. Présentes dans pratiquement toutes les rues, elles dominent largement la flore du quartier. Le Plantain lancéolé ou le Chardon des champs sont eux davantage localisés. Les analyses montrent que paradoxalement, ce n'est pas la forme des fruits ou graines ni leur poids qui ont une incidence sur la répartition des espèces, mais bien plutôt leur capacité à rester dans le sol sous forme de graines dormantes, qui les aide à coloniser l'espace. Dans ces milieux très perturbés, les espèces capables de germer sur plusieurs saisons et d'attendre des conditions favorables réussissent à se maintenir sur de nombreuses années. Certaines espèces sont aussi capable de

migrer d'espaces verts en espaces verts via les pieds des arbres d'alignement grâce à la dissémination de leurs graines, et assurer la survie des communautés végétales qu'elles constituent. De ce fait, découle l'importance d'aller plus loin et d'analyser leur dynamique en métapopulation dans ce même type d'habitat urbain. Ce sujet est traité dans le chapitre suivant.

Il reste toutefois à approfondir et inclure d'autres points dans notre étude, notamment certains facteurs écologiques urbains permettant aussi d'expliquer les patrons observés. Les plus importants sont les suivants : a) les dommages associés au piétinement, et à l'abandon des détritits, y compris les mégots de cigarettes contenant des substances allélochimiques ; b) Les relations sol-eau, en particulier la capacité de rétention d'eau, l'infiltration et le drainage, et donc la sensibilité des espèces à la sécheresse, avec une forte influence sur la colonisation végétale notamment en période de canicule ; c) Prélèvement des échantillons du sol afin de les analyser au laboratoire et déterminer la texture, la granulométrie, les paramètres physico-chimiques, les teneurs en oligo-éléments et des métaux lourds et de procéder ensuite à des tests biologiques afin de déterminer l'effet de tous ces paramètres sur la richesse floristique aux pieds des arbres.

Chapitre 3 : Dynamique des espèces végétales spontanées aux pieds des arbres d'alignement à Paris

A. Introduction

Conjointement à notre étude sur les facteurs qui pourraient influencer la distribution de la flore aux pieds des arbres d'alignement décrite dans le chapitre précédent (article 1), nous nous sommes interrogés sur le rôle potentiel de corridor écologique que pourraient assurer ces micro-habitats publics pour ces espèces ainsi que le rôle de pluie de propagules des espaces verts situés à proximité (e.g. parcs). Une étude sur 4 ans à Montpellier a permis de paramétrer un modèle spatialement réaliste (Stochastic Patch Occupancy Model) pour l'espèce *Crepis sancta* (Dornier & Cheptou, 2012). L'extension de ces modèles à un nombre plus important d'espèces à partir des relevés accumulés sur 6 années afin d'analyser la dynamique en métapopulation de plantes dans une situation où l'habitat favorable et fortement fragmenté est un des objectifs du travail de ma thèse. La géométrie régulière de cet habitat rend l'utilisation des modèles de métapopulation aisée. Ce modèle de fonctionnement étudié repose sur le concept de métapopulation défini initialement par Levins (1969). Il met l'accent sur la dispersion des propagules dans l'espace comme moteur de la dynamique spatiale. Ainsi, les cartes d'occupation des habitats au cours du temps (vide ou occupé) permettent d'inférer les colonisations et les extinctions et d'en déduire le modèle de métapopulation sous-jacent (Hanski, 1982, 1994).

Les modèles de métapopulation ont été utilisés avec succès chez certains organismes (insectes par exemple), mais très peu chez les plantes (voir Husband & Barrett, 1996). Ces modèles présentent pourtant l'avantage d'être faciles à paramétrer et permettent une description de la dynamique spatiale sans information précise sur la démographie intra-patch.

Article 2: Colonization and extinction dynamics among the plant species at tree bases in Paris (France)

Soumis dans la revue « *Journal of Ecology and Evolution* »

Dans ce deuxième article, nous avons étudié les modèles de métapopulation développés sur 15 espèces abondantes situées dans 15 rues. Ensuite, nous avons relié ces modèles de fonctionnement aux caractéristiques du quartier (distance à l'espace vert le plus proche), les traits biologiques des espèces, typiquement les stratégies de dispersion, le poids des graines ainsi que leur longévité dans la banque du sol et la taille maximale des plantes.

ORIGINAL RESEARCH

Colonization and extinction dynamics among the plant species at tree bases in Paris (France)

Mona Omar^{1,2}  | Laure Schneider-Maunoury³ | Kévin Barré¹  | Nazir Al Sayed⁴  |
Jalal Halwani²  | Nathalie Machon¹

¹Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum National d'Histoire Naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Universités, Paris, France

²Water & Environment Science Laboratory, Faculty of Public Health, Lebanese University, Tripoli, Lebanon

³Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISYEB), Muséum National d'Histoire Naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Universités, Paris, France

⁴Faculty of Engineering, Section I, Lebanese University, Tripoli, Lebanon

Correspondence

Mona Omar, Département Homme et Environnement, UMR 7204 – CESCO – CP135, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
Email: mona.omar@edu.mnhn.fr

Funding information

Eiffel funding, Grant/Award Number: 895175F; Agence Nationale de la Recherche, Grant/Award Number: 14 CE22-0021

Abstract

1. In cities, trees planted along streets could play an important ecological role for spontaneous plants growing at their bases. For example, these trees could represent corridors by potentially connecting large green spaces (e.g., parks, gardens), which allow species to move within the urban matrix. We considered sets of urban trees in 15 streets in Paris, France, as metapopulations for 15 plant species. Our objective was to determine the factors influencing the dynamics of colonization and extinction of populations based on the distance of the streets to green spaces and biological traits of each species.
2. Plant species in 1,324 tree bases of the Bercy District of Paris were surveyed annually from 2009 to 2015. For each species and each street, we used SPOMSIM software to identify the best-fit metapopulation model between four models with different colonization and extinction functions: propagule rain model (PRM) and Levins' model with or without rescue effect.
3. Results demonstrated that species more often conformed to the PRM in streets near green spaces, which suggested that green spaces could act as sources for the populations in those streets. Species with seeds with long-term persistence more often conformed to the PRM, indicating that a soil seed bank helps species invade entire streets. Finally, a higher percentage of species with a short height conformed to models with a rescue effect, which indicated that those small species resisted the effects of weeding by the city technical services better than taller species.
4. Synthesis and applications. This study showed how biological traits of species and geography of the district determine the dynamics of plants in the streets, and these results may provide important information for biodiversity management in cities.

KEYWORDS

Levins' model, metapopulation, propagule rain model, rescue effect, seed longevity, SPOMSIM, spontaneous flora, urban biodiversity

1 | INTRODUCTION

An interesting problem in ecology and conservation biology is determining the survival mechanisms of plant or animal populations in fragmented landscapes (Fahrig, 2003). A common assertion is that gene flow among populations (Ellstrand & Elam, 1993; Young, Boyle, & Brown, 1996) and long-distance dispersal of seeds (Bohrer, Nathan, & Volis, 2005; Cain, Milligan, & Strand, 2000) could play an important role in species viability, population survival, and structure especially in human-fragmented populations. For these reasons, corridors (e.g., urban greenways) have become important features of biodiversity management (Damschen, Haddad, Orrock, Tewksbury, & Levey, 2006).

An urban environment is particularly characterized by a high level of habitat fragmentation (Schmidt, Poppendieck, & Jensen, 2014). According to Rebele (1994), urban ecosystems present special features, such as mosaic phenomena, species invasion, and extinction processes, where specific perturbation regimes can influence the dynamics and structure of plant and animal populations.

To preserve biodiversity, cities are interested in creating corridors between green areas to enable flora and fauna to move and survive throughout their territory. Furthermore, constructing buildings and maintaining efficient corridors simultaneously require an understanding of how species can spread across urban spaces. Indeed, all species do not have the same dispersal behavior (e.g., Mörtberg & Wallentinus, 2000; Vergnes, Le Viol, & Clergeau, 2012). Moreover, preserving biodiversity and abundance in cities often conflicts with keeping clean public spaces, such as streets and pavements (Dempsey & Burton, 2012). Better understanding the role of green urban spaces and corridors in the dynamics of plants with different biological characteristics could help designing accurate technical procedures, like minimization of targeted species removal.

Metapopulation theories are used to help describe and understand the species dynamics in fragmented landscapes (Moilanen, 2004; Perry & Gonzalez-Andujar, 1993). Plant species may seem specifically suitable for metapopulation analysis thanks to their immobility, restricted dispersal, and strong spatial structure (Husband & Barrett, 1996). The theories suggest that species survive in patchy landscapes via an equilibrium between local colonization and extinction (Dornier, Pons, & Cheptou, 2011; Levins, 1969). Many metapopulation models have been described and studied, and two families of models in particular are assumed to fit species dynamics in patchy landscapes, such as urban ones (Breuste, Niemelä, & Snep, 2008). The Levins model (LM; Levins, 1969) assumes that a species moves from one place to another in a stepwise fashion governed by its dispersal capacity and potential habitat distribution. In the LM, the probability that a patch will be colonized is linked to the distance to adjacent occupied patches. The propagule rain model (PRM; Gotelli, 1991) assumes that the species are mostly located outside the system in large source populations that send large numbers of propagules to every patch

with the same probability; that is, the probability of colonization is independent of the species occurrence in neighboring patches. In the LM and PRM, the probability of local extinction is fixed for any distance to the next occupied patches. Hanski (1982) incorporated a "rescue effect" (Brown & Kodric-Brown, 1977) into the LM (LM + R), which reduces the local extinction probability based on the supply of seeds from neighboring occupied patches. A rescue effect may also be added to the PRM (PRM + R). These four metapopulation models can represent the species dynamics depending on whether the colonization and extinction probabilities are governed by local occurrences or not (Gotelli, 1991).

At the street level, sets of urban trees can be considered as metapopulations for wild plants growing at their bases. Indeed, in such urban situations, plant species live in spatially distinct inhabited patches within an inhospitable matrix (Pellegrini & Baudry, 2014; Schmidt et al., 2014). Thanks to data of survey over years, we can calculate colonization and extinction probabilities based on species occupancy for each species yearly. Simulating metapopulations can help us to understand whether species move according to stepwise models or seed rain models.

This paper reports the results of a study on the population dynamics of plants growing at the bases of trees aligned along streets (hereafter called "patches") in a highly urbanized district. We considered tree bases, that is, squares or circles of soil around tree trunks, at the bottom of alignment trees, as favorable patches for herbaceous plant species growth. In Paris (France), nearly 100,350 trees planted on sidewalks could serve the ecological function of habitats and/or corridors between city parks and gardens (Vergnes et al., 2012).

In 2012, Dornier & Cheptou studied the colonization/extinction dynamics of the annual plant *Crepis sancta* (L.) Bornm. (Asteraceae) growing at urban tree bases in Montpellier (France). These authors showed that one part of the network was best described by the PRM, whereas the other part was best described by Levins' metapopulation dynamics (LM), and they assumed that an external source of propagules occurred in the first part of the network. In this study, we used the same concept of a stochastic patch occupancy model (SPOM) to assess the nature of the population dynamics for species growing at the bases of trees aligned along streets in the Bercy District of Paris (France; Figure 1). We chose this district because of its high number of urban trees and location near the Seine River. Furthermore, this district includes a large park (Bercy Park), a green footpath (René Dumont footpath), and the railways of the Lyon and Bercy stations, which are all potential sources of certain plant populations in the surrounding streets. SPOMSIM software (Moilanen, 2004) yielded models that best fit the annual data (collected from 2009 to 2015) on the presence/absence of 15 species in each of the 1,324 tree bases distributed over 15 district streets. In addition, the results of the models were compared among (a) species with different biological characteristics; and (b) streets at different distance to possible external seed sources, that is, the green spaces of the district.

This study was performed to identify the plant species dynamics in a highly urbanized district. The goals were to (a) determine

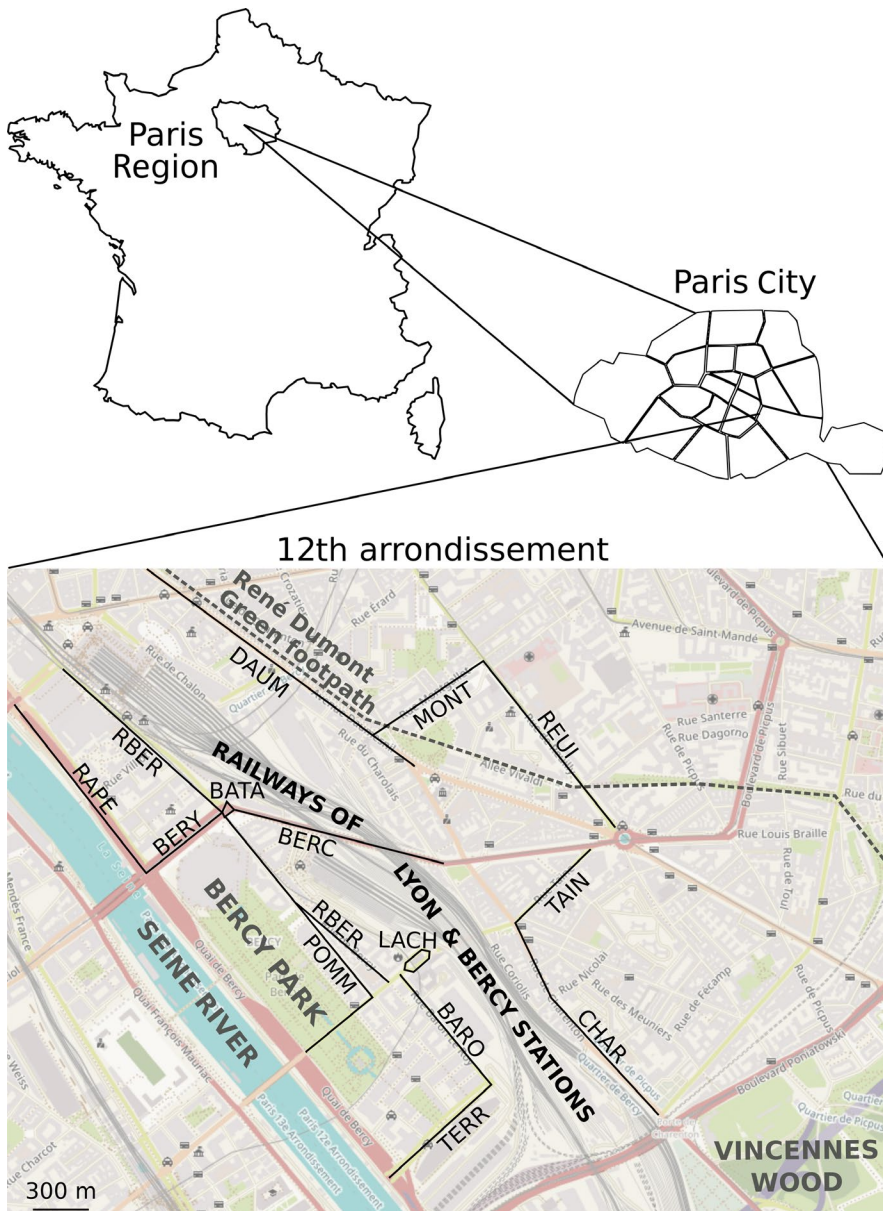


FIGURE 1 Map of the Bercy District in the 12th arrondissement of Paris (France) where the floristic inventories were performed. The names of the 15 streets, represented by black lines, are given in Table 1

theoretical metapopulation models followed by each species; and (b) link these results to biological traits of the species and the spatial arrangement of the district. Our study aimed to assess the accuracy of tree bases as corridors to improve knowledge in urban ecology on the dynamics of plant species. Furthermore, this work should provide information to managers of urban spaces to allow them to take appropriate management decisions.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Study area and geographic characteristics

The study was performed in the 12th administrative district of Paris (France; 48°50'26.91"N, 2°23'17.46"E; Figure 1), which covers an area of approximately 6.4 km² and contains 26 streets primarily lined by buildings that may have small gardens, railways leading to

the Bercy and Lyon stations, a large public garden (Bercy Park), and the green René Dumont footpath. The study area lies on the north side of the Seine River and the west side of the Vincennes Wood and harbors a human population of ca. 144,000 inhabitants, which is equivalent to ca. 23,000 inhabitants/km² (INSEE, 2017).

2.2 | District characteristics

Of the 26 streets in the district, only the 15 streets that included more than 30 tree bases were retained for analysis, thus resulting in an annual inventory of 1,324 tree bases. To examine the effect of green spaces as potential seed sources, we calculated the Euclidean distances between all patches in the studied streets and each of the district green spaces (i.e., the Seine River, Bercy Park, René Dumont footpath, and Lyon and Bercy railways; Figure 1) using the geographic information system software ArcGIS 10.2 (ESRI, 2012). Then, we calculated

TABLE 1 Features of the 15 streets for which the wild flora population dynamics was modeled and results of SPOMSIM modeling

Street name	Street features				Percentage of each model ^a		
	Abbreviation	Number of tree bases	Smallest distance ^b (m)	Nearest green space	LM	LM + R	PRM
Rue Baron le Roy	BARO	62	166	Railways of Lyon and Bercy stations	53	13	33
Place du Bataillon du Pacifique	BATA	31	63	Railways of the Lyon and Bercy stations	40	0	60
Boulevard de Bercy (1)	BERC	126	33	Railways of the Lyon and Bercy stations	47	27	27
Boulevard de Bercy (2)	BERY	99	148	Seine River	40	13	47
Rue de Charenton	CHAR	144	41	Railways of Lyon and Bercy stations	53	13	33
Rue Daumesnil	DAUM	186	7	René Dumont footpath	27	7	67
Rue Joseph Kessel	KESS	69	3	Bercy Park	33	13	53
Place Lachambeaudie	LACH	31	13	Railways of Lyon and Bercy stations	27	0	73
Rue Montgallet	MONT	52	125	René Dumont footpath	40	13	47
Rue Pommard	POMM	39	17	Bercy Park	27	0	73
Quai de la Rapée	RAPE	97	64	Seine River	47	13	40
Rue de Bercy	RBER	136	88	Railways of the Lyon and Bercy stations	40	7	53
Rue de Reuilly	REUI	145	224	René Dumont footpath	60	7	33
Rue Taine	TAIN	62	38	Railways of the Lyon and Bercy stations	20	7	73
Rue des Terroirs de France	TERR	45	177	Seine River	47	7	47

Notes. The street names and their abbreviations, number of tree bases per street.

^aThe percentage of species dynamics that conformed to each model in each street are provided. ^bThe smallest Euclidean distance between each street and the closest green space (m) to the nearest green space.

the mean of the Euclidean distances from all patches in each street to each green space and chose the smallest mean distance value of each street to the nearest green space (Table 1). Street length, width, and area were also measured with ArcGIS 10.2 (ESRI, 2012). We also studied the possible effect of the street orientation, deduced from district satellite image, according to the airflow following the Seine River to see if it was parallel (i.e., subjected to the airflow) or perpendicular (i.e., protected by buildings bordering the streets) (Omar, Al Sayed, Barré, Halwani, & Machon, 2018). Note that there is no significant difference in pedestrian frequency or the quantity of traffic between parallel versus perpendicular streets (Fisher tests, not shown).

2.3 | Floristic inventories

We monitored 1,324 tree bases distributed along 15 streets or avenues in the district (Figure 1, Table 1). All patches were localized with a GPS (Global Positioning System), and their state (occupied or empty) was noted to allow population turnover estimates. A list of

all wild vascular plant taxa was established once a year in each patch during May or June for 7 years from 2009 to 2015 except in 2013 because of a lack of observers. Species were identified based on French flora (Tison & de Foucault, 2014), and the taxonomic reference is the French Flora Reference TAXREF v8.0 (Gargominy et al., 2016).

2.4 | Species biological characteristics

For this study, we only considered species that were present in at least 200 patches in a survey to facilitate running the models. For each of the resulting 15 identified species, 100 dry seeds were weighed and examined to determine whether they had a dispersal system (e.g., wings, pappus). Seed longevity in a soil bank was deduced from Thompson, Bakker, and Bekker (1997), and species persistence was classified as short-term (<5 years) or long-term (>5 years) according to the seed persistence in the soil. We also determined the species' life span and maximum height using the

TABLE 2 Features of the 15 species for which population dynamics was modeled and SPOMSIM modeling results

Species	Biological features					Percentage of each model ^a		
	Seed weight (mg)	Seed dispersal system ^b	Seed longevity category ^c	Species' life span	Maximum plant height (cm)	LM	LM + R	PRM
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	2.5	0	2	Annual	50	53	13	33
<i>Chenopodium album</i>	71.4	0	2	Annual	100	53	0	47
<i>Conyza canadensis</i>	15	0	1	Annual	80	47	7	47
<i>Hordeum murinum</i>	366.4	1	1	Annual	50	40	20	40
<i>Lactuca serriola</i>	45	1	1	Annual	100	40	7	53
<i>Lolium perenne</i>	228	0	1	Perennial	60	47	13	40
<i>Plantago major</i>	250	1	2	Perennial	50	20	0	80
<i>Poa annua</i>	30	0	2	Annual	30	33	13	53
<i>Polygonum aviculare</i>	92.1	0	2	Annual	80	33	7	60
<i>Senecio inaequidens</i>	30	0	2	Perennial	80	33	7	60
<i>Senecio vulgaris</i>	20	1	1	Annual	60	53	0	47
<i>Sisymbrium irio</i>	7.3	0	1	Annual	90	47	13	40
<i>Sonchus oleraceus</i>	24.7	1	2	Annual	80	27	0	73
<i>Stellaria media</i>	35	0	1	Perennial	30	33	33	33
<i>Taraxacum campylodes</i>	50	1	2	Perennial	40	33	13	53

^aPercentage of streets in which each species' dynamics conformed to each model. ^bPresence of a seed dispersal system: 1; no dispersal system: 0.

^cShort-term persistent seeds: 1; seeds with long-term persistence: 2; maximum plant height.

database provided by the collaborative network of French botanists "Tela Botanica" (<http://www.tela-botanica.org>; Table 2).

2.5 | Model definitions

To test the metapopulation dynamics of each species in each street, we constructed four different scenarios based on the dependence of colonization and extinction probabilities on occupancy patterns. Different metapopulation models were compared using the software SPOMSIM, which models the presence/absence of a species in inhabited patches as a Markov chain (Moilanen, 1999, 2000, 2002, 2004; Ovaskainen & Hanski, 2004). We considered each species in each street a distinct metapopulation and each tree base a spatially referenced patch. In our models, we assumed that the patch area and the distances between two successive patches were constant throughout the district, which is true in the first approximation.

In each year t , an empty patch i might be colonized with probability $C_i(t)$ while an occupied patch might undergo extinction with probability $E_i(t)$.

2.5.1 | Colonization probability

The PRM (Gotelli, 1991), in which colonizing propagules are derived from large and frequently unknown populations, assumes that the colonization probability is constant, meaning that it is not affected by the distance to the occupied patches in the metapopulation, which could provide an indication of external colonization (Dornier et al., 2011). Thus, we have the following:

$$C_i(t) = C_i, \quad (1)$$

where C_i is the intrinsic colonization rate of patch i .

However, the LM (Levins, 1969) assumes that the colonization probability depends on the distance to the nearest occupied patches. SPOMSIM software defines the distribution of the dispersal distances (or the dispersal kernel) of each species in each street as a negative exponential (according to Hanski, 1994; Kot, Lewis, & van den Driessche, 1996; Okubo, 1980; Shaw, 1994, 1995) as cited in Moilanen (2004):

$$D(d_{ij}, \alpha) = \exp(-\alpha d_{ij}), \quad (2)$$

where d_{ij} is the distance between patches i and j , and parameter α defines the distribution of the dispersal distances ($1/\alpha$ is the average dispersal distance and αd_{ij} can be interpreted as the mean number of colonized patches; Hanski, 1994).

To define the colonization probability, SPOMSIM uses the connectivity function $S_i(t)$ (Moilanen & Nieminen, 2002), which describes the state of occupancy of the metapopulation:

$$S_i(t) = \sum_j \neq i O_j(t) D(d_{ij}, \alpha), \quad (3)$$

where $O_i(t) = 1$ for occupied and $O_i(t) = 0$ for empty patches, and $D(d_{ij}, \alpha)$ is the previously defined dispersal kernel.

Colonization is a function of connectivity, and it is defined as follows:

$$C_i(t) = 1 - \exp(-\gamma S_i(t)) = 1 - \exp(-\gamma \sum_j \neq i O_j(t) D(d_{ij}, \alpha)), \quad (4)$$

where γ is a parameter depending on each street.

2.5.2 | Extinction probability

Symmetrically, extinction might be fixed or dependent on the presence of nearby occupied patches (Hanski & Ovaskainen, 2000; Ovaskainen & Hanski, 2002, 2004). In the first case, that is, in LM and PRM, the extinction probability is equal to the probability that patch i has not been colonized multiplied by E_i , which is the intrinsic rate of the extinction of each species:

$$E_i(t) = E_i(1 - C_i(t)). \quad (5)$$

In the second scenario, the contribution of neighboring occupied patches to the colonization probability of empty patches is affected by a “rescue effect.” Thus, because of past migration, a population is saved from extinction by its large population size (Brown & Kodric-Brown, 1977; Hanski, Moilanen, & Gyllenberg, 1996), which lowers the extinction probability when R tends toward 0:

$$E_i(t) = E_i(1 - C_i(t))^R, \quad (6)$$

where parameter R determines the strength of the rescue effect. Levins' and PRMs with rescue effect are noted LM + R and PRM + R, respectively.

2.6 | Model selection and data analysis

2.6.1 | Metapopulation model selection

We estimated the best metapopulation model for each of the 15 species in each of the 15 streets, using the method developed by Moilanen (1999) implemented by the SPOMSIM software (Moilanen, 2004), which resulted in 225 models (Appendix A). The software estimated the parameters of each metapopulation model for each street-species combination and calculated an Akaike information criterion corrected (AICc for small samples) for each model (Moilanen, 2004). Thus, for each street-species combination, the model (i.e., LM, PRM, LM + R, or PRM + R) that fitted best the data was the one with the smallest AICc (AICc for the best selected model is shown in Appendix A).

2.6.2 | Data analysis

We then calculated the proportion of species in each street that conformed to each model (Table 1) and the proportion of streets in which each species conformed to each model (Table 2). We used generalized linear models (GLMs, R package MASS) to test correlations between proportions of metapopulation models (as response variables) and species biological characteristics or geographic features of the district (i.e., street distance to the nearest green space, length, width, area, and orientation to the predominant winds created by the Seine River) with a quasi-binomial error distribution (Venables & Ripley, 2002; Zuur, Ieno, Walker, Saveliev, & Smith, 2009).

