

Etude de la variation des traits fonctionnels de la Véronique de Perse long d'un gradient d'urbanisation

Auteur : Famerée, Mathilde

Promoteur(s) : Monty, Arnaud; Géron, Charly

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2020-2021

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/13193>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

ETUDE DE LA VARIATION DES TRAITS FONCTIONNELS DE LA VERONIQUE DE PERSE LE LONG D'UN GRADIENT D'URBANISATION

MATHILDE FAMEREE

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORETS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2020-2021

(CO)-PROMOTEUR(S): MONTY A., GÉRON C.

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

ETUDE DE LA VARIATION DES TRAITS FONCTIONNELS DE LA VERONIQUE DE PERSE LE LONG D'UN GRADIENT D'URBANISATION

MATHILDE FAMEREE

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORETS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2020-2021

(CO)-PROMOTEUR(S): MONTY A., GÉRON C.

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier mon promoteur, Arnaud Monty, pour l'encadrement de mon TFE, les conseils qu'il m'a donnés et sa disponibilité.

Ensuite, un grand merci à mon co-promoteur, Charly Géron, pour sa motivation, sa disponibilité, sa patience et les précieux conseils qu'il m'a apportés. Sans lui, la réalisation de ce travail de fin d'études aurait été bien différente et bien plus ardue. Il m'a été d'une aide plus que précieuse et je souhaite à tout étudiant d'être aussi bien encadré que je ne l'ai été lors de ce TFE.

Je voudrais également remercier mes parents qui m'ont aidée à de nombreuses reprises pour la réalisation des tâches pratiques comme l'échantillonnage et l'arrosage. Mais, au-delà de ça, merci de m'avoir permis de réaliser ces études et de m'avoir toujours aidée et soutenue.

Enfin, un grand merci à mes amis qui m'ont soutenue lors de ces six mois de travail mais également tout au long de mes études, merci d'avoir été présents dans les moments plus durs comme dans ceux plus joyeux. En particulier, j'aimerais remercier ceux qui sont venus m'aider lors de mes expériences ou qui m'ont permis de réaliser mon échantillonnage. Cela aurait été bien plus difficile sans vous. Je mentionnerai également mes colocataires, pour leur soutien infaillible et leur présence.

Résumé

L'urbanisation a un impact de plus en plus important sur nos écosystèmes. Les conditions environnementales sont hautement modifiées dans les zones urbaines ce qui affecte inévitablement les organismes qui s'y développent. Quelques études se sont déjà intéressées à la réaction des plantes à ce phénomène mais les résultats ne sont pas toujours clairs et univoques. Cette étude s'intéresse à la réponse de l'espèce exotique *Veronica persica* à l'urbanisation. Pour cela, dans un premier temps, certains traits foliaires furent étudiés sur plusieurs populations situées le long de gradients urbains-ruraux Belges. Dans un second temps, des graines issues d'un échantillonnage de ces mêmes populations ont été semées dans deux jardins communs en conditions urbaines et deux en conditions rurales, selon le principe de la transplantation réciproque. Cette expérimentation s'est déroulée à Gembloux, en Belgique. Le design expérimental a permis de démêler les effets des différents mécanismes responsables de variations phénotypiques sur des traits foliaires et de développement qui sont l'adaptation locale, la dérive génétique, la plasticité phénotypique et les effets maternels environnementaux. Il a donc été possible de déterminer s'il y avait une adaptation génétique des populations urbaines à ces conditions. Les résultats de l'échantillonnage démontrent une absence de l'effets de l'urbanité sur les traits fonctionnels foliaires de la Véronique. Il ressort de la transplantation réciproque une absence d'effets de l'origine sur les traits des descendants des populations échantillonnées. Néanmoins, des effets maternels environnementaux ont pu être mis en évidence. Les individus ayant une masse de graine plus importante germent plus vite, ont un succès de germination supérieur, fleurissent plus vite et produisent plus de fleurs. Il est important de préciser que ces différences de masse ne sont pas reliées à l'origine rurale ou urbaine des plants mère. D'autres études menées sur d'autres espèces le long d'autres gradients urbains-ruraux pourraient cependant aider à améliorer la compréhension des impacts de l'urbanisation sur les végétaux.

Abstract

Urbanization has an increasing impact on our ecosystems. Environmental conditions are highly modified in urban areas, which inevitably impacts the organisms that develop there. Some studies have already looked at the reaction of plants to this phenomenon, but this subject remains poorly researched and understood. This study focuses on the response of the exotic species *Veronica persica* to urbanization. To do so, in a first step, some leaf traits were studied on several populations located along Belgian urban-rural gradients. Secondly, seeds from a sample of these same populations were sown in two common gardens under urban conditions, and two under rural conditions, according to the principle of reciprocal transplantation. This experiment took place in Gembloux, Belgium. The experimental design allowed to disentangle the effects of the different mechanisms responsible for phenotypic variations on leaf and developmental traits, which are local adaptation, genetic drift, phenotypic plasticity and environmental maternal effects. It was therefore possible to determine if there was genetic adaptation of the urban populations to these conditions. The sampling results demonstrate an absence of the effect of urbanity on *V. persica* leaf functional traits. Reciprocal transplantation showed no effect of the origin on the traits of the offspring of the sampled populations. Nevertheless, environmental maternal effects could be demonstrated. Individuals with higher seed mass germinated faster, had higher germination success, flowered faster and produced more flowers. It is important to note that these differences in seed mass were not related to the rural or urban origin of the mother plants. Further studies based on other species along other urban-rural gradients, however, could help to improve the understanding of the impacts of urbanization on plants.

Table des matières

Introduction	1
1. Le gradient urbain-rural.....	2
Augmentation des températures	2
Atmosphère	4
Sol	4
Régime hydrique.....	4
Qualité de l'eau	5
2. Origine des variations phénotypiques :	5
3. Effets sur les plantes :	7
4. Les traits fonctionnels	9
5. Objectifs de l'étude :	11
Matériel et Méthodes	13
1. Description du site	13
2. Description de l'espèce	13
3. Récolte des graines	14
4. Échantillonnage sur le terrain.....	16
A. Objectif.....	16
B. Mise en œuvre	16
5. Expérimentation en transplantation réciproque	17
A. Objectif :	17
B. Mise en œuvre :	18
C. Récolte des données.....	20
6. Analyse des données.....	23
Analyse des données de terrain.....	23
Analyse des données de l'expérimentation	23
Résultats.....	25
1. Echantillonnage	25
2. Expérimentation.....	25

A. Test de germination.....	25
B. Masse des graines	26
C. Températures, humidités du sol et précipitations des jardins communs	26
D. Traits fonctionnels	30
Discussion.....	37
1. Echantillonnage sur le terrain.....	37
2. Jardins communs réciproques	39
Effets maternels.....	39
Différenciation génétique	41
Plasticité phénotypique	43
Conclusion et perspectives	47
Annexes	49
Bibliographie	61

Introduction

Actuellement, l'urbanisation est un phénomène d'une ampleur significative. En effet, plus de la moitié de la population mondiale vit dans les villes et cette tendance ne fait que s'accroître (Ritchie & Roser, 2018). D'ici 2050, on s'attend à une augmentation de la population urbaine de 2,5 milliards de personnes (ONU, 2018). Dans les pays développés comme les États-Unis, plus de 80% de la population vit en ville. En Belgique, il s'agit de 98% de la population, ce qui en fait un des pays les plus urbanisés d'Europe (Statista, 2021). Cette urbanisation croissante s'accompagne d'une augmentation significative de la taille des villes. Le nombre de mégapoles de plus de 10 millions d'habitants est de 31 à l'heure actuelle et passerait à 43 d'ici 2030 (ONU, 2018).

L'urbanisation est donc un phénomène qui ne saurait être sans conséquences sur les écosystèmes. Les écosystèmes urbains diffèrent des naturels par leurs occupations du sol, leurs cycles biogéochimiques, leur climat, leur hydrologie (Grimm et al., 2008). En effet, en ville, l'une des principales différences avec la campagne est la température plus élevée due à l'effet d'îlot de chaleur urbaine (Oke, 1995). Mais l'influence du phénomène d'urbanisation ne s'arrête pas aux limites des villes. Il modifie également les conditions biotiques et abiotiques dans les espaces ruraux alentour (Grimm et al., 2008). De plus, même si l'urbanisation concerne moins de 3 % de la surface terrestre, les villes ont un impact à l'échelle globale (Bettencourt & Wes, 2010). Les écosystèmes urbains sont également de plus en plus similaires d'un point de vue de leurs compositions et structures à travers le monde (Grimm et al., 2008). Ce sont des milieux où la densité de population est élevée, où une majeure partie de la surface est occupée par des bâtiments ou autres installations d'origine anthropique et où les concentrations de polluants et de nutriments sont plus élevées (Sukopp, 1998). Cela impacte donc directement la flore présente dans les villes. Ces modifications des conditions environnementales impactent certains traits des plantes et affectent donc les fonctions de l'écosystème (comme par exemple

la production primaire) et en conséquence les services écosystémiques fournis (Seto et al., 2012; Vakhlamova et al., 2014; Alberti et al., 2017). Or ces services écosystémiques contribuent de manière importante au bien être humain (Thompson, 1998). Au vu de l'importance croissante des villes, il est donc primordial d'étudier comment les plantes s'adaptent à ces nouvelles conditions. En plus de cela, l'étude de l'adaptation des plantes aux conditions urbaines permet d'avoir une entrevue de comment elles pourront réagir au réchauffement climatique (Carreiro & Tripler, 2005; Grimm et al., 2008). En effet, les températures plus élevées (Oke, 1995) et la pollution atmosphérique plus élevée (Pan et al., 2016) en ville sont des conditions que l'on retrouvera dans les espaces ruraux dans un contexte de réchauffement climatique. Une technique souvent employée dans le but d'étudier la réponse des plantes à l'urbanisation et indirectement au réchauffement climatique est de s'intéresser à la manière dont varient certains traits des plantes le long de gradients urbains-ruraux.

1. Le gradient urbain-rural

Le gradient d'urbanisation peut être considéré comme un gradient écologique (McDonnell & Pickett, 1990). Celui-ci est défini comme : « la variation spatiale des facteurs environnementaux en fonction de l'intensité de l'urbanisation, depuis les paysages naturels jusqu'aux zones les plus fortement urbanisées » (McDonnell & Hahs, 2008). Comme dit précédemment, au sein des villes, les conditions biotiques et abiotiques sont modifiées et l'influence de l'homme sur la nature est prépondérante. L'ampleur de ces modifications est croissante au fur et à mesure que l'on s'approche du centre urbain (Sukopp & Starfinger, 1999). Les modifications environnementales principales qui découlent de ce phénomène vont être décrites de manière succincte dans les paragraphes suivants.

Augmentation des températures

Les températures urbaines plus élevées résultent d'un phénomène appelé l'effet d'îlot de chaleur urbaine (urban heat island ou UHI) (Oke et al., 1995). C'est une des variations les plus importantes le long du gradient d'urbanisation. Celui-ci est dû à plusieurs facteurs. Premièrement, le sol en ville n'est pas couvert de végétation mais plutôt de surfaces plus foncées, imperméables. Ces surfaces ont un albédo (fraction d'énergie lumineuse qui est réfléchi) plus bas ce qui augmente la proportion de chaleur qu'elles emmagasinent. Ce stockage de la chaleur se fait la journée, réchauffe l'air ambiant et va continuer à le faire la

nuit. Deuxièmement, cette modification de l'occupation du sol conduit à une diminution de l'évapotranspiration. Or ce processus contribue au refroidissement de l'atmosphère car il met en jeu un flux de chaleur latente qui est produit quand l'eau passe de l'état liquide à l'état gazeux. Ensuite, les plantes apportent de l'ombre aux surfaces et permettent qu'elles se réchauffent moins. Et celles-ci sont moins fréquentes en milieu urbain. Enfin, le dernier facteur qui contribue à cet îlot de chaleur urbaine est la chaleur induite par les activités humaines (Hulley, 2012).

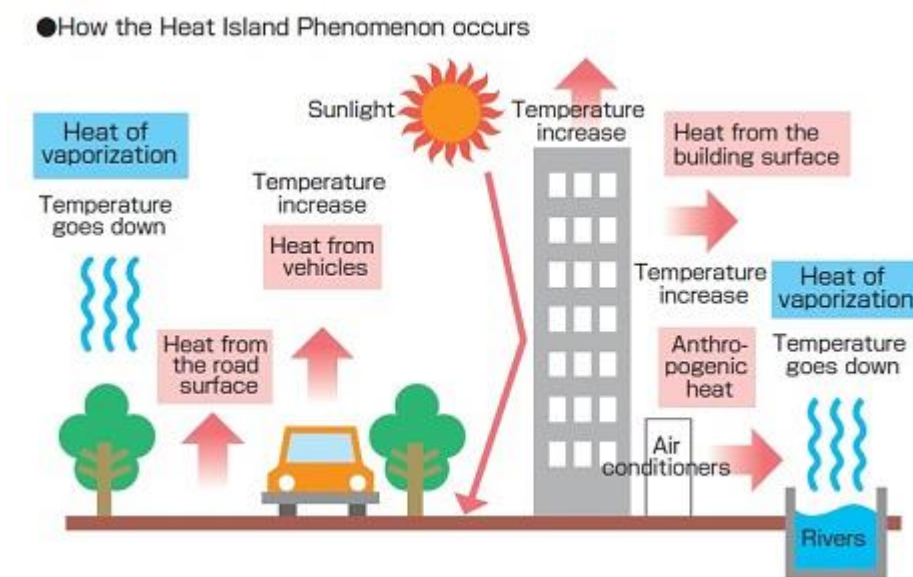


Figure 1: Schémas des facteurs contribuant à L'UHI. Source : GardinerGreenRibbon.com

L'UHI dépend de la taille de la ville et de sa densité de population (Oke, 1973). Pour quantifier l'ampleur de ce phénomène, on utilise l'UHII (Urban Heat Island Intensity). L'UHII est défini comme la différence entre la température urbaine moyenne sur la surface de la ville et celle de la campagne alentour (Kim & Baik, 2005). Les chiffres obtenus pour cet UHII varient : ils peuvent être de l'ordre de 0,6°C (Hafner & Kidder, 1999). Mais dans certaines études, on retrouve des chiffres de l'ordre de la dizaine de degrés (12°C) (Oke, 1995). En ce qui concerne la Belgique, si l'on prend l'exemple de la ville de Gand, la différence de température entre la campagne alentour et le centre de la ville est en moyenne de 2,5 °C en été (Caluwaerts, 2020).

Atmosphère

En ville, à cause des activités humaines (industries, trafic, etc.), les concentrations atmosphériques en CO₂ mais aussi en NO, NO₂, CH₄, SO₂, HNO₃ et en O₃ sont plus élevées (Azimi et al., 2005; Pataki et al., 2006; Guo et al., 2014 ; Pan et al., 2016; Klausner et al., 2020). Ces perturbations entraînent des modifications du cycle des nutriments et de production primaire à l'échelle régionale (Grimm et al., 2008). Dans les villes, il y a également plus de dépôts d'acide et d'azote.

Sol

Les caractéristiques du sol en ville ne sont pas homogènes, certains sols sont perturbés et d'autres le sont beaucoup moins. L'urbanisation altère les propriétés physiques, chimiques et biologiques du sol (Pouyat et al., 2002). Les sols en ville reçoivent de grandes quantités de métaux lourds, composants organiques, composés acides via des dépôts humides et secs (Lovett et al., 2000; Pouyat et al., 2007). Il en résulte donc que ceux-ci sont généralement plus riches que ceux en campagne (à l'exception des sols agricoles dont les propriétés sont altérées par l'apport d'intrants), à cause de ces dépôts (Pellissier et al., 2008).

Régime hydrique

Il y a altération du régime hydrique en ville (Paul & Meyer, 2001). Cette modification a plusieurs origines. La première est que la proportion de surfaces imperméables est plus élevée. Cela augmente la part de ruissellement et diminue l'infiltration. En conséquence, en ville, le ruissellement est augmenté de 10 à 30%, l'infiltration est diminuée de 25 à 40% et la disponibilité en eaux souterraines (nappe phréatique) l'est de 32 à 50% (Hough, 2004). L'apport d'eau et le drainage sont également modifiés par l'homme. Enfin, les précipitations sont 5 à 10% plus élevées en ville (Botkin & Beveridge, 1997). Cela est dû à la présence d'une plus grande quantité de noyaux de condensation dans l'atmosphère urbaine.

Qualité de l'eau

En ville on peut observer ce qu'on appelle le "urban stream syndrome". Il s'agit de l'observation systématique de la dégradation de la qualité du flux d'eau qui provient des villes (Walsh, 2005). Celle-ci implique une concentration en azote et en phosphore plus élevée, la présence de contaminants et enfin de plus de torrentialité (Walsh, 2005 ; Bernhardt et al., 2008)

2. Origine des variations phénotypiques :

À la suite de ces modifications de conditions environnementales en milieu urbain, des changements phénotypiques vont être observés chez les plantes. Ceux-ci peuvent avoir quatre origines distinctes qui sont la plasticité phénotypique, l'adaptation, les effets maternels ou encore la dérive génétique (Monty, 2009).

La **plasticité phénotypique** est la capacité des individus à moduler leur phénotype en réponse directe aux conditions environnementales dans lesquelles ils se développent afin d'améliorer leurs fitness (Weinig, 2000; Pfennig, 2021). C'est un phénomène qui a lieu à l'échelle de l'individu. Ensuite, la dérive génétique et l'adaptation sont deux phénomènes de différenciation génétique. Ils ont lieu à l'échelle de la population, de génération en génération. **L'adaptation** est la réponse évolutive et génétique d'une population à son environnement. C'est-à-dire qu'un organisme possède une caractéristique qui lui procure un avantage dans cet environnement, sa fitness est donc augmentée et cet avantage est transmis à la génération suivante ce qui va mener à la différenciation des populations présentes dans des environnements différents (Kawecki & Ebert, 2004; De Villemereuil, 2016). La **dérive génétique**, correspond quant à elle, à l'évolution d'une population causée par des événements aléatoires ou imprévisibles. Elle ne va pas forcément résulter en une amélioration de la fitness des individus (Keller & Lloyd, 1994). Enfin, les **effets maternels** sont la contribution du parent maternel au phénotype du descendant en dehors de ce qui est transmis par la contribution génétique via les chromosomes. Ils peuvent être d'origine génétique ou environnementale (Roach & Wulf, 1987). Par exemple, on peut citer la transmission d'organites comme les mitochondries directement de l'individu mère à sa progéniture, indépendamment des gènes nucléaires. Ceux d'origine génétique exerceraient une influence moindre par rapport à ceux d'origine environnementale (Byers et al., 1997). La contribution des effets maternels environnementaux peut être étudiée en prenant en compte la masse des graines (Valencia-Diaz

& Montana, 2005). La masse de la graine est influencée par les conditions environnementales de l'individu mère et a un impact sur la capacité de germination, que ce soit en conditions expérimentales ou sur le terrain (Alexander & Wulf, 1985; Galloway, 2001).

Pour démêler la contribution de ces différents phénomènes aux variations phénotypiques, il est nécessaire de mettre en place des expérimentations où l'on observe les caractéristiques des descendants des individus provenant de diverses conditions environnementales. Pour cela, plusieurs techniques peuvent être utilisées comme l'étude en jardin commun ou la transplantation réciproque (De Villemereuil, 2016). Un jardin commun est un design expérimental dans lequel des populations de provenances différentes sont étudiées dans des conditions environnementales similaires aux conditions d'origine d'une partie des individus (Blanquart et al., 2013). La transplantation réciproque est un design expérimental constitué de plusieurs jardins communs. Dans le cadre de ce dispositif, plusieurs jardins communs sont établis dans les différentes conditions dont sont originaires chaque population (Berend et al., 2019). La transplantation réciproque est une technique plus juste car elle permet d'étudier toutes les interactions génotype x environnement (Colautti & Barrett, 2013).

Il est donc possible de déterminer les origines des variations phénotypiques observées grâce à cette technique. Néanmoins, travaillant avec la première génération de descendants (F1), il n'est pas possible d'éliminer l'influence des effets maternels environnementaux et donc ceux-ci doivent être pris en compte (Rossiter, 1996). Le fait d'observer les caractéristiques des descendants pourrait permettre de dire si celles-ci sont dues à l'adaptation et ont donc une origine génétique, si elles sont dues à la plasticité phénotypique en réponse aux conditions environnementales dans lesquelles se développent la plante ou encore si elles sont dues aux effets maternels ou à la dérive génétique.