At species level, we tested the potential relationship between the proportion of streets that conformed to PRM and the species'

biological traits (seed weight, seed dispersal system, seed longevity in the soil bank, and species' life span). We also studied the relationship between the proportion of streets that conformed to the models with rescue effect (LM + R or PRM + R) and the maximum plant height. At street scale, we tested the relationship between the proportion of PRM, LM + R, and PRM + R per street and the geographic features of the district (i.e., street length, width, area, orientation relative to the airflow created by the Seine River, and distance to the nearest green space).

We then used the variance inflation factor (VIF) function in the R platform (Fox et al., 2014) to discard possible variables that generated excessive collinearity with the other variables in the full models. All variables showed a VIF value <2, meaning that considerable evidence of multicollinearity was not observed (Chatterjee & Hadi, 2015).

Each explanatory variable was assessed via a visual inspection of the plot to determine whether a quadratic transformation of the variables (i.e., a nonlinear relationship) was required in the GLM using a generalized additive model (GAM) with the R package mgcv (Wood, 2017). Quadratic effects were not observed among our variables. Spatial autocorrelations were assessed among the model residuals with a Mantel test, and we found a nonsignificant spatial autocorrelation among the model residuals for the proportion of the PRMs by street. Thus, we assumed that spatial autocorrelations were absent or negligible. We also examined the relative variance explained by calculating an adjusted R -squared value for the models.

Obvious overdispersion issues were not detected in models for the proportion of the PRMs and models with the rescue effect based on the species because all values fell between 0.8 and 1.25. We validated the models by checking the residual plots. The observed residuals were consistent with the stochastic errors. We used the `allEffects` function (R package Effect) to obtain the predicted values from the GLMs and the `ggplot` function to build the figures presented in the Results section (Wickham, 2010; Wilkinson, 2005). All statistical analyses were performed using R version 3.4.3.

3 | RESULTS

3.1 | Modelized species and streets

A total of 225 street-species combinations (15 streets and 15 species) were successfully modeled by SPOMSIM (Tables 1 and 2; see Appendix A for the complete list of the surveyed species). We defined the best metapopulation model for each street-species combination. Overall, the results were 50% of PRM, 40% of LM, and 10% of Levins' model with rescue effect (LM + R). The PRM with rescue effect (PRM + R) was never found; that is, no species × street pair conformed to this model.

3.2 | At species level: biological drivers of the PRM proportions

We tested the correlations between PRM proportion by species, the three seed characteristics, and species' life span. Contrary to

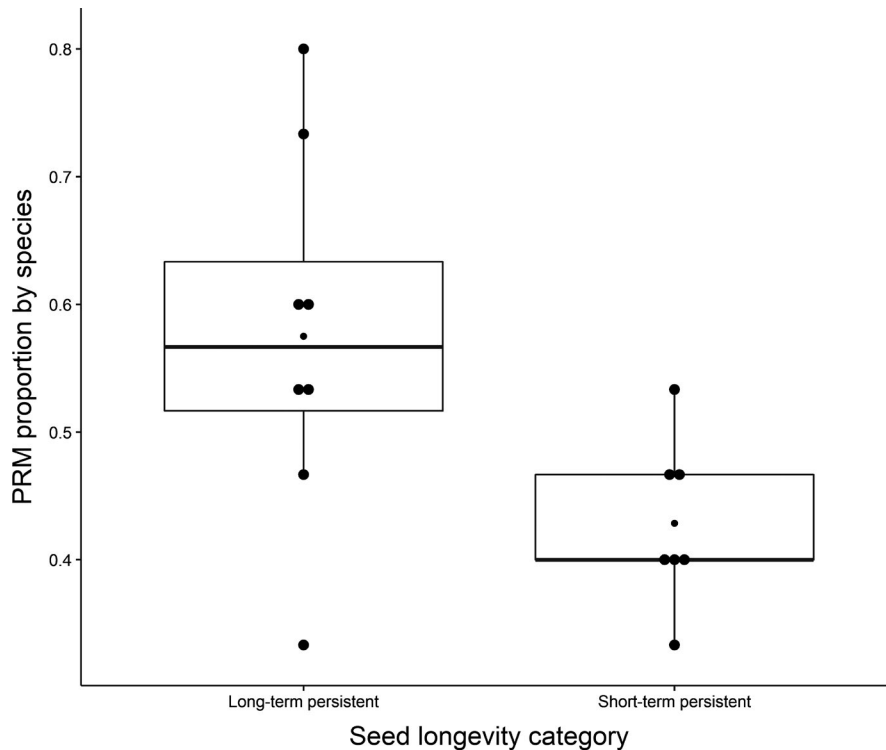


FIGURE 2 Relationship between seed longevity and propagule rain model (PRM) proportion by species (long-term persistent species: PRM mean = 0.57; short-term persistent species: PRM mean = 0.43; p -value = 0.017; R^2 = 0.53)

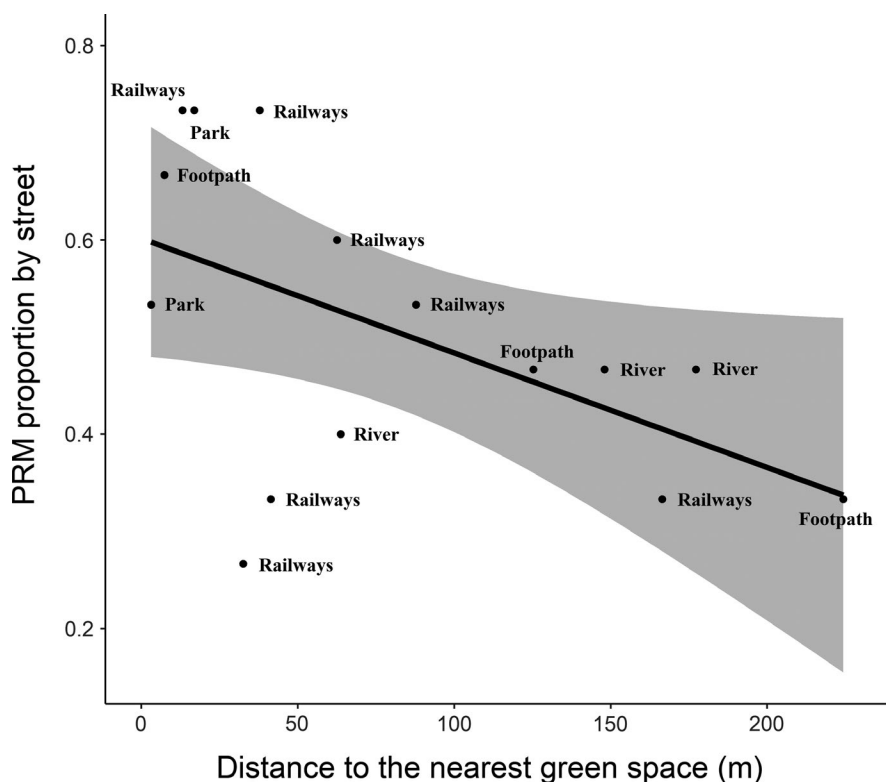


FIGURE 3 Relationship between mean street distance to the nearest green space (in m) and propagule rain model (PRM) proportion by street. PRM proportion by street decreases with street distance to the nearest green space (b = -0.0048 ; p -value = 0.048; R^2 = 0.27). Types of the nearest green space are indicated on the figure for each dot (=street). Black line represents predicted values of the proportion of PRM by street from the generalized linear models, and gray zone shows the associated 95% confidence interval

our expectation, we observed no difference in PRM proportions between perennial and annual species (p -value = 0.694). Our results also indicated that PRM proportion was not correlated with seed weight (p -value = 0.965) or presence/absence of a seed or fruit dispersal system (p -value = 0.066). Nevertheless, a strong relationship was observed between seed longevity in soil bank and PRM proportion

(Figure 2; p -value = 0.027). Indeed, species with seeds that present long-term persistence (i.e., more than 5 years of persistence in the soil bank; *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Plantago major*, *Poa annua*, *Polygonum aviculare*, *Senecio inaequidens*, *Sonchus oleraceus*, and *Taraxacum campyloides*; PRM mean = 0.57) had a higher PRM proportion than seeds with short-term persistence (i.e., <5 years of persistence

in the soil bank; *Conyza canadensis*, *Hordeum murinum*, *Lactuca serriola*, *Lolium perenne*, *Senecio vulgaris*, *Sisymbrium irio*, and *Stellaria media*; PRM mean = 0.43; p -value = 0.017 and $R^2 = 0.53$; Figure 2).

3.3 | PRM proportion by street and distance to the nearest green space

Globally, the proportion of PRM by street decreased with the mean street distance to the nearest green space (slope of the regression $b = -0.0048$; p -value = 0.048; $R^2 = 0.27$; Figure 3).

According to our results, the effect of the street characteristics (length, width, area, and orientation relative to the airflow created by the Seine River) was not significant on the proportion of PRM by street (results not shown).

3.4 | PRM proportion by species

A strong relationship was observed between PRM proportion by species and seed bank type and between PRM proportion by street and distance to the nearest green space. Therefore, we tested separately the relationship between PRM proportion by street and distance to the next green space for species in each seed bank category. Our results were significant for seeds with short-term persistence ($b = -0.0069$; p -value = 0.049; $R^2 = 0.24$; Figure 4) but not for seeds with long-term persistence (results not shown).

3.5 | Rescue effect proportion by species or street

Only 10% of the models included a rescue effect, and all were LM + R and not PRM + R. When analyzing the biological features of species

whose dynamics conformed to LM + R model, the rescue effect appeared to be correlated with species maximum height ($b = -0.026$; p -value = 0.021; $R^2 = 0.30$; Figure 5). Street characteristics (length, width, area, orientation relative to the predominant winds created by the Seine River, or proximity to a green space) were not correlated with rescue effect proportion (results not shown).

4 | DISCUSSION

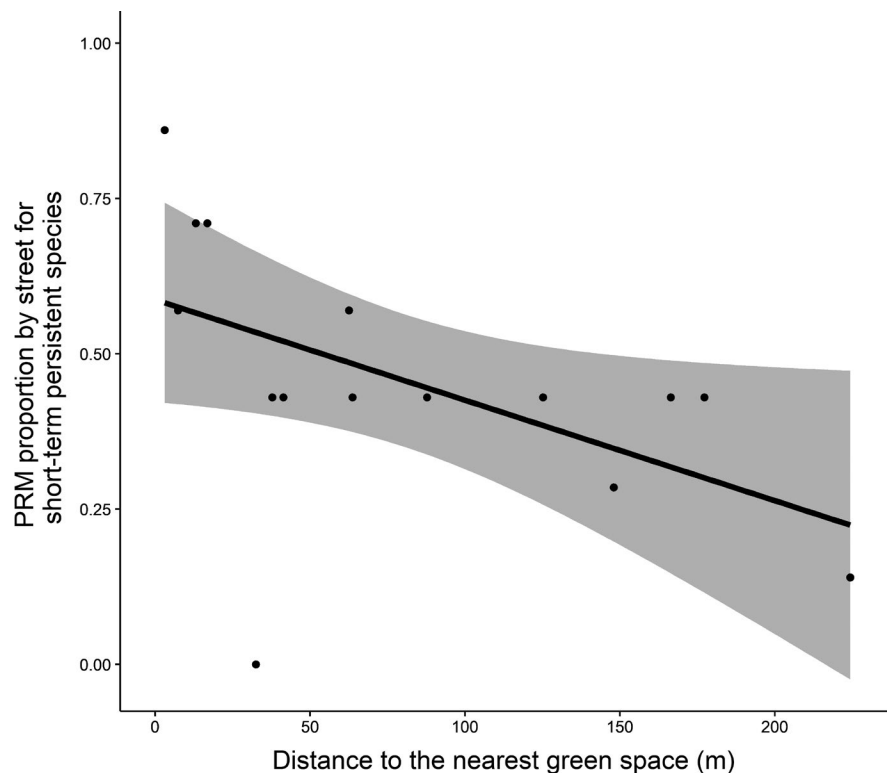
Data from the intensive inventories performed yearly between May and June from 2009 to 2015 were used to model the colonization and extinction dynamics of 15 species growing at the bases of 1,324 urban trees in 15 streets in the Bercy District; however, data for 2013 were not included. Nevertheless, a verification in removing randomly one other year of data for the species *T. campyloides* resulted in the same best-fit model for species–street combination (result not shown).

4.1 | Propagule rain model

More than 50% of the metapopulations of *L. serriola*, *P. major*, *P. annua*, *P. aviculare*, *S. inaequidens*, *S. oleraceus*, and *T. campyloides* species conformed to PRM defined by Gotelli (1991). This likely indicates that an external seed source is feeding the system with large quantities of seed; therefore, the possible movement of species among tree bases is negligible. Similar results were observed with genetic tools on *S. inaequidens* in Paris (Blanchet et al., 2015).

We assumed that species with seeds equipped to be transported by wind, epizoochory (i.e., in fur or feathers of animals or

FIGURE 4 Relationship between propagule rain model (PRM) proportion by street and mean distance to the nearest green space (in m) for short-term persistent species only. PRM proportion for short-term persistent species decreases with distance to the nearest green space ($b = -0.0069$; p -value = 0.049; $R^2 = 0.24$). Black line represents predicted values from the generalized linear models, and gray zone shows the associated 95% confidence interval



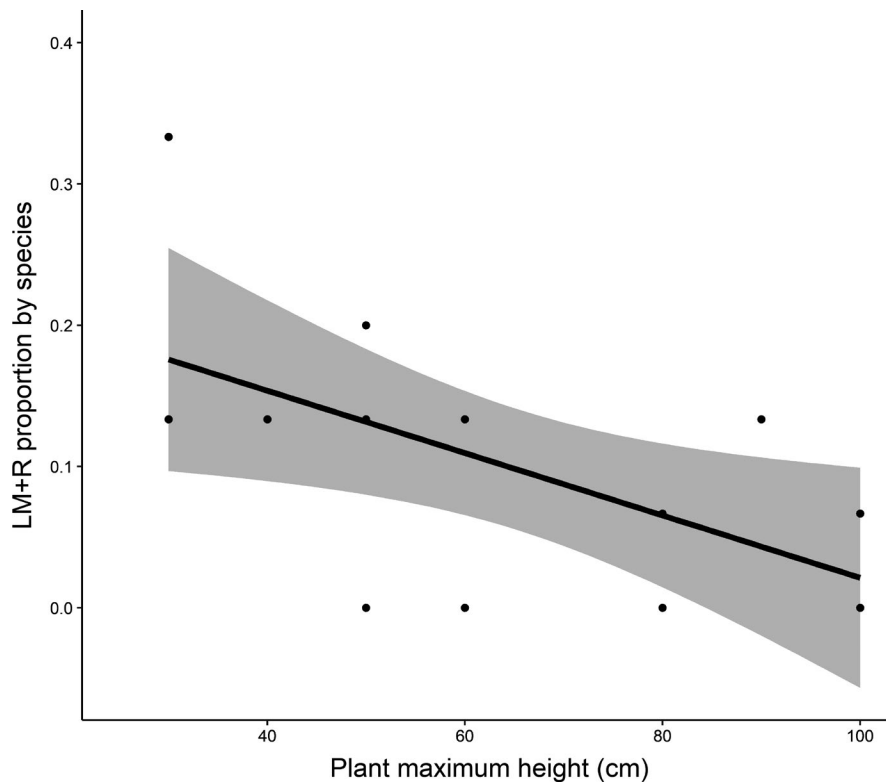


FIGURE 5 Relationship between proportion of Levins' model with rescue effect (LM + R) by species and maximum plant height (cm). Shorter species' dynamics more frequently conformed to LM + R model compared to taller species ($b = -0.026$; p -value = 0.021; $R^2 = 0.3$). Black line represents the predicted values from the generalized linear models, and gray zone shows the associated 95% confidence interval

attached to human clothes), or endozoochory (i.e., via ingestion by birds or mammals; Corlett, 1998; Hurka & Haase, 1982) as well as those with light seeds that could be carried by wind could preferentially escape from green spaces. However, no correlation was observed between proportion of PRM and seed mobility based on dispersal system or seed weight. This absence of correlation is consistent with the results obtained formerly by Omar et al. (2018) on the aggregated and/or spread distribution of plant species in the district of Bercy.

Nevertheless, according to Sukopp (2004), all seed types produced by herbaceous species in tree bases (with or without a dispersal system) are rather small and might be easily dispersed by human activity, for example, transported in mud stuck to shoes or car tires (Von Der Lippe & Kowarik, 2007). Actually, Bercy Park and René Dumont footpath are crossed everyday by many pedestrians and cyclists who potentially contribute to bring seeds into the streets of the district. In wasteland railways, which are not accessible to pedestrians, many other vectors could introduce the seeds in the streets. Among them, crosswind effects induced by train's slipstream (Barcala & Meseguer, 2007) or animals (like birds, dogs, or rats), but without favoring any type of seed on their dispersal device or weight.

Our model took also into account other geographic parameter which could impact population dynamics, like the street orientation to the predominant winds in the direction of the Seine River. According to Omar et al. (2018), the airflow induced by the river could transport a number of different species in its direction into the streets of the studied district. Thus, the seeds could use the lanes formed by the buildings lining the parallel streets but could be

stopped by the buildings bordering the perpendicular streets. In fact, the buildings could have a windbreak function, reducing crosswind effects and thus yielding a good seed retention system (Damschen et al., 2006; Omar et al., 2018). Nevertheless, our results on the street orientation to the predominant winds created by the Seine River were not correlated with the proportion of PRM by street.

No significant difference was found between mean PRM proportion of annual and perennial plants, but the results showed that species that mainly conformed to the PRM were those that can constitute a long-term seed bank in the soil (Figure 2). Thus, we can assume that this type of PRM dynamics for long-term persistent species could be primarily caused by the emergence of seedlings from a soil seed bank accumulated over a long period rather than from clouds of seeds in the vicinity of green spaces, as discussed by Dostál (2005) and Kalamees and Zobel (2002). In 1997, Kalisz, Horth, and McPeck explained the ecological role of dormancy in highly fragmented landscapes for species whose regional persistence relies on metapopulation function (e.g., *Collinsia verna*); dormancy may allow some populations to be restored. According to these authors, the fitness value of seed banks helps the increase of plant populations that are experiencing habitat degradation, fragmentation, and/or isolation.

Nevertheless, streets hosting the largest number of species conformed to PRM were mostly situated in a 100-m range from a green space (Figure 1; Table 1), and PRM was the best model for short-term persistent seed species' dynamics in the neighborhood of green spaces (Figure 4). For these reasons, we assumed that green spaces could still play a strong role in the colonization of tree bases, especially for short-term persistent seed species. For example, the two

nearest streets to Bercy Park (Joseph Kessel and Pommard streets, which are following the park; Figure 1) show high proportions of PRM (53% and 73%, respectively). The potential seed source role of Lyon and Bercy train stations seems less obvious for certain adjacent streets, like Bercy street. Moreover, even if the green sides of railways host quantities of wild plants, these areas do not seem to provide seeds to all neighborhood streets. For example, Lachambeaudie and Taine streets are very close to the railways and both show 73% of PRM, whereas Charenton and Bercy streets show respectively 33% and 27% of PRM. However, Charenton street is separated from the railways by a 2.5-m-high wall and Bercy street is passing under the railway bridge, which could explain the lack of seed propagation (Figure 1). This inhibition could explain the low percentage of species whose dynamics conformed to a PRM in these streets (Table 1).

Our way to delimitate what we considered as metapopulation has certainly also an impact on which model the species conformed to. When streets were taken as independent sampling units (the limits of each metapopulation), the effect of adjacent streets was not taken into account and the effect of the distance between occupied patches was underestimated. That means that the "unknown" source that kept colonization probability independent of the occupied patches within metapopulation could also be patches from adjacent streets.

4.2 | Levins' model

Five species' populations (*C. bursa-pastoris*, *C. album*, *L. perenne*, *S. vulgaris*, and *S. irio*) frequently conformed to LM. As previously mentioned, the ability of certain species to constitute a seed bank in the soil could disturb the simple stepping-stone function adopted by certain species, resulting in a smaller proportion of LM. The non-detectable seed bank, which allows plants to emerge after several years of absence, implies false extinction and recolonization which biases toward an overestimation of PRM and underestimation of LM dynamics (Eriksson, 1996; Freckleton & Watkinson, 2002; Pluntz et al., 2018). This could explain that LM dynamics was more frequently encountered for short-term persistent seed species. Nevertheless, when we focused only on short-term persistent seed species, the same pattern of distribution of PRM versus LM in the neighborhood of the green spaces was observed. This result confirmed the potential impact of green spaces on the dynamics of the species in the streets.

Six streets (Baron le Roy, Bercy, Charenton, Rapée, Reuilly, and Terroirs de France) hosted a high proportion of species whose dynamics followed LM (47% or more). The Reuilly street, which showed the highest proportion of LM (60%), is also the farthest from a green space. Other streets, like Charenton and Bercy, are obviously isolated from seed sources by buildings. Thus, we can suppose that without any tree bases in these streets, the species following LM would not be able to enter some districts and reach spaces embedded in the dense urban matrix. In such cases, tree bases appear to play an essential role as corridors for species with short seed longevity and in streets that are bordered by high buildings.

4.3 | Models with rescue effect

In the studied district, the PRM metapopulations did not appear to benefit from a rescue effect for extinction processes: We found no PRM + R models. Therefore, in all cases, fixed extinction models were the best fit for the species.

Some of the species that conformed to LM presented reduced extinction by the presence of occupied neighboring patches (rescue effect, e.g., *H. murinum*, *S. media*). Perennial species versus annual ones did not conform to model with rescue effect. At the street scale, none of the particular street characteristics (street length, width, area, orientation to the predominant winds in the direction of the Seine River, and distance to nearest green space) were correlated with proportion of LM with rescue effect. However, at species level, our analysis showed that the highest proportion of species that conformed to the LM with rescue effect were those that had the smallest size (Figure 5).

We assume that weeding in the streets could explain the observed results. The regular clearing of vegetation via hoes or brush cutters occurs once a year in the streets of this district, according to the technical services in charge of cleaning Paris streets. This weeding could regularly cause the extinction of a certain number of plant populations. Because long-lived seed species can remain as seeds in the soil, the most threatened species by weeding could be the ones with short-lived seeds, even if they are abundant. The results also show that certain species are not similarly managed, with taller plants appearing to be more completely eradicated while shorter species appearing to be retained to a greater degree. Indeed, *C. album*, *C. canadensis*, *L. serriola*, *P. aviculare*, *S. inaequidens*, *S. irio*, and *S. oleraceus*, which present heights that can reach more than 80 cm, had a LM with rescue effect percentage $\leq 7\%$. However, *C. bursa-pastoris*, *P. annua*, *S. media*, and *T. campyloides*, which grow up to 50 cm, had a LM with rescue effect percentage $>13\%$. The most important LM with rescue effect proportion is for *H. murinum* despite its high size. Nevertheless, this species has a very strong capacity to disperse its seeds by sticking to the fur of passing animals or the clothing of people and thus recolonize tree bases after eradication.

5 | CONCLUSION

In conclusion, our study showed that SPOMs can provide important insights into plant local dynamics. Because this type of software cannot simulate a seed bank, the results are biased toward an overestimation of PRM. Nevertheless, when a seed bank occurs, extinction and colonization are always difficult to model (Eriksson, 1996; Freckleton & Watkinson, 2002). However, this study showed that street species could originate from green spaces and invade surrounding streets through a seed rain process. Some urban elements like walls or bridges could constitute barriers for species dissemination. Species that can form a seed bank accumulate at tree bases and finally disperse throughout the district. Other more ephemeral species colonize different areas by moving stepwise from one tree

base to the others. This result is consistent with the observations described in Bossuyt and Hermy (2003), who determined the potential role of persistent soil seed banks in restoring plant communities. The species with long-term persistent seeds are often ruderal or competitive species, typical of disturbed sites. They can survive for a long period in the soil and colonize the newly established community by seed dispersal or by germination of seeds buried in the soil bank. They could thus be dispersed more extensively throughout the district. The extinction process, even if not perfectly considered because a seed bank was not included in the model, convincingly showed the effect of weeding performed by the city, which spared the shortest species while regularly eradicating the taller ones.

City managers should consider tree bases to act as corridors among biodiversity kernels (Newmark, 1996), which link urban green spaces separated by considerable distances. Thus, tree bases should be considered for the preservation of urban biodiversity. In planting more alignment trees at sidewalks, which are fed by the seeds from these parks, and in protecting them from intense practices and human destruction, better conditions would be provided for spontaneous wildlife and other ecological functions would be favored. This spatial planning strategy should be adopted to provide the best habitats and conditions for species dynamics in compacted cities. These actionable activities are important because quality of biodiversity influences well-being of citizens (Tzoulas et al., 2007) and participates in other ecosystem services like air filtration (Weber, Kowarik, & Säumel, 2014) or microclimate regulation (Bolund & Hunhammar, 1999).

ACKNOWLEDGMENTS

We wish to thank Marion Noualhaguet, Marion Dubois, Ambre Zélélé Bouvard, Paul Haenel, Noëlie Maurel, Florence Devers, Hélène Beaugeard, and Gwendoline Chastel who carried out the floristic survey from 2009 to 2016 during their internship at the National Museum of Natural History in Paris. Special thanks to everyone who helped and contributed to making this work. We are also grateful to editors of professional editing service "Wiley Editing Services" for the advanced English language editing and manuscript formatting. This work was supported by Eiffel funding [895175F] (<http://www.campusfrance.org/fr/eiffel>) and ANR (Agence Nationale de la Recherche) Écoville [ANR 14 CE22-0021].

CONFLICT OF INTEREST

None declared.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Mona OMAR and Laure SCHNEIDER-MANOURY led the writing of the manuscript. Mona OMAR analyzed and interpreted the data. Kévin BARRÉ and Nazir AL SAYED contributed to the statistical analyses. Nathalie MACHON conceived the ideas, designed methodology, contributed to the writing, and supervised the research group. Jalal HALWANI revised the manuscript for important intellectual

content. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

DATA ACCESSIBILITY

Data used for the analysis is uploaded in a Dryad repository (<https://doi.org/10.5061/dryad.61sr186>).