3. Effets sur les plantes :

Dans les écosystèmes urbains, les conditions sont propices à une modification rapide des traits des plantes car de nombreuses pressions de sélection agissent simultanément (Alberti et al., 2017). Cinq mécanismes vont induire des changements phénotypiques chez les organismes en condition urbaine. Ce sont la modification des habitats, les interactions biotiques, l'hétérogénéité des conditions environnementales, les perturbations d'origine anthropique et les interactions sociales (Alberti, 2015). Celles-ci affectent, entre autres, le taux de survie ou de reproduction des organismes qui y vivent (Palkovacs, 2012). Ces facteurs pourraient donc induire des modifications phénotypiques, en favorisant les individus présentant certaines caractéristiques adaptées à cet environnement. L'urbanisation peut également influencer la différenciation génétique en réunissant des populations qui étaient initialement isolées ou en isolant des populations à cause de la fragmentation (Bull & Maron, 2016). Il a déjà été observé que les plantes situées dans le centre urbain sont des plantes qui préfèrent les températures plus élevées, les conditions plus sèches, les sols plus riches, une luminosité supérieure et une humidité de l'air moins élevée (Williams, 2015; Desaeher et al., 2019; Géron et al., 2021). Néanmoins, ces études se basent sur des plantes appartenant à des espèces différentes et on en sait peu sur la réaction à l'urbanisation des plantes d'une même espèce.

Certaines caractéristiques des milieux urbains peuvent avoir des effets positifs sur la croissance des plantes comme la concentration plus élevée de CO₂ et les températures plus élevées (George et al., 2009). La biomasse produite en ville serait deux à trois fois plus élevée (Gregg et al., 2003; George et al., 2009). Celle-ci serait en grande partie contrôlée par la combinaison de la concentration de CO₂ journalière et des températures nocturnes (George et al., 2009). Également, les plantes de plus grande stature seraient favorisées en milieu urbain (Knapp et al., 2009; Duncan et al., 2011; Palma et al., 2017). La température va également avoir un impact sur la germination (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006) qui peut être plus précoce en milieu urbain.

Mais d'autres paramètres comme la pollution atmosphérique, du sol et de l'eau vont plutôt avoir un effet négatif. On peut citer comme exemple deux polluants atmosphériques dont la concentration va avoir des effets importants sur les plantes, le SO₂ et le O₃. Premièrement,

pour le SO₂, certains traits morphologiques des plantes varient en fonction de sa concentration dans l'air. Ce sont le nombre et la surface des feuilles, la longueur des tiges et des racines et le nombre de fruits et de fleurs produits. Pour ce qui est de l'ozone, de fortes concentrations vont avoir des effets négatifs sur la plante (Gregg et al., 2003). Il va engendrer du stress oxydatif chez la plante en créant des ROS (reactive oxygen species). Ces ROS vont entraver la photosynthèse, les échanges de gaz, les activités enzymatiques. Cela est dû à la quantité croissante de pollution atmosphérique et notamment à la quantité croissante de SO₂ et de O₃. L'exposition à une haute concentration en O₃ conduit également à une dégradation de la chlorophylle (Heath et al., 2009). Ceux-ci vont induire la chlorose des feuilles (Joshi et al., 2007; Heath et al., 2009). Cela entraînerait donc une baisse de la conversion de l'activité photosynthétique de la plante dans les milieux plus urbanisés. Mais d'autres études observent son augmentation en zone urbaine car la quantité de CO₂ dans l'air augmente la photosynthèse chez les plantes en C3. Et cette augmentation de la photosynthèse causée par le taux de CO₂ élevée est stimulée par la chaleur (Patterson, 1995). Cela montre bien que les effets de certains facteurs liés à l'urbanisation ne sont pas encore totalement compris.

Néanmoins, la variation principale le long de ce gradient est la température (Arnfield, 2003; George et al., 2003). Celle-ci est également toujours présente et unidirectionnelle (à l'exception des microclimats) le long du gradient d'urbanisation contrairement à d'autres facteurs. C'est donc un facteur qui a une influence importante sur les plantes en conditions urbaines (Williams et al., 2015). L'urbanisation et plus particulièrement cette modification des températures modifie la physiologie, la morphologie et la phénologie des espèces (Roetzer et al., 2000). Par exemple, l'UHI a comme effet d'avancer la feuillaison et de reculer la chute des feuilles (White et al., 2002). En ville, en Europe, la floraison a lieu de 4 à 17 jours plus tôt que dans la campagne environnante (Roetzer et al., 2000). La durée de floraison est donc plus longue dans les zones plus chaudes comme les zones urbaines (Li et al., 2021). En effet, le début de la floraison est avancé en zone urbaine (Neil & Wu, 2006). La fin de la floraison est, quant à elle, déterminée génétiquement et par les conditions environnementales et peut donc aussi être affectée (Marchin et al., 2015). Les plantes annuelles, non ligneuses, qui fleurissent au début du printemps vont plus avoir tendance à être impactées par ce décalage du jour de floraison (Fitter, 2002; Neil & Wu, 2006). Mais l'effet de l'urbanisation sur la floraison et la sortie des feuilles dépend aussi du contexte paysager qui n'est pas toujours simple à prédire (Li et al., 2019). Pour ce qui est de l'impact de cette durée de floraison allongée, peu d'études se sont intéressées à ce sujet. Certaines trouvent qu'en milieu urbain, les plantes produisent moins

de fleurs qu'en milieu rural (Rivkin et al., 2020). Cette diminution de la production de fleurs peut être due à la pollution urbaine, par exemple à l'augmentation de la quantité d'ozone qui peut provoquer des dommages aux feuilles et donc impliquer une diminution de l'activité photosynthétique (Clark et al., 2000). Ce qui provoque une diminution des ressources que la plante peut allouer à la production de fleurs. Également, les plantes qui proviennent de milieux où il y a un nombre de pollinisateurs limité présentent moins de fleurs (Brys & Jacquemyn, 2012). D'autres études trouvent l'inverse, c'est-à-dire une augmentation du nombre de fleurs produites (Neil & Wu, 2006). Cependant, dans tous les cas, les pollinisateurs ne seraient pas capables de suivre ce décalage (Renner & Zohner, 2018), conduisant à un nombre de graines produites en début d'été plus faible qui impacterait la fitness des plantes (Rathcke & Lacey, 1985). Cet exemple montre bien que l'urbanisation, et plus particulièrement la modification des températures, a un impact conséquent sur le développement des végétaux.

Enfin, l'urbanisation va également faciliter l'installation d'espèces exotiques envahissantes. Elle va favoriser celles-ci face aux espèces natives (McKinney, 2006). Cela est dû au fait que les conditions et les perturbations présentes dans les villes ne peuvent être supportées par toutes les espèces et conviennent mieux aux espèces exotiques invasives qu'aux espèces natives. Le problème est que cela conduit à une homogénéisation de la flore (McKinney, 2006). Hors une perte de diversité de la flore conduit à une diminution des services écosystémiques fournis (Folke et al., 2004; Shumi et al., 2021).

4. Les traits fonctionnels

Les réponses des plantes aux gradients écologiques peuvent être étudiées en s'intéressant aux traits fonctionnels (MacIntyre et al., 1999). Un trait est défini comme suit : “toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau individuel, de la cellule à l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou à tout autre niveau d'organisation” (Violle, 2007). Un trait fonctionnel est: “tout trait qui impacte indirectement la fitness de l'individu par ses effets sur la croissance, la reproduction et sa survie” (Violle, 2007). Idéalement, pour étudier la réponse des plantes à un phénomène, il faudrait s'intéresser à l'efficacité de la photosynthèse, la respiration, la compétitivité, ... Mais cela n'est ni facile ni rapide à quantifier. On va donc essayer de trouver des traits facilement

mesurables qui vont nous permettre d'évaluer indirectement certaines fonctions. La majorité des traits fonctionnels étudiés ont été choisis car ils allient efficacité, rapidité, coût et faisabilité.

Comme exemple, on peut citer :

- La SLA (Specific Leaf Area) ratio surface/ masse sèche de la feuille
- La biomasse
- La hauteur
- La masse de la graine
- Le nombre de fleurs produites

Les valeurs de traits vont influencer la capacité des espèces à se maintenir en milieu urbain (Palma et al., 2016). Les plantes se développant en milieu plus urbanisé auraient des traits fonctionnels qui sont plus adaptés à ces conditions (Sukopp et al., 2004; Knapp et al., 2008). Dans la littérature, plusieurs traits fonctionnels ont été étudiés le long de gradients d'urbanisation. Ceux-ci vont changer le long de ce gradient entre autres en réponse à des modifications des conditions abiotiques qui peuvent devenir des facteurs de stress. Les facteurs de stress peuvent avoir une origine chimique, physique ou biologique. Ils peuvent provenir de l'extérieur du système comme par exemple des produits chimiques toxiques ou des intrants mais ils peuvent également provenir de l'intérieur du système quand un des facteurs dépasse le seuil de tolérance de l'organisme (dans le cas de l'urbanisation on peut citer l'augmentation des températures, une atmosphère altérée, une disponibilité en eau moindre) (Freedman, 1995). Plusieurs cas peuvent se présenter. Premièrement, un trait peut être influencé par un seul facteur de stress ou par plusieurs facteurs de stress qui varient de manière similaire le long du gradient d'urbanisation. Dans cette situation, la réponse des traits le long du gradient d'urbanisation sera facilement observable. Cela s'applique, par exemple, à la masse de la graine et à la biomasse de la plante. Secondement, dans le cas où plusieurs facteurs de stress ont des effets qui ne vont pas dans le même sens pour un trait, on ne trouvera pas d'évolution cohérente de ce trait avec l'urbanisation sauf si l'un des facteurs a un effet plus prononcé sur ce trait. C'est le cas de la SLA. En effet, cet indicateur diminue généralement avec la sécheresse du sol, la présence de métaux lourds et l'UHI mais augmente avec le contenu en nutriments du sol, la lumière et le niveau de perturbation (Williams et al., 2015). Selon une synthèse des études publiées à ce sujet réalisées en 2015 par Williams et al., la SLA des plantes en ville serait néanmoins plus élevée. Ceci est confirmé par Song et al. en 2019. Mais dans ces études, la SLA est étudiée le long du gradient d'urbanisation sur des espèces différentes, et non sur une unique espèce. Une autre origine probable à cette SLA plus élevée serait la concentration en azote du sol plus élevée

(Wright et al., 2005.). D'autres traits ont été étudiés le long de gradients d'urbanisation comme la biomasse, le délai de floraison ou le nombre de fleurs mais les études sur le sujet restent rares et ne présentent pas toujours de résultats clairs.

5. Objectifs de l'étude :

Cette étude a pour objectif de répondre à ces deux questions :

- Y a-t-il une différenciation des traits fonctionnels des plantes le long du gradient d'urbanisation et si oui, quelles sont les valeurs des traits qui sont favorisées par celle-ci ?
- A quels mécanismes de variation phénotypique sont dues ces variations de traits fonctionnels ?

Matériel et Méthodes

1. Description du site

Cette étude a été menée en Belgique, plus précisément au nord de la Meuse, dans le but de conserver un climat constant. C'est un pays aux hivers doux et aux étés frais et humides (IRM). Le climat est de type tempéré océanique. Les précipitations ne sont pas abondantes mais elles sont fréquentes. Les quantités de précipitations moyennes annuelles sont de 837 mm à Uccle en moyenne sur les 30 dernières années (IRM).

2. Description de l'espèce

L'espèce qui a été choisie pour réaliser cette étude est *Veronica persica* Poir. Elle appartient à l'ordre des Lamiales et à la famille des Plantaginacées. Il s'agit d'une plante qui se retrouve dans une diversité de milieux, à la fois ruraux et urbains (Tela-Botanica). Comme elle est abondante, elle est facile à trouver tout au long du gradient d'urbanisation. La véronique est également une plante annuelle, ce qui convient au timing de l'expérimentation. Elle est de petite taille ce qui facilite la collecte des individus. Il s'agit d'une espèce exotique qui a été introduite au 19^e siècle en Belgique. Elle est originaire d'Asie tempérée (Manual of the alien plants of Belgium).

Il a été choisi d'étudier une espèce exotique car, en

milieu urbain, on retrouve une diversité et une abondance d'espèces exotiques plus élevée (McKinney, 2006). Il est intéressant de voir comment celles-ci s'adaptent aux conditions urbaines. De plus, celles-ci sont présentes en Belgique depuis bien moins longtemps que les espèces natives ce qui permet d'observer les adaptations récentes de celles-ci à l'urbanisation

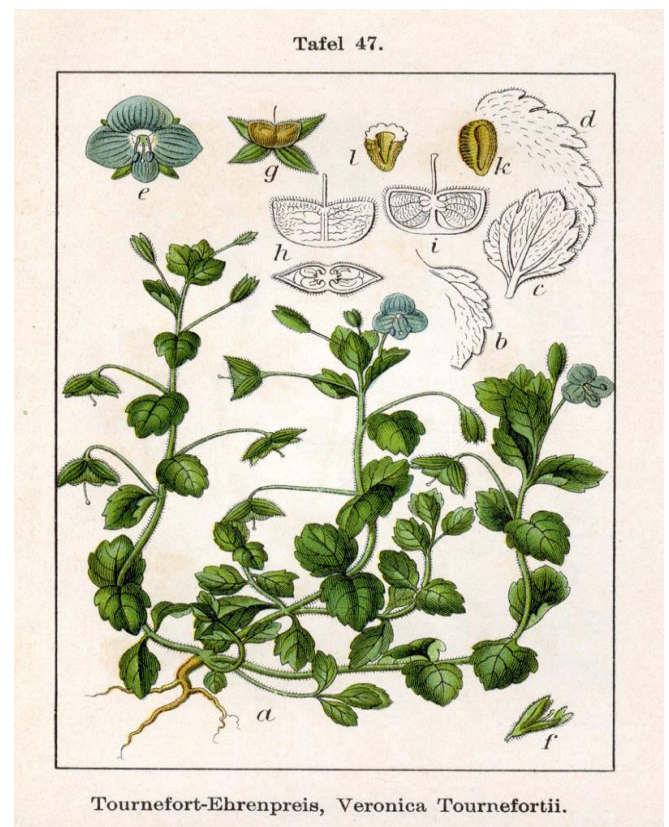


Figure 2: *Veronica persica*. Source : wikipedia

Elle a une taille de 10 à 40 centimètres, des tiges qui longent le sol et qui ensuite se redressent. Ses feuilles sont ovales-triangulaires opposées puis alternes. Elle possède des poils. Les fleurs sont solitaires. Ses graines sont jaunes et globuleuses et mesurent de 1 à 1,5x 1,2 à 2 mm. Un plant de véronique produit 500 à 5000 graines (Infloweb). La dispersion de ses graines se fait par hydrochorie (Tela-Botanica). Elle germe entre février et juin et entre septembre et novembre. Sa floraison, quant à elle, a lieu d'avril à octobre et sa maturation de mai à août (Infloweb).

3. Récolte des graines

Pour cette étude, des populations issues de milieux urbains et de milieux ruraux ont été sélectionnées afin d'être étudiées. Pour cela, il a fallu, dans un premier temps, définir un moyen de caractériser l'urbanité d'un lieu. Il a été décidé de travailler avec une échelle qualifiée de "paysagère" qui correspond à une maille carrée de 3 kilomètres de côté. Ensuite, les valeurs d'urbanité pour ces différentes mailles ont été calculées. Pour cela, la carte d'imperméabilité de 2015 du site Copernicus (European Union, Imperviousness Density, 2015) a été utilisée. Les différentes manipulations sur celles-ci ont été effectuées grâce au logiciel d'ArcMap (ArcGis 10.7.1). Cette carte correspond à un ensemble de pixels qui renseignent le pourcentage de couverture imperméable du sol à cet endroit. Grâce à cette carte d'échelle originelle de 20 x 20 mètres, un quadrillage formé de mailles de 3 kilomètres de côté a été réalisé reprenant la valeur moyenne d'urbanité et donc de pourcentage d'imperméabilité pour cette zone sur ArcMap pour la Belgique. On considère qu'une population est urbaine quand le pourcentage d'imperméabilité est supérieur à 15% et rurale s'il est inférieur à cette même valeur. Neuf populations urbaines et neuf populations rurales ont été sélectionnées à l'aide des cartes produites (Figures 3 et 4) et de données issues du site observation.be. Elles doivent également être distantes de minimum 5 kilomètres. Dix individus par population ont été échantillonnés en 2019. La sélection de ceux-ci se fait de manière aléatoire. Pour chacun de ces individus un minimum de 20 graines a été récolté pour l'expérimentation. Ces graines ont été pesées et disposées par 5 dans des Eppendorf annotés du nom de la population, du jardin commun auquel elles étaient destinées et du numéro de l'individu. Les graines en trop ont été placées dans des enveloppes également annotées.

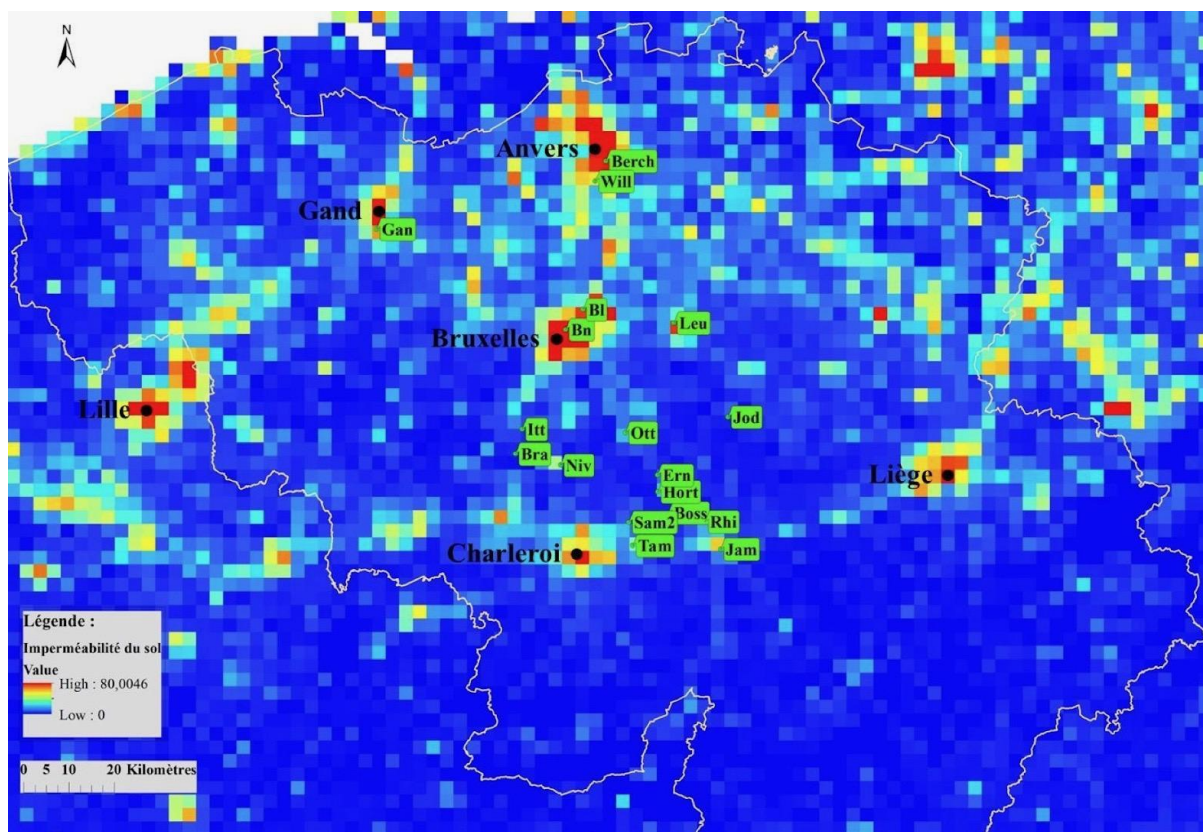


Figure 3: Carte de l'imperméabilité du sol basée sur des mailles carrées de 3 km de côté

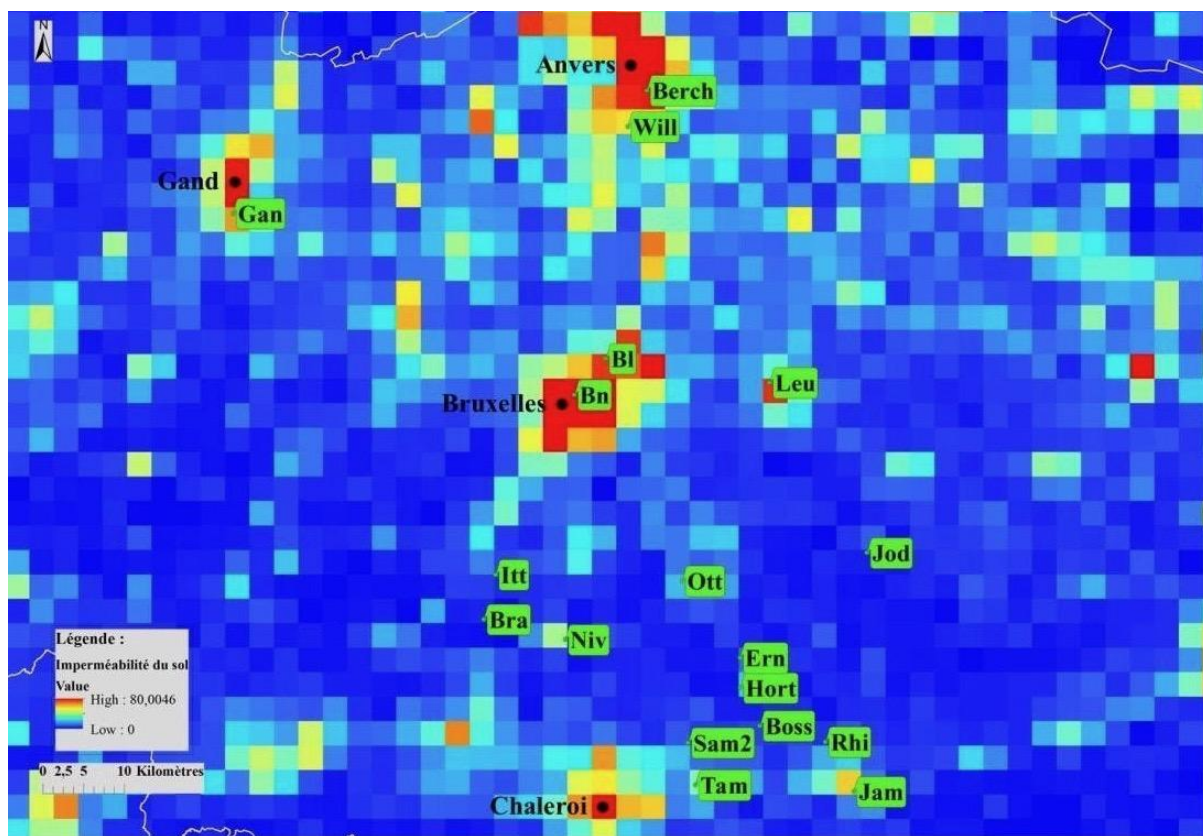


Figure 4: Carte zoomée sur les 18 populations

4. Échantillonnage sur le terrain

A. Objectif

Le but de l'échantillonnage est de définir s'il y a une variation des traits fonctionnels le long du gradient d'urbanisation et, si c'est le cas, dans quelle direction.

B. Mise en œuvre

Les 18 populations sélectionnées pour le prélèvement des graines en 2019 ont été ré-échantillonnées en 2021. Si ces populations n'existaient plus, des populations de remplacement ayant les mêmes caractéristiques (ayant la même origine paysagère) ont été sélectionnées. Cet échantillonnage a eu lieu pendant la deuxième quinzaine de mai 2021. Ces dates ont été choisies de manière à s'assurer que les véroniques seraient à un stade assez avancé de leur développement. L'ensemble des échantillons a été réalisé le plus rapidement possible afin de pouvoir minimiser le biais dû au laps de temps entre deux mesures.

Les traits fonctionnels qu'il a été choisi d'étudier lors de cet échantillonnage sont le contenu en chlorophylle (en $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ sur une échelle de 5 à 80 $\mu\text{g}/\text{cm}^2$), le NBI (Nitrogen Balance Index), le contenu en flavonols (indice allant de 0 à 3) et la SLA. Les 3 premiers ont été mesurés à l'aide du Dualox SCIENTIFIC + Force A (Figure 5). Le NBI est un indicateur du statut azoté de la plante. Celui-ci est tiré de l'indice en flavonols et du contenu en chlorophylle. La chlorophylle est l'un des principaux pigments qui intercepte l'énergie lumineuse dans la plante, première étape de la photosynthèse. Le contenu en chlorophylle donne une indication sur l'activité photosynthétique de la plante et donc sa santé. Les flavonoïdes sont des métabolites secondaires de la plante. Ils sont répartis en quatre catégories : anthocyanes (pigments rouges à mauves), proanthocyanidins, flavonols (pigments incolores à jaunes pâles) et flavanols (pigments incolores qui deviennent bruns après oxydation) (Petrussa et al, 2013). Les flavonoïdes de manière générale jouent de nombreux rôles, notamment celui d'antioxydants et



Figure 5: Dualox Force A.
Source: www.Hoskin.ca

de protection contre les UV et vont être produits par la plante lors de périodes de stress telles que des périodes de hautes températures et de sécheresse (Petrussa et al, 2013).

Les mesures sont prises sur les 3 plus jeunes feuilles déployées. Les valeurs obtenues sont notées dans un carnet pour chaque individu de chaque population. Pour ce qui est de la SLA, les mesures ont également été réalisées sur les 3 plus jeunes feuilles déployées. Celles-ci ont été prélevées et conservées au frigo dans des tubes remplis d'eau annotés du numéro de l'individu et de la population. Elles ont ensuite été mises sous pochette plastique transparente et scannées. Les images obtenues ont été analysées à l'aide du logiciel ImageJ afin d'obtenir la surface des feuilles. Celles-ci ont par la suite été placées dans des enveloppes annotées du nom de l'individu et de la population et disposées dans l'étuve (Memmert 800-100) jusqu'à leur pesée (durée d'une semaine). Finalement, les feuilles sèches ont été pesées à l'aide d'une balance d'une précision de 0,01 mg (DualRange XA105). La moyenne de la surface des feuilles (en cm²) ainsi que le poids sec moyen (en grammes) par plante ont été calculés. La SLA est ensuite calculée en effectuant le quotient de la surface moyenne et du poids sec moyen.

$$SLA = \text{Leaf area (cm}^2\text{)} / \text{Leaf dry mass (g)}$$

La masse sèche de la plante et le nombre de fleurs n'ont pas été étudiés lors de l'échantillonnage car ils dépendent de l'âge de la plante récoltée. Les traits relatifs à la germination n'ont également pas pu être étudiés pour des raisons évidentes.

5. Expérimentation en transplantation réciproque

A. Objectif :

L'expérimentation en transplantation réciproque a été mise en place afin de déterminer si les variations des traits fonctionnels le long du gradient d'urbanisation se transmettent génétiquement à court terme. Les traits fonctionnels des véroniques qui s'y sont développées ont été étudiés afin de voir si les graines issues de populations d'origine urbaine sont plus adaptées à ces conditions et donc s'y développent mieux et si elles ont des traits fonctionnels similaires à ceux des populations mères. De même pour les graines issues de populations

rurales. Ce dispositif va permettre de démêler les contributions de la plasticité phénotypique, de l'adaptation, de la dérive génétique et des effets maternels environnementaux aux phénotypes des descendants.

B. Mise en œuvre :

Comme dit précédemment, l'expérimentation se base sur le principe de la transplantation réciproque. Il faut donc mettre en place plusieurs jardins communs (donc des jardins où les individus originaires de microclimats différentes vont se développer) dans des conditions environnementales représentatives de chacune de ces origines. Dans le cas de cette étude les conditions environnementales sont aux nombres de deux et sont le climat urbain et le climat rural.

Quatre plots ont donc été mis en place. Deux en conditions urbaines (plots « *Parking* » et « *Terra* ») et deux en conditions rurales (plots « *Fumier* » et « *Champ* »). Un plot en condition rurale et un plot en condition urbaines sont nécessaires au minimum mais le fait d'en mettre en place plusieurs permet de pouvoir mieux généraliser à toutes les conditions urbaines (Figure 6).



Figure 6: Carte de la répartition des plots urbains et ruraux

Les graines récoltées en 2019 issues des 18 populations ont donc été semées dans chacun des plots. Elles ont été semées dans des pots de 10x10 centimètres remplis de terre. La terre est considérée comme idéale pour l'expérimentation (terre compost 75/25 de la Plaine Chassart). Ces pots ont été placés dans des grilles aux dimensions de 2,4x1,9 mètres. Celles-ci sont placées sur des plots en bois ou en béton. Elles permettent l'insertion d'un pot dans chaque maille afin que celui-ci soit surélevé d'une dizaine de centimètres du sol. Dans chaque plot, les graines des 10 individus issus des 18 populations doivent être semées. Il faut donc y mettre 180 pots. En plus de cela, 3 pots supplémentaires ont été prévus, deux pour les sondes (TMS 4 by TOMST) et un pour le pluviomètre. Les sondes vont enregistrer la température à -6,+2 et +15 cm par rapport au niveau de la terre dans le pot ainsi que l'humidité volumétrique du sol, toutes les 15 minutes. Les 180 pots ont donc été mis en place dans chaque plot. Le pluviomètre, quant à lui, est placé à une extrémité de la grille. Les pots sont placés de manière aléatoire et sont changés de place toutes les deux semaines afin de minimiser les effets de bord.

Les pots avaient été remplis de terre au préalable. Ils ont donc dû être humidifiés avant le semis. Dans ce but, ils ont été saturés d'eau deux jours avant celui-ci. Les graines ont ensuite été semées et en choisissant un jour où les conditions météorologiques n'étaient pas trop défavorables (pas de fort vent ni de pluie afin d'éviter que les graines ne s'envolent). Cela a été réalisé le 18 mars 2021. Le contenu des tubes Eppendorf est simplement versé au centre du pot et ensuite recouvert d'une fine couche de terreau. Sur chaque pot le code correspondant à l'origine des graines (population + individu) est inscrit au marqueur peinture blanc. Cela permettra ensuite de pouvoir identifier les individus lors du suivi qui s'en suivra.

Une fois toutes les graines semées dans les 720 pots répartis sur les 4 plots, un voile de forçage (Hubo voile de forçage 30 gr/m²) fut placé au-dessus des pots. Celui-ci a permis de protéger les graines et ensuite les semis des intempéries de type fort vent, forte pluie et neige. Il a été enlevé une fois que des plantules étaient présentes dans la plupart des pots. Dans le cadre de cette étude ce fut réalisé le 24 avril. Celui-ci était maintenu autour des pots par des pinces à linge de sorte à ce que tous les pots soient bien protégés et que le vent ne puisse déplacer le drap. Le pluviomètre et les deux sondes ont été mis en place en même temps. Le pluviomètre est placé hors du voile afin de pouvoir récolter les pluies sans interception du drap et les sondes ont également été placées hors du drap. Mais une fois celui-ci enlevé, elles seront placées parmi les deux blocs de pots.

C. Récolte des données

Test de germination

Au préalable, un test de germination avait été réalisé sur des graines en trop récoltées en 2019. Le but était d'obtenir une estimation du pouvoir germinatif de ces graines. Pour ce faire, 3 individus ont été sélectionnés aléatoirement par population. Cinq graines par individu ont été disposées dans des boîtes de pétri sur du papier joseph imbibé d'eau distillée. Au vu de la taille des graines, il a été décidé de placer les graines des 3 individus de la même population dans la même boîte. Les boîtes de pétri ont été annotées avec le nom de la population et les numéros correspondants aux individus dont étaient issues les graines. Parfois, il n'y avait pas assez de graines pour permettre de tester 3 individus de la même population et dans ce cas seulement deux ont été testés. Ces boîtes sont ensuite scellées à l'aide de Parafilm et sont placées dans l'incubateur (Incubateur réfrigéré illuminé POL-EKO Aparatura). Celui-ci est réglé de façon à appliquer une durée du jour de 12 heures et une température de 25°C, soit des conditions idéales. A partir de la mise en place, les germinations dans chaque boîte de pétri seront relevées tous les 1 à 3 jours jusqu'au moment où un plateau de germination est atteint. Le taux de germination global sera calculé en divisant le nombre de graines ayant germé à l'issue du test de germination par le nombre total de graines qui ont été disposées dans les boîtes de pétri.

Suivi des germinations

A partir du moment où le semis a été réalisé, le suivi des germinations a commencé. Chaque jour de la semaine (excepté les week-ends) les germinations ont été relevées. Un cure-dents est placé à côté de la première pousse de chaque pot afin de l'identifier car une seule véronique (la première à germer) par pot sera conservée pour les analyses ultérieures (Figure 7). En plus de cela, les germinations sont encodées dans un tableau Excel qui renseigne la date, le nombre de germinations, le nom du plot, la population et le numéro de l'individu. Cela

permet de constater dans combien de pots il y a eu au minimum une germination et de calculer le taux de germination. Les plantules de *V. persica* excédentaires dans chaque pot ainsi que les plantules d'adventices ont été enlevées à l'aide d'une petite paire de ciseaux afin de ne pas causer de dégâts à la plantule qui sera conservée. Les plots ruraux ont régulièrement été désherbés afin de s'assurer que la croissance des véroniques ne soit pas impactée par la présence de plantes indésirables. Les pots ne sont pas arrosés afin de ne pas modifier l'impact du climat sur la croissance des plantes. Ils ont néanmoins dû être arrosés le 7 mai 2021, à titre exceptionnel, car il n'avait pas plu depuis un certain temps ce qui risquait de mettre fin à l'expérimentation de manière prématurée. Vingt centilitres d'eau ont été versés dans chaque pot.

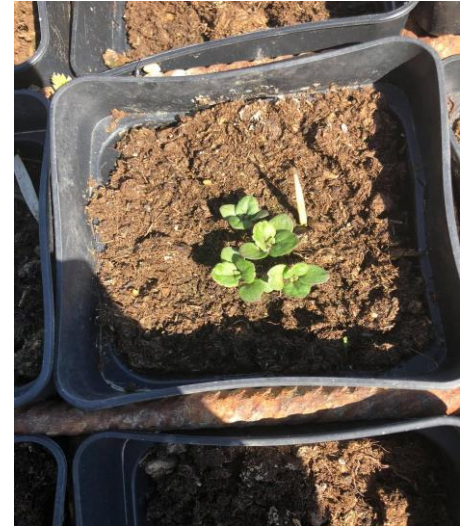


Figure 7: Plantules de véronique en développement

Suivi des fleurs

A partir de l'apparition de la première fleur, le suivi du nombre de fleurs par individu a démarré. Celui-ci fut réalisé tous les deux jours jusqu'à la récolte des plants. Le nombre de fleurs par pot est noté dans un fichier Excel du même type que celui pour le suivi des germinations. Le nombre total de fleurs est compté à chaque fois afin de ne pas avoir de problèmes de double comptage qui pourrait être lié au fait de compter chaque nouvelle fleur.

Mesures au Dualex en cours d'expérimentation

Durant l'expérience, la mesure du contenu en chlorophylle, l'indice de flavonols et du NBI (Nitrogen Balance Index) ont été réalisés à l'aide du Dualex (Dualex SCIENTIFIC + Force A).

Cette mesure est réalisée sur les 3 plus jeunes feuilles déployées. Cela permet d'avoir une mesure uniforme à travers toutes les plantes. En effet, avec le temps, les feuilles ont tendance à se durcir et leur activité photosynthétique baisse. La mesure a eu lieu lorsque la majorité des plantes étaient suffisamment développées. Dans le cas de cette étude, ce fut les 2, 3 et 4 mai

2021. Aucune récolte de feuilles ne fut réalisée à ce moment afin de ne pas endommager les plantes.

Récolte finale

La fin de l'expérience a eu lieu la semaine du 14 juin car 95% des véroniques étaient mortes. La récolte des feuilles pour le calcul de la SLA a eu lieu. Pour cela, les 3 plus jeunes feuilles déployées ont été collectées. La récolte des feuilles a eu lieu du lundi 14 et le mardi 15 juin. Celles-ci ont été prélevées et conservées au frigo dans des tubes remplis d'eau annotés du numéro de l'individu et de la population. Elles ont ensuite été mises sous pochette plastique transparente et scannées. Les images obtenues ont été analysées à l'aide du logiciel ImageJ afin d'obtenir la surface des feuilles. Celles-ci ont par la suite été mises sous enveloppes annotées du nom de l'individu et de la population et placées dans l'étuve (Memmert 800-100) jusqu'à leur pesée (durée d'une semaine). Finalement, les feuilles sèches ont été pesées à l'aide d'une balance d'une précision de 0,01 mg (DualRange XA105). La moyenne de la surface des feuilles (en centimètres carrés) ainsi que le poids sec moyen (en grammes) par plante seront calculés. La SLA est ensuite calculée en effectuant le quotient de la surface moyenne et du poids sec moyen.

Ensuite, la partie aérienne des plantes a été récoltée. Les véroniques ont été coupées au ciseau au niveau du sol et ont été placées dans des enveloppes annotées du numéro de l'individu, du numéro de la population et de la première lettre du plot correspondant. Cette récolte a eu lieu le mercredi 16 juin. Les enveloppes contenant les plantes ont été mises à l'étuve (Memmert 800-100) jusqu'à la pesée afin d'être séchées (deux semaines). Les feuilles sèches et les plantes sèches ont été pesées à l'aide de la même balance d'une précision de 0,01 mg (DualRange XA105) afin d'obtenir les masses sèches.

6. Analyse des données

Toutes les analyses à l'exception de celles relatives à l'expérimentation ont été réalisées à l'aide du logiciel R studio 1.3.1093 .

Analyse des données de terrain

Les données de SLA, de l'indice de flavonols, du contenu en chlorophylle et du NBI ont été analysées sur R studio à l'aide de modèles linéaires à effets mixtes à un facteur fixe catégoriel qui est l'origine locale (urbaine/rurale) et un facteur aléatoire qui est la population. Le facteur aléatoire population est hiérarchisé au facteur origine. Au préalable, les données ont été transformées afin d'obtenir une distribution normale des données. Pour les données SLA et le NBI, une transformation logarithmique a été appliquée. Pour le contenu en chlorophylle et l'indice de flavonols, une transformation racine carrée a été appliquée. Les packages lme 4 (Bates et al., 2021), car (Fox et al., 2021), tidyverse (Wickham, 2021), caret (Khun, 2021) et MuMin (Barton, 2020) ont été utilisés. Le meilleur modèle a été sélectionné en comparant les AIC des modèles avec et sans facteur aléatoire et en utilisant la fonction dredge du package MuMin. Une anova a ensuite été réalisée à partir du meilleur modèle sélectionné afin de voir s'il y a un effet significatif de l'origine sur ces traits fonctionnels. Un second modèle linéaire a été construit en remplaçant le facteur catégoriel origine par la variable continue « urbanité » afin de voir s'il y avait un effet significatif de ce facteur. Le facteur urbanité correspond au pourcentage de surfaces imperméables à une échelle de 3 kilomètres. La même méthode que pour le modèle précédent a été utilisée dans ce but.

Analyse des données de l'expérimentation

Analyses préliminaires

Au préalable, les données relatives aux masses des graines récoltées en 2019 ont été analysées. Cette analyse a permis de déterminer s'il y avait une différence des masses des graines en fonction de l'origine et de la population. Dans ce but, un modèle linéaire à effets mixtes a premièrement été construit avec le facteur fixe origine et le facteur aléatoire population. Le facteur population est hiérarchisé au facteur origine. Un test de Tukey a été effectué sur ce modèle. Enfin, un test de Levene a été utilisé afin de voir si les poids des

graines des deux origines avaient des variances différentes. Un second modèle linéaire a été construit en remplaçant le facteur catégoriel origine par la variable continue urbanité afin de voir s'il y avait un effet significatif de ce facteur.

Analyse du climat des jardins communs

Pour les analyses des résultats de l'expérimentation, il est important de savoir s'il y a des différences de température et d'humidité volumétrique du sol entre les plots d'origines différentes mais également de même origine. Pour cela, le test de Wilcoxon a été utilisé afin de tester l'égalité des moyennes. La sonde enregistrait 3 données de température (température de l'air, au niveau du sol et du sol). Un test de corrélation a été effectué entre les 3 températures données par les sondes pour chaque plot afin de voir si celles-ci étaient corrélées afin de pouvoir n'en conserver qu'une ce qui simplifierait la présentation et l'interprétation des résultats. En plus de cela, les données issues des pluviomètres ont été analysées à l'aide d'un test de Wilcoxon afin de déterminer si la quantité de pluie tombée dans chaque plot est similaire. Le test de Wilcoxon a été choisi pour ces deux analyses car la distribution des données n'était pas normale.

Analyse des données du jardin commun

Une fois cela fait, les données issues de l'expérimentation qui sont le succès de germination, le jour de germination, le nombre de fleurs produites, le jour de floraison, la biomasse sèche, la SLA, le contenu en chlorophylle, l'indice de flavonols et enfin le NBI ont été analysés à l'aide du logiciel Minitab 18. Une ANCOVA avec 4 facteurs et une covariable a été utilisée. Les facteurs fixes sont le climat et l'origine et les facteurs aléatoires sont la population et le plot. Ces facteurs fixes sont hiérarchisés car la population est reliée à l'origine et le plot au climat. La covariable utilisée est la masse des graines. Cette analyse permet d'obtenir un tableau avec toutes les interactions entre facteurs ce qui va permettre d'analyser les résultats en termes de mécanismes de variation phénotypique. Une seconde ANCOVA avec les mêmes facteurs mais cette fois-ci avec les interactions entre les facteurs et la covariable a été réalisée afin d'obtenir les informations relatives à ces interactions. Il est en effet nécessaire de faire une seconde ANCOVA car un test correct ne peut pas être effectué si ces interactions sont incluses au modèle. En effet la condition d'égalité des ordonnées à l'origine n'est pas respectée dans ce cas (Faraway, 2005). Quand cela était nécessaire, les variables ont subi des transformations afin de remplir les conditions d'application de cette analyse.