ORCID

Mona Omar  <https://orcid.org/0000-0002-4622-8284>

Kévin Barré  <https://orcid.org/0000-0001-5368-4053>

Nazir Al Sayed  <https://orcid.org/0000-0003-3709-631X>

Jalal Halwani  <https://orcid.org/0000-0001-9049-2309>

REFERENCES

- Barcala, M. A., & Meseguer, J. (2007). An experimental study of the influence of parapets on the aerodynamic loads under cross wind on a two-dimensional model of a railway vehicle on a bridge. *Proceedings of the Institution of Mechanical Engineers, Part F: Journal of Rail and Rapid Transit*, 221(4), 487–494. <https://doi.org/10.1243/09544097JRR53>
- Blanchet, É., Penone, C., Maurel, N., Billot, C., Rivallan, R., Risterucci, A.-M., ... Noël, F. (2015). Multivariate analysis of polyploid data reveals the role of railways in the spread of the invasive South African ragwort (*Senecio inaequidens*). *Conservation Genetics*, 16, 523–533. <https://doi.org/10.1007/s10592-014-0676-y>
- Bohrer, G. I. L., Nathan, R. A. N., & Volis, S. (2005). Effects of long-distance dispersal for metapopulation survival and genetic structure at ecological time and spatial scales. *Journal of Ecology*, 93(5), 1029–1040. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01048.x>
- Bolund, P., & Hunhammar, S. (1999). Ecosystem services in urban areas. *Ecological Economics*, 29(2), 293–301. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00013-0](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00013-0)
- Bossuyt, B., & Hermy, M. (2003). The potential of soil seedbanks in the ecological restoration of grassland and heathland communities. *Belgian Journal of Botany*, 136, 23–34.
- Breuste, J., Niemelä, J., & Snep, R. P. (2008). Applying landscape ecological principles in urban environments. *Landscape Ecology*, 23(10), 1139–1142. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9273-0>
- Brown, J. H., & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58, 445–449. <https://doi.org/10.2307/1935620>
- Cain, M. L., Milligan, B. G., & Strand, A. E. (2000). Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87(9), 1217–1227. <https://doi.org/10.2307/2656714>
- Chatterjee, S., & Hadi, A. S. (2015). *Regression analysis by example*. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons.
- Corlett, R. T. (1998). Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 73, 413–448. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1998.tb00178.x>
- Damschen, E. I., Haddad, N. M., Orrock, J. L., Tewksbury, J. J., & Levey, D. J. (2006). Corridors increase plant species richness at large scales. *Science*, 313(5791), 1284–1286. <https://doi.org/10.1126/science.1130098>
- Dempsey, N., & Burton, M. (2012). Defining place-keeping: The long-term management of public spaces. *Urban Forestry and Urban Greening*, 11, 11–20. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2011.09.005>

- Dornier, A., & Cheptou, P. O. (2012). Determinants of extinction in fragmented plant populations: *Crepis sancta* (Asteraceae) in urban environments. *Oecologia*, 169, 703–712. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2229-0>
- Dornier, A., Pons, V., & Cheptou, P.-O. (2011). Colonization and extinction dynamics of an annual plant metapopulation in an urban environment. *Oikos*, 120, 1240–1246. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18959.x>
- Dostál, P. (2005). Is the population turnover of patchy-distributed annuals determined by dormancy dynamics or dispersal processes? *Ecography*, 28, 745–756. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04297.x>
- Ellstrand, N. C., & Elam, D. R. (1993). Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 217–242. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001245>
- Eriksson, O. (1996). Regional dynamics of plants: A review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos*, 77, 248. <https://doi.org/10.2307/3546063>
- ESRI – Environmental Systems Research Institute (2012). *GIS Dictionary desktop GIS*. Retrieved from support.esri.com/en/knowledgebase/Gisdictionary/term/desktop-GIS (Accessed 17.01.12).
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., ... Zeileis, A. (2014). *Companion to applied regression*. R package version 2.0-20. Retrieved from <https://cran.r-project.org/web/packages/car/index.html>
- Freckleton, R. P., & Watkinson, A. R. (2002). Large-scale spatial dynamics of plants: Metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *Journal of Ecology*, 90(3), 419–434. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00692.x>
- Gargominy, O., Tercerie, S., Régnier, C., Ramage, T., Schoelink, C., Dupont, P., ... Poncet, L. (2016). *TAXREF v10. 0, Référentiel taxonomique pour la France: Méthodologie, mise en œuvre et diffusion*. Paris, France: Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport SPN, 101, 144.
- Gotelli, N. J. (1991). Metapopulation models: The rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *The American Naturalist*, 138, 768–776. <https://doi.org/10.1086/285249>
- Hanski, I. (1982). Dynamics of regional distribution: The core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38, 210. <https://doi.org/10.2307/3544021>
- Hanski, I. (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *The Journal of Animal Ecology*, 63, 151. <https://doi.org/10.2307/5591>
- Hanski, I., Moilanen, A., & Gyllenberg, M. (1996). Minimum viable metapopulation size. *The American Naturalist*, 147, 527–541. <https://doi.org/10.1086/285864>
- Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2000). The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 404, 755–758. <https://doi.org/10.1038/35008063>
- Hurka, H., & Haase, R. (1982). Seed ecology of *Capsella bursa-pastoris* (Cruciferae): Dispersal mechanism and the soil seed bank. *Flora*, 172, 35–46. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)31309-9](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)31309-9)
- Husband, B. C., & Barrett, S. C. (1996). A metapopulation perspective in plant population biology. *Journal of Ecology*, 84(3), 461–469. <https://doi.org/10.2307/2261207>
- INSEE (2017). *Compareur de territoire - Commune de Paris 12e Arrondissement*. Retrieved from www.insee.fr/fr/statistiques/1405599?geo=COM-75112 (75112). (Accessed 12.10.17).
- Kalamees, R., & Zobel, M. (2002). The role of the seed bank in gap regeneration in a calcareous grassland community. *Ecology*, 83, 1017–1025. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1017:TROTSB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1017:TROTSB]2.0.CO;2)
- Kalisz, S., Horth, L., & McPeck, M. A. (1997). Fragmentation and the role of seed banks in promoting persistence in isolated populations of *Collinsia verna*. In M. Schwartz (Ed.), *Conservation in highly fragmented landscapes* (pp. 286–312). Boston, MA: Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0656-7_13
- Kot, M., Lewis, M. A., & van den Driessche, P. (1996). Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77, 2027–2042. <https://doi.org/10.2307/2265698>
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15, 237–240. <https://doi.org/10.1093/besa/15.3.237>
- Moilanen, A. (1999). Patch occupancy models of metapopulation dynamics: Efficient parameter estimation using implicit statistical inference. *Ecology*, 80, 1031–1043. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1031:POMOMD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1031:POMOMD]2.0.CO;2)
- Moilanen, A. (2000). The equilibrium assumption in estimating the parameters of metapopulation models. *Journal of Animal Ecology*, 69, 143–153. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00381.x>
- Moilanen, A. (2002). Implications of empirical data quality to metapopulation model parameter estimation and application. *Oikos*, 96, 516–530. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960313.x>
- Moilanen, A. (2004). SPOMSIM: Software for stochastic patch occupancy models of metapopulation dynamics. *Ecological Modelling*, 179, 533–550. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.04.019>
- Moilanen, A., & Nieminen, M. (2002). Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology*, 83, 1131–1145. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1131:SCMISE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1131:SCMISE]2.0.CO;2)
- Mörtberg, U., & Wallentinus, H. G. (2000). Red-listed forest bird species in an urban environment—assessment of green space corridors. *Landscape and Urban Planning*, 50(4), 215–226. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00090-6](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00090-6)
- Newmark, W. D. (1996). Insularization of Tanzanian parks and the local extinction of large mammals. *Conservation Biology*, 10, 1549–1556. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10061549.x>
- Okubo, A. (1980). *Diffusion and ecological problems: Mathematical models*. Berlin, Germany: Springer.
- Omar, M., Al Sayed, N., Barré, K., Halwani, J., & Machon, N. (2018). Drivers of the distribution of spontaneous plant communities and species within urban tree bases. *Urban Forestry and Urban Greening*, 35, 174–191. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2018.08.018>
- Ovaskainen, O., & Hanski, I. (2002). Transient dynamics in metapopulation response to perturbation. *Theoretical Population Biology*, 61, 285–295. <https://doi.org/10.1006/tpbi.2002.1586>
- Ovaskainen, O., & Hanski, I. (2004). Metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes. In I. A. Hanski & O. E. Gaggiotti (Eds.), *Ecology, genetics and evolution of metapopulations* (pp. 73–103). Burlington, MA: Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012323448-3/50006-4>
- Pellegrini, P., & Baudry, S. (2014). Streets as new places to bring together both humans and plants: Examples from Paris and Montpellier (France). *Social and Cultural Geography*, 15, 871–900. <https://doi.org/10.1080/14649365.2014.974067>
- Perry, J. N., & Gonzalez-Andujar, J. L. (1993). Dispersal in a metapopulation neighbourhood model of an annual plant with a seedbank. *Journal of Ecology*, 81(3), 453–463. <https://doi.org/10.2307/2261524>
- Pluntz, M., Coz, S. L., Peyrard, N., Pradel, R., Choquet, R., & Cheptou, P.-O. (2018). A general method for estimating seed dormancy and colonisation in annual plants from the observation of existing flora. *Ecology Letters*, 21(9), 1311–1318. <https://doi.org/10.1111/ele.13097>
- Rebele, F. (1994). Urban ecology and special features of urban ecosystems. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 4, 173. <https://doi.org/10.2307/2997649>
- Schmidt, K. J., Poppendieck, H.-H., & Jensen, K. (2014). Effects of urban structure on plant species richness in a large European city. *Urban Ecosystems*, 17, 427–444. <https://doi.org/10.1007/s11252-013-0319-y>
- Shaw, M. W. (1994). Modeling stochastic processes in plant pathology. *Annual Review of Phytopathology*, 32, 523–544. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.32.090194.002515>

- Shaw, M. W. (1995). Simulation of population expansion and spatial pattern when individual dispersal distributions do not decline exponentially with distance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 259, 243–248. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0036>
- Sukopp, H. (2004). Human-caused impact on preserved vegetation. *Landscape and Urban Planning*, 68(4), 347–355. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(03\)00152-X](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(03)00152-X)
- Thompson, K., Bakker, J. P., & Bekker, R. M. (1997). *The soil seed banks of North West Europe: Methodology, density and longevity*, Vol. 1. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Tison, J.-M., & de Foucault, B. (2014). *Flora gallica: Flore de France*. Mèze, France: Biotope.
- Tzoulas, K., Korpela, K., Venn, S., Yli-Pelkonen, V., Kaźmierczak, A., Niemela, J., & James, P. (2007). Promoting ecosystem and human health in urban areas using Green Infrastructure: A literature review. *Landscape and Urban Planning*, 81(3), 167–178. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2007.02.001>
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). Random and mixed effects. In W. N. Venables & B. D. Ripley (Eds.), *Modern applied statistics with S* (pp. 271–300). New York, NY: Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2_10
- Vergnes, A., Viol, I. L., & Clergeau, P. (2012). Green corridors in urban landscapes affect the arthropod communities of domestic gardens. *Biological Conservation*, 145, 171–178. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.002>
- Von Der Lippe, M., & Kowarik, I. (2007). Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conservation Biology*, 21, 986–996. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00722.x>
- Weber, F., Kowarik, I., & Säumel, I. (2014). Herbaceous plants as filters: Immobilization of particulates along urban street corridors. *Environmental Pollution*, 186, 234–240. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.12.011>
- Wickham, H. (2010). A layered grammar of graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 19, 3–28. <https://doi.org/10.1198/jcgs.2009.07098>
- Wilkinson, L. (2005). *The grammar of graphics*, 2nd ed. New York, NY: Springer-Verlag.
- Wood, S. N. (2017). *Generalized additive models: An introduction with R*. Boca Raton, FL: CRC Press. Retrieved from <https://cran.rproject.org/web/packages/mgcv/index.html>
- Young, A., Boyle, T., & Brown, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 413–418. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10045-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10045-8)
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Zero-truncated and zero-inflated models for count data. In A. Zuur, E. N. Ieno, N. Walker, A. A. Saveliev & G. M. Smith (Eds.), *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (pp. 261–293). New York, NY: Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6_1

How to cite this article: Omar M, Schneider-Maunoury L, Barré K, Al Sayed N, Halwani J, Machon N. Colonization and extinction dynamics among the plant species at tree bases in Paris (France). *Ecol Evol*. 2019;9:8414–8428. <https://doi.org/10.1002/ece3.4954>

APPENDIX A

The best metapopulation model for each of the 15 species in each of the 15 streets followed by each species and street determined using the Akaike information criterion corrected for small samples estimated by SPOMSIM software (Moilanen, 2004). The parameter α defines the distribution of dispersal distances ($1/\alpha$ is the average dispersal distance). The street names and their abbreviations are given in Table 1.

SPECIES AND MODEL ABBREVIATIONS

Po.an: *Poa annua*; *La.se*: *Lactuca serriola*; *Pl.ma*: *Plantago major*; *Si.ir*: *Sisymbrium irio*; *Ch.al*: *Chenopodium album*; *Lo.pe*: *Lolium perenne*; *Se.vu*: *Senecio vulgaris*; *Ta.ca*: *Taraxacum campyloides*; *Ho.mu*: *Hordeum murinum*; *ca.bu*: *Capsella bursa-pastoris*; *Po.av*: *Polygonum aviculare*; *St.me*: *Stellaria media*; *Co.ca*: *Conyza canadensis*; *So.ol*: *Sonchus oleraceus*; *Se.in*: *Senecio inaequidens*.

LM: Levins' model; LM + R: Levins' model with rescue effect; PRM: propagule rain model; PRM + R: propagule rain model with rescue effect.

Street	Species								
	<i>Po.an</i>	<i>La.se</i>	<i>Pl.ma</i>	<i>Si.ir</i>	<i>Ch.al</i>	<i>Lo.pe</i>	<i>Se.vu</i>	<i>Ta.ca</i>	<i>Ho.mu</i>
BARO	LM + R	PRM	LM	LM	LM	PRM	PRM	LM + R	LM
AIC	95.02	54.92	52.1	56.11	71.8	36.21	53.67	95.02	76.13
Alpha	0.006		0.3131	0.1168	0.179			0.006	0.079
BATA	PRM	PRM	PRM	PRM	LM	PRM	LM	PRM	PRM
AIC	66.66	18.89	25.93	39.34	38.97	19.4	37.6	66.66	53.75
Alpha					0.0523		0.09136		
BERC	PRM	LM	PRM	LM + R	LM	LM	LM	PRM	LM
AIC	181	85.19	82.09	139.8	97.95	19.37	56.63	181	313.3
Alpha		0.13962		0.09	0.0609	0.1570	0.09693		0.125

(Continues)

APPENDIX A (Continued)

Street	Species								
	<i>Po.an</i>	<i>La.se</i>	<i>Pl.ma</i>	<i>Si.ir</i>	<i>Ch.al</i>	<i>Lo.pe</i>	<i>Se.vu</i>	<i>Ta.ca</i>	<i>Ho.mu</i>
BERY	PRM	PRM	PRM	LM	LM	LM + R	LM	LM	LM + R
AIC	46.79	90	60.58	115.5	116.8	96.03	89.72	146.2	139.1
Alpha				0.09817	0.05836	0.04925	0.04786	0.0934	0.149
CHAR	LM	LM	PRM	PRM	LM	PRM	LM	LM	LM + R
AIC	207.6	18.32	47.07	81.5	99.45	78.21	75.9	207.6	177.3
Alpha	0.102	0.00125			0.1780		0.03562	0.102	0.198
DAUM	PRM	PRM	PRM	LM	PRM	LM	PRM	PRM	PRM
AIC	261.9	80.99	42.77	157.1	109	90.2	116.4	261.9	238.8
Alpha				0.02945		0.03485			
KESS AIC	PRM	LM + R	PRM	LM + R	PRM	PRM	LM	PRM	LM
Alpha	106.3	66.47	33	101.2	56.61	43.03	111.1	106.3	90.38
		0.1492		0.01887			0.10049		0.046
LACH AIC	PRM	PRM	LM	PRM	PRM	PRM	PRM	PRM	PRM
Alpha	55.86	20.96	28.13	33.8	28.8	15.73	32.21	55.86	109.1
			0.5572						
MONT AIC	LM + R	LM	PRM	LM	PRM	LM	PRM	LM + R	LM
Alpha	83.86	20.61	41.68	47.21	40.91	25	39.51	83.86	72.28
	0.0269	0.02822		0.05783		0.000346		0.026924	0.042
POMM AIC	LM	LM	PRM	PRM	LM	PRM	LM 28.63	PRM	PRM
Alpha	65.66	24	39.02	30.3	42.03	18.58	0.003438	40.01	36.19
	0.0022	0.1621			0.03359				
RAPE AIC	LM	PRM	PRM	LM	LM	LM	LM	LM	PRM
Alpha	139.3	76.25	72.41	32.9	76.44	52.12	91.47	139.3	238.8
	0.03407			0.07050	0.02267	0.000627	0.097210	0.034077	
RBER	LM	PRM	PRM	LM	PRM	LM	PRM	LM	PRM
AIC	196.4	95.35	22.85	61.76	52.38	26.85	84.13	196.4	80.77
Alpha	0.001			0.03593		0.000601		0.001	
REUI	PRM	LM	PRM	LM	LM	LM	LM	PRM	LM
AIC	200.7	34.91	137.5	89.03	109.3	45.79	91.4	200.7	162.1
Alpha		0.1799		0.2841	0.01652	0.000244	0.08372		0.018
TAIN AIC	PRM	LM	PRM	PRM	PRM	LM	PRM	PRM	LM
Alpha	94.59	16.58	23.16	36.08	25.81	16.96	27.01	94.59	1,000
		0.00185				0.000256			0.001
TERR AIC	LM	PRM	LM	PRM	PRM	LM + R	PRM	LM	LM
Alpha	61.94	73.18	49.2	26.15	56.61	58.16	50.95	61.94	72.44
	0.069115		0.0049			0.000239		0.069115	0.035
%LM	33.3334	40	20	46.6667	53.3334	46.6667	53.3334	33.3334	40
%LM + R	13.3334	6.6667	0	13.3334	0	13.3334	0	13.3334	20
%PRM	53.3334	53.3334	80	40	46.6667	40	46.6667	53.3334	40
Street	Species								
	<i>Ca.bu</i>	<i>Po.av</i>	<i>St.me</i>	<i>Co.ca</i>	<i>So.ol</i>	<i>Se.in</i>	%LM by street	%LM + R by street	%PRM by street
BARO	LM	PRM	LM	PRM	LM	LM	53.3334	13.3334	33.3334
AIC	86.93	72.4	54.95	61.93	70.19	54.92			
Alpha	0.02625		0.135529		0.036	0.493			
BATA	LM	LM	LM	LM	PRM	PRM	40	0	60
AIC	34.28	55.92	21.2	51.68	40.27	43.57			
Alpha	0.1357	0.45078	0.866361	0.060558					
BERC	LM	LM	LM + R	LM + R	PRM	LM + R	46.6667	26.6667	26.6667
AIC	103.7	134.2	130.2	118.4	142.1	120.3			
Alpha	0.1494	0.171844	0.093129	0.154636		0.054			

(Continues)

APPENDIX A (Continued)

Street	Species						%LM by street	%LM + R by street	%PRM by street
	<i>Ca.bu</i>	<i>Po.av</i>	<i>St.me</i>	<i>Co.ca</i>	<i>So.ol</i>	<i>Se.in</i>			
BERY	PRM	LM	PRM	LM	PRM	PRM	40	13.3334	46.6667
AIC	116.6	118.3	97.24	116.9	119.9	39.65			
Alpha		0.2415		0.320916					
CHAR	LM + R	LM	PRM	LM	LM	PRM	53.3334	13.3334	33.3334
AIC	136	171.1	92.45	141.2	70.83	69.8			
Alpha	0.140468	0.122042		0.209291	0.08275				
DAUM	LM + R	PRM	PRM	LM	PRM	LM	26.6667	6.6667	66.6667
AIC	213.2	164.6	175.9	269.8	120.8	74.71			
Alpha	0.144998			0.127495		0.001			
KESS	LM	PRM	LM	PRM	LM	PRM	33.3334	13.3334	53.3334
AIC	151.3	33.51	113.5	82.7	122.7	76.73			
Alpha	0.098562		0.209519		0.0355				
LACH	LM	PRM	LM	LM	PRM	PRM	26.6667	0	73.3334
AIC	45.48	49.04	32.09	141.1	36.11	22.1			
Alpha	0.176157		0.067173	0.212658					
MONT	LM	PRM	PRM	PRM	PRM	LM	40	13.3334	46.6667
AIC	42.14	31.78	50.36	69.81	61.85	33.56			
Alpha	0.033683					0.012			
POMM	PRM	PRM	PRM	PRM	PRM	PRM	26.6667	0	73.3334
AIC	59.35	37.61	40.58	76.55	41.7	19.61			
Alpha									
RAPE	PRM	LM + R	LM + R	PRM	PRM	LM	46.6667	13.3334	40
AIC	30.28	135.2	134.8	96.66	142.1	47.13			
Alpha		0.285226	0.05795			0.3045			
RBER	PRM	PRM	LM + R	LM	LM	PRM	40	6.6667	53.3334
AIC	36.96	92.4	129.7	220.5	145.1	46.85			
Alpha			0.011526	0.030514	0.05325				
REUI	LM	LM	LM + R	PRM	PRM	LM	60	6.6667	33.3334
AIC	120.4	136.5	178.4	262.2	122	58.43			
Alpha	0.082	0.19894	0.080947			0.07775			
TAIN	PRM	PRM	LM + R	PRM	PRM	PRM	20	6.6667	73.3334
AIC	18.36	26.75	75.47	79.2	42.63	15.62			
Alpha			0.134499						
TERR	LM	PRM	LM	LM	PRM	PRM	46.6667	6.6667	46.6667
AIC	46.77	69.97	79.01	67.15	73.41	59.22			
Alpha	0.077922		0.110642	0.067623					
%LM by species	53.3334	33.3334	33.3334	46.6667	26.6667	33.3334	Mean LM by street: 40		
%LM + R by species	13.3334	6.6667	33.3334	6.6667	0	6.6667	Mean LM + R by street: 9.3334		
%PRM by species	33.3334	60	33.3334	46.6667	73.3334	60	Mean PRM by street: 50.6667		

B. Synthèse, limites de cette étude et son intérêt pour l'écologie urbaine

En analysant les données d'inventaires floristiques, nous avons pu mettre en évidence le rôle des pieds des arbres d'alignement pour le mouvement des populations végétales dans un milieu urbain très fragmenté. En étudiant la localisation des plantes année après année, on s'aperçoit que les espèces peuvent suivre trois types de mouvement : (1) Le modèle de Levins (Levins, 1969) est le premier modèle développé pour illustrer la notion de métapopulation. Dans ce modèle, les graines des espèces se dispersent de patchs colonisés en patchs vides, de proche en proche (« pas japonais ») ; (2) Le modèle « île-continent » (Gotelli, 1991) est aussi appelé « pluie de propagules », les graines arrivant depuis une source extérieure à la métapopulation depuis les espaces verts situés à proximité (e.g. parcs) sur tous les patchs avec une même probabilité ; (3) le modèle de Levins+R (correspond au modèle de Levins complété par un apport extérieur à la métapopulation (Brown & Kodric-Brown, 1977; Hanski, 1982). Dans ce modèle, l'alimentation des pieds des arbres par les arbres voisins crée un « effet de sauvegarde » (rescue effect).

Là encore, les espèces ont chacune leur mode de fonctionnement. *Chenopodium album*, *Conyza canadensis*, *Capsella bursa-pastoris* et *Sisymbrium irio* avancent surtout pas à pas alors que *Plantago major*, *Lactuca serriola*, *Sonchus oleraceus*, *Taraxacum campylodes*, *Poa annua*, *Senecio inaequidens* envahissent les quartiers de façon plus massive.

Nous avons ensuite pu mettre en évidence les deux facteurs qui déterminent la dynamique des espèces. Ces facteurs sont la distance la plus proche des rues aux réservoirs de biodiversité et la longévité des graines dans le sol. Nos résultats montrent que les rues abritant le plus grand nombre d'espèces suivant le modèle de pluie de propagules se situaient principalement dans un rayon de 100 m d'un espace vert et que ce modèle était bien adapté aux espèces persistantes à court terme. Les plantes dont les graines ne germent pas toutes en même temps et dont certaines peuvent attendre des conditions favorables pour donner naissance à des plantules, peuvent

utiliser efficacement les interstices urbains et sont ainsi capables de traverser les quartiers urbanisés. Or ce facteur (longévité de graines) n'était pas incorporé dans SPOMSIM au moment du lancement de notre étude : la sensibilité des modèles d'inférence de métapopulation au problème de la banque de graines pourrait induire de « fausse absence » dans les relevés et le biais induit par celle-ci n'est pas connu. Ce problème est à rapprocher des problèmes de détectabilité en dynamique des populations. Le développement d'une méthode permettant de prendre en compte ces « fausses absences » dans les modèles est crucial et constitue un point central pour l'application des modèles de métapopulation aux plantes en général. Cette lacune a été comblée dans une étude apparue très récemment (Pluntz et al., 2018) que je discuterai dans la partie de la discussion générale.

Une chose est sûre, la main du gestionnaire intervient significativement dans la dynamique de cette végétation en réduisant régulièrement les populations des plantes des pieds des arbres. Si son influence est incontestable sur les espèces les plus grandes, elle est plus défailante sur les espèces plus petites.

Comprendre la dynamique spatiale des plantes à travers l'utilisation d'un modèle de métapopulation dans un contexte urbain est un des objectifs de l'écologie urbaine qui s'efforce de surveiller et d'analyser les relations entre les populations végétales et avec les facteurs du milieu environnant afin d'empêcher le déclin de la biodiversité urbaine et mettre en œuvre des actions d'amélioration de la qualité de vie environnementale via des projets transversaux en adéquation avec les facteurs favorables à la dynamique et au mouvement des espèces urbaines entre les patches. Cette connaissance du comportement de déplacement de nos sauvages urbaines permet de mieux savoir comment les gérer en fonction des possibilités économiques des collectivités et du désir des citoyens.

Nous avons analysé la dynamique de la métapopulation sur une petite échelle temporelle (de 2009 à 2015). Mais pour mieux comprendre cette dynamique, des analyses qui seraient faites

sur des bases de données sur une large échelle spatio-temporelle (> 100 ans) s'avèrent intéressantes afin de déterminer l'effet des conditions environnementales et anthropiques sur le changement et l'évolution de composition de communautés de plantes. Ce sujet est traité dans le chapitre suivant.

Chapitre 4 : Déterminants de changements de composition des communautés végétales sur 130 ans

A. Introduction

Comme énoncé dans l'introduction de cette thèse, un des intérêts de l'approche par les traits fonctionnels est de comprendre l'évolution des espèces au cours du temps et relier leur distribution à des mécanismes et des processus environnementaux. De même, il est intéressant d'évaluer la façon dont l'urbanisation agit en essayant de distinguer les filtres agissant sur la présence d'une espèce sur la base de ses traits fonctionnels.

En raison de l'accessibilité de bases de données disponibles pour de nombreux traits et espèces, cette approche a contribué à mieux comprendre la façon dont les espèces végétales s'organisaient dans des paysages urbains sur une longue période temporelle. La compréhension de l'assemblage des espèces ainsi que leur évolution, grâce à l'utilisation de ces bases de données permettrait d'améliorer la compréhension des déterminants environnementaux et anthropiques qui pourraient avoir un impact plus ou moins direct sur la biodiversité végétale.