Résultats

1. Echantillonnage

Les résultats obtenus à l'issue des tests démontrent une absence d'effets de l'origine paysagère sur la SLA, le NBI, le contenu en chlorophylle et indice de flavonols des individus de *V. persica* issus des différentes populations (annexe 1). Le facteur aléatoire population n'était jamais significatif mais aucune p-valeur n'a pu être obtenue sur R pour celui-ci (tableau 1).

Tableau 1: P-valeurs issues des analyses des données de l'échantillonnage

	SLA	NBI	Indice de flavonols	Contenu en chlorophylle
Origine paysagère	0,6755	0,5744	0,6652	0,3066

Pour ce qui est de la variable continue « urbanité », celle-ci n'a également aucun effet sur les traits mesurés (annexes 3-4).

2. Expérimentation

A. Test de germination

Après deux semaines dans l'incubateur, le nombre de germinations dans les boîtes de Petri a atteint un plateau. Un taux de germination de 82,6% a été obtenu.

B. Masse des graines

Il n'y a aucune différence significative entre les masses des graines d'origine paysagère urbaine et celle d'origine paysagère rurale ($n=720$, $F=0,5415$, $P=0,462$). La moyenne de la masse des graines d'origine paysagère rurale est de 0,32 milligrammes avec un écart-type de $8,77 \times 10^{-3}$ milligrammes alors que celle d'origine paysagère urbaine est de 0,37 milligrammes avec un écart-type de $9,88 \times 10^{-3}$ milligrammes. Le test de Levene indique néanmoins une différence significative de variance entre les graines des deux origines ($P=0,2814$) (annexe 5). On n'obtient également aucun effet de la variable continue « urbanité » sur la masse de la graine (annexe 6).

C. Températures, humidités du sol et précipitations des jardins communs

Les températures de l'air, au niveau du sol et la température du sol sont fortement corrélées (corrélation de Pearson $r>0,7$). Il a donc été décidé de ne conserver qu'une seule donnée de température afin de simplifier la présentation des résultats. La température au niveau du sol a été conservée car la véronique est une plante rampante. La température au niveau du sol ainsi que l'humidité volumétrique du sol sont significativement différentes entre les plots ruraux et les plots urbains (p -valeur $<0,001$). La température ainsi que l'humidité volumétrique du sol en climat urbain sont significativement plus élevées que celles en climat rural (tableau 2).

Tableau 2 : Moyennes et écart-types des températures au sol et humidité du sol des plots urbains et ruraux

Climat	Donnée	Moyenne	Ecart-type
Rural	T0	10,53 C°	$8,82 \times 10^{-2}$ C°
Urbain	T0	12,05 C°	$8,33 \times 10^{-2}$ C°
Rural	Humidité du sol	$4,03 \times 10^{-2}$	$4,89 \times 10^{-4}$
Urbain	Humidité du sol	$4,43 \times 10^{-2}$	$5,5 \times 10^{-4}$

Si l'on s'intéresse aux différences entre jardins communs d'un même climat, on remarque que les températures au sol ne sont pas significativement différentes pour les deux plots urbains. Cependant, ce n'est pas le cas pour les plots ruraux. Pour ce qui est de l'humidité volumétrique du sol, elle varie entre plot dans les deux cas (tableau 3).

Tableau 3: Table des p-valeurs résultantes du test de Wilcoxon entre plots d'un même climat

Tests	Donnée	P-valeur
Urbain vs Urbain	T0	0,7765
Urbain vs Urbain	Humidité du sol	<0,001
Rural vs Rural	T0	<0,001
Rural vs Rural	Humidité du sol	<0,01

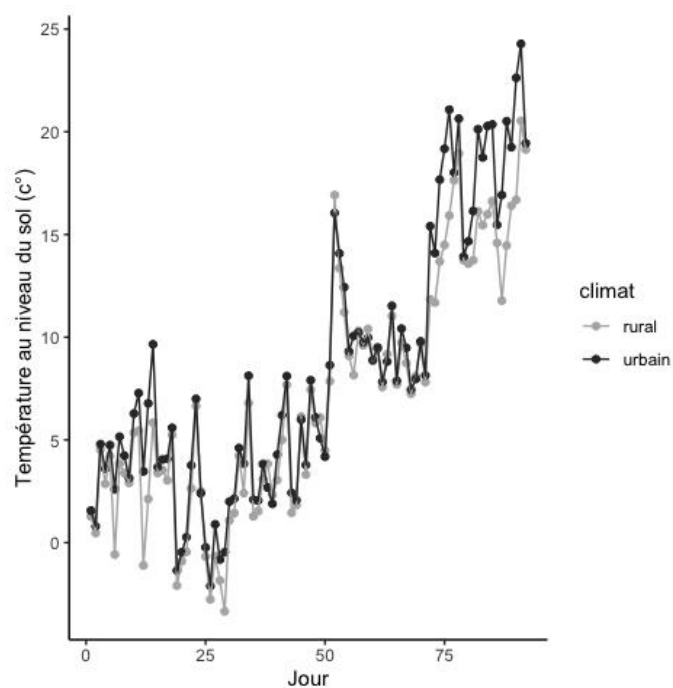


Figure 8: Température au niveau du sol des plots ruraux et urbains à 6h

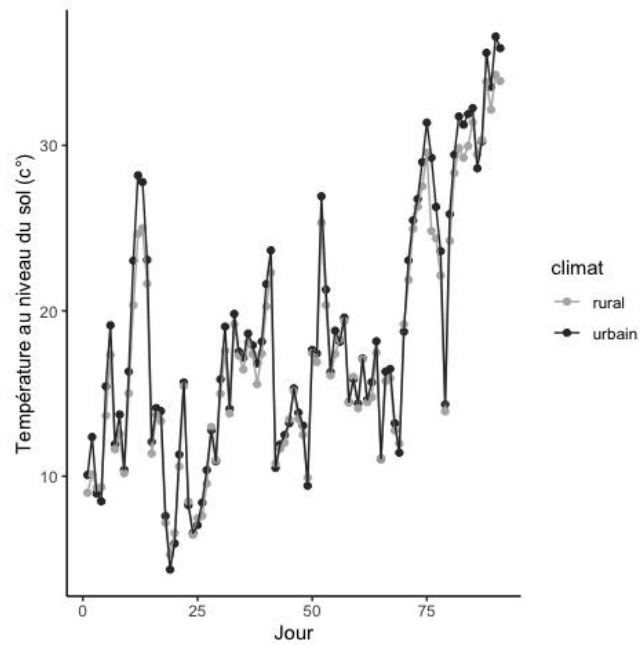


Figure 9: Température au niveau du sol des plots urbains et ruraux à 15h

Dans le cas des plots urbains, le plot « *Terra* » à une température au sol légèrement plus élevée mais cette différence n'est pas significative (tableau 3). En revanche, le plot « *Parking* » a une humidité du sol bien plus élevée que le plot « *Terra* ». Ce plot présente même une humidité du sol supérieure à celle des plots ruraux. Si l'on s'intéresse à ces derniers, le plot « *Champ* » présente une température moyenne plus faible et une humidité du sol plus élevée (tableau 4).

Tableau 4 : Moyennes et écarts-types de la température au niveau du sol et de l'humidité du sol pour chaque plot

Plot	Donnée	Moyenne	Ecart-type
Fumier	T0	10,71 C°	$8,64 \times 10^{-2}$ C°
Fumier	Humidité du sol	$4,02 \times 10^{-2}$	$4,26 \times 10^{-4}$
Champ	T0	10,36 C°	$9,09 \times 10^{-2}$ C°
Champ	Humidité du sol	$4,53 \times 10^{-2}$	$5,37 \times 10^{-4}$
Parking	T0	12,04 C°	$8,34 \times 10^{-2}$ C°
Parking	Humidité du sol	7×10^{-2}	$6,5 \times 10^{-4}$
Terra	T0	12,07 C°	$8,32 \times 10^{-2}$ C°
Terra	Humidité du sol	$2,52 \times 10^{-2}$	$4,17 \times 10^{-4}$

Les résultats indiquent également une différence de variabilité entre le plot « *Champ* » et le plot « *Fumier* » ($p < 0,01$ pour l'humidité du sol et la température). Pour ce qui est des plots urbains, les températures n'ont pas des variances différentes mais l'humidité oui.

Enfin, comme le plot « *Fumier* » est le plot rural qui a les températures les plus élevées, il a fallu vérifier que celui-ci avait un climat qui différait des plots urbains. La température et l'humidité du sol du plot « *Fumier* » diffèrent significativement de celles du plot « *Parking* » et du plot « *Terra* » (toutes les p-valeurs sont inférieures à 0,001). On peut donc dire, en conclusion, que l'on a deux plots urbains similaires et deux plots ruraux qui le sont moins.

Pour ce qui est des précipitations, elles ne varient pas entre climats ni entre plots (p-valeurs $> 0,05$).

D. Traits fonctionnels

Au moins une germination a été observée dans 529 pots sur 720, ce qui correspond à 73,4% des pots. Le taux de germination est de 67,5%. 320 de ces 529 plantes ont produit au moins une fleur, soit 60%. Plusieurs plants sont morts au cours de l'expérimentation suite aux conditions météorologiques comme par exemple les fortes chaleurs ou les orages. Au final, seules 378 véroniques ont été récoltées afin de mesurer leur poids sec.

Aucune influence significative de l'origine paysagère sur les traits fonctionnels n'a été observée, indiquant une absence de différenciation génétique entre les véroniques d'origine urbaine et celles d'origine rurale (tableaux 5-6).

Ce qui ressort le plus des résultats, ce sont les interactions significatives avec la masse de la graine. L'influence de la masse de la graine sur le nombre de germinations, le jour de germination ainsi que le nombre et le jour de floraison est significative indépendamment de l'origine (sauf pour le jour de germination). Les véroniques ayant une masse de graine plus élevée ont des délais de germination et de floraison moins longs, un nombre de germinations et de fleurs plus élevés (figure 10). On observe des interactions significatives entre le facteur masse de la graine et l'origine paysagère pour le jour de germination (figure 10b). Parmi les graines ayant une masse plus faible, celles d'origine urbaine auraient un délai de germination plus long.

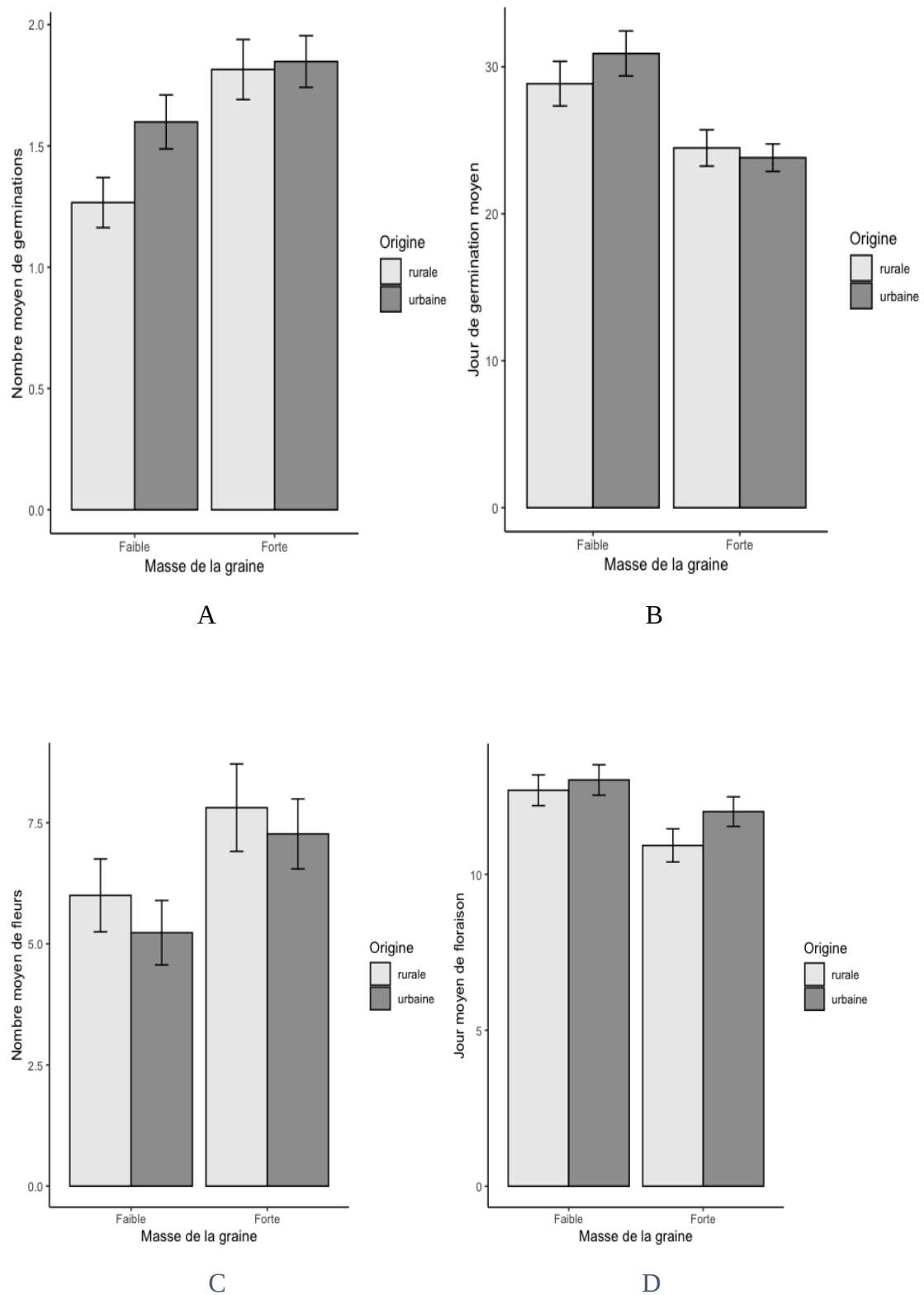


Figure 10 : (a) Nombre moyen de germinations, (b) jour moyen de germination, (c) nombre de moyen de fleurs et (d) jour moyen de floraison en fonction de la masse de la graine et de l'origine. La masse a été séparée en deux catégories « faible » et « forte » en se basant sur la médiane, ce qui permet une séparation équitable du jeu de données.

Pour le facteur fixe climat, aucune influence significative sur les traits mesurés dans cette étude n'a été observée. Cependant, pour certains traits, on observe une influence des facteurs aléatoires plot (délai de floraison, NBI, SLA, indice de flavonols, contenu en chlorophylle et la masse sèche) (annexes 11-12). Pour la masse sèche, on peut voir que celle-ci est plus élevée dans le plot « *Fumier* ». On peut également voir qu'elle est bien plus basse dans les plots urbains (figure 11)

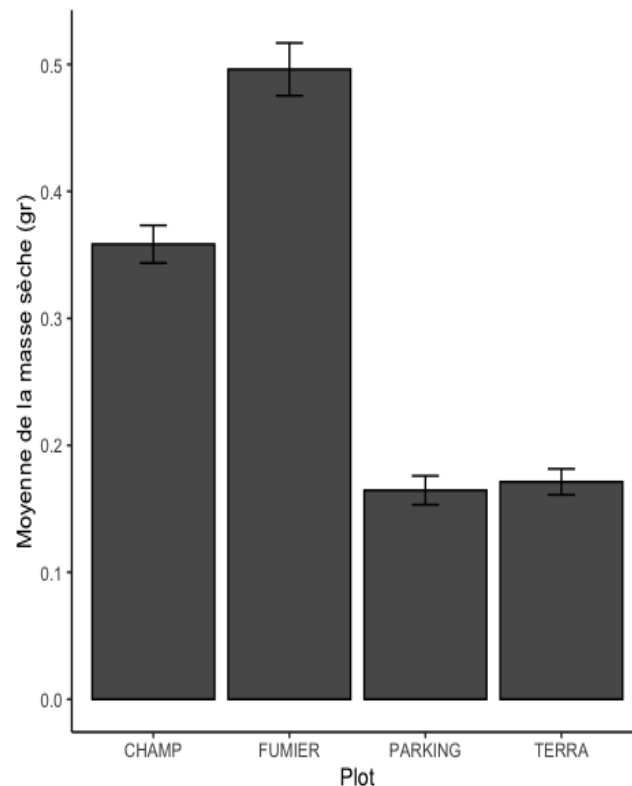


Figure 11: Moyenne de la masse sèche en fonction du plot

Pour d'autres traits on observe une interaction significative avec le facteur aléatoire population (nombre de germination et délai de germination). Cela indique que les populations d'une même origine diffèrent entre elles pour ces traits.

Les résultats de l'ANCOVA montrent une influence significative de l'interaction origine paysagère * plot(climat) pour le nombre et le délai de germination. Celle-ci indique que les véroniques d'une certaine origine se développent mieux dans certains plots et donc potentiellement la présence d'une adaptation locale de celles-ci.

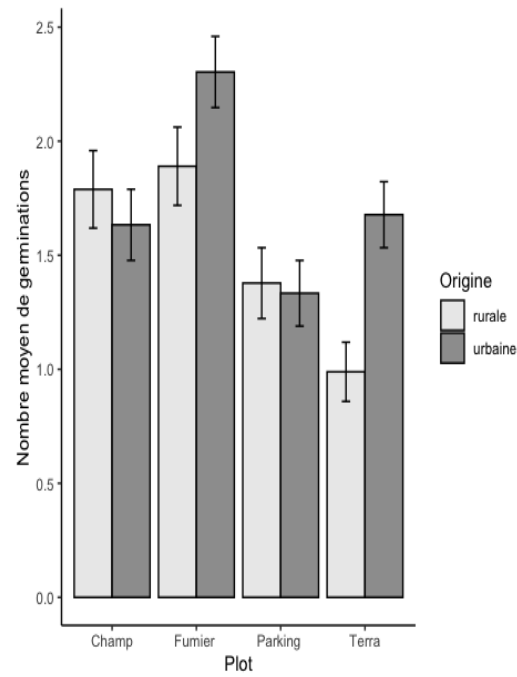


Figure 12 : Nombre moyen de germinations en fonction du plot et de l'origine

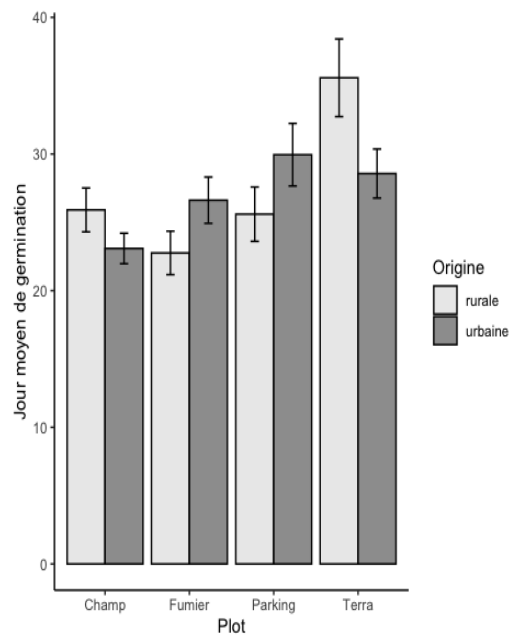


Figure 13 : Jour moyen de germination en fonction du plot et de l'origine

Tableau 5: Résultats de l'ANCOVA pour les traits nombre de germinations, jour de germination, nombre de fleurs, jour de floraison et masse sèche

	Nombre de germinations			Jour de germination			Nombre de fleurs			Jour de floraison			Masse sèche		
	dl	F	P	dl	F	P	dl	F	P	dl	F	P	dl	F	P
Masse de la graine	1	9,71	0,002**	1	13,8	0,000***	1	4,76	0,030*	1	10,16	0,002**	1	2,34	0,127
Origine	1	0,5	0,501	1	0,00	0,978	1	0,19	0,679	1	0,22	0,648	1	0,73	0,436
Climat	1	7,35	0,111	1	5,49	0,152	1	6,55	0,117	1	3,7	0,158	1	9,36	0,093
Population (Origine)	16	8,82	0,000***	16	6,64	0,000***	16	1,14	0,39	16	1,92	0,098	16	1,71	0,140
Origine*Climat	1	0,17	0,722	1	0,15	0,740	1	0,77	0,798	1	1,35	0,278	1	0,07	0,871
Plot (Climat)	2	0,63	0,612	2	0,66	0,604	2	17,43	0,054	2	326	0,001**	2	98,56	0,006**
Climat*Pop (Origine)	16	1,07	0,416	16	0,86	0,610	16	2,67	0,008**	16	1,39	0,143	16	0,7	0,789
Origine*Plot (Climat)	2	8,41	0,001**	2	6,69	0,003**	2	2,8	0,074	2	2,43	0,236	2	0,18	0,832
Plot (Climat)*Pop (Origine)	32	0,71	0,887	32	0,84	0,716	32	1,06	0,382	32	0,02	0,981			
Masse*Origine paysagère	1	0,09	0,770	1	9,85	0,002**	1	1,72	0,190	1	3,73	0,054	1	2,71	0,101
Masse*Population (origine)	16	1,73	0,037*	16	1,46	0,112	16	0,87	0,602	16	1,63	0,06	16	2,2	0,005**
Masse*Climat	1	0,01	0,920	1	0,42	0,518	1	1,56	0,082	1	3,04	0,082	1	0,00	0,956
Masse*Plot (Climat)	2	1,6	0,202	2	0,23	0,795	2	0,56	0,569	2	0,56	0,572	2	3,14	0,045*

Tableau 6: résultats de l'ANCOVA pour les traits SLA, NBI, contenu en chlorophylle et indice de flavonols

	SLA			NBI			Contenu en chlorophylle			Indice de flavonols		
	dl	F	P	dl	F	P	dl	F	P	dl	F	P
Masse de la graine	1	2,32	0,130	1	0,44	0,509	1	0,09	0,768	1	1,31	0,254
Origine	1	0,92	0,411	1	4,9	0,058	1	4,06	0,100	1	1,79	0,254
Climat	1	0,11	0,218	1	12,31	0,065	1	2,25	0,267	1	2,09	0,284
Population (Origine)	16	1,13	0,403	16	1,66	0,092	16	0,25	0,318	16	0,98	0,47
Origine*Climat	1	0,14	0,769	1	3,93	0,091	1	0,25	0,637	1	0,23	0,308
Plot (Climat)	2	2,85	0,258	2	20,08	0,044*	2	34,02	0,026*	2	104,87	0,008**
Climat*Pop (Origine)												
Origine*Plot (Climat)	2	0,98	0,377	2	0,2	0,819	2	0,2	0,815	2	0,21	0,813
Plot (Climat)*pop (Origine)												
Masse*Origine	1	0,31	0,578	1	1,43	0,232	1	1,21	0,272	1	0,07	0,272
Masse*Population (origine)	16	0,37	0,494	16	0,64	0,85	16	0,82	0,668	16	0,76	0,733
Masse*Climat	1	0,11	0,741	1	0,02	0,889	1	0,00	0,949	1	1,18	0,278
Masse*Plot (Climat)	2	1,02	0,361	2	2,5	0,084	1	1,89	0,153	1	0,9	0,409

Discussion

Cette étude avait comme but premier de déterminer si la SLA, le NBI, l'indice de flavonols et le contenu en chlorophylle de l'espèce exotique *V. persica* varient le long du gradient d'urbanisation. Pour cela, un échantillonnage fut premièrement réalisé le long de gradients d'urbanisation en Belgique. Neuf populations de cette annuelle d'origine urbaine et d'origine rurale furent sélectionnées dans ce but.