Les modifications des conditions du milieu sont déterminantes pour l'évolution de la biodiversité végétale au cours du temps. Celle-ci est caractérisée par l'extinction de certaines espèces ainsi que la colonisation par de nouvelles. Cela a déjà été mis en évidence pour certains habitats semi-naturels tels que les prairies patrimoniales (Albrecht & Haider, 2013; Williams et al., 2005), ou les boisements (Vallet et al., 2010), mais demeure inexploré pour les interstices urbains.

En 1883, Joseph Vallot a publié un ouvrage intitulé « Essai sur la flore du pavé de Paris limité aux boulevards extérieurs, ou Catalogue des plantes qui croissent spontanément dans les rues et sur les quais – 1883 ». Le travail de Vallot s'est limité donc à l'ancien Paris avant l'annexion des petites villes limitrophes en 1860 et a ainsi dressé la liste des espèces qui croissent spontanément au centre de Paris dans lequel il a établi la liste des plantes qu'il a rencontrées dans les rues de Paris. 130 ans après, le même travail a été effectué par notre équipe du Muséum National d'Histoire Naturelle. Nous avons analysé la liste de la flore recueillie par les citadins

bénévoles sur la flore de leurs trottoirs dans le cadre du projet « Sauvages de ma rue » (programme Vigie-Nature, MNHN, www.vigie-nature.fr) de 2011 à 2017. Grâce à ces travaux, nous pouvons décrire qu'elle a été l'évolution de la flore des trottoirs sur 130 ans, dans ce territoire très urbanisé et soumis aux bouleversements climatiques liés à l'industrialisation de la planète. Les micro-habitats inventoriés sont diverses : les trottoirs, les pelouses, les fissures des murs et les interstices entre les pierres, les pavés, les dalles et pieds des arbres d'alignement.

Article 3: Drivers behind temporal composition changes of plant communities over 130 years

Article en cours de rédaction

L'objectif plus large de ce chapitre était, dans un premier temps, de déterminer les espèces qui y existaient par le passé, les nouvelles espèces qui s'y sont installées plus récemment, les plantes qui traversent les époques malgré les modifications environnementales qu'elles subissent. Dans un deuxième temps, de comprendre le fonctionnement de la biodiversité végétale en ville au cours du temps et en particulier quels sont les traits fonctionnels ou « combinaisons de traits », liés aux filtres urbains, qui permettent aux espèces de s'éteindre, de s'établir et de se maintenir en milieu urbain, ou de coloniser ce milieu.

Drivers behind temporal composition changes of plant communities over 130 years

Mona OMAR^{1,3*}, Gabrielle Martin¹, Jeanne Vallet², Jalal HALWANI³, Nathalie MACHON¹

Affiliations

1. Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO, UMR7204), Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, UPMC, CP51, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France

2. Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien (CBNBP), Muséum National d'Histoire Naturelle, Sorbonne Université, CP 53, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France

3. Water & Environment Science Laboratory, Faculty of Public Health, Lebanese University, Tripoli, Lebanon

ABSTRACT

Urbanization contributes to the loss of the world's biodiversity, the arrival of new species and the homogenization of its biota. However, studies of urban biodiversity leading to robust generalities of the status and drivers of biodiversity change in cities at the global temporal scale are lacking. Here, we studied the change in plant community composition in different habitats throughout Paris (France) over a long period (1883-2017), using data of street flora in Paris collected with the citizen science program “Sauvage De Ma Rue” (2011-2017), a large program of citizen science monitoring common wild flora in the center of Paris. We compared it with the list of plant established by Joseph Vallot in the center of Paris in 1883.

Using these databases, we identified the following three species' groups: the species that have disappeared from Paris after 1954, the ones that have survived over 130 years and the species that have appeared in the city after the first world war in 1914.

We determined the biological traits of the three species assemblages to test conceptual frameworks of life-history strategies and allow for determination of environmental and anthropogenic drivers of change in community composition. We determined Ellenberg indicator values (EIVs), a numerical system to classify species' habitat niches and their peak occurrence along gradients. For each species, we determined nutrient numbers (N), soil reaction numbers (R), soil and atmospheric moisture numbers (M), light numbers (L) and temperature numbers (T), salinity numbers (S), continentality numbers (C). We also took into account plant pollination dependency to insect (PDI), life span and native status. We performed an ACP on Ellenberg traits and species belonging to the three groups to identify the traits driving the species community change over a long period of time with respect to environmental and anthropogenic factors. We reported a fast increase in thermal species preferences especially for the new plant communities, which is likely related to environmental changes. Moreover, the other plant trait preferences do not explain the change in species assemblages. Our results suggest that plant community composition can be modified over a long period of time under environmental change. Analyses that combine species traits of a citizen science database and biotic and abiotic filters can explain the causes of the community composition change and help to drive better conservation strategies.

KEYWORDS

Urbanization; urban biodiversity; street flora in Paris; citizen science; Joseph Vallot in 1883; environmental and anthropogenic drivers; change in community composition; Ellenberg indicator values.

INTRODUCTION

In 2011, in the framework of a large program of citizen science conducted by the National Museum of Natural History, named Vigie-Nature, we initiated the program called “Sauvage De Ma Rue” (which means Wild plant species of my streets) which asked to French volunteers to list the plant species growing in the streets of their city. This program reached rapidly a great success with more than 80,000 data recorded from 2011 to 2017. In studying the bibliography on the plant species growing in Paris through time, we realized that a botanist, Joseph Vallot, participated by anticipation to “Sauvage De Ma Rue” in Paris in 1883 and published the inventory in a book entitled "Essay on the flora of the Paris pavement limited to outer boulevards, or Catalog of plants that grow spontaneously in the streets and on the wharves - 1883 ". The discovery of these data made possible a diachronic study of the flora of the streets of Paris.

A major goal in ecology is to understand the drivers that determine the modification in composition and diversity of plant communities over time. Factors such as soil quality, climate, presence/absence of other species such as predators, competitors or mutualists, and anthropogenic activities are known to influence many plant species composition (Van der Heijden, Bardgett, & Van Straalen, 2008), distribution and abundance (Godefroid 2001). When these factors vary in time, plant communities may consequently also change. To improve our understanding of how for example environmental changes influence plant community composition change, a real-time monitoring data on the basis of highly standardized schemes, are required across large spatial and temporal scales (Henry et al., 2008). Citizen science, defined as the involvement of volunteers in research (Dickinson, Zuckerberg, & Bonter, 2010) represents a powerful tool which can contribute to investigating the impacts of environmental changes on biodiversity (Vincent Devictor et al., 2012; Dickinson et al., 2010; Hurlbert & Liang, 2012; Lindström, Green, Paulson, Smith, & Devictor, 2013).

In order to explain community variation at a temporal scale in response to environmental and anthropogenic changes, ecological and life history traits have long been investigated. By using trait based approaches in conjunction with citizen science data, ecologists have been increasingly able to come up with general and predictable rules for community ecology (Cadotte, Carscadden, & Mirotnick, 2011), as well as a better understanding of the mechanisms for community assembly/disassembly (Fried, Petit, Dessaint, & Reboud, 2009), habitat filtering, and species coexistence, particularly in the context of global climate change (Mcgill, Enquist, Weiher, & Westoby, 2006) by changing the local biota (Cadenasso, Pickett, & Schwarz, 2007), to contributing to species introductions (Williams et al., 2009).

To study species ecological traits, Ellenberg indicator values (EIVs) (Ellenberg et al. 1991) are extensively used in vegetation science, because of their great merit in indicating species environmental conditions (Diekmann 2003). Mean EIV from vegetation surveys was used over longer time periods to highlight the environmental conditions that allow or restrict the occurrence of different species at a site. Conversely, as pointed out by Silvertown *et al.* (2006), EIV can be used as a numerical system to classify the habitat niche of species (Diekmann, 2003; Dierschke, 1994): a system available for Central Europe that enumerates at which points along gradients of light availability (L), temperature (T), soil moisture (M), soil reaction (R), soil fertility (N) and salinity (S). Each species has its peak occurrence.

As stated by Bellard et al., 2012 and Devictor et al., 2008 climate change is considered to be one of the major threats to biological diversity at both a local and a global scale, largely due to the numerous shifts in the distributions and abundances of species it has caused over the past ~30 years (Parmesan & Yohe, 2003). Additionally, climate change has also been linked to the decline and extinction of various species (Pounds, Fogden, & Campbell, 1999). Another driver of extinctions within plant species according to Potts et al. (2010) is the recent declines in both

wild and domesticated pollinator species, and parallel declines in the plants that rely upon them (Biesmeijer, 2006; Potts et al., 2010).

Other drivers of change in urban plant communities could be related to human activities that cause habitat loss (Czech, Krausman, & Devers, 2000), urban development produces some of the greatest local extinction rates and frequently eliminates most of native species (Marzluff, 2001). This phenomenon constitutes the process of biotic homogenization that threatens to reduce the biological uniqueness of local ecosystems (Blair, 2001). Urban-gradient studies have shown that for many taxa, including plants (Kowarik, 1995), birds and butterflies (Blair & Launer, 1997), the number of nonnative species increases towards centers of urbanization, while the number of native species decreases which provides opportunities for nonnative species of plants (Kowarik, 1995; Luken & Thieret, 1997) and animals (Marzluff, 2001) that can utilize the resources. Several studies have also shown that the appearance of new and exotic species could be an indirect consequence of habitat modification driving native species loss and community change (Didham et al., 2005).

The drivers of community species composition on plant species over long lag of time are poorly studied. Most studies demonstrating an effect of anthropogenic and environmental change on plant communities used heterogeneous data collected over decades and focused on a short period of time, owing to the scarcity of available data.

In this study, we examined 130 years of change in plant community composition in the small communities hosted by different kind of microhabitats in the streets of the center of Paris (France): tree bases, holes of walls and pavements, grassed lawn, planters, gravels and paths. We used three types of data: (1) a participatory monitoring scheme from 2009 to 2017 (Sauvage De Ma Rue, hereafter called SDMR), (2) data from Joseph Vallot, 1883. Our data could assess

a long-term effect of environmental and anthropogenic drivers. We specifically addressed the following questions :

(1) What are the species which were growing in the Parisian streets in the late 19th century, which ones disappeared, which ones maintained, and which ones appeared from that time?

(2) What are the traits of the species that have disappeared, maintained and appeared?

(3) And thus, what does it tell us about factors that have driven shifts in the composition of weed communities?

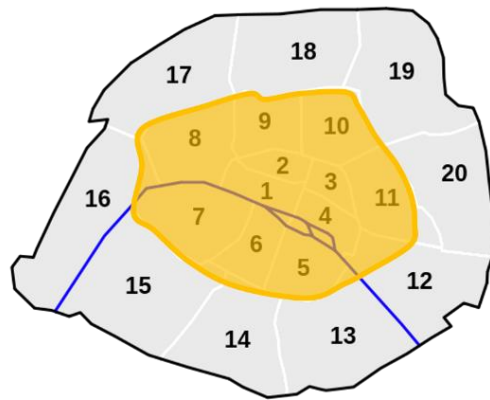
MATERIALS AND METHODS

Wild flora monitoring dataset

First, we used the inventories systematically performed by Joseph Vallot in 1883 in the public streets of Paris center. For comparison, we used the data from SDMR, our French citizen science program (<http://sauvagesdemarue.mnhn.fr/>) which ask volunteers to identify and list common wild flora of the streets of the French cities of France. The SDMR database was composed of 2578 observations (corresponding to a plant in a given pavement in a given date) located in different habitats throughout Paris center.

Despite the large number of data collected in SDMR, the inventories were less systematically performed by volunteers than it had been by Joseph Vallot in the public streets of Paris center.

Figure 1: Map of the area of Joseph Vallot and SDMR floristic inventories. The number of the arrondissement of Paris (France), showed on the map ranged from 1 to 20. The blue line refers to the Seine river trajectory in Paris.



Area of Joseph Vallot (1883) and SDMR plant inventories (2011-2017)

Plant functional traits

Nine plant functional traits were collected using the R package TR8 (Bocci, 2015): the Ellenberg temperature, light, continentality, nutrient, soil reaction, salinity and moisture, atmospheric moisture, indicator values from the French database Baseflor (Julve, 1998). Ellenberg temperature indicator values are species-specific indices describing preferences along climatic gradients (H. Ellenberg, 1974). They characterize the optimum temperature class for growth and survival of a species, among 9 classes ranging from “alpine to nival, altimediterranean floor” (T-number = 1) to “thermomediterranean to subarid floor” (T-number = 9). The soil reaction gradient ranges from ‘strong acidity, never moderately acidic or alkaline’ (R-number= 1) to ‘alkaline and calcareous conditions, only calcareous soils’ (R-number = 9). For terrestrial plants, EIV for soil moisture covers species only growing on dry soils (U-number = 1) to species only growing on wet (hypoxic) soils (U-number = 9). EIVs for nitrogen/nutrients cover species only growing on the poorest soils (N-number 1) to species only growing on excessively nitrogen (nutrient)-rich soils (N-number = 9). EIV for light covers species only growing in deep shadow with 1–30% of full light available (L-number = 1) to species only growing in full light to minimum 50% of full light (L-number = 9). EIV for continentality ranges from euoceanic (C=1), intermediate (C=5) to eucontinental (C= 9). For

salinity, EIV ranges from 1 for weak salinity tolerance to 9 for extreme tolerance. For life span, we combined data from the Biolflor (Kühn et al., 2004) and the LEDA databases (Kleyer et al., 2008; Knevel et al., 2003) <http://www.leda-traitbase.org>. Procedure used to combine life span information from Biolflor and LEDA traitbases is available on the Electronic Supplementary Material Table S1 in Martin et al. (n.d.).

For determining native status, we used database from CBNBP (<http://cbnbp.mnhn.fr/cbnbp/>) which gives for each species if they are considered native or nonnative species in Ile-de-France region.

We retrieved pollination type for species by using LEDA (Kleyer et al., 2008; Knevel et al., 2003), BiolFlor (Kühn et al., 2004) and Baseflor (Julve, 1998) traitbases, TRY trait database (Kattge et al., 2011). We combined pollination type information of the three databases and we created a percentage of entomogamous information as a quantitative variable graduating from 0, i.e. 0% of entomogamous information in traitbases, the species should be independent on pollinators for their reproduction, to 100, i.e. 100% of entomogamous information in traitbases, the species should be strictly dependent on pollinators for their reproduction. Then, we transformed these percentages to 10 classes: class 1=1 to 10%, class 2= 11 to 20%, class 3= 21 to 30%, class 4=31 to 40%, class 5=41 to 50%, class 6=51 to 60%, class 7=61 to 70%, class 8=71 to 80%, class 9=81 to 90%, class 10=91 to 100%.

We completed the unavailable data for life span (91), PDI (31) and EIV (60 species) for the all the traits (cited above using Telabotanica database (<https://www.tela-botanica.org/>) and e-FLORA-sys (<http://eflorasys.univ-lorraine.fr/>). The Ellenberg index, life span, PDI were finally available for 223 of the 230 spontaneous species sampled representing 97 % of total observations. We have excluded the species that had not available traits from the analyses

(*Arenaria serpyllifolia*, *Asplenium scolopendrium*, *Crepis capillaris*, *Linaria supina*, *Vicia lathyroides* considered as enduring species, *Catapodium rigidum* considered as new species).

Thereafter, we focused most of our analyses on two extreme life span classes: annuals, which are expected to answer rapidly to climate change and temperature increase, when possible, owing to their short life cycle, vs. perennials, which are expected to exhibit more inertia; and on two extreme native status classes: native vs. exotic species.

These traits were selected since they indicate response to represent functional significance to plant species strategies in term of regeneration, adaptation and resource requirements (Kleyer et al., 2008; Westoby et al., 2002). Furthermore, traits were selected in order to reflect the effect of environmental constraints associated with urbanization (environmental changes, degree of disturbance, resource requirement) (Vallet et al., 2010; Williams, Hahs, & Vesk, 2015).

For plant synonymy, we used R package *Taxonstand* version 2.1 (Cayuela et al., 2017) to collect the scientific accepted name of each species. We checked and retrieved the scientific accepted name of some species when it was necessary on the nomenclatural referential TAXREF (v 11.0) (Gargominy, Michel, & Tercerie, 2017) .We have also cleaned our two databases (SDMR and Vallot) by removing trees and shrubs because the study focused on herbaceous vegetation urban interstices. We deliberately chose to exclude also the “cultivated vegetation” from the study, because these species are chosen according to human preferences and their study fits into another research field (see Kendal, Williams, & Williams, 2012; Knapp et al., 2008) and because of their very low abundance in the district. Thus, we restricted our study to spontaneous flora which includes indigenous and naturalized species (Richardson et al., 2000) and removed 14 intentionally cultivated horticultural plants or accidental species which are *Galium verrucosum*, *Malva pusilla*, *Campanula pyramidalis*, *Amaranthus caudatus*, *Brassica napus*,

*Brassica oleracea, Brassica rapa, Cannabis sativa, Carum carvi, Erysimum cheiri, Fagopyrum
esculentum, Lens culinaris, Lepidium sativum, Secale cereale.*

Climate data

In order to determine how much the temperature has increased between 1950 (the year when the climate change has begun (Hoerling, 2001)). We collected daily mean temperature between 1950 and 2017 from the ENSEMBLES dataset (Haylock et al., 2008) using data from the nearest E-OBS station in France on a 0.25-degree grid. Climate data were extracted using the R package climateExtract version 0.2.0 (Schmuki R. NA) and devtools (Wickham & Chang, 2016). We then calculated the annual mean temperature in the center of Paris between 1950 and 2017.

Statistical analyses

In order to answer our question on factors that have driven shifts in the composition of weed communities based on their functional trait, we used the Principal component analysis (PCA) (Poorter, Bongers, & Bongers, 2006). We first examined the correlation (Dormann et al., 2007) that could exist between the following species traits: temperature, light, continentality, atmospheric and soil moisture, soil reaction, soil nitrogen and soil salinity, then between the principal components and the traits. To do so, we used the function fviz_pca() and pca() in the library "FactoMineR" (Lê, Josse, & Husson, 2008) and "factoextra" (Kassambara & Mundt, 2017) to reveal the most important variables that explain the variations in our dataset by a variable correlation plot showing the relationship between all variables. To visualize the quality of representation of the variables on factor map (cos2 of variables) on all the dimensions, we used the corrplot package (Wei et al., 2017).

We determined the coordinates of each species on principal components 1&2 separately and we studied its relationship with all species traits each Ellenberg trait (temperature, light, continentality, soil and humidity reaction, soil nitrogen atmospheric humidity and salinity preference) by using data of presence/absence of the species for all species, annual or pluriennial, and native ones within three different groups the disappeared (Last mention in Paris, hereafter called LMP, in 1954 after the second world war), enduring and new species (First mention in Paris, hereafter called FMP, in the time of the first world war in 1914). The LMP and FMP for each species in Paris were determined using CBNBP database (<http://cbnbp.mnhn.fr/cbnbp/>), the most extensive database for the studied area. We performed an ANOVA to test whether the difference between species coordinates belonging to the three groups on each of the two axes Dim 1 & Dim 2 was statistically significant. We used the Bonferroni-Holm method to adjust the p-values when performing these multiple statistical tests (Armstrong, 2014). Tukey's "honestly significant difference" method was applied using the glht function in the R "multcomp" package (Ruxton & Beauchamp, 2008) to identify which of the three species groups (disappeared, enduring, new species) were significantly different from the others.

RESULTS

The databases description and trait differences

Thanks to the list of species identified by Vallot and SDMR, we were able to determine the list of species that have disappeared after 1954 and the new ones that have appeared after 1914. The total number was respectively 7 and 21. The total number of enduring species (includes also the ones observed by Vallot after 1954 and those observed by SDMR database before 1914) that have survived for 130 years was 187 (Table 1). We determined the biological traits for each species belonging to the three groups cited above.

Table 1: The number of all, annual, perennial, native and non-native species belonging to the three species groups: disappeared, enduring and new species.

Categories Species groups	Total	Annual	Perennial	Native	Non-native
Disappeared species	7	6	1	7	0
Enduring species	187	95	92	181	16
New species	21	14	7	14	7

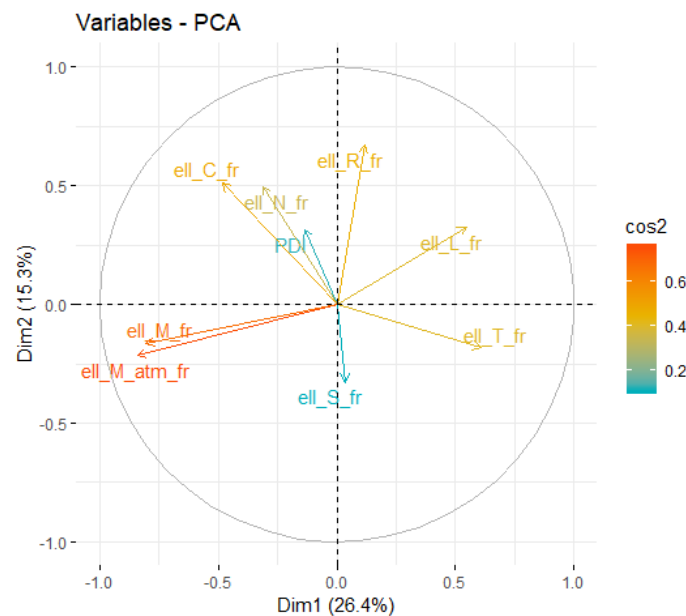
The driving trait for the three species groups

The factor map (Figure 2) below, known as variable correlation plot, shows the relationships and correlation between all traits. No redundancy was found between variables (correlation coefficients < 0.70), except for atmospheric and soil humidity which are strongly and positively correlated (correlation coefficients = 0.75).

Figure 2: Factor map of the principal Component Analysis with respect to 9 quantitative variables. Eigen values of first and second axis were: 2.4 and 1.4 respectively. About 26,4 % and 15.3 % of the variation is explained by this first (horizontal) and second axis (vertical) respectively. Therefore, about 42 % of the total inertia of our dataset is explained by the first two axes of the PCA together. Cos2 of the traits visualize their quality of representation on factor map (cos2 of variables) on each dimension using the corrplot package (Taiyun & Viliam, 2017). In this case, the color gradient is blue for low cos2 values (PDI and EIV for salinity trait), and yellow for mid cos2 values (EIV for temperature, light, continentality, and soil reaction and nitrogen trait), and orange for high cos2 values (soil and atmospheric humidity)

Abbreviations:

ell_M_atm_fr: EIV for atmospheric moisture species preference; ell_M_fr: EIV for edaphic
moisture preference; ell_C_fr: EIV for continentality preference; ell_N_fr: EIV for nitrogen
preference; ell_R_fr: EIV for soil reaction preference; ell_L_fr: EIV for light preference;
ell_T_fr: EIV for temperature preference; ell_S_fr: EIV for salinity preference; PDI: species
pollination dependency to insect.



The traits that are correlated with PC1 (i.e., Dim.1) are respectively the atmospheric and soil
moisture, then the temperature and finally light; and with PC2 (i.e., Dim.2) are the soil
reaction then the nitrogen.

The species coordinates on Dim 1 & 2

We used species coordinates on Dim.1 and Dim.2 (Figure 3) to determine the most important
trait driving the change in plant composition communities between the three groups.

For the first axis (Dim.1), the mean of coordinates for all species (Figure 4), pluriennial, annual
and native species did not show significant differences between the three species groups. In
order to determine which trait is the most important on Dim.1, we studied the effect of each

trait separately on the species belonging to the three species groups. Our results show that new species preferred high temperatures (Figure 5, Table 2), whereas, disappeared species and enduring species are adapted to colder environments. Our analysis, concerning the annual mean temperature increase between 1950-2017, showed an elevation of 0.02°C per year, either 1.34°C from 1950 to 2017, but this increase was not significant (estimate = 0.02, standard error = 0.01, P-value = 0.1).

Figure 3: Biplot describing the distribution of species by group. Additionally, *ellipses* were added for groups. The trait contribution to each axe are presented in a gradient color (green for low contributing traits (salinity and PDI), and orange for mid contributing traits temperature, soil reaction, continentality, light and nitrogen trait), and purple for high contributing trait (soil and atmospheric humidity) on Dim.1 and 2.