1. Echantillonnage sur le terrain

Les résultats montrent une absence d'effets significatifs de l'origine sur les traits mesurés qui étaient la SLA, le NBI, l'indice de flavonols et le contenu en chlorophylle. Pour ce qui est de la SLA, ces résultats semblent s'accorder avec les recherches dans ce domaine. En effet, ce trait est influencé par de multiples facteurs de stress ne variant pas forcément de manière unidirectionnelle le long du gradient d'urbanisation (Williams et al., 2015). Cela pourrait donc expliquer l'absence de résultat concernant ce trait. La SLA est un trait qui rend compte de la capacité de la plante à utiliser les ressources. Une modification de la SLA indique une variation de structure et de contenu en nutriments de la feuille qui est principalement influencée par la quantité de sucre et d'amidon dans la plante et donc l'efficacité de la photosynthèse (Gong & Gao, 2019). Les plantes avec une SLA plus élevée sont potentiellement des plantes qui ont eu accès à de plus grandes quantités d'eau et nutriments. Dans notre cas, comme dit précédemment, les variations de ces conditions n'étaient peut-être pas unidirectionnelles le long des gradients étudiés, impliquant une absence d'effet de l'origine paysagère.

En ce qui concerne l'indice de flavonols, on aurait pu s'attendre à ce que celui-ci soit plus élevé pour les plantes présentes en milieu urbain. En effet, les flavonols font partie des flavonoïdes qui sont des métabolites qui jouent le rôle d'antioxydants lors de l'exposition de la plante aux facteurs de stress tels que le manque d'eau ou la lumière (Winkel-Shirley, 2002). C'est le type de conditions stressantes, en particulier le manque d'eau, que l'on pourrait s'attendre à retrouver dans les milieux urbains. Comme abordé dans l'introduction, les zones urbaines sont généralement des zones où les températures sont plus élevées en raison de l'effet d'îlot de chaleur urbaine (Oke, 1995). Cette absence de différence entre l'indice de flavonols

des véroniques d'origine urbaine et celles d'origine rurale peut éventuellement s'expliquer par le fait que les conditions météorologiques de l'année 2021 furent très peu stressantes pour les végétaux jusqu'à la fin du mois de mai. En effet, les températures furent beaucoup plus fraîches que d'habitude et le développement des plantes en fut même impacté, ce qui décala la date de l'échantillonnage. De même, la semaine durant laquelle cet échantillonnage fut réalisé était une semaine avec un temps couvert et de nombreuses averses ce qui a pu diminuer l'indice de flavonols mesuré sur les feuilles des individus de *V. persica* qui aurait pu être provoqué par les UV ou le stress hydrique.

Pour la chlorophylle, on aurait pu s'attendre à une diminution de sa concentration due à l'augmentation des polluants atmosphériques (Joshi et al., 2007; Heath et al., 2009; Molnar et al., 2018). Le contenu en chlorophylle des plantes est également impacté par les facteurs de stress, comme la salinité, le froid et le contenu en nutriments du sol (Palta, 2009). Une explication à cette absence d'effet pourrait être que, comme pour la SLA, le contenu en chlorophylle de la feuille est influencé par plusieurs facteurs de stress qui varient de manières différentes le long du gradient d'urbanisation.

En ce qui concerne le NBI, il ne semble pas évoluer le long du gradient rural-urbain étudié de manière catégorielle ou continue. Pour rappel, il s'agit du quotient du contenu en chlorophylle sur l'indice de flavonols. Il semble donc logique qu'il n'évolue pas le long du gradient d'urbanisation.

En conclusion, l'absence de résultats pour cet échantillonnage peut avoir plusieurs origines. Premièrement, il se peut qu'il n'y ait effectivement pas d'effets de l'urbanisation sur ces traits. Une deuxième hypothèse serait que les conditions météorologiques de cette année n'étaient pas assez stressantes afin d'observer des différences dans ces traits. Ensuite, il se pourrait que l'échelle de 3km x 3km ne soit pas la meilleure échelle pour étudier l'urbanité et qu'une échelle plus locale serait plus juste et amènerait d'autres résultats. Enfin, le microclimat pourrait avoir eu une plus grande importance que l'urbanité. En effet, Geron et al. ont étudié en 2020 la variation le long d'un gradient d'urbanisation des mêmes traits que dans cette étude qui sont le contenu en chlorophylle, la SLA et l'indice de flavonols et ils observent un impact significatif du microclimat et mais aucun impact de l'urbanité sur ces traits. Les plantes réagiraient donc de manière plus fortes aux conditions environnementales à une échelle plus fine.

2. Jardins communs réciproques

Dans un second temps, une expérimentation basée sur le principe de la transplantation réciproque a été mise en place à Gembloux. Deux plots au climat urbain et deux plots au climat rural ont été utilisés afin de détecter des éventuelles adaptations locales aux environnements urbains chez *V. persica*. Le but était également de démêler les effets des différentes sources possibles de variation phénotypique que sont la plasticité phénotypique, les variations génétiques et les effets maternels environnementaux grâce à la transplantation réciproque. Les mêmes traits que pour l'échantillonnage ont été mesurés et analysés ainsi que 5 traits supplémentaires que sont le jour de germination, le nombre de germinations, le jour de floraison, le nombre de fleurs et la masse sèche.

Ces résultats seront discutés par mécanisme de **variation phénotypique**.

Effets maternels

Les effets maternels environnementaux sont observables grâce aux interactions avec la masse de la graine (Roach & Wulf, 1987). Dans cette étude on observe une influence significative de cette covariable sur le nombre et le jour de germination, le nombre de fleurs et le jour de floraison. On peut donc dire que pour ces 4 traits il y a des effets maternels environnementaux. Cependant, l'analyse préliminaire des masses des graines n'indique pas d'effet de l'origine sur la masse des graines. On ne sait donc pas déterminer quelle est la cause de ces variations de masse de la graine. Pourtant, les plantes à plus grosses graines seraient favorisées en ville (Palma et al., 2017; Williams et al., 2015) parce que les grosses graines ont une meilleure fitness dans les milieux secs, ombragés et où la compétition est présente (Westoby et al., 2002) et qu'une masse de graine plus élevée diminue la probabilité d'extinction dans tous les milieux (Williams et al., 2006). Mais l'on ne retrouve pas cette tendance dans cette étude.

Les plantes ayant une masse de graine plus élevée ont un jour de floraison et de germination plus faible ainsi qu'un nombre de fleurs et de germinations plus élevés. Elles seraient, en conséquence, avantagées. Ces résultats semblent s'accorder avec la littérature. Le nombre et le délai de germination sont des facteurs qui, il a été prouvé, peuvent être influencés par les EME (Hendrix, 1984; Weis, 1984). Une plante qui germe plus vite va plus vite produire des fleurs.

En conséquence, il semble logique que le délai de floraison soit également plus faible. Le nombre de fleurs produites et donc le succès de reproduction sont liés au délai de floraison (Pico & Retana, 2000). Il a été prouvé que les effets maternels environnementaux affectent les premiers stades de développement des plantes (Roach & Wulf, 1987). Mais ils peuvent également exercer une influence de plus longue durée sur la fitness de la plante en agissant sur le nombre de fleurs produites (Monty et al., 2013). Et c'est ce que l'on observe dans cette étude.

Pour le jour de germination une interaction significative entre la masse de la graine et l'origine paysagère a été trouvée, indiquant une origine génétique des effets maternels environnementaux (Monty et al., 2013). Parmi les graines ayant une masse élevée celles d'origine urbaine ont un délai de germination plus faible. Parmi celles avec une masse plus faible, celles d'origine rurale ont un délai de germination plus court. Cette différence de délai de germination entre les graines d'une même catégorie de masse pourrait s'expliquer par une différence de qualité des substances nutritives présentes dans la graine entre les graines d'origine rurale et urbaine.

Les interactions avec le facteur population (pour le nombre de germinations et la masse sèche) montrent également le contrôle génétique des EME alors que celles avec le facteur plot (pour la masse sèche) montrent un contrôle environnemental de ceux-ci (Monty et al., 2013). En ce qui concerne nos résultats, on peut donc dire que pour le jour de germination, le nombre de fleurs et le jour de floraison il n'y a aucune preuve de contrôle génétique ou environnemental des EME. Dans leur étude, Monty et al., 2013 ont trouvé un contrôle environnemental fort des EME qui s'expriment de manière plus prononcée dans le cas de conditions printanières rudes. Dans leur étude les deux jardins expérimentaux se trouvent dans des climats tout à fait différents (montagnard vs méditerranéen). Dans notre cas, les différences de climat n'étaient peut-être pas assez prononcées et l'ensemble des plots a subi des conditions climatiques printanières peu favorables ce qui a pu amener à une forte expression des EME indifféremment du climat (à l'exception de la masse sèche qui présente une interaction significative du facteur masse avec le facteur plot indiquant un contrôle environnemental des EME).

Différenciation génétique

L'urbanisation provoque des perturbations fréquentes qui peuvent influencer les processus évolutifs dans les villes (Hendry, Gotanda & Svensson, 2017). Il a été prouvé qu'elle influence la sélection naturelle par ses modifications des conditions biotiques et abiotiques (Johnson, Thompson & Saini, 2015). Elle entraîne également des mutations dues à la pollution et enfin influence la dérive génétique ainsi que le flux de gènes entre individus (Rivkin et al., 2018). Si une différence de pression sélective entre les environnements urbains et ruraux est présente, alors il peut y avoir une différenciation des populations urbaines (Yakub & Tiffin, 2017).

Les résultats de cette étude démontrent néanmoins une absence de différenciation génétique entre les populations rurales et urbaines au niveau des traits mesurés. On observe aucune influence de l'origine sur ceux-ci. L'absence de différenciation génétique entre les populations urbaines et rurales dans le cas de cette étude semble cohérente pour le NBI, l'indice de flavonols, le contenu en chlorophylle et la SLA au vu des résultats de l'échantillonnage. En effet, s'il n'y a pas de différences dans ces traits mesurés sur les individus mère, ces différences ne sauraient se transmettre génétiquement à leurs descendants.

La différenciation génétique peut être due à l'adaptation locale si les individus d'origine locale se développent mieux que ceux ayant une origine différente dans les jardins-test (Kaweki & Ebert, 2004). Ce n'est pas le cas dans notre expérience, les individus d'origine rurale ne semblent pas mieux se développer en condition rurale que les individus d'origine urbaine et vice versa. En effet, il n'y a aucun effet significatif de l'interaction origine paysagère et climat.

Néanmoins, le facteur aléatoire population a un effet significatif sur le nombre et le jour de germination. Celui-ci indique une différenciation génétique au sein des individus provenant de la même origine paysagère mais pas entre individus d'origines paysagères différentes. Cela peut expliquer l'absence d'effets de l'origine. Pour ces deux traits il y a également une interaction significative entre le facteur plot et population qui rend compte des meilleures performances de certaines populations dans certains plots. Pour le trait du nombre de fleurs, une interaction significative entre le facteur fixe climat et le facteur aléatoire population implique également une différenciation génétique au sein des origines.

Il n'y a que très peu d'études sur le sujet, surtout s'intéressant à des végétaux. Néanmoins, elles semblent s'accorder sur une différenciation génétique des populations urbaines et rurales. Gorton et al., 2018 ont étudié l'ambrosie dans des jardins communs réciproques et démontrent que les individus d'origine urbaine fleurissent significativement plus tôt que ceux d'origine rurale. Une seconde étude qui s'est intéressée à la différenciation génétique le long de gradients d'urbanisation réalisée par Yakub et Tiffin en 2017 a montré une différenciation de traits entre les populations urbaines et les populations rurales comme la taille de la plante, le jour de floraison, le nombre de feuilles, le nombre de graines produites. D'autres études trouvent des adaptations de certains traits aux conditions urbaines (Cheptou et al., 2006; Thompson et al., 2016). Mais ces études ne se basent pas sur des expériences en jardin commun. Une absence de différence de biomasse entre les descendants des plantes d'origine rurale et d'origine urbaine correspond cependant aux résultats de Pisman et al., 2020 qui ont étudié la biomasse et le nombre de graines produites par des plants de *Taraxacum officinale* provenant de populations urbaines et rurales. Cette étude est assez proche de la nôtre car elle a été mise en place en Flandres et quantifie l'urbanité en s'intéressant à la même échelle (basée sur des mailles carrées de 3 km de côté).

Les résultats peuvent ne pas être similaires dans toutes les situations car les échantillonnages ne sont pas effectués dans des conditions similaires, les populations urbaines et rurales ne sont pas connectées de la même façon ou ne se retrouvent pas dans des gradients urbains/ ruraux identiques ce qui peut expliquer que les résultats varient. La seule étude qui a utilisé la même méthode pour quantifier l'urbanité et qui a également été menée en Belgique trouve néanmoins des résultats similaires aux nôtres, c'est-à-dire une absence de différenciation génétique.

La différenciation génétique est liée au flux de gènes entre les populations. Si ceux-ci sont réduits il va y avoir différenciation (Slarkin, 1985). Ces flux de gènes, dans le cas des plantes, se font par l'intermédiaire de la pollinisation et la dispersion des graines. Dans le cas de *V. Persica* la pollinisation est entomogame et autogame. La véronique de perse est majoritairement autofécondée, ce qui ne participe pas au flux de gènes. La dispersion des graines peut se faire par le vent, la pluie ou les animaux mais elle n'a pas véritablement un mode de dispersion privilégié (Garden Organics; Tela Botanica). Les graines de véronique ne vont généralement pas beaucoup se disperser. Le flux de gènes entre les différentes populations

ne devrait donc pas être favorisé. En conséquence, il ne s'agit pas d'une piste très convaincante pour expliquer l'absence de différenciation dans le cadre de cette étude.

Plasticité phénotypique

Si aucun effet de l'origine n'est présent mais qu'il y a un effet significatif du climat ou du plot, alors celui-ci serait dû à la plasticité phénotypique (Monty et al., 2013). Aucun effet significatif du climat n'est observable dans le cadre de cette étude. Il y a un effet significatif du facteur aléatoire plot sur le jour de floraison, le NBI, le contenu en chlorophylle, l'indice de flavonols et la masse sèche des plants. Ceci peut également s'expliquer par la plasticité phénotypique. En effet, les plots, bien qu'appartenant aux mêmes climats, présentent des différences. Les deux plots urbains sont similaires au niveau de leurs températures mais ont des humidités du sol différentes. Les plots ruraux sont, eux, différents au niveau des températures, avec un plot fumier moins frais. De plus, les températures et l'humidité de ces deux plots ont des variances différentes, ce qui peut expliquer cet effet plot significatif. On pourrait donc s'attendre à avoir un effet plot sur tous les traits qui traduirait une plasticité phénotypique. Mais ce n'est pas le cas pour la SLA, le nombre de germinations, le jour de germination et le jour de floraison. Hors l'humidité du sol et les températures ont un impact sur les traits précédemment cités. La germination est influencée par les températures et la quantité d'eau présente dans le sol (Khan & Ungar, 1998; Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006). La SLA est un trait qui est influencé par les conditions environnementales (Dijkstra, 1989). Lors de l'échantillonnage, l'absence d'effet de l'urbanisation sur celle-ci pouvait s'expliquer par les différents facteurs de stress ne variant pas de manière unidirectionnelle le long du gradient d'urbanisation. Mais dans le cadre de l'expérimentation les seules variables étaient la température et l'humidité du sol. Il était donc attendu d'observer des feuilles à la SLA plus élevée dans les plots aux conditions moins stressantes et à la SLA plus faible (feuilles plus coriaces et résistantes à la chaleur) dans les conditions plus stressantes. Comme expliqué précédemment, cette absence d'effet est peut-être due aux conditions météorologiques ou encore aux conditions difficiles de prise des mesures lors de la récolte finale. En effet, sur les plants abimés par la chaleur il était compliqué de prélever les 3 plus jeunes feuilles correctement et ensuite de les étaler et de les scanner, ce qui a pu provoquer un biais.

L'effet significatif du facteur plot sur le jour de floraison semble plausible sachant que deux des trois principaux facteurs environnementaux ayant un impact sur la floraison sont les températures et l'humidité du sol (Rathcke & Lacey, 1985). Ce qui est plus surprenant c'est que les plots « *Terra* » et « *Parking* » semblent avoir un délai de floraison plus long alors que ce sont ceux qui sont en conditions plus urbaines. Or, il a été prouvé que l'urbanité diminue le délai de floraison (Roetzer, 2000). Une explication peut être que les délais de germination plus longs pour ces deux plots induisent une floraison plus tardive. Gorton et al., 2018 observent également un délai de floraison plus long pour les plantes poussant en conditions urbaines lors d'expériences en jardins réciproques.

Le fait qu'il y ait un effet du facteur aléatoire plot sur le contenu en chlorophylle, l'indice de flavonols et le NBI est surprenant car ce n'était pas le cas sur le terrain. Cela montre bien que ce sont des traits plastiques. Or, sur le terrain, aucun effet de l'urbanisation n'a été observé sur ces traits. Cela est probablement dû au fait qu'il y a plus de facteurs environnementaux qui varient sur le terrain que lors de l'expérimentation. En effet, sur le terrain, la pollution atmosphérique, le type de sol, l'exposition au soleil et la compétition sont des facteurs qui ont pu avoir un effet sur ces traits et qui ne varient pas entre nos jardins communs, ce qui peut expliquer la différence de résultats. Également des différences de microclimat pouvaient être présentes parmi les différentes populations étudiées, expliquant une absence d'impact de l'urbanisation.

La masse sèche est beaucoup plus élevée dans le plot « *Fumier* » que dans les autres plots. Il s'agit du plot rural qui a une température du sol un peu plus élevée et une humidité du sol un peu moindre mais qui présente moins de variabilité. Ce sont donc des conditions qui ont pu être moins stressantes pour les plantes. Les plantes sont un peu plus à l'abri du vent et du soleil. Dans la littérature, une biomasse plus élevée est souvent associée aux climats urbains (Ziska et al, 2003). Nous ne retrouvons pas cet effet dans cette étude. Ces études ne comparent notamment des assemblages d'espèces différentes, ce qui peut biaiser les résultats. Une autre étude met en lumière une diminution de la hauteur d'espèces invasive le long du gradient urbain rural (Géron et al., 2021). De plus, encore une fois, la différence entre plots urbains et ruraux est principalement une différence de températures, qui, malgré le fait que ce soit l'une des modifications les plus importantes induites par l'urbanisation, n'est pas la seule. Une biomasse plus élevée peut être due à un sol plus riche ou encore une concentration en CO₂ dans l'air plus

élevée qui sont des conditions retrouvées en milieux urbains mais qui ne varient pas entre nos plots (George et al., 2009).

Conclusion et perspectives

Cette étude avait pour but de déterminer si les conditions urbaines provoquent la variation de certains traits fonctionnels de l'espèce exotique invasive *V. persica* et ce dans quelle mesure.

Les espèces exotiques sont en effet favorisées par les conditions urbaines et on en sait peu sur leurs potentielles adaptations à ce milieu. Les résultats démontrent une absence d'effets significatifs de l'origine urbaine sur les traits mesurés lors de l'échantillonnage qui sont la SLA, le contenu en chlorophylle, l'indice de flavonols et le NBI. Cette absence de résultats est cohérente avec l'étude de Géron et al., 2021 qui ont étudié les mêmes traits le long d'un gradient d'urbanisation en Belgique et n'ont trouvé aucun effet de l'urbanisation sur ceux-ci. Cependant, d'autres études se basant sur d'autres traits mettent en lumière une différenciation de traits des plantes en zone urbaine (Cheptou et al., 2006; Thompson et al., 2016).

Dans un second temps, l'expérimentation en jardin réciproque a permis d'obtenir une idée de l'influence des différents mécanismes de variation phénotypique sur le phénotype des descendants des individus d'origine urbaine et rurale et, en conséquence, de mettre en lumière une éventuelle transmission à court terme de variations génétiques liées au milieu urbain. Aucun résultat significatif n'a été observé concernant la différenciation génétique entre les populations urbaines et rurales. Des résultats similaires ont été observés lors d'une autre étude menée en Belgique (Pisman et al., 2020). Cependant, d'autres études obtiennent des variations génétiques entre populations d'origine urbaine et rurale lors d'expériences en jardin commun ou en transplantation réciproque (Yakub et Tiffin, 2017; Gorton et al., 2018). Il s'agit néanmoins encore d'un sujet peu étudié.

Des effets maternels ont été mis en évidence pour le nombre de germinations, le jour de germination, le nombre de fleurs et le jour de floraison. Les plantes avec une masse de graine plus élevée ont un succès de germination plus élevé, un délai de germination et de floraison plus faibles et un nombre de fleurs produites plus élevé. Il n'a néanmoins pas été possible de déterminer l'origine de ces effets. Les résultats permettent seulement d'affirmer qu'ils ne sont pas dus à l'origine urbaine ou rurale des plants mère.

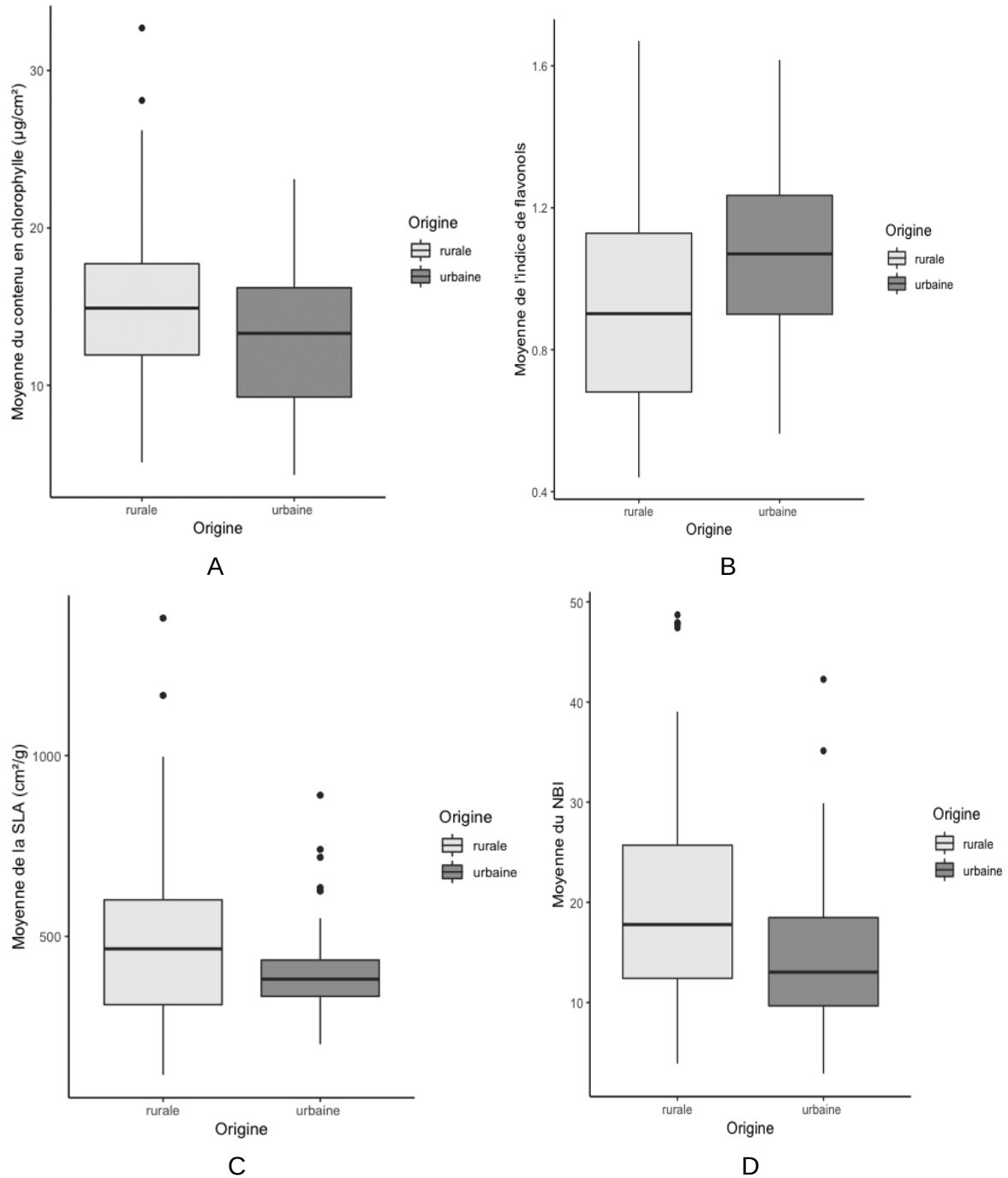
Il pourrait être intéressant de réaliser d'autres échantillonnages le long d'autres gradients urbains-ruraux avec des espèces différentes afin de voir si des résultats similaires seraient obtenus. C'est en effet un sujet assez peu étudié. Une mesure du Sky View Factor pourrait être prise en complément lors des échantillonnages. En effet, il a été montré que ce facteur décrivant le microclimat d'un site a un effet significatif sur le contenu en chlorophylle, l'indice de flavonols et la SLA (Géron et al., 2021). Pour la partie expérimentation, il aurait aussi été préférable de mettre fin à l'expérimentation un peu plus tôt afin d'avoir des plants suffisamment vigoureux pour faire une seconde analyse à l'aide du Dualex et avoir des données de SLA plus simples à obtenir. De manière générale, que ce soit pour l'expérimentation ou l'échantillonnage, il pourrait être intéressant d'étudier plus de traits fonctionnels comme le nombre de graines produites, le LMDC ou la taille de la plante qui auraient pu davantage nous éclairer sur les effets de l'urbanisation. Il avait été prévu de comptabiliser le nombre de graines à la fin de l'expérimentation mais les véroniques sont arrivées à un taux de dessèchement élevé trop tôt pour que cela puisse être mis en place.

Une autre approche serait de travailler avec une échelle différente afin de définir l'urbanité, peut-être une échelle plus précise ou plus large aurait-elle un effet significatif.

Enfin, une autre remarque qui peut être faite est que, dans le cadre de cette étude, on a travaillé avec la première génération de descendants de nos populations échantillonnées. Cela a comme conséquence que les effets maternels sont fort représentés. Afin de minimiser ces effets maternels il pourrait être intéressant de travailler avec une troisième génération (Alexander & Wulf 1995).

Annexes

Annexe 1: Boxplots de (a) la moyenne du contenu en chlorophylle, (b) de l'indice de flavonols, (c) de la SLA et (d) du NBI en fonction de l'origine.



Annexe 2 : Résultats de la sélection du meilleur modèle pour les différents traits étudiés en utilisant la variable catégorielle « origine ».

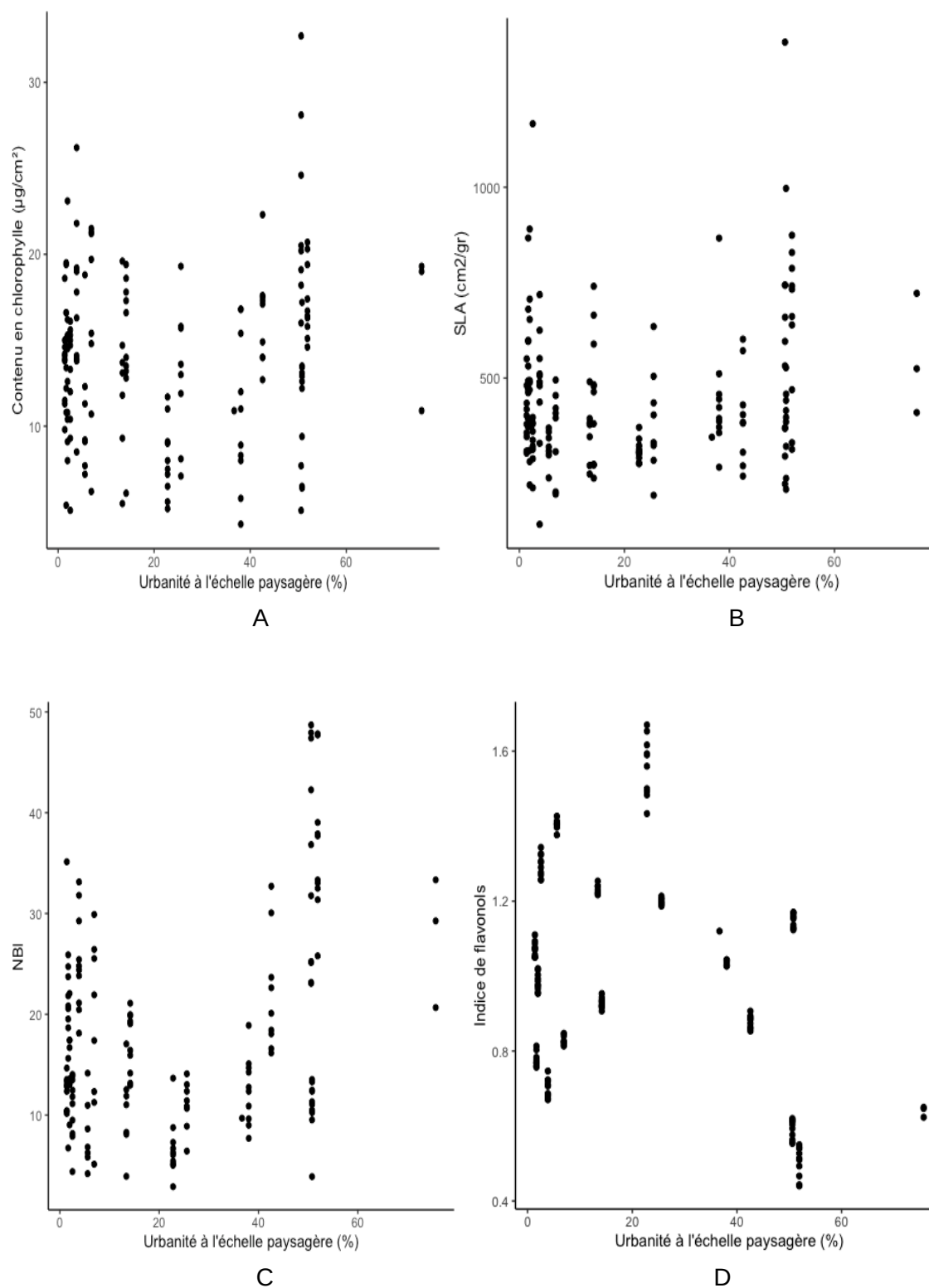
Statistical models				
	SLA	CHL	NBI	FLAV
(Intercept)	6.04 ^{***}	3.68 ^{***}	2.72 ^{***}	0.99 ^{***}
	(0.05)	(0.10)	(0.13)	(0.07)
AIC	133.60	291.92	185.66	-11.86
BIC	145.73	304.04	197.78	0.26
Log Likelihood	-62.80	-141.96	-88.83	9.93
Num. obs.	153	153	153	153
Num. groups: pop:o_pay	18	18	18	18
Num. groups: o_pay	2	2	2	2
Var: pop:o_pay (Intercept)	0.04	0.15	0.19	0.04
Var: o_pay (Intercept)	0.00	0.00	0.01	0.00
Var: Residual	0.11	0.31	0.14	0.04

^{***}p < 0.001; ^{**}p < 0.01; ^{*}p < 0.05

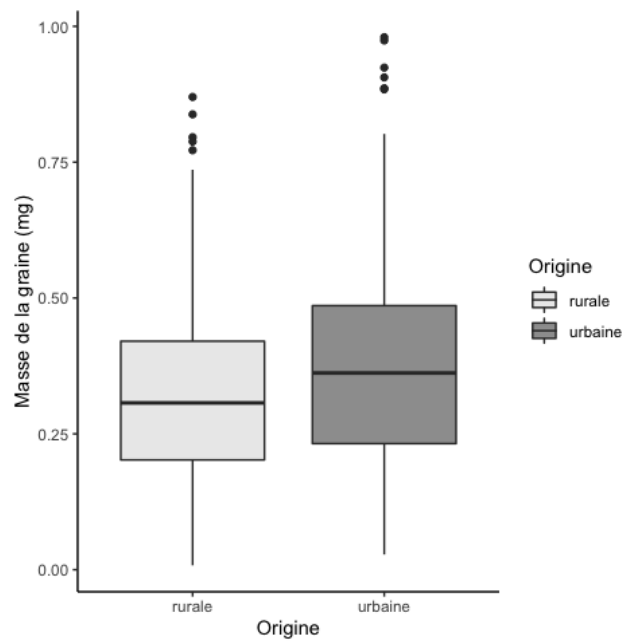
Annexe 3 : Résultats de la sélection du meilleur modèle pour les différents traits étudiés en utilisant la variable continue « urbanité ».

Statistical models				
	SLA	FLAV	CHL	NBI
(Intercept)	6.04 ^{***}	0.99 ^{***}	3.68 ^{***}	2.72 ^{***}
	(0.05)	(0.05)	(0.10)	(0.11)
AIC	131.60	-13.71	289.92	183.73
BIC	140.70	-4.62	299.01	192.82
Log Likelihood	-62.80	9.85	-141.96	-88.87
Num. obs.	153	153	153	153
Num. groups: pop	18	18	18	18
Var: pop (Intercept)	0.04	0.04	0.15	0.20
Var: Residual	0.11	0.04	0.31	0.14
***p < 0.001; **p < 0.01; *p < 0.05				

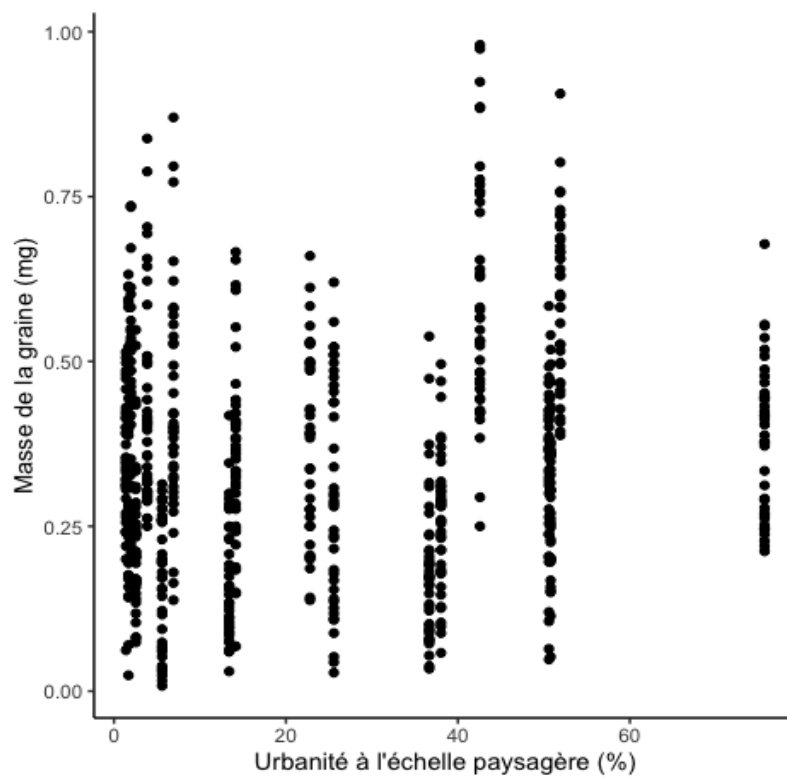
Annexe 4 : Graphiques (a) du contenu en chlorophylle, (b) de la SLA, (c) de l'indice de flavonols et (d) du NBI en fonction de la variable continue « urbanité » .



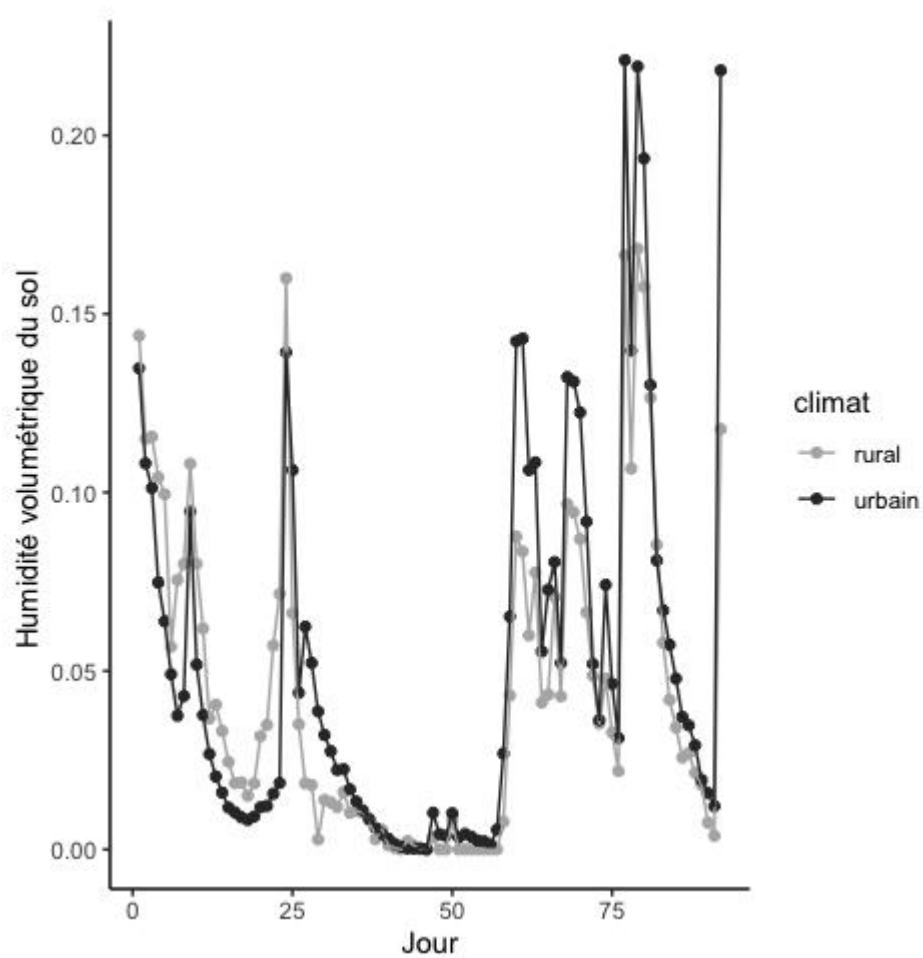
Annexe 5 : Boxplot de la masse des graines en fonction de l'origine



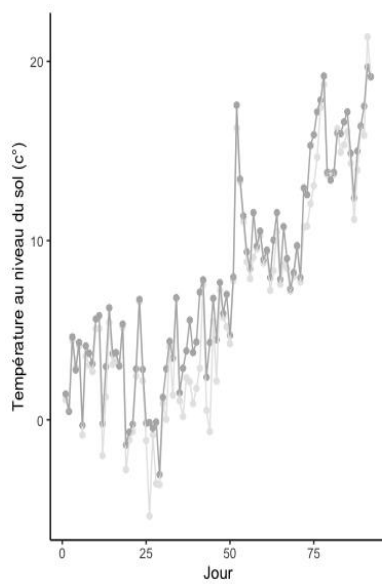
Annexe 6 : Graphique de la masse de la graine en fonction de la variable continue « urbanité ».