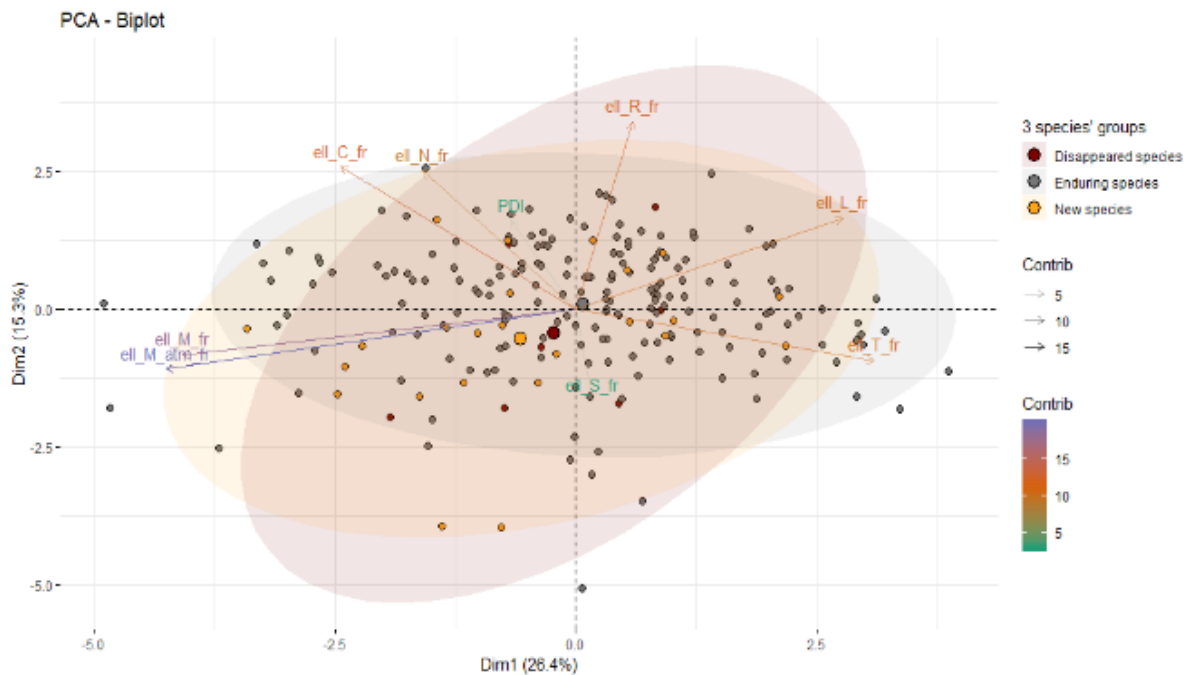


Figure 4: All species belonging to the three groups coordinates on Dim.1

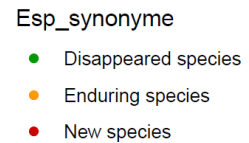
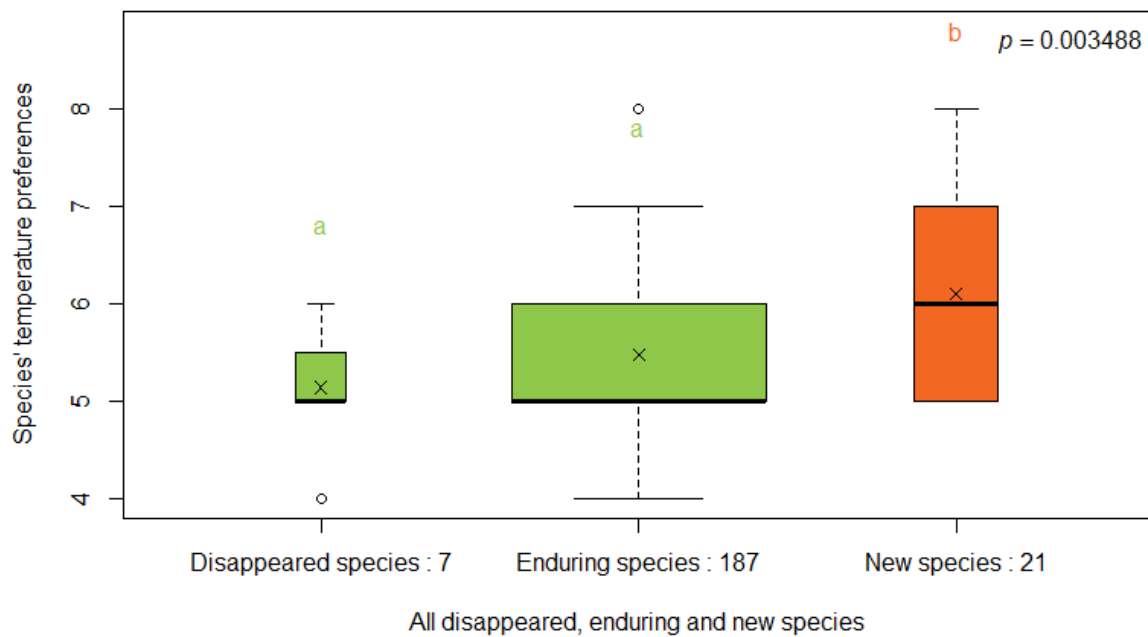


Figure 5: Relationships among the species temperature preference and the three species categories with letters identifying groups that significantly differ from one another according to Tukey's HSD post hoc test.



For the second axis (Dim.2), the mean of coordinates for all species showed significant differences between enduring and new species (Mean= -0.082 and 0.61 for enduring and new species respectively). When we studied each trait that correlate with Dim.2 separately (continentality, soil salinity, nitrogen and reaction species preference and PDI), our results showed that the other traits correlated with Dim.2, did not show significant differences explaining the variation between the three groups.

New species preferring higher temperatures (Figure 6) are *Erigeron bonariensis*, *Oxalis corniculata*, *Duchesnea indica*, *Senecio inaequidens*, *Beta vulgaris*, *Plantago coronopus*, *Digitaria sanguinalis*.

Figure 6: All species temperature preferences.

Figure 6

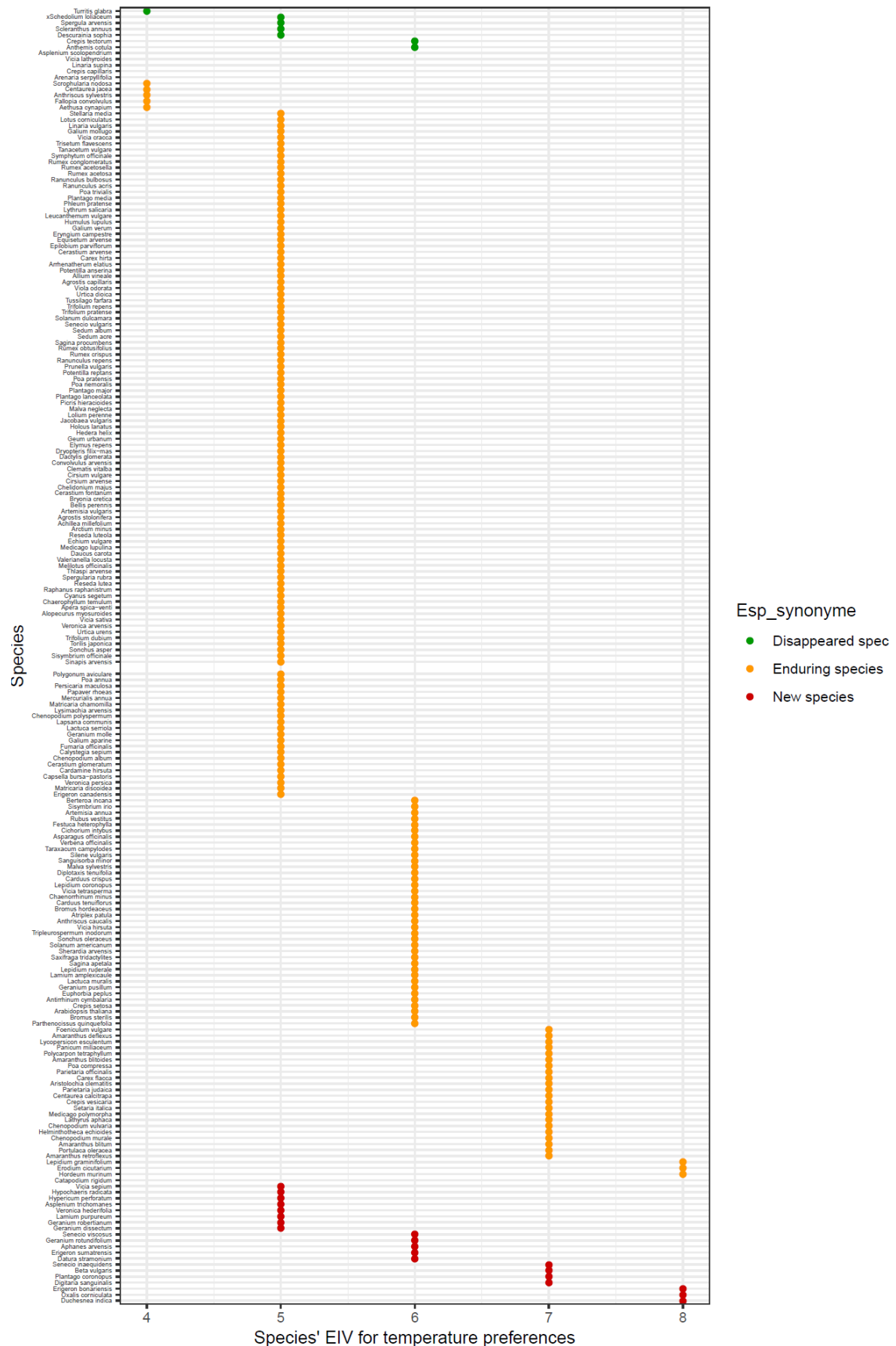


Table 2: The Degree of Freedom (df), Sum Square (Sum Sq), Mean Square (Mean Sq), F-value and P-value for species belonging to the three groups: Disappeared species (DS), enduring species (ES) and new species (NS) for species temperature preferences. This analysis was performed with Anova (F tests) results of the linear model of species trait against the species three groups.

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	P value
Total DS, ES, NS for Temperature preference	2	8.13	4.067	5.817	0.0035**

DISCUSSION

The traits driving the change in plant community composition

The detection of the change in plant communities was possible by citizen science databases monitoring and a large sampling temporal effort. Our work complements long-term, single habitat studies by documenting the drivers of community composition change based on the traits of Ellenberg. We identified the traits significantly discriminating between disappeared, enduring and new species in weed urban species. Our results showed that EIV for temperature was the most powerful predictors for the plant communities change detectable over 130 years which seems to be related to temperature change. The other variables did not significantly contribute to the variation in our dataset.

Our study showed also that the important factor that acts on change in community composition is the temperature. In contrast to Bertrand and collaborators (Bertrand et al., 2011), who observed no response of lowland forest perennial plant communities to climate change on a 44-year period in France (1965–2008), we showed with a dataset encompassing mostly 130 years in Paris that plant communities can be modified by climate change. The general pattern of a

decline of the disappeared cold-adapted species and the appearance of the new warm-adapted species is consistent with longer term studies documenting responses to climate change via species latitudinal and altitudinal range shifts, or local changes in community composition particularly in European and North American temperate forests (De Frenne et al., 2013; Lenoir, et al., 2008; Pearson & Dawson, 2003).

As a response to the climate warming due to the polluting gases released into the atmosphere by anthropogenic activities (industries, automobile exhaust gases, etc.) (Seinfeld & Pandis, 2012), flora and fauna, due to the lack of time to adapt to climate change, could modify their distributions (Hickling, et al., 2006), abundances (Biro, Post, & Booth, 2007), phenologies (Sherry et al., 2007), richness and composition (Wilson, et al., 2007) or their physiology and behaviour to match with new climatic conditions. For birds and butterflies, Devictor and collaborators (2008; 2012) showed recently fast and strong changes in bird and butterfly community composition in response to climate change over two decades (1990-2008). Authors also highlighted an increasing proportion of species within communities that are adapted to warmer temperature. In the same way, populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining (Moller, Rubolini, & Lehikoinen, 2008). Recently, thermophilization, i.e. “dominance of warm-adapted species to warmer conditions resulting from climate warming”, has been documented over 67 years in European and North American temperate forests (De Frenne et al., 2013). However, whether and how different taxonomic groups are able to track climate changes in all habitat types at large spatial scales is still unclear (Devictor et al., 2012).

Contrary to our expectations, soil reaction species trait preference did not show significant effect on the three species groups. Whereas, these results are not in accordance with the study of Godefroid et al. (2007) which highlighted a significant influence of different kinds of anthropogenic substrates such as concrete, pebbles, sand and rubble which could induce a

higher soil pH. In the same way, the study of Bååth, Frostegård, & Fritze, in 1992 showed that anthropogenic pollution raised the soil pH from 4.1 to 6.6. Urban sites are actually occupied mostly by weedy species with Ellenberg indicator values showing broad preferences alkaline soils (> 6.3) and avoidance of very wet conditions (Kalusová, Čeplová, & Lososová, 2017a). In contrast to our results on species nutrient, Hautier et al. (2009) showed that the eutrophication (the general increase in the value of N- Ellenberg score according to due to atmospheric deposition and increased fertilizer and human activities (Smart et al., 2003)), causes loss of plant species diversity. They found that addition of light to the grassland understory prevented the loss of biodiversity caused by eutrophication. There was no detectable role for competition for soil resources in diversity loss. Thus, competition for light is a major mechanism of plant diversity loss after eutrophication and explains the particular threat of eutrophication to plant diversity (Hautier et al., 2009). For annuals, light (open habitats) may be more important than fertility. In addition, Truscott et al., 2005 showed that the distribution of certain species is linked to the more nutrient-rich soils in urban habitats, which are characterized by the deposition of nitrogen particles (particularly NO_x) and are particularly important along roadsides. In the same way, the study of (Kalusová, Čeplová, & Lososová, 2017b). examined the effect of plant species functional traits on their frequency and occurrence in seven urban habitats situated in 32 European cities. They showed that soil nutrient and moisture condition preferences were found to be traits that had generally important influences on frequency of species occurrence. Their results demonstrated that urbanization strongly disfavors species that are typically associated with low resource levels and high moisture conditions. Thus, the most frequently occurring species in the cities tended to be human-dispersed, nutrient-demanding plants that prefer drier to mesic soil conditions.

Fodder plants

Between the seven species that have disappeared after 1950, five are considered as fodder plants *Descurainia sophia* (Best, 1977), *Spergula arvensis* (<https://www2.dijon.inra.fr/>), *Turritis glabra* (<http://eflorasys.univ-lorraine.fr/>), *Crepis tectorum* (<https://gallica.bnf.fr/>), *Anthemis cotula* (<http://www.geco.ecophytopic.fr/>). In urban cities, history has recorded many successive and changes. Today, the anthropogenic changes are seen as a threat, as a negative evolution because they cause a loss of diversity (Antrop, 2005). These disappearing species, very sensitive to human activities, are considered as urban avoiders (Stein et al. 2000). Among these changes, the disappearance of the horses announced at the end of the 19th century, as one of the old means of urban and road transport of the daily life in the following century with the progress of the railway and the automobile. Thus, the species brought at that time with the fodder of the animals or whose seeds were contained in the horse dung could disappear.

Species pollinators dependence

Our results did not show a significant influence of insect pollinated species dependency on the species assemblages. In contrast, the study of Cheptou (2006) showed a strong evidence of reduced pollinator activities at low densities in urban environments. In the same way, the study of Eremeeva & Sushchev (2005) demonstrated that the number of pollinating insect species, particularly bumblebees (Hymenoptera) and butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera), and their abundance are reduced in the urban plots, compared to suburban or rural zones. This study has shown the effect of anthropogenic pressure on pollinating insects which revealed significant negative correlations between the number of bumblebee species in the plot and the level of environmental pollution which influence the species, directly or indirectly dependent on pollinators, community composition.

Exotic species

Our results on the 21 new species, showed that seven were exotic ones: The south American native plant *Erigeron bonariensis* was first observed in Paris in 2002. *Beta vulgaris* has its main diversity in the Mediterranean region (Dijk et al., 1997) and has adapted in Europe where it was first observed Paris in 1950. The herbaceous plant *Oxalis corniculata* is commonly described as being widely naturalized in Europe and its *origin* is North America (<https://www.cabi.org/>). It was first observed in Paris in 1934. Native to the Indian Sub-continent (i.e. Bhutan, India, Nepal and Pakistan), Afghanistan, China, Japan, Korea, Taiwan and south-eastern Asia (i.e. Laos, Thailand, Vietnam, Indonesia and the Philippines) (<https://keyserver.lucidcentral.org/>), *Duchesnea indica* has been first observed in Paris in 1995. Weeds of American origin (Anastasiu & Memedemin, 2012), *Erigeron sumatrensis* was first observed in Paris in 2000. *Datura stramonium* has its main diversity in the North America (Berkov, Zayed, & Doncheva, 2006) and was first observed in 1933. Native to South-Africa, species of the *Senecio inaequidens* complex are presently invasive in Europe, Australia and South-America; it was first observed in Paris in 1999 (Lafuma, et al., 2003). More broadly, early rates of anthropogenic invasion were much slower than what we are now witnessing, but as the vectors of invasion have also increased dramatically over time, this early lag is not unexpected. For instance, exotic plants can exist in relatively low numbers for decades before exploding and can become more aggressive over time on native species. These exotics are well adapted to urban environment and actual climate change and that long periods of seemingly consistent behaviour can be poor predictors of what invaders will do in the future especially in term of changing native community composition (Crooks, 2005). They can also show a differential response to light intensity in relation to its development stage, for example, *P. serotina* is a heliophilous species at the seedling stage and becomes a shade plant at the sapling stage (Godefroid et al., 2005).

CONCLUSION

Our study showed how different plants endured or not in current environmental conditions. Our results demonstrated that new species, that were adapted for growth at urban interstices, were sorted according to environmental filters that selected the best-adapted traits (e.g. high temperature).

Cities are expanding geographically and changing environmentally at a high rate particularly in key biodiversity hotspots (Seto, Guneralp, Hutyra, 2012). A better understanding of the global patterns of urban species composition and its drivers is necessary for sustainable urban planning and conservation.

The lack of species abundance in our data prevents us to better detect the declining species. However, we can predict which species are the most threatened ones: the colder-adapted ones, which are *Aethusa cynapium*, *Fallopia convolvulus*, *Anthriscus sylvestris*, *Centaurea jacea*, *Scrophularia nodosa*.

References

- Anastasiu, P., & Memedemin, D. (2012). *Conyza sumatrensis*: a new alien plant in Romania. *Botanica Serbica*, 36(1), 37–40.
- Antrop, M. (2005). Why landscapes of the past are important for the future. *Landscape and Urban Planning*, 70(1–2), 21–34. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2003.10.002>
- Armstrong, R. A. (2014). When to use the Bonferroni correction. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 34(5), 502–508. <https://doi.org/10.1111/opo.12131>
- Bååth, E., Frostegård, Å., & Fritze, H. (1992). Soil bacterial biomass, activity, phospholipid fatty acid pattern, and pH tolerance in an area polluted with alkaline dust deposition. *Applied and Environmental Microbiology*, 58(12), 4026–4031.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity: Biodiversity and climate change. *Ecology Letters*, 15(4), 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Berkov, S., Zayed, R., & Doncheva, T. (2006). Alkaloid patterns in some varieties of *Datura stramonium*. *Fitoterapia*, 77(3), 179–182. <https://doi.org/10.1016/j.fitote.2006.01.002>
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., ... Gégout, J.-C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, 479, 517.
- Best, K. F. (1977). THE BIOLOGY OF CANADIAN WEEDS.: 22. *Descurainia sophia* (L.) Webb. *Canadian Journal of Plant Science*, 57(2), 499–507.
- Biesmeijer, J. C. (2006). Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313(5785), 351–354. <https://doi.org/10.1126/science.1127863>

- 485 Biro, P. A., Post, J. R., & Booth, D. J. (2007). Mechanisms for climate-induced mortality of
486 fish populations in whole-lake experiments. *Proceedings of the National Academy of*
487 *Sciences*, 104(23), 9715–9719. <https://doi.org/10.1073/pnas.0701638104>
- 488 Blair, R. B. (2001). Birds and Butterflies Along Urban Gradients in Two Ecoregions of the
489 United States: Is Urbanization Creating a Homogeneous Fauna? In J. L. Lockwood &
490 M. L. McKinney (Eds.), *Biotic Homogenization* (pp. 33–56). Boston, MA: Springer US.
491 https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1261-5_3
- 492 Blair, R. B., & Launer, A. E. (1997). Butterfly diversity and human land use: Species
493 assemblages along an urban gradient. *Biological Conservation*, 80(1), 113–125.
494 [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00056-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00056-0)
- 495 Bocci, G. (2015). TR8: an R package for easily retrieving plant species traits. *Methods in*
496 *Ecology and Evolution*, 6(3), 347–350.
- 497 Cadenasso, M. L., Pickett, S. T. A., & Schwarz, K. (2007). Spatial heterogeneity in urban
498 ecosystems: reconceptualizing land cover and a framework for classification. *Frontiers*
499 *in Ecology and the Environment*, 5(2), 80–88. [https://doi.org/10.1890/1540-](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[80:SHIUER]2.0.CO;2)
500 [9295\(2007\)5\[80:SHIUER\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[80:SHIUER]2.0.CO;2)
- 501 Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional
502 diversity and the maintenance of ecological processes and services: Functional diversity
503 in ecology and conservation. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079–1087.
504 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- 505 Cayuela, L., Stein, A., Oksanen, J., & Cayuela, M. L. (2017). Package ‘Taxonstand.’
- 506 Cheptou, P. O. (2006). Pollination processes and the Allee effect in highly fragmented
507 populations: consequences for the mating system in urban environments. *New*
508 *Phytologist*, 172(4), 774–783. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01880.x>

- 509 Crooks, J. A. (2005). Lag times and exotic species: The ecology and management of biological
510 invasions in slow-motion1. *Écoscience*, 12(3), 316–329. [https://doi.org/10.2980/i1195-](https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-316.1)
511 6860-12-3-316.1
- 512 Czech, B., Krausman, P. R., & Devers, P. K. (2000). Economic Associations among Causes of
513 Species Endangerment in the United States. *BioScience*, 50(7), 593.
514 [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0593:EAACOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0593:EAACOS]2.0.CO;2)
- 515 De Frenne, P., Rodriguez-Sanchez, F., Coomes, D. A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend,
516 M., ... Verheyen, K. (2013). Microclimate moderates plant responses to macroclimate
517 warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(46), 18561–18565.
518 <https://doi.org/10.1073/pnas.1311190110>
- 519 Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., & Jiguet, F. (2008). Birds are tracking climate warming,
520 but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*,
521 275(1652), 2743–2748. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0878>
- 522 Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., ... Jiguet,
523 F. (2012). Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale.
524 *Nature Climate Change*, 2(2), 121–124. <https://doi.org/10.1038/nclimate1347>
- 525 Dickinson, J. L., Zuckerberg, B., & Bonter, D. N. (2010). Citizen Science as an Ecological
526 Research Tool: Challenges and Benefits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and*
527 *Systematics*, 41(1), 149–172. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144636>
- 528 Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Hutchison, M. A., Ewers, R. M., & Gemmell, N. J. (2005).
529 Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology & Evolution*,
530 20(9), 470–474. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.006>
- 531 Diekmann, M. (2003). Species indicator values as an important tool in applied plant ecology –
532 a review. *Basic and Applied Ecology*, 4(6), 493–506. [https://doi.org/10.1078/1439-](https://doi.org/10.1078/1439-1791-00185)
533 1791-00185

- 534 Dierschke, H. (1994). Pflanzensozioologie. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer.
- 535 Dijk, H. V., Boudry, P., McCombre, H., & Vernet, P. (1997). Flowering time in wild beet (*Beta*
536 *vulgaris* ssp. *maritima*) along a latitudinal cline. *Acta Oecologica*, 18(1), 47–60.
537 [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(97\)80080-X](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(97)80080-X)
- 538 Dormann, C., McPherson, J., Araújo, M., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., ... Wilson, R.
539 (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species
540 distributional data: a review. *Ecography*, 30(5), 609–628.
541 <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x>
- 542 Ellenberg, H. (1974). Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas= Indicator values of
543 vascular plants in Central Europe.
- 544 Eremeeva, N. I., & Sushchev, D. V. (2005). Structural Changes in the Fauna of Pollinating
545 Insects in Urban Landscapes. *Russian Journal of Ecology*, 36(4), 259–265.
546 <https://doi.org/10.1007/s11184-005-0070-6>
- 547 Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., & Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France:
548 Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation*, 142(1), 238–
549 243. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.09.029>
- 550 Gargominy, O., Michel, F., & Tercerie, S. (2017). Construction du référentiel taxonomique
551 commun TAXREF, socle pour la connaissance et l'échange de données. In Séminaire
552 Interopérabilité des systèmes d'information sur l'eau (INSIDE 2017).
- 553 Godefroid, S. (2001). Temporal analysis of the Brussels flora as indicator for changing
554 environmental quality. *Landscape and urban planning*, 52(4), 203-224.
- 555 Godefroid, S., Phartyal, S. S., Weyembergh, G., & Koedam, N. (2005). Ecological factors
556 controlling the abundance of non-native invasive black cherry (*Prunus serotina*) in
557 deciduous forest understory in Belgium. *Forest ecology and Management*, 210(1-3), 91-
558 105. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.024>

- 559 Godefroid, S., Monbaliu, D., & Koedam, N. (2007). The role of soil and microclimatic variables
560 in the distribution patterns of urban wasteland flora in Brussels, Belgium. *Landscape*
561 *and Urban Planning*, 80(1–2), 45–55.
562 <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2006.06.001>
- 563 Hautier, Y., Niklaus, P. A., & Hector, A. (2009). Competition for Light Causes Plant
564 Biodiversity Loss After Eutrophication. *Science*, 324(5927), 636–638.
565 <https://doi.org/10.1126/science.1169640>
- 566 Haylock, M. R., Hofstra, N., Klein Tank, A. M. G., Klok, E. J., Jones, P. D., & New, M. (2008).
567 A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and
568 precipitation for 1950–2006. *Journal of Geophysical Research*, 113(D20).
569 <https://doi.org/10.1029/2008JD010201>
- 570 Henry, P.-Y., Lengyel, S., Nowicki, P., Julliard, R., Clobert, J., Čelik, T., ... Henle, K. (2008).
571 Integrating ongoing biodiversity monitoring: potential benefits and methods.
572 *Biodiversity and Conservation*, 17(14), 3357–3382. [https://doi.org/10.1007/s10531-](https://doi.org/10.1007/s10531-008-9417-1)
573 [008-9417-1](https://doi.org/10.1007/s10531-008-9417-1)
- 574 Hickling, R., Roy, D. B., Hill, J. K., Fox, R., & Thomas, C. D. (2006). The distributions of a
575 wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*,
576 12(3), 450–455. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01116.x>
- 577 Hoerling, M. P. (2001). Tropical Origins for Recent North Atlantic Climate Change. *Science*,
578 292(5514), 90–92. <https://doi.org/10.1126/science.1058582>
- 579 Hurlbert, A. H., & Liang, Z. (2012). Spatiotemporal Variation in Avian Migration Phenology:
580 Citizen Science Reveals Effects of Climate Change. *PLoS ONE*, 7(2), e31662.
581 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031662>
- 582 Julve, P. H. (1998). *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*.
583 Institut Catholique de Lille, Lille.

- 584 Kalusová, V., Čeplová, N., & Lososová, Z. (2017a). Which traits influence the frequency of
585 plant species occurrence in urban habitat types? *Urban Ecosystems*, 20(1), 65–75.
586 <https://doi.org/10.1007/s11252-016-0588-3>
- 587 Kalusová, V., Čeplová, N., & Lososová, Z. (2017b). Which traits influence the frequency of
588 plant species occurrence in urban habitat types? *Urban Ecosystems*, 20(1), 65–75.
589 <https://doi.org/10.1007/s11252-016-0588-3>
- 590 Kassambara, A., & Mundt, F. (2017). Factoextra: extract and visualize the results of
591 multivariate data analyses. R package version 1.0. 4. 2017.
- 592 Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönisch, G., ... Wright, I. J. (2011).
593 TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9), 2905–2935.
- 594 Kendal, D., Williams, K. J. H., & Williams, N. S. G. (2012). Plant traits link people’s plant
595 preferences to the composition of their gardens. *Landscape and Urban Planning*, 105(1–
596 2), 34–42. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.11.023>
- 597 Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I. C., Bakker, J. P., Thompson, K., Sonnenschein, M., ...
598 Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest
599 European flora. *Journal of Ecology*, 96(6), 1266–1274. [https://doi.org/10.1111/j.1365-
600 2745.2008.01430.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x)
- 601 Knapp, S., Kuehn, I., Wittig, R., Ozinga, W., Poschlod, P., & Klotz, S. (2008). Urbanization
602 causes shifts of species’ trait state frequencies. *Preslia*, 80, 375–388.
- 603 Knevel, I. C., Bekker, R. M., Bakker, J. P., & Kleyer, M. (2003). Life-history traits of the
604 Northwest European flora: The LEDA database. *Journal of Vegetation Science*, 14(4),
605 611–614. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02188.x>
- 606 Kowarik, I. (1995). Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of
607 alien species. *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems*, 15–38.

- 608 Kühn, I., Durka, W., & Klotz, S. (2004). BiolFlor: a new plant-trait database as a tool for plant
609 invasion ecology. *Diversity and Distributions*, 10(5/6), 363–365.
- 610 Lafuma, L., Balkwill, K., Imbert, E., Verlaque, R., & Maurice, S. (2003). Ploidy level and
611 origin of the European invasive weed *Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Plant*
612 *Systematics and Evolution*, 243(1–2), 59–72. [https://doi.org/10.1007/s00606-003-](https://doi.org/10.1007/s00606-003-0075-0)
613 0075-0
- 614 Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: R package for multivariate analysis. *Journal*
615 *of Statistical Software*, 25(1), 1–18.
- 616 Lenoir, J., Gegout, J. C., Marquet, P. A., de Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A Significant
617 Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*,
618 320(5884), 1768–1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
- 619 Lindström, Å., Green, M., Paulson, G., Smith, H. G., & Devictor, V. (2013). Rapid changes in
620 bird community composition at multiple temporal and spatial scales in response to
621 recent climate change. *Ecography*, 36(3), 313–322. [https://doi.org/10.1111/j.1600-](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07799.x)
622 0587.2012.07799.x
- 623 Luken, J. O., & Thieret, J. W. (1997). *Assessment and management of plant invasions*. Springer
624 Science & Business Media.
- 625 Marzluff, J. M. (2001). Worldwide urbanization and its effects on birds. In J. M. Marzluff, R.
626 Bowman, & R. Donnelly (Eds.), *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing*
627 *World* (pp. 19–47). Boston, MA: Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9_2)
628 1531-9_2
- 629 McGill, B., Enquist, B., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology
630 from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178–185.
631 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>

- Moller, A. P., Rubolini, D., & Lehikoinen, E. (2008). Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(42), 16195–16200.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0803825105>
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5), 361–371. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- Poorter, L., Bongers, L., & Bongers, F. (2006). Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, 87(5), 1289-1301.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1289:AOMTST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1289:AOMTST]2.0.CO;2)
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Pounds, J. A., Fogden, M. P. L., & Campbell, J. H. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398, 611.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions*, 6(2), 93-107.
- Ruxton, G. D., & Beauchamp, G. (2008). Time for some a priori thinking about post hoc testing. *Behavioral Ecology*, 19(3), 690–693. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn020>
- Schmuki R. NA. (n.d.). climate Extract: Extract Climate Data From a Local NETCDF File.
- Seinfeld, J. H., & Pandis, S. N. (2012). Atmospheric chemistry and physics: from air pollution to climate change. John Wiley & Sons.

- 657 Seto, K. C., Güneralp, B., & Hutyra, L. R. (2012). Global forecasts of urban expansion to 2030
658 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National*
659 *Academy of Sciences*, 109(40), 16083-16088.
- 660 Sherry, R. A., Zhou, X., Gu, S., Arnone, J. A., Schimel, D. S., Verburg, P. S., ... Luo, Y. (2007).
661 Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the*
662 *National Academy of Sciences*, 104(1), 198–202.
663 <https://doi.org/10.1073/pnas.0605642104>
- 664 Smart, S. M., Robertson, J. C., Shield, E. J., & van de Poll, H. M. (2003). Locating
665 eutrophication effects across British vegetation between 1990 and 1998. *Global Change*
666 *Biology*, 9(12), 1763–1774. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00707.x>
- 667 Truscott, A. M., Palmer, S. C. F., McGowan, G. M., Cape, J. N., & Smart, S. (2005). Vegetation
668 composition of roadside verges in Scotland: the effects of nitrogen deposition,
669 disturbance and management. *Environmental Pollution*, 136(1), 109–118.
670 <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.12.009>
- 671 Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F., & Pavoine, S. (2010). Using biological traits to
672 assess how urbanization filters plant species of small woodlands: Biological traits to
673 assess how urbanization filters plant species. *Applied Vegetation Science*, 13(4), 412–
674 424. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2010.01087.x>
- 675 Vallot, J. (1883). *Essai sur la flore du pavé de Paris limité aux boulevards extérieurs: ou*
676 *catalogue des plantes qui croissent spontanément dans les rues et sur les quais suivi*
677 *d’une florule des ruines du Conseil d’État*. J. Lechevalier.
- 678 van der Heijden, M. G. A., Bardgett, R. D., & van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority:
679 soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems.
680 *Ecology Letters*, 11(3), 296–310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>

- Wei, T., Simko, V., Levy, M., Xie, Y., Jin, Y., & Zemla, J. (2017). Package ‘corrplot.’
Statistician, 56, 316–324.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant Ecological
Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. Annual Review
of Ecology and Systematics, 33(1), 125–159.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>
- Wickham, H., & Chang, W. (2016). Devtools: Tools to make developing r packages easier. R
Package Version, 1(0).
- Williams, N. S. G., Hahs, A. K., & Vesk, P. A. (2015). Urbanisation, plant traits and the
composition of urban floras. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics,
17(1), 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.10.002>
- Wilson, R. J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., & Monserrat, V. J. (2007). An elevational shift in
butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. Global
Change Biology, 13(9), 1873–1887. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01418.x>

B. Synthèse, limites et perspectives

Grâce aux données de Vallot (1883), Sauvage de ma rue (2011-2017), nous avons pu mettre en évidence dans ce troisième article la façon dont l'environnement urbain conditionne la distribution des espèces des interstices urbains sur la base de leurs traits fonctionnels. Cette comparaison entre ces bases de données permet de mieux comprendre comment les communautés végétales évoluent au cours du temps et d'expliquer l'assemblage des espèces en fonction du changement des conditions environnementales et anthropiques caractérisant le milieu urbain (Godefroid, 2001). Il met ainsi en lumière les espèces qui disparaissent des villes, celles qui arrivent à se maintenir, et celles qui sont nouvelles à Paris.

Nous avons notamment pu mettre en lumière que certaines espèces ne sont plus favorisées dans ces nouvelles conditions environnementales et elles s'éteignent au profit d'autres espèces qui sont globalement plus tolérantes à la chaleur qu'en 1883. Le réchauffement climatique semble avoir favorisé l'implantation croissante dans l'Europe de nouvelles espèces d'origine subtropicale ou tropicale. Il est considéré comme étant une menace importante pour la biodiversité et la cause, notamment, de changements de composition des communautés.

La préférence thermique des plantes, c'est-à-dire la gamme de température optimale pour l'installation et la survie d'une espèce, semble augmenter pour les nouvelles plantes apparues à partir de 1914.

Il reste toutefois à approfondir et inclure certains points dans notre étude, notamment certains déterminants environnementaux urbains qui permettent aussi d'expliquer le changement dans la composition des communautés. Les plus importants sont les suivants :

a) les traits étudiés sont légèrement corrélés entre eux : la préférence thermique des espèces est par exemple positivement corrélée à la préférence en termes de lumière et négativement corrélée à celle en humidité atmosphérique et édaphique. Ces deux dernières sont très corrélées positivement entre elles. En présence de toutes ces corrélations, nous ne pouvons pas déterminer

le ou les filtre(s) clé responsable(s) de changement de composition de communautés de plantes.

De ce fait, il est suggéré de faire des études expérimentales, par exemple en jardin commun afin de mieux connaître l'influence des différents facteurs.

b) D'autres traits liés à la persistance de plantes ne sont pas pris en compte. La morphologie des plantes ou les traits liés à leur dispersion devraient être intégrés aux analyses pour voir si l'environnement urbain pourrait tendre à sélectionner certains types d'espèces.

Discussion générale

A. Pieds des arbres, habitat et/ou corridor écologique pour la flore sauvage urbaine ?

Au cours de ce travail de thèse, nous avons attribué une partie de nos résultats au rôle de refuge et d'habitat que pourraient jouer les pieds des arbres d'alignement pour certaines espèces (chapitre 2-article 1), ainsi qu'un rôle de corridor écologique pour les espèces végétales (chapitre 3-article 2). Au total, 260 espèces se sont installées aux pieds des 1474 pieds des arbres de 2009 à 2017 (Omar et al., 2018). Nous avons aussi montré dans le chapitre 3 que le fait de placer des arbres d'alignement dans les rues loin des espaces verts et bordés de hauts bâtiments, favoriseraient aux espèces de courte durée de vie de se disperser plus facilement (par exemple *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Lolium perenne*, *Senecio vulgaris* et *Sisymbrium irio*). C'est cohérent avec les résultats de Wittig et Becker (2010) qui soulignent que ces patchs facilitent les échanges d'organismes et de propagules entre les espaces verts urbains séparés par des distances considérables et permettent la survie de la métapopulation. A plus large échelle, ils participeraient donc à réduire l'effet barrière que pourraient avoir les villes dans les déplacements des espèces.

Les pieds des arbres d'alignement pourraient recevoir aussi les graines provenant de gros réservoirs, tels que le parc de Bercy, les friches ferroviaires de la gare de Lyon et de Bercy et le bois de Vincennes. Ces espaces sont entourés de pieds des arbres riches en espèces et joueraient le rôle de "sources" de graine pour les pieds des arbres qui les entourent (Omar et al., 2018). Ce résultat est conforme à la littérature, qui montre que le type, la composition structurelle, la configuration spatiale et l'emplacement des espaces verts sont en corrélation avec la présence, l'abondance, la richesse et la persistance des espèces végétales (Pauleit & Duhme,

2000; Whitford et al., 2001). Etant donné que les rues abritant le plus grand nombre des espèces, fonctionnant en modèle de pluie de propagule, se situaient principalement dans un rayon de 100 m d'un espace vert, nous avons supposé que les espaces verts pourraient jouer un rôle important dans la colonisation des pieds des arbres des rues environnantes du quartier, en particulier pour les espèces persistantes à court terme. De ce fait, les pieds des arbres pourraient servir de corridor écologique entre ces grands espaces verts du quartier.

B. La distribution et la dynamique des espèces végétales des pieds des arbres d'alignement sous influence urbaine :

Au cours de cette thèse, nous avons montré que la distribution et la dynamique des certaines espèces sauvages des pieds des arbres d'alignement ne sont pas générés par les principes de la théorie neutre, évoquée par (Hubbell, 2001) : les individus ne sont ni identiques, ni d'égaux compétiteurs ainsi que leur nombre au sein d'une communauté n'est pas constant au cours du temps : un individu mort n'est pas forcément remplacé aléatoirement par un individu provenant d'une espèce déjà présente dans la métacommunauté ou par une nouvelle espèce. La probabilité de colonisation d'une espèce dépend de la distance aux patchs adjacents occupés dans le cas du modèle de Levins. Nos résultats mettent aussi en lumière le rôle des filtres urbains environnementaux et anthropiques sur l'assemblage des communautés et aussi l'abondance des espèces en leur sein, ainsi que les caractéristiques biologiques des espèces (comme la longévité des graines dans la banque du sol) et celles du quartier, de la rue et du patch sur la composition des communautés végétales. Or tous ces arguments sont fortement nuancés par la théorie de neutralité aux espèces.

C. La longévité des graines dans la banque du sol, une lacune à combler dans l'étude de la dynamique de métapopulation

Nous avons pu montrer que les espèces qui peuvent former une banque de semences s'accumulent dans les pieds des arbres et se dispersent dans tout le quartier, alors que d'autres

espèces plus éphémères sont plutôt agrégées dans certaines rues et colonisent différentes zones en se déplaçant progressivement d'un pied à l'autre. Ce facteur pourrait être le moteur principal de la distribution et la dynamique des espèces de ces patchs. Ce résultat est cohérent avec les observations décrites dans l'article publié en 2003 par Bossuyt et Hermy, qui ont déterminé le rôle potentiel des banques de graines persistantes dans la restauration des communautés végétales. Les espèces, dont les graines persistent à long terme, sont souvent des espèces rudérales ou compétitives, typiques des sites perturbés. Ils peuvent survivre longtemps dans le sol et coloniser la communauté nouvellement établie par la dispersion des graines ou la germination des graines enfouies dans la banque de semences du sol et pourraient ainsi être dispersés plus largement dans tout le quartier.

Toutefois, les modèles de métapopulation, que nous avons utilisés, sont probablement biaisés par la banque de graines présente dans le sol en faveur d'une surestimation de modèle en île continent. Néanmoins, quand une banque de semences se produit, l'extinction et la colonisation sont toujours difficiles à modéliser (Eriksson 1996; Freckleton & Watkinson, 2002). Ce problème peut être réglé en prenant en compte la banque de graines qui peut être présente dans les pieds des arbres (Pluntz et al., 2018). En effet, des graines en dormance peuvent ne pas germer une année, mais se développer l'année d'après, provoquant un phénomène de « fausse extinction ». Cela peut expliquer la forte proportion de modèles en île- continent observée : les graines dormantes auront tendance à être considérées comme provenant d'un continent car les patchs dont elles sont issues seront considérés comme éteints depuis des années.

Une étude apparue très récemment, en juin 2018, par Pluntz et al., permet de combler cette lacune. Les auteurs de cet article ont utilisé une approche HMM (Hidden Markov Models) (Cappé, 2011) afin de caractériser la longévité des graines dans le sol, la colonisation externe, et la germination en utilisant les données de présence-absence de 38 espèces annuelles des champs de culture en France (la « Biovigilance » Flore database) (Fried 2010), par

l'identification de trois groupes fonctionnels : (1) espèces persistant préférentiellement par colonisation spatiale, (2) espèces persistant préférentiellement par dormance des graines et (3) un mélange de ces deux stratégies. L'approche HMM a permis de développer pour la première fois une nouvelle méthode d'estimation quantitative de la dynamique de métapopulation qui inclut une durée illimitée de dormance des graines (en prenant en compte les paramètres de germination et de survie annuelle des espèces), et la colonisation externe (modèle de pluie de propagules).

De plus, d'autres processus, de type démographiques, génétiques et environnementaux, affectent les petites populations (Dornier & Cheptou, 2012), pouvant augmenter les phénomènes d'extinction. La taille des populations et la connectivité entre les populations pourraient jouer un rôle majeur dans l'extinction, aussi bien au sein de chaque population locale présente dans un pied d'arbre qu'au niveau de la métapopulation installée dans une rue : dans les deux cas, l'augmentation de la surface disponible (surface de chaque pied d'arbre, ou nombre de pieds d'arbre) permet une diminution des extinctions.

Même si le processus d'extinction n'était pas parfaitement pris en compte dans notre étude, nos résultats montrent également de manière convaincante l'effet d'une des pratiques de gestion, le désherbage effectué par la ville de Paris, épargnant les espèces les plus courtes et éliminant régulièrement les espèces les plus grandes.

D. Gérer les pieds des arbres d'alignement d'une façon écologique

De l'ensemble de ces résultats découle l'importance de la prise en compte de la gestion des pieds des arbres, afin de favoriser la distribution et dynamique de la flore spontanée. Cette thèse a montré que certaines caractéristiques urbaines pourraient favoriser une plus grande richesse en espèces végétales.

Il est donc important de se questionner sur la nécessité d'une évolution des pratiques de gestion actuelles et sur les effets que cela pourrait avoir sur la biodiversité urbaine.

Ces pratiques, permettant de favoriser la biodiversité, commencent à être connues par les gestionnaires notamment grâce à la publication de synthèses bibliographiques et de guides d'entretien (Aggeri, 2004). Les principales préconisations qui ressortent dans l'ensemble des études sont la limitation des traitements chimiques et du nombre de fauches, la gestion différenciée, le maintien d'une mosaïque de végétation et l'adaptation de toutes ces techniques à ce qui est acceptable par les citoyens.

Les résultats de notre étude peuvent fournir des informations complémentaires pour les gestionnaires urbains en ce qui concerne les méthodes optimales de structuration des quartiers et des rues et la gestion des surfaces imperméables pour garantir les meilleures pratiques pour la préservation de la biodiversité. L'apport de ces informations permettent de passer d'une approche fonctionnelle, scientifique, vers une approche opérationnelle, appliquée qui peut aboutir à une meilleure compréhension des services écosystémiques. Voici, à partir de nos résultats (articles 1 et 2), ce que nous proposons : (1) Pour promouvoir la biodiversité urbaine, il est recommandé de protéger les pieds des arbres du piétinement ; (2) Aménager des fosses plus grandes pour que la croissance des troncs n'empêche pas complètement le développement des plantes spontanées ; (3) Contrairement aux consignes données aux propriétaires de chiens, il est sûrement préférable de laisser les excréments de chien lorsqu'ils sont déposés sur les espaces végétalisés des pieds des arbres pour améliorer la richesse spécifique ; (4) Planter des arbres d'alignement et créer des espaces verts dans les villes ce qui permettra de préserver les habitats de la flore sauvage et favoriser sa dynamique à travers les corridors écologiques (pieds des arbres d'alignement) entre les réservoirs de biodiversité (les grands espaces verts). En effet, ces grands espaces pourraient envoyer des graines et du pollen vers des sites voisins plus pauvres en espèces. Par ailleurs, une gestion plus douce de ces espaces, en prenant en compte les suggestions ci-dessus, permettrait la préservation de la flore urbaine locale.

Nos résultats sont en adéquation avec ceux d'une étude menée par Pellegrini en 2012 qui a en outre montré qu'une gestion raisonnée des pieds des arbres d'alignement englobe le choix du type de pied d'arbre correspondant : (1) enherbé dans une rue peu fréquentée, (2) cuvette remplie de stabilisé, (3) avec ou sans grille dans une rue commerçante, (4) grille dans les zones touristiques. Ce choix est préconisé en prenant en compte le type de la rue, nombre, essence et âge des arbres, largeur du trottoir, fréquentation automobile et piétonne etc.

E. Les déterminants de changement de composition de communautés des plantes sur 130 ans

En intégrant dans nos travaux des mesures des traits fonctionnels pour les espèces issues d'observation de sciences participatives, nous avons mis en lumière trois listes d'espèces : i) des plantes qui ont disparu (dernière date d'observation à Paris : avant 1954, *Turritis glabra*, *Descurainia sophia*) ; ii) des plantes qui ont réussi à se maintenir sur 130 ans (*Poa annua*, *Veronica persica*) ; iii) Des nouvelles plantes qui sont apparues récemment (la première date d'observation à Paris: après 1914, *Hypochaeris radicata*, *Senecio inaequidens*). Nos résultats confirment l'importance des conditions écologiques particulières liées à l'environnement urbain. En se basant sur les valeurs d'Ellenberg comme indicateur reflétant les conditions écologiques du milieu pour chaque liste (Ellenberg, 1974), nous avons ainsi pu identifier les déterminants de changement de composition de communautés de plantes sur 130 ans. L'environnement urbain pourrait tendre à sélectionner les plantes les plus tolérantes à la chaleur et à l'alcalinité du sol, et favorise l'introduction des espèces exotiques considérée comme une cause majeure du déplacement géographique des espèces, végétales comme animales. Nos résultats sont en adéquation avec la littérature qui montre que les espèces qui persistent en ville sont celles ayant des affinités pour les milieux urbains secs et aux températures plus élevées (Albrecht & Haider, 2013; Didham et al., 2005; Godefroid, Monbaliu, & Koedam, 2007b; Truscott et al., 2005; Vallet et al., 2010; Diaz, Cabido, & Casanoves, 1998). Nous pensons que

d'autres causes interviennent aussi dans ce processus d'assemblage, surtout que l'environnement urbain apparait peut-être davantage propice à l'établissement d'espèces exotiques qu'elles peuvent persister et s'adapter aux nouvelles conditions urbaines qui défavorisent certaines espèces indigènes, qui à leur tour se raréfient, en raison de leur inaptitude à subir des conditions trop chaudes du climat parisien qui se réchauffe à cause des gaz polluants rejetés dans l'atmosphère par les activités anthropiques (les industries, les gaz d'échappement des voitures, etc.). Ces extinctions pourraient être aussi dues à la disparition des conditions favorables à leurs présences. Parmi les facteurs, l'arrivée de certaines espèces exotiques envahissantes, volontairement ou accidentellement introduites, et favorisée par l'amplification des transports et du commerce, constitue un des mécanismes de disparition d'espèces et de déstabilisation des écosystèmes. Notre étude montre que sur les 21 nouvelles espèces, 7 sont des plantes naturalisées (29%), c'est-à-dire des espèces étrangères à la région qui y ont été introduites étaient des espèces naturalisées : *Erigeron bonariensis*, *Oxalis corniculata*, *Erigeron sumatrensis*, *Datura stramonium*, *Senecio inaequidens*, *Duchesnea indica*, *Beta vulgaris*. Par exemple, le séneçon du Cap (*Senecio inaequidens* DC., 1837) est naturalisé en France depuis le début du 20^{ème} siècle, il est arrivé en région parisienne tardivement, et son premier signalement à Paris remonte à 1999, dans les voies de la gare d'Austerlitz (Henry et al., 1999). A Paris il est surtout vu aux abords des gares et des voies ferrées (grandes lignes, lignes régionales, réseau de R.E.R.), mais on peut le trouver ailleurs, par exemple dans des interstices de trottoirs (Penone, Machon, Julliard, & Le Viol, 2012). Une des voies possibles de pénétration de *S. inaequidens* serait les alignements de pieds des arbres (Maurel, 2010). L'espèce tolère en effet une gamme de conditions édaphiques et climatiques assez large (Asmus, 1988) qui lui permet de coloniser avec succès cet habitat. Dans le cadre de notre étude, nous avons aussi montré que la composition de communauté de plantes ne dépendrait pas de la présence/absence des insectes pollinisateurs. Contrairement à nos résultats, l'étude de

Eremeeva & Sushchev (2005) montre que la disparition de quelques espèces d'insectes pollinisateurs a pu entraîner la raréfaction ou la disparition d'espèces végétales avec laquelle elle a un lien direct ou indirect. Enfin, la fin du XIX^e siècle, avec les progrès du chemin de fer et de l'automobile, annonce pourtant déjà la disparition des chevaux (un des anciens moyens de transport urbain et routier) de la vie quotidienne au siècle suivant. Ainsi, les espèces apportées à cette époque avec le fourrage des animaux ou bien dont les graines étaient contenues dans le crottin de cheval ont pu disparaître.

Les résultats des récentes études portant sur les capacités adaptatives des populations confrontées aux environnements urbains offrent des perspectives riches pour les travaux en écologie urbaine. La capacité d'« adaptation » au sens de McDonnell & Hahs (2015) commence à devenir assez documentée (Cheptou et al., 2017; Donihue & Lambert, 2015; Johnson, Thompson, & Saini, 2015) pour les espèces animales et végétales.

Afin d'explorer plus en profondeur les mécanismes potentiels de réponses adaptatives des plantes en lien avec les modifications induites par l'urbanisation, il serait intéressant de pouvoir mener des expérimentations en lien avec le suivi et la mesure des traits des plantes afin d'évaluer les potentiels adaptatifs de communautés vis-à-vis de changement de leur composition sur une large échelle temporelle avec les conditions biotiques et abiotiques (Donihue & Lambert, 2015).

Conclusion générale et perspectives

L'objectif de cette thèse était de bien comprendre le fonctionnement de la biodiversité urbaine, sa distribution et dynamique en ville aux pieds des arbres d'alignement. Il ressort que les pieds des arbres d'alignement pourraient avoir des rôles écologiques intéressants en milieu urbain, ce qui permettrait de les considérer comme faisant partie de la trame verte des villes. Cela leur donne une valeur qui semble désormais importante à prendre en compte lors de la réalisation d'aménagement en faveur de la biodiversité en milieu urbain. Des améliorations sont encore possibles en ce qui concerne la connectivité et les pratiques de gestion. Au cours de cette thèse, nous avons eu des approches corrélatives, il nous semble donc que des approches expérimentales (analyse du sol des pieds des arbres d'alignement par exemple) pourraient apporter des informations supplémentaires pour évaluer l'efficacité des mesures que nous proposons. Des suivis de biodiversité sur le long terme permettraient également d'apporter des informations plus précises aussi bien sur l'efficacité des pratiques de gestion que sur des processus à plus large échelle.

Enfin, l'amélioration de la biodiversité aux pieds des arbres d'alignement ne peut se faire sans une réelle prise en compte de son importance de la part des acteurs en jeu. Dans les décennies à venir, les villes ne cesseront d'accueillir de nouveaux citoyens. Les espaces non construits, habitats potentiels pour la faune et la flore urbaines (tels que les arbres d'alignement), seront de plus en plus convoités pour la construction d'habitations et pour le développement d'activités urbaines. Comment concilier l'augmentation des populations et la biodiversité ? Faut-il densifier les villes et concentrer les autres espèces en dehors de celles-ci ? Comment éviter de déconnecter les citoyens de la nature ? Comment concevoir à la fois des villes denses et « vertes » ? Quelle biodiversité en ville est souhaitée par les citoyens ? Il semble donc nécessaire de poursuivre et d'approfondir la réflexion sur l'importance et la nécessité de la biodiversité en ville et au sein d'espaces du point de vue écologique, certes, mais aussi et surtout du point de vue des citoyens.