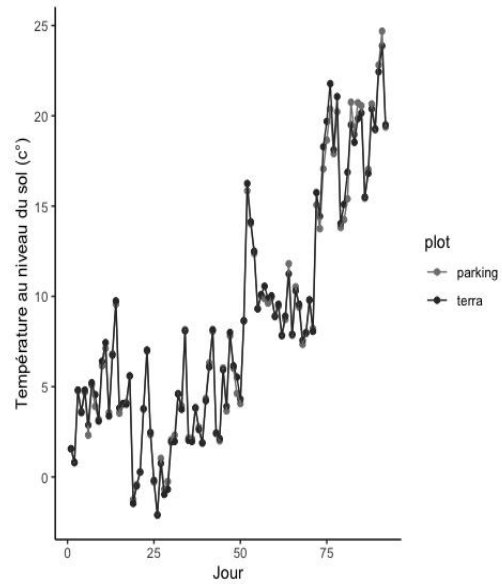
Annexe 7 : Graphique de l'évolution de l'humidité moyenne du sol à 6h en fonction des jours pour les plots ruraux et urbains



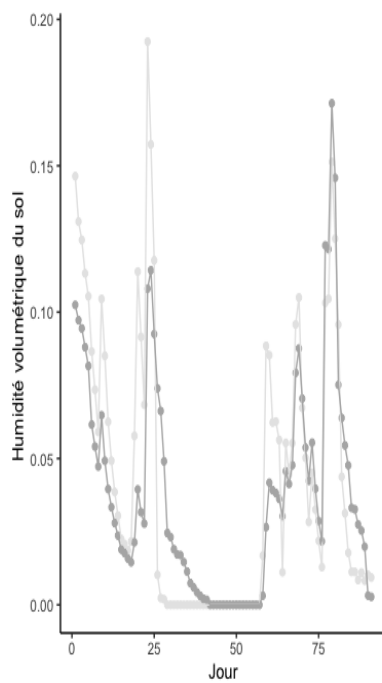
Annexe 8: Graphiques de la température au niveau du sol des plots (a) ruraux, (b) urbains et de l'humidité du sol (c) des plots ruraux et (d) des plots urbains à 6H en fonction des jours.



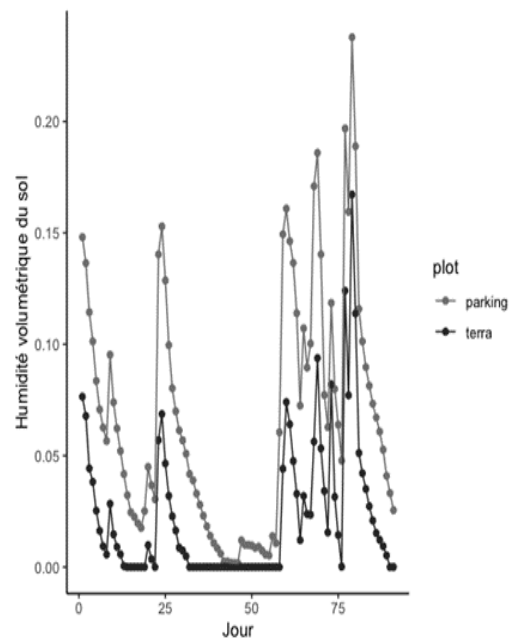
A



B

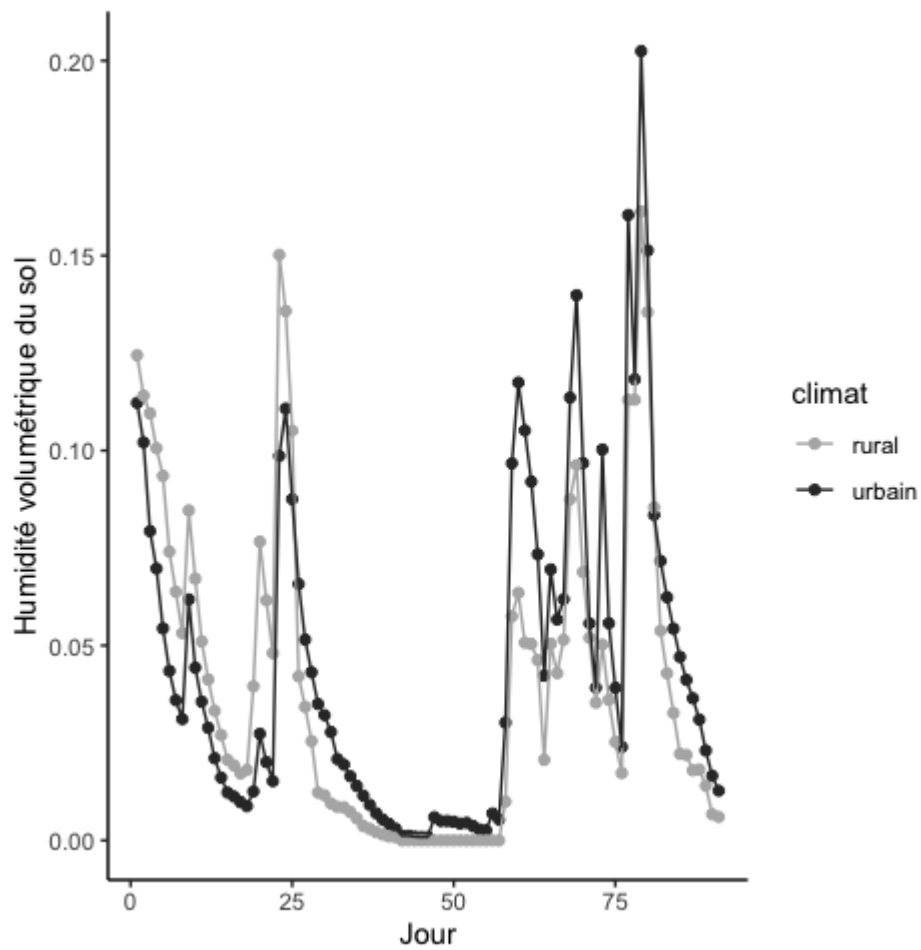


C

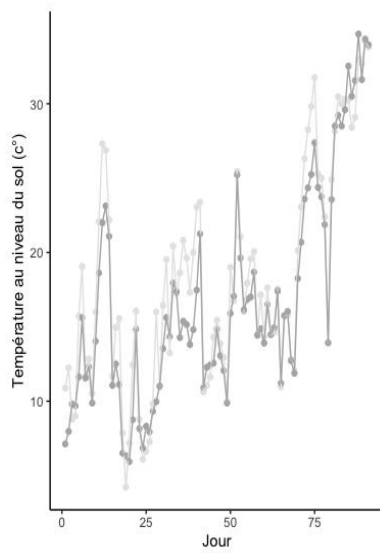


D

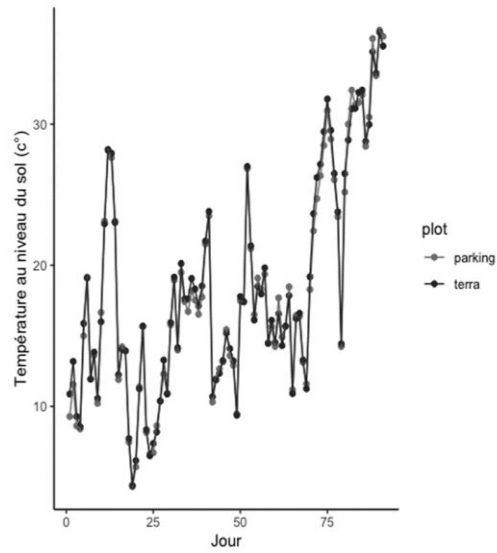
Annexe 9 : Graphique de l'évolution de humidité moyenne du sol à 15H pour les plots urbains et ruraux



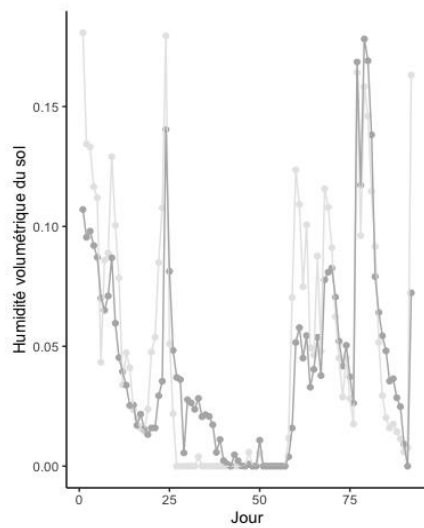
Annexe 10 : Graphiques de la température au niveau du sol des plots (a) ruraux et (b) urbains et de l'humidité du sol (c) des plots ruraux et (d) des plots urbains à 15H en fonction des jours.



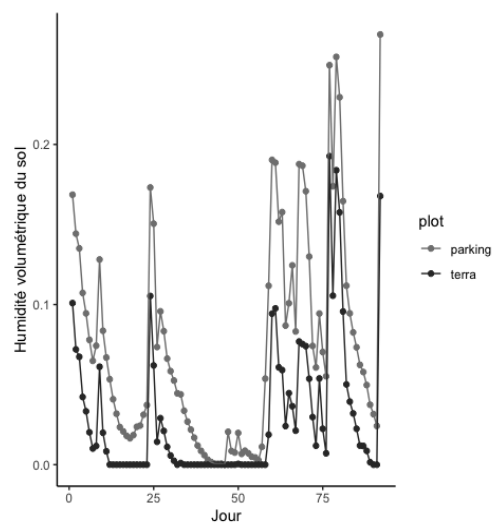
A



B

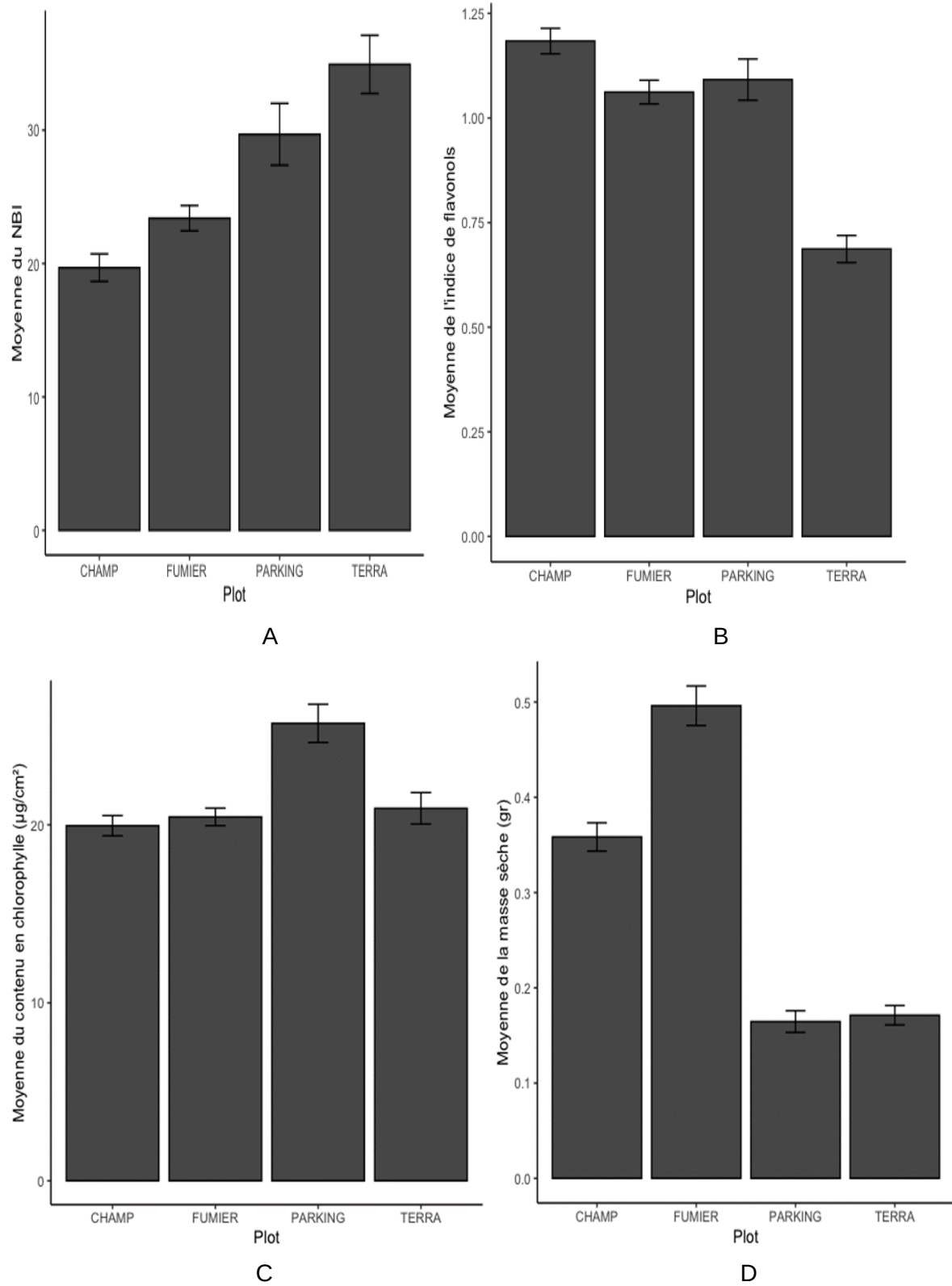


C

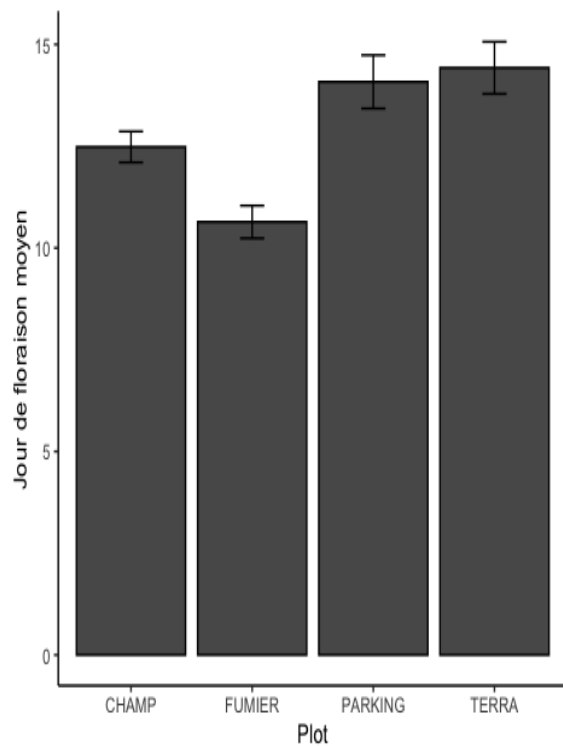


D

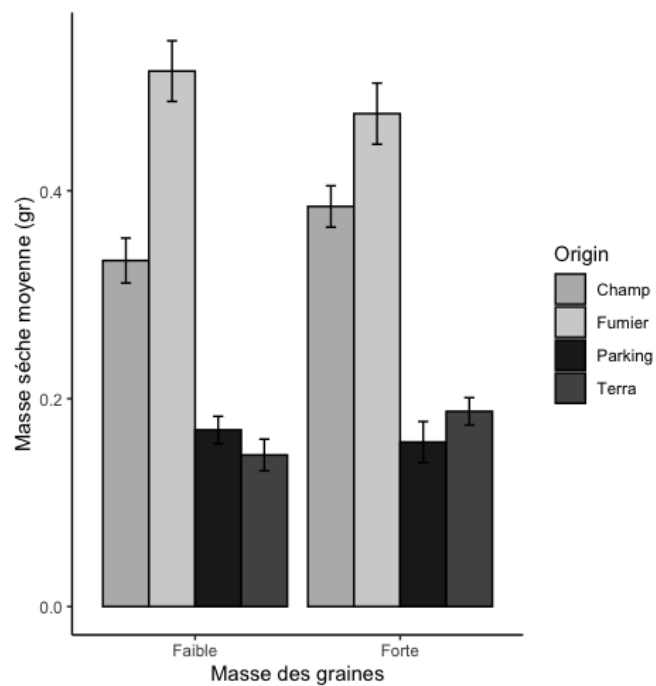
Annexe 11 : Graphiques (a) de la moyenne de l'indice de flavonols , (b) du NBI, (c) du contenu en chlorophylle et (d) de la masse sèche en fonction du plot.



Annexe 12 : Graphique du jour de floraison moyen en fonction du plot



Annexe 13 : Graphique de la masse sèche moyenne en fonction du plot et de la masse de la graine. La masse a été séparée en deux catégories « faible » et « forte » en se basant sur la médiane, qui permet une séparation équitable du jeu de données



Bibliographie

- Alberti, M. 2015. "Eco-Evolutionary Dynamics in an Urbanizing Planet." *Trends in Ecology & Evolution* 30(2): 114–26.
<https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534714002493>.
- Alberti, M., Marzluff J., and Hunt V. M. 2017. "Urban Driven Phenotypic Changes: Empirical Observations and Theoretical Implications for Eco-Evolutionary Feedback." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372(1712): 20160029.
<https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2016.0029>.
- Alexander, H. M., and Wulff, R. D. 1985. "Experimental Ecological Genetics in *Plantago*: X. The Effects of Maternal Temperature on Seed and Seedling Characters in *P. Lanceolata*." *The Journal of Ecology* 73(1): 271–282.
<https://www.jstor.org/stable/2259783?origin=crossref>.
- Arnfield, J.A. 2003. "Two Decades of Urban Climate Research: A Review of Turbulence, Exchanges of Energy and Water, and the Urban Heat Island." *International Journal of Climatology* 23(1): 1–26.
- Asgarpour, R. et al. 2015. "Germination of Spotted Spurge (*Chamaesyce Maculata*) Seeds in Response to Different Environmental Factors ." *Weed Science* 63(2): 502–10.
- Azimi S. et al. 2005. "Sources, Distribution and Variability of Hydrocarbons and Metals in Atmospheric Deposition in an Urban Area (Paris, France)." *Science of the Total Environment* 337(1–3): 223–39.
- Baskin CC & Baskin JM. 1998. *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego: Academic Press. 666 pp.
- Berend, K., Haynes K., and Mc Donough MacKenzie C. 2019. "Common garden experiment as a dynamic tool for ecological studies of alpine plants in northeastern North America." *Rhodora* 121(987): 174–212.

- Bernhardt, E. S. et al. Berke P. E.. 2008. "Understanding, Managing, and Minimizing Urban Impacts on Surface Water Nitrogen Loading." *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134: 61–96.
- Bettencourt, L. and West G.. 2010. "A Unified Theory of Urban Living." *Nature* 467(7318): 912–13. <http://www.nature.com/articles/467912a>.
- Blanquart, F. et al. 2013. "A Practical Guide to Measuring Local Adaptation" ed. Dieter Ebert. *Ecology Letters* 16(9): 1195–1205. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ele.12150>.
- Botkin, D., and Beveridge C.E. . 1997. "Cities as Environments." *Urban Ecosystems* 1(1): 3–19.
- Brys, R., and Jacquemyn H.. 2012. "Effects of Human-Mediated Pollinator Impoverishment on Floral Traits and Mating Patterns in a Short-Lived Herb: An Experimental Approach." *Functional Ecology* 26(1): 189–97.
- Bull, J. W., and Maron M. 2016. "How Humans Drive Speciation as Well as Extinction." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283(1833): 20160600. <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2016.0600>.
- Byers, D. L., Platenkamp G.A.J., and Shaw R.G.. 1997. "Variation in Seed Characters in *Nemophila Menziesii*: Evidence of a Genetic Basis for Maternal Effect." *Evolution* 51(5): 1445–56.
- Caluwaerts S. et al. 2020. "The Urban Climate of Ghent, Belgium: A Case Study Combining a High-Accuracy Monitoring Network with Numerical Simulations." *Urban Climate* 31: 100565
- Carreiro, M.M., and Tripler C.E. 2005. "Forest Remnants along Urban-Rural Gradients: Examining Their Potential for Global Change Research." *Ecosystems* 8(5): 568–82.
- Chalker-Scott, L. 1999. "Environmental Significance of Anthocyanins in Plant Stress Responses." *Photochemistry and photobiology*. 70(1): 1–9.
- Cheptou, P. O. et al. 2008. "Rapid Evolution of Seed Dispersal in an Urban Environment in the Weed *Crepis Sancta*." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(10): 3796–99.