Bibliographie générale (articles inclus)

- Aggeri, G. (2004). La nature sauvage et champêtre dans les villes : Origine et construction de la gestion différenciée des espaces verts publics et urbains. Le cas de la ville de Montpellier. ENGREF (AgroParisTech).
- Albrecht, H., & Haider, S. (2013). Species diversity and life history traits in calcareous grasslands vary along an urbanization gradient. *Biodiversity and Conservation*, 22(10), 2243–2267. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0437-0>
- Al-Naib, F. A.-G., & Rice, E. L. (1971). Allelopathic Effects of *Platanus occidentalis*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 98(2), 75. <https://doi.org/10.2307/2483770>
- Anastasiu, P., & Memedemin, D. (2012). *Conyza sumatrensis*: a new alien plant in Romania. *Botanica Serbica*, 36(1), 37–40.
- Antrop, M. (2005). Why landscapes of the past are important for the future. *Landscape and Urban Planning*, 70(1–2), 21–34. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2003.10.002>
- Armstrong, R. A. (2014). When to use the Bonferroni correction. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 34(5), 502–508. <https://doi.org/10.1111/opo.12131>
- Asmus, U. (1988). Das Eindringen von Neophyten in anthropogen geschaffene Standorte und ihre Vergesellschaftung am Beispiel von *Senecio inaequidens* DC. 1. *Flora*, 180(1–2), 133–138.
- Bååth, E., Frostegård, Å., & Fritze, H. (1992). Soil bacterial biomass, activity, phospholipid fatty acid pattern, and pH tolerance in an area polluted with alkaline dust deposition. *Applied and Environmental Microbiology*, 58(12), 4026–4031.
- Baldwin, I. T., & Preston, C. A. (1999). The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores. *Planta*, 208(2), 137–145. <https://doi.org/10.1007/s004250050543>
- Balmford, A., Crane, P., Dobson, A., Green, R. E., & Mace, G. M. (2005). The 2010 challenge: data availability, information needs and extraterrestrial insights. *Philosophical*

- Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 360(1454), 221–228.
- Balmford, A., Green, R. E., & Jenkins, M. (2003). Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(7), 326–330.
- Barton, K. (2009). MuMIn: multi-model inference. R package version 1. 0. 0. [Http://R-Forge.r-Project. Org/Projects/Mumin/](http://R-Forge.r-project.org/projects/mumin/).
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R Package Version, 1(7), 1–23.
- Bayfield, N. G., Urquhart, U. H., & Cooper, S. M. (1981). Susceptibility of Four Species of *Cladonia* to Disturbance by Trampling in the Cairngorm Mountains, Scotland. *The Journal of Applied Ecology*, 18(1), 303. <https://doi.org/10.2307/2402497>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity: Biodiversity and climate change. *Ecology Letters*, 15(4), 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Berkov, S., Zayed, R., & Doncheva, T. (2006). Alkaloid patterns in some varieties of *Datura stramonium*. *Fitoterapia*, 77(3), 179–182. <https://doi.org/10.1016/j.fitote.2006.01.002>
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., ... Gégout, J.-C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, 479, 517.
- Besse, M.-T. (2011). Atelier Parisien d'Urbanisme. *Le Monde Des Cartes*, (208), 11–13.
- Best, K. F. (1977). The biology of Canadian weeds: 22. *Descurainia sophia* (L.) Webb. *Canadian Journal of Plant Science*, 57(2), 499–507.
- Bierwagen, B. G. (2007). Connectivity in urbanizing landscapes: The importance of habitat configuration, urban area size, and dispersal. *Urban Ecosystems*, 10(1), 29–42. <https://doi.org/10.1007/s11252-006-0011-6>

- Biesmeijer, J. C. (2006). Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313(5785), 351–354.
<https://doi.org/10.1126/science.1127863>
- Biro, P. A., Post, J. R., & Booth, D. J. (2007). Mechanisms for climate-induced mortality of fish populations in whole-lake experiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(23), 9715–9719. <https://doi.org/10.1073/pnas.0701638104>
- Blair, R. B. (2001). Birds and Butterflies Along Urban Gradients in Two Ecoregions of the United States: Is Urbanization Creating a Homogeneous Fauna? In J. L. Lockwood & M. L. McKinney (Eds.), *Biotic Homogenization* (pp. 33–56). Boston, MA: Springer US.
https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1261-5_3
- Blair, R. B., & Launer, A. E. (1997). Butterfly diversity and human land use: Species assemblages along an urban gradient. *Biological Conservation*, 80(1), 113–125.
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00056-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00056-0)
- Blanc, N., & Clergeau, P. (2010). 8. La nature en ville.
- Blanchet, É., Penone, C., Maurel, N., Billot, C., Rivallan, R., Risterucci, A.-M., ... Noël, F. (2015). Multivariate analysis of polyploid data reveals the role of railways in the spread of the invasive South African Ragwort (*Senecio inaequidens*). *Conservation Genetics*, 16(3), 523–533. <https://doi.org/10.1007/s10592-014-0676-y>
- Bloor, J., Jay-Robert, P., Le Morvan, A., & Fleurance, G. (2012). Déjections des herbivores domestiques au pâturage : caractéristiques et rôle dans le fonctionnement des prairies. *Productions Animales*, 25(1), 45.
- Bocci, G. (2015). TR8: an R package for easily retrieving plant species traits. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(3), 347–350.

- Bohrer, G., Nathan, R., & Volis, S. (2005). Effects of long-distance dispersal for metapopulation survival and genetic structure at ecological time and spatial scales. *Journal of Ecology*, 93(5), 1029–1040.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01048.x>
- Bolund, P., & Hunhammar, S. (1999). Ecosystem services in urban areas. *Ecological Economics*, 29(2), 293–301. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00013-0](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00013-0)
- Bossuyt, B., & Hermy, M. (2003). The potential of soil seedbanks in the ecological restoration of grassland and heathland communities. *Belgian Journal of Botany*, 23–34.
- Bozonnet, E., Belarbi, R., & Allard, F. (2006). Modelling air flows around buildings in urban environment. Presented at the International workshop on energy performance and environmental quality of buildings, Milos island, Greece.
- Breuste, J., Niemelä, J., & Snep, R. P. H. (2008). Applying landscape ecological principles in urban environments. *Landscape Ecology*, 23(10), 1139–1142.
<https://doi.org/10.1007/s10980-008-9273-0>
- Brown, J. H., & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. *Ecology*, 58(2), 445–449. <https://doi.org/10.2307/1935620>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2003). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science & Business Media.
- Cadenasso, M. L., Pickett, S. T. A., & Schwarz, K. (2007). Spatial heterogeneity in urban ecosystems: reconceptualizing land cover and a framework for classification. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(2), 80–88. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[80:SHIUER\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[80:SHIUER]2.0.CO;2)
- Cadotte, M. W. (2006). Dispersal and species diversity: a meta-analysis. *The American Naturalist*, 167(6), 913–924.

- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services: Functional diversity in ecology and conservation. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Camaret, S., Bourjot, L., & Dobremez, J. F. (2004). Survey of the botanical composition of monitoring plots (1994/95-2000) and elaboration of an intensive quality programme. *Survey of the Botanical Composition of Monitoring Plots (1994/95-2000) and Elaboration of an Intensive Quality Programme*.
- Cappé, O. (2011). Online EM algorithm for hidden Markov models. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 20(3), 728–749.
- Catalán, P., Vázquez-de-Aldana, B. R., de las Heras, P., Fernández-Seral, A., & Pérez-Corona, M. E. (2013). Comparing the allelopathic potential of exotic and native plant species on understory plants: are exotic plants better armed? (p. 65). Presented at the *Anales de Biología*, Servicio de Publicaciones, Universidad de Murcia.
- Cayuela, L., Stein, A., Oksanen, J., & Cayuela, M. L. (2017). Package ‘Taxonstand.’
- Chapin, F. S., Sala, O. E., Burke, I. C., Grime, J. P., Hooper, D. U., Lauenroth, W. K., ... Naeem, S. (1998). Ecosystem consequences of changing biodiversity. *Bioscience*, 48(1), 45–52.
- Chatterjee, S., & Hadi, A. S. (2015). *Regression analysis by example*. John Wiley & Sons.
- Chave, J. (2004). Neutral theory and community ecology: Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7(3), 241–253. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00566.x>
- Chave, J., & Leigh Jr, E. G. (2002). A spatially explicit neutral model of b-diversity in tropical forests.

- Cheptou, P. O. (2006). Pollination processes and the Allee effect in highly fragmented populations: consequences for the mating system in urban environments. *New Phytologist*, 172(4), 774-783. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01880.x>
- Cheptou, P.-O., Carrue, O., Rouifed, S., & Cantarel, A. (2008). Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(10), 3796–3799.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0708446105>
- Cheptou, P.-O., Hargreaves, A. L., Bonte, D., & Jacquemyn, H. (2017). Adaptation to fragmentation: evolutionary dynamics driven by human influences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1712), 20160037.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0037>
- Cingolani, A. M., Cabido, M., Gurvich, D. E., Renison, D., & Díaz, S. (2007). Filtering processes in the assembly of plant communities: are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science*, 18(6), 911–920.
- Clergeau, P. (2008). Préserver la nature dans la ville. In *Annales des Mines-Responsabilité et environnement* (pp. 55–59). ESKA.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. A., & Nichols, J. (2001). Dispersal.
- Contassot, Y. (2008). Plan climat de Paris : la responsabilité d'une ville. *Annales des Mines - Responsabilité et environnement*, N° 49(1), 24. <https://doi.org/10.3917/re.049.0024>
- Corlett, R. T. (1998). Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 73(4), 413–448.
<https://doi.org/10.1017/S0006323198005234>
- Corlett, R. T. (2008). Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biological Reviews*, 73(4), 413–448. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1998.tb00178.x>

- Costanza, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., ... Sutton, P. (1998). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Ecological Economics*, 25(1), 3–15.
- Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics: Meta-analysis of metacommunities. *Ecology Letters*, 8(11), 1175–1182. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x>
- Crooks, J. A. (2005). Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Écoscience*, 12(3), 316–329. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-316.1>
- Czech, B., Krausman, P. R., & Devers, P. K. (2000). Economic Associations among Causes of Species Endangerment in the United States. *BioScience*, 50(7), 593. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0593:EAACOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0593:EAACOS]2.0.CO;2)
- De Frenne, P., Rodriguez-Sanchez, F., Coomes, D. A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend, M., ... Verheyen, K. (2013). Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(46), 18561–18565. <https://doi.org/10.1073/pnas.1311190110>
- Dearborn, D. C., & Kark, S. (2010). Motivations for Conserving Urban Biodiversity. *Conservation Biology*, 24(2), 432–440. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01328.x>
- Dempsey, N., & Burton, M. (2012). Defining place-keeping: The long-term management of public spaces. *Urban Forestry & Urban Greening*, 11(1), 11–20. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2011.09.005>
- DeNardo, J. C., Jarrett, A. R., Manbeck, H. B., Beattie, D. J., & Berghage, R. D. (2005). Stormwater mitigation and surface temperature reduction by green roofs. *Transactions of the ASAE*, 48(4), 1491–1496.

- Deutschewitz, K., Lausch, A., Kühn, I., & Klotz, S. (2003). Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. *Global Ecology and Biogeography*, 12(4), 299–311.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., & Jiguet, F. (2008). Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1652), 2743–2748. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0878>
- Devictor, V., Van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., ... Jiguet, F. (2012). Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change*, 2(2), 121–124. <https://doi.org/10.1038/nclimate1347>
- Díaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9(1), 113–122. <https://doi.org/10.2307/3237229>
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Dickinson, J. L., Shirk, J., Bonter, D., Bonney, R., Crain, R. L., Martin, J., ... Purcell, K. (2012). The current state of citizen science as a tool for ecological research and public engagement. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(6), 291–297. <https://doi.org/10.1890/110236>
- Dickinson, J. L., Zuckerberg, B., & Bonter, D. N. (2010). Citizen Science as an Ecological Research Tool: Challenges and Benefits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41(1), 149–172. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144636>
- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Hutchison, M. A., Ewers, R. M., & Gemmell, N. J. (2005). Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology & Evolution*, 20(9), 470–474. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.006>

- Dijk, H. V., Boudry, P., McCombre, H., & Vernet, P. (1997). Flowering time in wild beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) along a latitudinal cline. *Acta Oecologica*, 18(1), 47–60.
[https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(97\)80080-X](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(97)80080-X)
- Donihue, C. M., & Lambert, M. R. (2015). Adaptive evolution in urban ecosystems. *AMBIO*, 44(3), 194–203. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0547-2>
- Dormann, C., McPherson, J., Araújo, M., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., ... Wilson, R. (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30(5), 609–628.
<https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x>
- Dornier, A., & Cheptou, P.-O. (2012). Determinants of extinction in fragmented plant populations: *Crepis sancta* (asteraceae) in urban environments. *Oecologia*, 169(3), 703–712. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2229-0>
- Dornier, A., Pons, V., & Cheptou, P.-O. (2011). Colonization and extinction dynamics of an annual plant metapopulation in an urban environment. *Oikos*, 120(8), 1240–1246.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18959.x>
- Dostál, P. (2005). Is the population turnover of patchy-distributed annuals determined by dormancy dynamics or dispersal processes? *Ecography*, 28(6), 745–756.
<https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04297.x>
- Duncan, R. P., Clemants, S. E., Corlett, R. T., Hahs, A. K., McCarthy, M. A., McDonnell, M. J., ... Williams, N. S. (2011). Plant traits and extinction in urban areas: a meta-analysis of 11 cities. *Global Ecology and Biogeography*, 20(4), 509–519.
- Ellenberg, H. (1974). *Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas*= Indicator values of vascular plants in Central Europe.
- Ellenberg, H. H. (1988). *Vegetation ecology of central Europe*. Cambridge University Press.

- Ellstrand, N. C., & Elam, D. R. (1993). Population Genetic Consequences of Small Population Size: Implications for Plant Conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 217–242. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001245>
- Engelaar, W. M. H. G., Bruggen, M. W., Hoek, W. P. M., Huyser, M. A. H., & Blom, C. W. P. M. (1993). Root porosities and radial oxygen losses of *Rumex* and *Plantago* species as influenced by soil pore diameter and soil aeration. *New Phytologist*, 125(3), 565–574. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03904.x>
- Eremeeva, N. I., & Sushchev, D. V. (2005). Structural Changes in the Fauna of Pollinating Insects in Urban Landscapes. *Russian Journal of Ecology*, 36(4), 259–265. <https://doi.org/10.1007/s11184-005-0070-6>
- Eriksson, O. (1996). Regional Dynamics of Plants: A Review of Evidence for Remnant, Source-Sink and Metapopulations. *Oikos*, 77(2), 248. <https://doi.org/10.2307/3546063>
- Fahrig, L. (2017). Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612>
- Farmer, A. M. (1993). The effects of dust on vegetation—a review. *Environmental Pollution*, 79(1), 63–75.
- FitzGibbon, S. I., Putland, D. A., & Goldizen, A. W. (2007). The importance of functional connectivity in the conservation of a ground-dwelling mammal in an urban Australian landscape. *Landscape Ecology*, 22(10), 1513–1525. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9139-x>
- Flink, C. A., & Searns, R. M. (1993). *Greenways: a guide to planning, design, and development*. Island Press.

- Forbes, B., Tolvanen, A., Laine, K., & Wielgolaski, F. (2005). Rates and processes of natural regeneration in disturbed habitats. In *Plant ecology, herbivory, and human impact in Nordic mountain birch forests* (pp. 193–202). Springer.
- Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., ... Graves, S. (2017). Package ‘car.’
- Freckleton, R. P., & Watkinson, A. R. (2002). Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations: Large-scale spatial dynamics of plants. *Journal of Ecology*, 90(3), 419–434. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00692.x>
- Fried, G. (2010). Spatial and temporal variation of weed communities of annual crops in France. *Acta Botanica Gallica*, 157(1), 183–192.
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., & Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation*, 142(1), 238–243. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.09.029>
- Fuller, R. A., Irvine, K. N., Devine-Wright, P., Warren, P. H., & Gaston, K. J. (2007). Psychological benefits of greenspace increase with biodiversity. *Biology Letters*, 3(4), 390–394. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0149>
- Galmés, J., Medrano, H., & Flexas, J. (2007). Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *New Phytologist*, 175(1), 81–93. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02087.x>
- Gargominy, O., Tercerie, S., Régnier, C., Ramage, T., Schoelinck, C., Dupont, P., ... Poncet, L. (2014). TAXREF v8. 0, référentiel taxonomique pour la France: Méthodologie, mise en oeuvre et diffusion. *Rapport SPN*, 42, 2014.
- Gargominy, O., Tercerie, S., Régnier, C., Ramage, T., Schoelink, C., Dupont, P., ... Poncet, L. (2016). TAXREF v10. 0, Référentiel taxonomique pour la France: Méthodologie,

- mise en œuvre et diffusion. *Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Rapport SPN*, 101, 144.
- Gargominy, O., Michel, F., & Tercerie, S. (2017). Construction du référentiel taxonomique commun TAXREF v11.0, socle pour la connaissance et l'échange de données. In Séminaire Interopérabilité des systèmes d'information sur l'eau (INSIDE 2017).
- Gaston, K., & Fuller, R. (2008). Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(1), 14–19.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.001>
- Gérin-Lajoie, J. (2002). Emprises autoroutières du sud du Québec: diversité végétale et effet de la fréquence de tonte (Doctoral dissertation, Université du Québec à Trois-Rivières).
- Gerland, P., Raftery, A. E., Ševčíková, H., Li, N., Gu, D., Spoorenberg, T., ... Lalic, N. (2014). World population stabilization unlikely this century. *Science*, 346(6206), 234–237.
- Godefroid, S. (2001). Temporal analysis of the Brussels flora as indicator for changing environmental quality. *Landscape and urban planning*, 52(4), 203-224.
[https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00117-1](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00117-1)
- Godefroid, S., Phartyal, S. S., Weyembergh, G., & Koedam, N. (2005). Ecological factors controlling the abundance of non-native invasive black cherry (*Prunus serotina*) in deciduous forest understory in Belgium. *Forest ecology and Management*, 210(1-3), 91-105. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.024>
- Godefroid, S., & Koedam, N. (2007a). Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecology*, 22(8), 1227–1239.
<https://doi.org/10.1007/s10980-007-9102-x>
- Godefroid, S., Monbaliu, D., & Koedam, N. (2007b). The role of soil and microclimatic variables in the distribution patterns of urban wasteland flora in Brussels, Belgium. *Landscape and Urban Planning*, 80(1–2), 45–55.

<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2006.06.001>

- Gotelli, N. J. (1991). Metapopulation Models: The Rescue Effect, the Propagule Rain, and the Core-Satellite Hypothesis. *The American Naturalist*, 138(3), 768–776.
<https://doi.org/10.1086/285249>
- Grime, J. P. (1988). The CSR model of primary plant strategies—origins, implications and tests. In *Plant evolutionary biology* (pp. 371–393). Springer.
- Grimm, N. B., Faeth, S. H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J., Bai, X., & Briggs, J. M. (2008). Global Change and the Ecology of Cities. *Science*, 319(5864), 756–760.
<https://doi.org/10.1126/science.1150195>
- Hanski, I. (1982). Dynamics of Regional Distribution: The Core and Satellite Species Hypothesis. *Oikos*, 38(2), 210. <https://doi.org/10.2307/3544021>
- Hanski, I. (1994). A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *The Journal of Animal Ecology*, 63(1), 151. <https://doi.org/10.2307/5591>
- Hanski, I., Moilanen, A., & Gyllenberg, M. (1996). Minimum Viable Metapopulation Size. *The American Naturalist*, 147(4), 527–541. <https://doi.org/10.1086/285864>
- Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2000). The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 404(6779), 755–758. <https://doi.org/10.1038/35008063>
- Hanspach, J., Kühn, I., Pyšek, P., Boos, E., & Klotz, S. (2008). Correlates of naturalization and occupancy of introduced ornamentals in Germany. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 10(4), 241–250.
- Harrison, P., & Pearce, F. (2000). *AAAS atlas of population & environment*. Univ of California Press.
- Hautier, Y., Niklaus, P. A., & Hector, A. (2009). Competition for Light Causes Plant Biodiversity Loss After Eutrophication. *Science*, 324(5927), 636–638.
<https://doi.org/10.1126/science.1169640>

- Haylock, M. R., Hofstra, N., Klein Tank, A. M. G., Klok, E. J., Jones, P. D., & New, M. (2008). A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. *Journal of Geophysical Research*, 113(D20). <https://doi.org/10.1029/2008JD010201>
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., ... Good, J. (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286(5442), 1123–1127.
- Henry, J.-P., Maurin, H., Remy, E., Frison, C., & Sukopp, H. (1997). Les inventaires du patrimoine naturel en milieu urbain: Paris. Discussion. *Journal d'agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée*, 39(2), 333–355.
- Henry, P.-Y., Lengyel, S., Nowicki, P., Julliard, R., Clobert, J., Čelik, T., ... Henle, K. (2008). Integrating ongoing biodiversity monitoring: potential benefits and methods. *Biodiversity and Conservation*, 17(14), 3357–3382. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9417-1>
- Hickling, R., Roy, D. B., Hill, J. K., Fox, R., & Thomas, C. D. (2006). The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, 12(3), 450–455. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01116.x>
- Hill, M. O., Roy, D. B., & Thompson, K. (2002). Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology*, 39(5), 708–720.
- Hoerling, M. P. (2001). Tropical Origins for Recent North Atlantic Climate Change. *Science*, 292(5514), 90–92. <https://doi.org/10.1126/science.1058582>
- Holyoak, M., & Loreau, M. (2006). Reconciling empirical ecology with neutral community models. *Ecology*, 87(6), 1370–1377. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1370:REEWNC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1370:REEWNC]2.0.CO;2)

- Hortal, J., Lobo, J. M., & Jiménez-Valverde, A. (2007). Limitations of biodiversity databases: case study on seed-plant diversity in Tenerife, Canary Islands. *Conservation Biology*, 21(3), 853–863.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 201–228.
- <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>
- Hubbell, S. P. (2001). The unified neutral theory of species abundance and diversity. Princeton University Press, Princeton, NJ. Hubbell, SP (2004) *Quarterly Review of Biology*, 79, 96–97.
- Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19(1), 166–172.
- Hubbell, S. P. (2006). Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87(6), 1387–1398.
- Hurka, H., & Haase, R. (1982). Seed Ecology of *Capsella bursa-pastoris* (Cruciferae): Dispersal Mechanism and the Soil Seed Bank. *Flora*, 172(1), 35–46.
- [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)31309-9](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)31309-9)
- Hurlbert, A. H., & Liang, Z. (2012). Spatiotemporal Variation in Avian Migration Phenology: Citizen Science Reveals Effects of Climate Change. *PLoS ONE*, 7(2), e31662.
- <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031662>
- Husband, B. C., & Barrett, S. C. H. (1996). A Metapopulation Perspective in Plant Population Biology. *The Journal of Ecology*, 84(3), 461. <https://doi.org/10.2307/2261207>
- Ignatieva, M., Meurk, C. D., & Newell, C. (2000). Urban biotopes: the typical and unique habitats of city environments and their natural analogues (pp. 46–53). Presented at the Urban biodiversity and ecology as a basis for holistic planning and design: proceedings of a workshop held at Lincoln University.

- INSEE. (2017). Comparateur de territoire - Commune de Paris 12e Arrondissement (75112). Retrieved from Retrieved from www.insee.fr/fr/statistiques/1405599?geo=COM-75112 (75112). (Accessed 12.10.17)
- Jim, C. (2004). Green-space preservation and allocation for sustainable greening of compact cities. *Cities*, 21(4), 311–320. <https://doi.org/10.1016/j.cities.2004.04.004>
- Johnson, M. T. J., Thompson, K. A., & Saini, H. S. (2015). Plant evolution in the urban jungle. *American Journal of Botany*, 102(12), 1951–1953. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500386>
- Joseph, I., & Grafmeyer, Y. (2004). L'école de Chicago. Naissance de l'écologie urbaine. Champs Flammarion.
- Julve, P. (1998). Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Institut Catholique de Lille. Retrieved from <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>
- Kalamees, R., & Zobel, M. (2002). The role of the seed bank in gap regeneration in a calcareous grassland community. *Ecology*, 83(4), 1017–1025. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1017:TROTSB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1017:TROTSB]2.0.CO;2)
- Kalisz, S., Horth, L., & Mcpeek, M. A. (1997). Fragmentation and the Role of Seed Banks in Promoting Persistence in Isolated Populations of *Collinsia verna*. In M. W. Schwartz (Ed.), *Conservation in Highly Fragmented Landscapes* (pp. 286–312). Boston, MA: Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0656-7_13
- Kalusová, V., Čeplová, N., & Lososová, Z. (2017). Which traits influence the frequency of plant species occurrence in urban habitat types? *Urban Ecosystems*, 20(1), 65–75. <https://doi.org/10.1007/s11252-016-0588-3>
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2017). Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0. 4. 2017.

- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönisch, G., ... Wright, I. J. (2011). TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9), 2905–2935.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157–164.
- Kendal, D., Williams, K. J. H., & Williams, N. S. G. (2012). Plant traits link people's plant preferences to the composition of their gardens. *Landscape and Urban Planning*, 105(1–2), 34–42. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.11.023>
- Kendall, M. G. (1938). A New Measure of Rank Correlation. *Biometrika*, 30(1/2), 81. <https://doi.org/10.2307/2332226>
- Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I. C., Bakker, J. P., Thompson, K., Sonnenschein, M., ... Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96(6), 1266–1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
- Knapp, S., Kuehn, I., Wittig, R., Ozinga, W., Poschlod, P., & Klotz, S. (2008). Urbanization causes shifts of species' trait state frequencies. *Preslia*, 80, 375–388.
- Knapp, S., Kühn, I., Stolle, J., & Klotz, S. (2010). Changes in the functional composition of a Central European urban flora over three centuries. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(3), 235–244.
- Knevel, I. C., Bekker, R. M., Bakker, J. P., & Kleyer, M. (2003). Life-history traits of the Northwest European flora: The LEDA database. *Journal of Vegetation Science*, 14(4), 611–614. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02188.x>
- Kong, F., Yin, H., Nakagoshi, N., & Zong, Y. (2010). Urban green space network development for biodiversity conservation: Identification based on graph theory and gravity modeling. *Landscape and Urban Planning*, 95(1–2), 16–27.

<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2009.11.001>

- Kot, M., Lewis, M. A., & van den Driessche, P. (1996). Dispersal Data and the Spread of Invading Organisms. *Ecology*, 77(7), 2027–2042. <https://doi.org/10.2307/2265698>
- Kowarik, I. (1995). Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems*, 15–38.
- Kowarik, I. (2011). Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environmental Pollution*, 159(8–9), 1974–1983.
- Kraft, N. J. B., Godoy, O., & Levine, J. M. (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(3), 797–802. <https://doi.org/10.1073/pnas.1413650112>
- Kühn, I., Brandl, R., & Klotz, S. (2004). The flora of German cities is naturally species rich. *Evolutionary Ecology Research*, 6(5), 749–764.
- Kühn, I., Durka, W., & Klotz, S. (2004). BiolFlor: a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions*, 10(5/6), 363–365.
- Kutiel, P., & Zhevelev, Y. (2001). Recreational use impact on soil and vegetation at picnic sites in Aleppo pine forests on Mount Carmel, Israel. *Israel Journal of Plant Sciences*, 49(1), 49–56. <https://doi.org/10.1560/G2L1-8U80-5XNQ-G38C>
- Lafuma, L., Balkwill, K., Imbert, E., Verlaque, R., & Maurice, S. (2003). Ploidy level and origin of the European invasive weed *Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution*, 243(1–2), 59–72. <https://doi.org/10.1007/s00606-003-0075-0>
- Landsberg, H. E. (1981). *The urban climate* (Vol. 28). Academic press.
- Larrère, C., & Larrère, R. (1997). *La crise environnementale : Paris (France)*, 13-15 janvier 1994 (Vol. 80). Editions Quae.

- Lavorel, S., & Garnier, É. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545–556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T. D. A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(12), 474–478.
- Lawson, E. R. (1967). Throughfall and stemflow in a pine-hardwood stand in the Ouachita Mountains of Arkansas. *Water Resources Research*, 3(3), 731–735. <https://doi.org/10.1029/WR003i003p00731>
- Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1–18.
- Lebrun, J.-P. (1966). Les Pteridophytes dans la region parisienne.
- Leibold, M. A., & McPeck, M. A. (2006). Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 87(6), 1399–1410. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1399:COTNAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1399:COTNAN]2.0.CO;2)
- Lenoir, J., Gegout, J. C., Marquet, P. A., de Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*, 320(5884), 1768–1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
- Levins, R. (1969). Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15(3), 237–240. <https://doi.org/10.1093/besa/15.3.237>
- Lewis, R. (1989). Wetlands restoration/creation/enhancement terminology: suggestions for standardization. *Wetland Creation and Restoration: The Status of the Science*, 2, 3–89.
- Liddle, M. (1996). *Recreation and the environemnt*. London: Chapman and Hall.

- Lindström, Å., Green, M., Paulson, G., Smith, H. G., & Devictor, V. (2013). Rapid changes in bird community composition at multiple temporal and spatial scales in response to recent climate change. *Ecography*, 36(3), 313–322. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07799.x>
- Lizet, B. (1997). Au jardin d'Athis—Portrait de Paul Jovet. *Journal d'agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquée*, 39(39), 131–155.
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., & Callaway, R. M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107(2), 433–438. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Lososova, Z., Chytrý, M., Kuhn, I., Hajek, O., Horakova, V., Pysek, P., & Tichý, L. (2006). Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(2), 69–81. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2006.07.001>
- Lovett, G. M., Weathers, K. C., & Arthur, M. A. (2002). Control of Nitrogen Loss from Forested Watersheds by Soil Carbon: Nitrogen Ratio and Tree Species Composition. *Ecosystems*, 5(7), 0712–0718.
- Luken, J. O., & Thieret, J. W. (1997). *Assessment and management of plant invasions*. Springer Science & Business Media.
- Lundholm, J. T., & Marlin, A. (2006). Habitat origins and microhabitat preferences of urban plant species. *Urban Ecosystems*, 9(3), 139–159. <https://doi.org/10.1007/s11252-006-8587-4>
- Mace, G. M., Norris, K., & Fitter, A. H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(1), 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.006>

- Mackin-Rogalska, R., Pinowski, J., Solon, J., & Wojcik, Z. (1988). Changes in vegetation, avifauna, and small mammals in a suburban habitat. *Polish Ecological Studies*, 14, 293–330.
- Manel, S., Williams, H. C., & Ormerod, S. J. (2002). Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence: Presence-absence modelling. *Journal of Applied Ecology*, 38(5), 921–931. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00647.x>
- Marzluff, J. M. (2001). Worldwide urbanization and its effects on birds. In J. M. Marzluff, R. Bowman, & R. Donnelly (Eds.), *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World* (pp. 19–47). Boston, MA: Springer US.
- https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1531-9_2
- Maurel, N. (2010). De l'introduction à l'invasion : les plantes exotiques en milieu urbain.
- McDonnell, M. J., & Hahs, A. K. (2015). Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 261–280.
- McGarigal, K., & Cushman, S. A. (2002). Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications*, 12(2), 335–345.
- [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[0335:CEOEAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0335:CEOEAT]2.0.CO;2)
- McGill, B., Enquist, B., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178–185.
- <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127(3), 247–260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>
- Meena, N. K., Singh, B., Kant, K., Meena, R. D., & Solanki, R. K. (2015). Role of insect pollinators in pollination of seed spices-A review. *International Journal of Seed Spices*, 5, 1–17.

- Miller, J. R., & Hobbs, R. J. (2002). Conservation where people live and work. *Conservation Biology*, 16(2), 330–337.
- Mindell, D. P. (2009). Humans need biodiversity. *American Association for the Advancement of Science*.
- Moilanen, A. (1999). Patch occupancy models of metapopulation dynamics: Efficient parameter estimation using implicit statistical inference. *Ecology*, 80(3), 1031–1043.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1031:POMOMD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1031:POMOMD]2.0.CO;2)
- Moilanen, A. (2000). The equilibrium assumption in estimating the parameters of metapopulation models. *Journal of Animal Ecology*, 69(1), 143–153.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00381.x>
- Moilanen, A. (2002). Implications of empirical data quality to metapopulation model parameter estimation and application. *Oikos*, 96(3), 516–530. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960313.x>
- Moilanen, A. (2004). SPOMSIM: software for stochastic patch occupancy models of metapopulation dynamics. *Ecological Modelling*, 179(4), 533–550.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.04.019>
- Moilanen, A., & Nieminen, M. (2002). Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology*, 83(4), 1131–1145.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1131:SCMISE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1131:SCMISE]2.0.CO;2)
- Molisch, H. (1937). einfluss einer pflanze auf die andere, allelopathie.
- Moller, A. P., Rubolini, D., & Lehikoinen, E. (2008). Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(42), 16195–16200.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0803825105>

- Monti, P. W., & Mackintosh, E. E. (1979). Effect of Camping on Surface Soil Properties in the Boreal Forest Region of Northwestern Ontario, Canada¹. *Soil Science Society of America Journal*, 43(5), 1024.
<https://doi.org/10.2136/sssaj1979.03615995004300050042x>
- Morisita, M. (1959). Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University. Ser. E. Biol*, 3, 65–80.
- Muratet, A., Machon, N., Jiguet, F., Moret, J., & Porcher, E. (2007). The Role of Urban Structures in the Distribution of Wasteland Flora in the Greater Paris Area, France. *Ecosystems*, 10(4), 661–671. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9047-6>
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133–142. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>
- Nasir, H., Iqbal, Z., Hiradate, S., & Fujii, Y. (2005). Allelopathic Potential of *Robinia pseudo-acacia* L. *Journal of Chemical Ecology*, 31(9), 2179–2192.
<https://doi.org/10.1007/s10886-005-6084-5>
- Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11), 638–647. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.003>
- Newmark, W. D. (1996). Insularization of Tanzanian Parks and the Local Extinction of Large Mammals. *Conservation Biology*, 10(6), 1549–1556. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10061549.x>
- Niemelä, J. (1999). Ecology and urban planning. *Biodiversity & Conservation*, 8(1), 119–131.

- Nowak, D. J., Crane, D. E., & Stevens, J. C. (2006). Air pollution removal by urban trees and shrubs in the United States. *Urban Forestry & Urban Greening*, 4(3–4), 115–123.
<https://doi.org/10.1016/j.ufug.2006.01.007>
- Okubo, A. (1980). *Diffusion and ecological problems: Mathematical models*. Berlin:Springer.
- Omar, M., Al Sayed, N., Barré, K., Halwani, J., & Machon, N. (2018). Drivers of the distribution of spontaneous plant communities and species within urban tree bases. *Urban Forestry & Urban Greening*, 35, 174–191.
<https://doi.org/10.1016/j.ufug.2018.08.018>
- Ovaskainen, O., & Hanski, I. (2002). Transient Dynamics in Metapopulation Response to Perturbation. *Theoretical Population Biology*, 61(3), 285–295.
<https://doi.org/10.1006/tpbi.2002.1586>
- Ovaskainen, O., & Hanski, I. (2004). Metapopulation Dynamics in Highly Fragmented Landscapes. In *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations* (pp. 73–103). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012323448-3/50006-4>
- Pakarinen, P. (1994). Impacts of drainage on Finnish peatlands and their vegetation. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 20, 173–183.
- Palma, E., Catford, J. A., Corlett, R. T., Duncan, R. P., Hahs, A. K., McCarthy, M. A., ... Veski, P. A. (2017). Functional trait changes in the floras of 11 cities across the globe in response to urbanization. *Ecography*, 40(7), 875–886.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Pauleit, S., & Duhme, F. (2000). Assessing the environmental performance of land cover types for urban planning. *Landscape and Urban Planning*, 52(1), 1–20.
[https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00109-2](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00109-2)

- Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5), 361–371. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- Pellegrini, P. (2012). Pieds d'arbre, trottoirs et piétons: vers une combinaison durable? *Développement Durable et Territoires. Économie, Géographie, Politique, Droit, Sociologie*, 3(2).
- Pellegrini, P., & Baudry, S. (2014). Streets as new places to bring together both humans and plants: examples from Paris and Montpellier (France). *Social & Cultural Geography*, 15(8), 871–900. <https://doi.org/10.1080/14649365.2014.974067>
- Pellissier, V., Muratet, A., Verfaillie, F., & Machon, N. (2012). Pollination success of *Lotus corniculatus* (L.) in an urban context. *Acta Oecologica*, 39, 94–100. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.01.008>
- Penone, C., Machon, N., Julliard, R., & Le Viol, I. (2012). Do railway edges provide functional connectivity for plant communities in an urban context? *Biological Conservation*, 148(1), 126–133. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.041>
- Pereira, H., & Davidcooper, H. (2006). Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(3), 123–129. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.10.015>
- Perring, F. (1970). The flora of a changing Britain. *The Flora of a Changing Britain*.
- Perry, J. N., & Gonzalez-Andujar, J. L. (1993). Dispersal in a Metapopulation Neighbourhood Model of an Annual Plant with a Seedbank. *The Journal of Ecology*, 81(3), 453. <https://doi.org/10.2307/2261524>
- Pickett, S. T. A., Cadenasso, M. L., Grove, J. M., Nilon, C. H., Pouyat, R. V., Zipperer, W. C., & Costanza, R. (2001). Urban Ecological Systems: Linking Terrestrial Ecological,

- Physical, and Socioeconomic Components of Metropolitan Areas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), 127–157.
- <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114012>
- Pickett, S. T., Cadenasso, M. L., Grove, J. M., Boone, C. G., Groffman, P. M., Irwin, E., ... Nilon, C. H. (2011). Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental Management*, 92(3), 331–362.
- Piessens, K., Honnay, O., & Hermy, M. (2005). The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species. *Biological Conservation*, 122(1), 61–69.
- <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.05.023>
- Pluntz, M., Coz, S. L., Peyrard, N., Pradel, R., Choquet, R., & Cheptou, P.-O. (2018). A general method for estimating seed dormancy and colonisation in annual plants from the observation of existing flora. *Ecology Letters*, 21(9), 1311–1318.
- <https://doi.org/10.1111/ele.13097>
- Politi Bertoncini, A., Machon, N., Pavoine, S., & Muratet, A. (2012). Local gardening practices shape urban lawn floristic communities. *Landscape and Urban Planning*, 105(1–2), 53–61. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.11.017>
- Poorter, L., Bongers, L., & Bongers, F. (2006). Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, 87(5), 1289–1301.
- [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1289:AOMTST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1289:AOMTST]2.0.CO;2)
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Pounds, J. A., Fogden, M. P. L., & Campbell, J. H. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398, 611.

- Preston, C. D., Pearman, D. A., & Dines, T. D. (2002). New atlas of the British and Irish flora: an atlas of the vascular plants of Britain, Ireland, the Isle of Man and the Islands. Oxford University Press, Oxford.
- Prevett, P. T. (1991). Movement paths of koalas in the urban-rural fringes of Ballarat, Victoria: implications for management. In *Nature Conservation 2: The Role of Corridors, Conference/Workshop*, 1989, Busselton, Western Australia.
- Purvis, A., & Hector, A. (2000). Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405, 212.
- Pysek, P., Kopecky, M., Jarosik, V., & Kotkova, P. (1998). The role of human density and climate in the spread of *Heracleum mantegazzianum* in the Central European landscape. *Diversity and Distributions*, 9–16.
- Ramvalho, C. E., & Hobbs, R. J. (2012). Time for a change: dynamic urban ecology. *Trends in ecology & evolution*, 27(3), 179-188.
- Rebele, F. (1994). Urban Ecology and Special Features of Urban Ecosystems. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 4(6), 173–187. <https://doi.org/10.2307/2997649>
- Rice, E. L. (1979). Allelopathy—an update. *The Botanical Review*, 45(1), 15–109.
- Rice, E. L. (2012). *Allelopathy*. Academic press.
- Rich, T. C. G., & Woodruff, E. R. (1992). Recording bias in botanical surveys. *Watsonia*, 19(2), 73–95.
- Rich, T. C. G., & Woodruff, E. R. (1996). Changes in the vascular plant floras of England and Scotland between 1930–1960 and 1987–1988: the BSBI monitoring scheme. *Biological Conservation*, 75(3), 217–229.
- Rich, T. (1998). Squaring the circles-bias in distribution maps. *British Wildlife*, 9, 213-219.
- Rich, T. C. (2006). Floristic changes in vascular plants in the British Isles: geographical and temporal variation in botanical activity 1836–1988. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 152(3), 303-330.

- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions*, 6(2), 93-107.
- Ruxton, G. D., & Beauchamp, G. (2008). Time for some a priori thinking about post hoc testing. *Behavioral Ecology*, 19(3), 690–693. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn020>
- Schmidt, J. P., Moore, R., & Alber, M. (2014). Integrating ecosystem services and local government finances into land use planning: A case study from coastal Georgia. *Landscape and Urban Planning*, 122, 56–67.
<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.11.008>
- Schmidt, K. J., Poppendieck, H.-H., & Jensen, K. (2014). Effects of urban structure on plant species richness in a large European city. *Urban Ecosystems*, 17(2), 427–444.
<https://doi.org/10.1007/s11252-013-0319-y>
- Schmuki R. NA. (n.d.). climate Extract: Extract Climate Data From a Local NETCDF File.
- Schwoertzig, E., Poulin, N., Hardion, L., & Trémolières, M. (2016). Plant ecological traits highlight the effects of landscape on riparian plant communities along an urban–rural gradient. *Ecological Indicators*, 61, 568–576.
- Seinfeld, J. H., & Pandis, S. N. (2012). Atmospheric chemistry and physics: from air pollution to climate change. John Wiley & Sons.
- Serret, H., Raymond, R., Foltête, J.-C., Clergeau, P., Simon, L., & Machon, N. (2014). Potential contributions of green spaces at business sites to the ecological network in an urban agglomeration: The case of the Ile-de-France region, France. *Landscape and Urban Planning*, 131, 27–35. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.07.003>
- Seto, K. C., Güneralp, B., & Hutyrá, L. R. (2012). Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(40), 16083-16088.

- Shaw, M. W. (1995). Simulation of population expansion and spatial pattern when individual dispersal distributions do not decline exponentially with distance. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 259(1356), 243–248.
<https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0036>
- Sherry, R. A., Zhou, X., Gu, S., Arnone, J. A., Schimel, D. S., Verburg, P. S., ... Luo, Y. (2007). Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(1), 198–202.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0605642104>
- Shwartz, A., Muratet, A., Simon, L., & Julliard, R. (2013). Local and management variables outweigh landscape effects in enhancing the diversity of different taxa in a big metropolis. *Biological Conservation*, 157, 285–292.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.09.009>
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of Diversity. *Nature*, 163(4148), 688–688.
<https://doi.org/10.1038/163688a0>
- Smart, S. M., Robertson, J. C., Shield, E. J., & van de Poll, H. M. (2003). Locating eutrophication effects across British vegetation between 1990 and 1998. *Global Change Biology*, 9(12), 1763–1774. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00707.x>
- Stenhouse, R. N. (2004). Fragmentation and internal disturbance of native vegetation reserves in the Perth metropolitan area, Western Australia. *Landscape and Urban Planning*, 68(4), 389–401.
- Stork, N. E., Samways, M. J., & Eeley, H. A. C. (1996). Inventorying and monitoring biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(1), 39–40.
[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81070-6](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81070-6)

- Sudnik-Wójcikowska, B. (1988). Flora Synanthropization and Anthropopressure Zones in a Large Urban Agglomeration (Exemplified by Warsaw). *Flora*, 180(3–4), 259–265.
[https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30320-1](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30320-1)
- Sukopp, H. (1998). Urban ecology—scientific and practical aspects. In *Urban ecology* (pp. 3–16). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Sukopp, H. (2002). On the Early History of Urban Ecology in Europe: Počátky Výzkumu Ekologie Evropských Měst.
- Sukopp, H. (2004). Human-caused impact on preserved vegetation. *Landscape and Urban Planning*, 68(4), 347–355. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(03\)00152-X](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(03)00152-X)
- Sukopp, H., Blume, H.-P., & Kunick, W. (1979). The soil, flora, and vegetation of Berlin's waste lands. *Nature in Cities: The Natural Environment in the Design and Development of Urban Green Space*, 115–132.
- Sukopp, H., & Werner, P. (1982). *Nature in cities: a report and review of studies and experiments concerning ecology, wildlife, and nature conservation in urban and suburban areas*. Council of Europe.
- Team, R. C. (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. p.
- Thompson, K., Bakker, J. P., & Bekker, R. M. (1997). *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity* (Vol. 1). Cambridge university press.
- Thomsen, S. R., Berglund, S., & Worlund, I. (1991). Assessing the validity of the logit method for ecological inference. *European Journal of Political Research*, 19(4), 441–477.
<https://doi.org/10.1111/j.1475-6765.1991.tb01197.x>
- Tilman, D. (2004). Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(30), 10854–10861.

<https://doi.org/10.1073/pnas.0403458101>

- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300–1302.
- Tison, J.-M., & de Foucault, B. (2014). *Flora gallica: flore de France*. Biotope Mèze.
- 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(1), 109–118. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.12.009>
- Tzoulas, K., Korpela, K., Venn, S., Yli-Pelkonen, V., Kaźmierczak, A., Niemela, J., & James, P. (2007). Promoting ecosystem and human health in urban areas using Green Infrastructure: A literature review. *Landscape and Urban Planning*, 81(3), 167–178.
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F., & Pavoine, S. (2010). Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands: Biological traits to assess how urbanization filters plant species. *Applied Vegetation Science*, 13(4), 412–424. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2010.01087.x>
- Vallot, J. (1883). *Essai sur la flore du pavé de Paris limité aux boulevards extérieurs : ou catalogue des plantes qui croissent spontanément dans les rues et sur les quais suivi d'une florule des ruines du Conseil d'État*. J. Lechevalier.
- Van der Heijden, M. G. A., Bardgett, R. D., & Van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(3), 296–310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>
- Vaquero, M. (2005). Soil physical properties and banana root growth. (pp. 125–131). Presented at the Banana root system: towards a better understanding for its productive management. Proceedings of an International Symposium held in San José, Costa Rica

- on 3-5 November 2003, International Network for the Improvement of Banana and Plantain (INIBAP).
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). Random and Mixed Effects. In W. N. Venables & B. D. Ripley, *Modern Applied Statistics with S* (pp. 271–300). New York, NY: Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2_10
- Vergnes, A., Viol, I. L., & Clergeau, P. (2012). Green corridors in urban landscapes affect the arthropod communities of domestic gardens. *Biological Conservation*, 145(1), 171–178. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.002>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892.
- Viot, R. (1950). L'évolution des marais dans la région Parisienne. *Feuille des naturalistes*, Bull. N.P ,5, 81-86.
- Von Der Lippe, M., & Kowarik, I. (2007). Long-Distance Dispersal of Plants by Vehicles as a Driver of Plant Invasions. *Conservation Biology*, 21(4), 986–996. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00722.x>
- Walter, H. (1971). *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Wei, T., Simko, V., Levy, M., Xie, Y., Jin, Y., & Zemla, J. (2017). Package 'corrplot.' *Statistician*, 56, 316–324.
- Westermann, J. R., von der Lippe, M., & Kowarik, I. (2011). Seed traits, landscape and environmental parameters as predictors of species occurrence in fragmented urban railway habitats. *Basic and Applied Ecology*, 12(1), 29–37. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.11.006>
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 125–159.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>

- 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 Merseyside, UK. *Landscape and Urban Planning*, 57(2), 91–103. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(01\)00192-X](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(01)00192-X)
- Whitney, G. G. (1985). A quantitative analysis of the flora and plant communities of a representative midwestern U.S. town. *Urban Ecology*, 9(2), 143–160. [https://doi.org/10.1016/0304-4009\(85\)90003-8](https://doi.org/10.1016/0304-4009(85)90003-8)
- Wickham, H. (2010). A Layered Grammar of Graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 19(1), 3–28. <https://doi.org/10.1198/jcgs.2009.07098>
- Wickham, H., & Chang, W. (2016). Devtools: Tools to make developing r packages easier. R Package Version, 1(0).
- Wiens, J. A., Stenseth, N. C., Horne, B. V., & Ims, R. A. (1993). Ecological Mechanisms and Landscape Ecology. *Oikos*, 66(3), 369. <https://doi.org/10.2307/3544931>
- Wilkinson, L. (2005). *The grammar of graphics* (2nd ed.). New York, NY: Springer-Verlag.
- Williams, N. S. G., Hahs, A. K., & Vesk, P. A. (2015). Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17(1), 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.10.002>
- Williams, N. S., Morgan, J. W., McDonnell, M. J., & McCarthy, M. A. (2005). Plant traits and local extinctions in natural grasslands along an urban–rural gradient. *Journal of Ecology*, 93(6), 1203–1213.
- Williams, N. S., Schwartz, M. W., Vesk, P. A., McCarthy, M. A., Hahs, A. K., Clemants, S. E., ... Thompson, K. (2009). A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology*, 97(1), 4–9.

- Willson, M. F., & Traveset, A. (2000). The ecology of seed dispersal. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2, 85–110.
- Wilson, R. J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., & Monserrat, V. J. (2007). An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology*, 13(9), 1873–1887. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01418.x>
- Wilson, W. G., & Lundberg, P. (2006). Non-neutral community dynamics: empirical predictions for ecosystem function and diversity from linearized consumer-resource interactions. *Oikos*, 114(1), 71–83. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14558.x>
- Wittig, R., & Becker, U. (2010). The spontaneous flora around street trees in cities—A striking example for the worldwide homogenization of the flora of urban habitats. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205(10), 704–709. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2009.09.001>
- Wittig, R., Diesing, D., & Gödde, M. (1985). Urbanophob—Urbanoneutral—Urbanophil Das Verhalten der Arten gegenüber dem Lebensraum Stadt. *Flora*, 177(5–6), 265–282.
- Wohlfahrt, G., Bianchi, K., & Cernusca, A. (2006). Leaf and stem maximum water storage capacity of herbaceous plants in a mountain meadow. *Journal of Hydrology*, 319(1–4), 383–390. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2005.06.036>
- Wood, S. N. (2017). *Generalized additive models: an introduction with R*. CRC press.
- Yoccoz, N. G., Nichols, J. D., & Boulinier, T. (2001). Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(8), 446–453.
- Young, A., Boyle, T., & Brown, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(10), 413–418. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10045-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10045-8)

- Zipperer, W. C., Wu, J., Pouyat, R. V., & Pickett, S. T. A. (2000). The Application of Ecological Principles to Urban and Urbanizing Landscapes. *Ecological Applications*, 10(3), 685.
<https://doi.org/10.2307/2641038>
- Zobel, M. (1997). The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, 12(7), 266–269.
- Zurr, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Zero-truncated and zero-inflated models for count data. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, New York, USA, 261-293.

Abstract

When cities have become the places of life for more than half of the world's people, it is important to understand the factors that promote the functioning of urban plant biodiversity in order to give the best management recommendations and make cities more pleasant to live in. The objective of this thesis was to better understand the factors influencing the composition of plant communities and their metapopulation dynamics in a highly fragmented urban habitat, such as streets with their tree bases. The bases of alignment trees are very small in size, but present in large numbers and not randomly arranged in space. They could have an important ecological role in the urban context, which offers little space for the development of spontaneous flora. First, thanks to the data collected by Joseph Vallot 130 years ago, we showed that new appeared plants are generally more tolerant to the heat than the plants in 1883.

Thanks to an annual monitoring of the flora at the base of 1474 trees in the Bercy district, in the 12th arrondissement of Paris, since 2009, we have been able to analyze the floristic inventory data. Our results highlight the effect of tree base, street and distance to green spaces characteristics on the composition of plant communities. The longevity of seeds in the soil could be the main driver of species distribution in the feet of trees. We also highlighted a dispersion of flora from one tree base to another ("stepping-stone model") or from green spaces which could act as the sources for the populations (Propagule Rain Model). We demonstrated that biological characteristics of the species and the geography of the district could determine the dynamics of the species.

This thesis sheds new light on the tree bases by showing their importance for the functioning of biodiversity. They are favourable habitats for a certain number of species and seem to act as corridors between more important green spaces such as parks or gardens. The conclusions of this study allow us to propose elements for reflection to managers and urban planners to preserve and increase the floristic diversity of the urban environment.

Keywords: Tree base, Bercy district, urban flora, biological characteristics of plants, patch characteristics, geography of the district, metapopulation dynamics, stepping-stone model, propagule rain model.

Résumé

A l'époque où les villes sont devenues les lieux de vie pour plus de la moitié des humains de la planète, il est important de bien comprendre les facteurs qui favorisent le fonctionnement de la biodiversité végétale urbaine pour donner les meilleures préconisations de gestion et rendre les villes plus agréables à vivre. L'objectif de cette thèse était de mieux comprendre quels sont les facteurs influençant la composition des communautés des plantes ainsi que leur dynamique en métapopulation dans un habitat urbain fortement fragmenté, que sont les rues avec leurs pieds des arbres d'alignement. Les pieds des arbres d'alignement sont de taille très réduite, mais présents en grand nombre et agencés non aléatoirement dans l'espace. Ils pourraient avoir un rôle écologique important dans le contexte urbain qui offre peu d'espaces favorables au développement d'une flore spontanée. Dans un premier temps, grâce aux données récoltées par Joseph Vallot il y a 130 ans, nous montrons que les plantes d'aujourd'hui sont globalement plus tolérantes à la chaleur qu'en 1883.

Grâce à un suivi annuel de la flore aux pieds de 1474 arbres d'alignement mené dans le quartier de Bercy, au 12^e arrondissement de Paris, depuis 2009, nous avons pu analyser les données d'inventaires floristiques.

Nos résultats soulignent l'effet des caractéristiques des pieds des arbres, de la rue et la distance aux espaces verts sur la composition des communautés végétales. La longévité des graines dans le sol pourrait être le moteur principal de la distribution des espèces dans les pieds des arbres. Nous avons également mis en évidence une dispersion de la flore de proche en proche (« en pas japonais ») ou une dispersion source-puits (par pluie de graine) depuis les espaces verts situés à proximité et démontré comment les caractéristiques biologiques des espèces et la géographie du quartier déterminent la dynamique des espèces.

Cette thèse apporte un éclairage nouveau sur les pieds des arbres en montrant leur importance pour le fonctionnement de la biodiversité. Ce sont des habitats favorables pour un certain nombre d'espèces et semblent jouer un rôle de corridors entre des espaces verts plus importants comme les parcs ou les jardins. Les conclusions issues de cette étude nous permettent de proposer des éléments de réflexion aux gestionnaires et aux urbanistes pour préserver et accroître la diversité floristique du milieu urbain.

Mots clés : Pieds des arbres, quartier de Bercy, flore urbaine, caractéristiques biologiques des plantes, caractéristiques des patches, géographie du quartier, dynamique de la métapopulation, pas japonais, pluie de graines.