- Clark, A. J. et al. 2000. "Beech (*Fagus Sylvatica*) Response to Ozone Exposure Assessed with a Chlorophyll a Fluorescence Performance Index." *Environmental Pollution* 109(3): 501–7.
- Clerbaux, C. et al. 2009. "Monitoring of Atmospheric Composition Using the Thermal Infrared IASI/MetOp Sounder." *Atmospheric Chemistry and Physics* 9(16): 6041–54. <https://acp.copernicus.org/articles/9/6041/2009/> .
- Colautti, R. I., and Barrett S. C. H. 2013. "Rapid Adaptation to Climate Facilitates Range Expansion of an Invasive Plant." *Science* 342(6156): 364–66. <https://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.1242121>.
- Cortell, J. M., and Kennedy J.A. 2006. "Effect of Shading on Accumulation of Flavonoid Compounds in (*Vitis Vinifera* L.) Pinot Noir Fruit and Extraction in a Model System." *Journal of agricultural and food chemistry*. 54(22): 8510–20.
- De Villemereuil, Pierre. 2016. *Méthodes pour l'étude de l'adaptation locale et application au contexte de l'adaptation aux conditions d'altitude chez la plante alpine Arabis alpina*. Evolution [q-bio.PE]. Université Grenoble Alpes.
- Desaegher, J., et al. 2019. "How Does Urbanization Affect the Reproductive Characteristics and Ecological Affinities of Street Plant Communities?" *Ecology and Evolution* 9(17): 9977–89.
- Dijkstra, P. 1989. "Cause and Effect of Differences in Specific Leaf Area." *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*: 125–40.
- Duncan, Richard P. et al. 2011. "Plant Traits and Extinction in Urban Areas: A Meta-Analysis of 11 Cities." *Global Ecology and Biogeography* 20(4): 509–19.
- Finch-Savage, W.E., and Leubner-Metzger G.. 2006. "Seed Dormancy and the Control of Germination." *The new phytologist*. 171(3): 501–23.
- Fitter, A. H. 2002. "Rapid Changes in Flowering Time in British Plants." *Science* 296(5573):1689–91. <https://www.sciencemag.org/lookup/doi/10.1126/science.1071617>.
- Folke, Carl et al. 2004. "Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35(1): 557–81. <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711>.

- Freedman, B. 1996. "Environmental Ecology: The Ecological Effects of Pollution, Disturbance, and Other Stresses.' San Diego—New York—Boston—London—Sydney—Tokio—Toronto 1995² ('Henryk Skrzypek')." *Roczniki filozoficzne* 44(3): 221.
- Galloway, L. F. 2001. "Parental environmental effects on life history in the herbaceous plant *Campanula americana*." *Ecology* 82(10): 2781–89.
- Garden Organics, 2007. "Common field speedwell.", consulté le 10/08/2021. Disponible sur : <https://www.gardenorganic.org.uk/weeds/common-field-speedwell>
- George, K. et al. 2009. "Macroclimate Associated with Urbanization Increases the Rate of Secondary Succession from Fallow Soil." *Oecologia* 159(3): 637–47.
- Géron, C., Jonas J.L., Nijs I, and Monty A.. 2021. "Shielded Environments Reduce Stress in Alien Asteraceae Species during Hot and Dry Summers along Urban-to-rural Gradients." *Ecology and Evolution*: ece3.7872. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.7872>.
- Gong, H., and Ga J.. 2019. "Soil and Climatic Drivers of Plant SLA (Specific Leaf Area)." *Global Ecology and Conservation* 20: e00696. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00696>.
- Gorton, A. J., Moeller D.A., and Tiffin P. 2018. "Little Plant, Big City: A Test of Adaptation to Urban Environments in Common Ragweed (*Ambrosia Artemisiifolia*)." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285(1881): 20180968. <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2018.0968>.
- Gregg, J. W., Jones C. G., and Dawson T. E. 2003. "Urbanization Effects on Tree Growth in the Vicinity of New York City." *Nature* 424(6945): 183–87.
- Grimm, N. B. et al. 2008. "Global Change and the Ecology of Cities." *Science* 319(5864): 756–60.
- Guo, S. et al. 2014. "Elucidating Severe Urban Haze Formation in China." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(49): 17373–78. <https://www.pnas.org/content/111/49/17373> (May 19, 2021).

- Hafner, J., and Kidder S.Q. 1999. "Urban Heat Island Modeling in Conjunction with Satellite-Derived Surface/Soil Parameters." *Journal of Applied Meteorology* 38(4): 448–65.
- Heath, R. L., Lefohn A.S, and Musselman R.C. 2009. "Temporal Processes That Contribute to Nonlinearity in Vegetation Responses to Ozone Exposure and Dose." *Atmospheric Environment* 43(18): 2919–28.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.atmosenv.2009.03.011>.
- Hendrix, S.D. 1984. "Variation in Seed Weight and Its Effects on Germination in *Pastinaca Sativa* L. (Umbelliferae)." *American journal of botany*. 71: 795–802.
- Hendry, A. P., K. M. Gotanda K. M. , and. Svensson E. I. 2017. "Human Influences on Evolution, and the Ecological and Societal Consequences." *Proceedings of the Royal Society*. 372: 20160028.
- Hough, M. 2004. *Cities and Natural Process*. Routledge. 292pp
<https://www.taylorfrancis.com/books/9781134426836>.
- Hulley, M. E. 2012. "The Urban Heat Island Effect: Causes and Potential Solutions." *Metropolitan Sustainability: Understanding and Improving the Urban Environment*: 79–98.
- Infloweb. "Veronica persica Poir." Consulté le 07/02/2021. Disponible sur:
<http://www.infloweb.fr/veronique-de-perse>
- Johnson, M. T.J., Thompson K.A, and. Saini H.S. 2015. "Plant Evolution in the Urban Jungle." *American Journal of Botany* 102(12): 1951–53.
- Joshi, P. C., and Swami A. 2007. "Physiological Responses of Some Tree Species under Roadside Automobile Pollution Stress around City of Haridwar, India." *Environmentalist* 27(3): 365–74.
- Kawecki, T. J., and Ebert D. 2004. "Conceptual Issues in Local Adaptation." *Ecology Letters* 7(12): 1225–41.
- Keller, E. F., and Lloyd, E. A. (Eds.). 1992. *Keywords in evolutionary biology*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

- Khan, M. A., and Ungar I.A. 1998. "Seed Germination and Dormancy of *Polygonum Aviculare* L. as Influenced by Salinity, Temperature, and Gibberellic Acid." *Seed Science and Technology* 26(1): 107–17.
- Kim Y. H., and Baik J. J.. 2005. "Spatial and Temporal Structure of the Urban Heat Island in Seoul." *Journal of Applied Meteorology* 44(5): 591–605.
<http://search.proquest.com/docview/224581029?accountid=26415>.
- Klausner, T. et al. 2020. "Urban Greenhouse Gas Emissions from the Berlin Area: A Case Study Using Airborne CO₂ and CH₄ in Situ Observations in Summer 2018." *Elementa* 8(1).
- Knapp, Sonja. 2010. "Urbanization Causes Shifts of Species' Trait State Frequencies – a Large Scale Analysis." In *Plant Biodiversity in Urbanized Areas*, Wiesbaden: Vieweg+Teubner, 13–29. http://link.springer.com/10.1007/978-3-8348-9626-1_2.
- Knapp, Sonja et al. 2009. "How Species Traits and Affinity to Urban Land Use Control Large-Scale Species Frequency." *Diversity and Distributions* 15(3): 533–46.
- Larson, J. L., Kesheimer A. J., and Potter D.A. 2014. "Pollinator Assemblages on Dandelions and White Clover in Urban and Suburban Lawns." *Journal of Insect Conservation* 18(5): 863–73.
- Li, Daijiang et al. 2019. "The Effect of Urbanization on Plant Phenology Depends on Regional Temperature." *Nature Ecology & Evolution* 3(12): 1661–67.
- Li, Daijiang et al. 2021. "Climate, Urbanization, and Species Traits Interactively Drive Flowering Duration." *Global change biology* 27(4): 892–903.
- Lovett, G. M. et al. 2000. "Atmospheric Deposition to Oak Forests along an Urban - Rural Gradient." *Environmental Science and Technology* 34(20): 4294–4300.
- Lutman, P. J. W. et al. 2011. "Estimation of Seed Production by *Myosotis Arvensis*, *Veronica Hederifolia*, *Veronica Persica* and *Viola Arvensis* under Different Competitive Conditions." *Weed research* 51(5): 499–507.
- Marchin, R. M., Salk C.F., Hoffmann W.A., and Dunn R.R. 2015. "Temperature Alone Does Not Explain Phenological Variation of Diverse Temperate Plants under Experimental Warming." *Global Change Biology* 21(8): 3138–51.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/gcb.12919>.

- McDonnell, M. J., and Hahs A.K. 2008. "The Use of Gradient Analysis Studies in Advancing Our Understanding of the Ecology of Urbanizing Landscapes: Current Status and Future Directions." *Landscape Ecology* 23(10): 1143–55.
- McDonnell, M., and Pickett S. 1990. "Ecosystem Structure and Function along Urban-Rural Gradients: An Unexploited Opportunity for Ecology Author (s): M . J . McDonnell and S . T . A . Pickett Published by : Wiley on Behalf of the Ecological Society of America Stable URL : <https://www.jsto.org>." *Ecology* 71(4): 1232–37.
- Meise botanic garden, 2018. " Manual of the Alien plants of Belgium." Consulté le 07/02/2021. Disponible sur <https://www.gbif.org/fr/dataset/9ff7d317-609b-4c08-bd86-3bc404b77c42>
- McIntyre, S., Lavorel S., Landsberg J., and. Forbes T.D.A. 1999. "Disturbance Response in Vegetation – towards a Global Perspective on Functional Traits." *Journal of Vegetation Science* 10(5): 621–30.
- McKinney, M. L. 2006. "Urbanization as a Major Cause of Biotic Homogenization." *Biological Conservation* 127(3): 247–60. <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0006320705003563>.
- Molnár, V. E., Tóthmérész B., Szabó S., and Simon E. 2018. "Urban Tree Leaves' Chlorophyll-a Content as a Proxy of Urbanization." *Air Quality, Atmosphere and Health* 11(6): 665–71.
- Monty, Arnaud. 2006. "Etude de l'évolution de la germination, de la croissance et de la phénologie de floraison chez *Senecio inaequidens*." dissertation. FUSAGx, Gembloux, Belgique.
- Monty, Arnaud, Julie Lebeau, Pierre Meerts, and Grégory Mahy. 2009. "An Explicit Test for the Contribution of Environmental Maternal Effects to Rapid Clinal Differentiation in an Invasive Plant."
- Monty, A., Bizoux J.P, Escarré J., and Mahy G. 2013. "Rapid Plant Invasion in Distinct Climates Involves Different Sources of Phenotypic Variation" ed. Carlos Garcia de Leaniz. *PLoS ONE* 8(1): e55627. <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0055627>.
- Neil, K., and Wu J. 2006. "Effects of Urbanization on Plant Flowering Phenology: A Review." *Urban ecosystems* 9(3): 243–57.

- ONU, 2018. "D'ici 2050, plus de la moitié de la population vivra dans des villes ", consulté le 06/03/2021. Disponible sur : <https://news.un.org/fr/story/2018/05/1014202>
- Oke, TR. 1973. "City Size and the Urban Heat Island." *Atmospheric environment*. 7(8): 769–79.
- Oke, T. R. 1995. "The Heat Island of the Urban Boundary Layer: Characteristics, Causes and Effects." In *Wind Climate in Cities*, Dordrecht: Springer Netherlands, 81–107. http://link.springer.com/10.1007/978-94-017-3686-2_5.
- Palkovacs, E. P. et al. 2012. "Fates beyond Traits: Ecological Consequences of Human-Induced Trait Change." *Evolutionary Applications* 5(2): 183–91. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1752-4571.2011.00212.x>.
- Palma, E. et al. 2017. "Functional Trait Changes in the Floras of 11 Cities across the Globe in Response to Urbanization." *Ecography (Copenhagen)* 40(7): 875–86.
- Palta, J. P. 1990. "Leaf Chlorophyll Content." *Remote Sensing Reviews* 5(1): 207–13. <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/02757259009532129>.
- Pan, C. et al. 2016. "Spatial Variability of Daytime CO₂ Concentration with Landscape Structure across Urbanization Gradients, Shanghai, China." *Climate research* 69(2): 107–16.
- Pataki, D. E. et al. 2006. "Urban Ecosystems and the North American Carbon Cycle." *Global Change Biology* 12(11): 2092–2102.
- Patterson. 1995. "Weeds in a Changing Climate Author (s): David T . Patterson
Published by : Cambridge University Press on Behalf of the Weed Science Society of America Stable URL : [Http://www.jstor.com/stable/4045831](http://www.jstor.com/stable/4045831) REFERENCES
Linked References Are Available on JSTOR F." 43(4): 685–701.
- Paul, M. J., and Meyer J.L. 2008. "Streams in the Urban Landscape." In *Urban Ecology*, Boston, MA: Springer US, 207–31. http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-73412-5_12.
- Pellissier, V. et al. 2008. "Relationships between Soil Seed Bank, Vegetation and Soil Fertility along an Urbanisation Gradient." *Applied Vegetation Science* 11(3): 325–34.

- Petrussa, E. et al. 2013. "Plant Flavonoids—Biosynthesis, Transport and Involvement in Stress Responses." *International Journal of Molecular Sciences* 14(7): 14950–73. <http://www.mdpi.com/1422-0067/14/7/14950>.
- Pfennig, D. W., ed. 2021. *Phenotypic Plasticity & Evolution*. CRC Press. <https://www.taylorfrancis.com/books/9781000387575>.
- Picó, F. X., and Retana J. 2000. "Temporal Variation in the Female Components of Reproductive Success over the Extended Flowering Season of a Mediterranean Perennial Herb." *Oikos* 89(3): 485–92.
- Pisman, M., Bonte D., and Peña E. 2020. "Urbanization Alters Plastic Responses in the Common Dandelion *Taraxacum Officinale*." *Ecology and Evolution* 10(9): 4082–90. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.6176>.
- Pouyat, R. V. et al. "Effects of Urban Land-Use Change on Biogeochemical Cycles." 2007 In *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 45–58. http://link.springer.com/10.1007/978-3-540-32730-1_5.
- Pouyat, R. V., Russell-Anelli J., Yesilonis I.D., and Groffman P.M. 2002. "Soil Carbon in Urban Forest Ecosystems." *The Potential of U.S. Forest Soils to Sequester Carbon and Mitigate the Greenhouse Effect*: 347–62.
- Pouyat, R. V. et al. 2015. "Chemical, Physical, and Biological Characteristics of Urban Soils." (May 2020): 119–52.
- Rathcke, B., and Lacey E.P. 1985. "Phenological Patterns of Terrestrial Plants." *Annual Review of Ecology and Systematics* 16(1): 179–214. <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.es.16.110185.001143>.
- Renner, S. S., and Zohner C.M. 2018. "Climate Change and Phenological Mismatch in Trophic Interactions Among Plants, Insects, and Vertebrates." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49(1): 165–82. <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062535>.
- Ritchie, H., and Roser M. 2018. "Urbanization." *Our World in Data*. <https://ourworldindata.org/urbanization>.

- Rivkin, L. R., Nhan V. J., Weis A.E., and Johnson M. T. J. 2020. "Variation in Pollinator-Mediated Plant Reproduction across an Urbanization Gradient." *Oecologia* 192(4): 1073–83.
- Rivkin, L. R. et al. 2018. "A Roadmap for Urban Evolutionary Ecology." *Evolutionary applications*. 12(3): 384–98.
- Roach, D. A., and Wulff R. D.. 1987. "Maternal Effects in Plants." *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 18: 209–35.
- Roby, G., Harbertson J., Adams D.A., Matthews M.A. 2004. "Berry Size and Vine Water Deficits as Factors in Winegrape Composition: Anthocyanins and Tannins." *Australian journal of grape and wine research*. 10(2): 100–107.
- Roetzer, T., Wittenzeller M., Haeckel H?, and Nekovar J. 2000. "Phenology in Central Europe - Differences and Trends of Spring Phenophases in Urban and Rural Areas." *International Journal of Biometeorology*44(2): 60–66.
- Rossiter, M. C. 1996. "Incidence and Consequences of Inherited Environmental Effects." *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. 27: 451–76.
- Sandre, A. A., Pina J. M., Moraes R. M., and Furlan C.M. 2014. "Anthocyanins and Tannins: Is the Urban Air Pollution an Elicitor Factor?" *Revista Brasileira de Botanica* 37(1): 9–18.
- Seto, K. C., Güneralp B., and Hutyra 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 of the United States of America* 109(40): 16083–88.
- Shumi, G. et al. 2021. "Woody Plant Species Diversity as a Predictor of Ecosystem Services in a Social–Ecological System of Southwestern Ethiopia." *Landscape ecology* 36(2): 373–91.
- Slarkin,M. 1985. "Gene Flow in Natural Populations." *Annual Review Of Ecology and Systematics* 16 (1): 393-430.
- Statista Research Department, 2019. "Part de la population urbaine dans la population totale en Belgique de 2008 à 2018". Consulté le 04/09/2021. Disponible sur :<https://fr.statista.com/statistiques/679799/part-population-urbaine-belgique/>

- Song, G. et al. 2019. "Changes in Plant Functional Traits and Their Relationships with Environmental Factors along an Urban-Rural Gradient in Guangzhou, China." *Ecological Indicators* 106(May): 105558. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105558>.
- Sukopp, H. 1998. "Urban Ecology — Scientific and Practical Aspects." In *Urban Ecology*, Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 3–16. http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-88583-9_1.
- Sukopp, H., and Starfinger U. 1999. "Disturbance in Urban Ecosystems." In *Ecosystems of Disturbed Grounds*, ed. L.R Walker. Amsterdam: Elsevier, 397–412.
- Sukopp, H. 2004. "Human-Caused Impact on Preserved Vegetation." *Landscape and Urban Planning* 68(4): 347–55. <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S016920460300152X>.
- Tela-Botanica. "E Flore encyclopédie botanique collaborative: Veronica persica Poir." Consulté le 07/02/2021. Disponible sur: https://www.tela-botanica.org/eflore/?referentiel=bdtfx&module=fiche&action=fiche&num_nom=71290&onglet=synthese
- Thompson, J. N. 1998. "Rapid Evolution as an Ecological Process." *Trends in Ecology & Evolution* 13(8): 329–32. <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534798013780>.
- Thompson, K. A., Renaudin M., and Johnson M.T.J. 2016. "Urbanization Drives the Evolution of Parallel Clines in Plant Populations." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283(1845): 20162180. <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2016.2180>.
- Thompson, K., and McCarthy M.A. 2008. "Traits of British Alien and Native Urban Plants." *Journal of Ecology* 96(5): 853–59.
- Vakhlamova, T., Rusterholz H.P., Kanibolotskaya Y., and Baur B. 2014. "Changes in Plant Diversity along an Urban-Rural Gradient in an Expanding City in Kazakhstan, Western Siberia." *Landscape and Urban Planning* 132(February 2021): 111–20. <http://dx.doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.08.014>.

- Valencia-Díaz, S, and Montaña C. 2005. "Temporal Variability in the Maternal Environment and Its Effect on Seed Size and Seed Quality in *Flourensia Cernua* DC. (Asteraceae)." *Journal of arid environments* 63(4): 686–95.
- Violle, C. et al. 2007. "Let the Concept of Trait Be Functional!" *Oikos* 116(5): 882–92.
- Walsh, C. J. et al. 2005. "The Urban Stream Syndrome: Current Knowledge and the Search for a Cure." *Journal of the North American Benthological Society* 24(3): 706–23.
- Wang, W., Vinocur B., and Altman A. 2003. "Plant Responses to Drought, Salinity and Extreme Temperatures: Towards Genetic Engineering for Stress Tolerance." *Planta* 218(1): 1–14.
- Weiner, J., Campbell L.G., Pino J., and Echarte L.. 2009. "The Allometry of Reproduction within Plant Populations." *Journal of ecology*. 97(6): 1220–33.
- Weinig, . 2000. "Plasticity versus Canalization: Population Differences in the Timing of Shade-Avoidance Responses." *Evolution* 54(2): 441–51.
- Weis, I.M. 1982. "The Effects of Propagule Size on Germination and Seedling Growth in *Mirabilis Hirsuta*." *Canadian journal of botany Revue canadienne de botanique*. 60: 1868–74.
- Westoby, M. et al. 2002. "Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation between Species." *Annual Review of Ecology and Systematics* 33(February 2016): 125–59.
- White, M.A., Nemani R.R., Thornton P.T., and Running S. T.. 2002. "Satellite Evidence of Phenological Differences between Urbanized and Rural Areas of the Eastern United States Deciduous Broadleaf Forest." *Ecosystems* 5(3): 260–73.
- Williams, N. S.G. et al. 2009. "A Conceptual Framework for Predicting the Effects of Urban Environments on Floras." *Journal of Ecology* 97(1): 4–9.
- Williams, N. S.G., Hahs A. K., and Vesik P. A.. 2015. "Urbanisation, Plant Traits and the Composition of Urban Floras." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17(1): 78–86. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ppees.2015.10.002>.
- Wilson, P., and Thomson J.D. 1991. "Heterogeneity Among Floral Visitors Leads to Discordance Between Removal and Deposition of Pollen." *Ecology* 72(4): 1503–7.

- Winkel-Shirley, B. 2002. "Biosynthesis of Flavonoids and Effects of Stress." *Current opinion in plant biology*. 5(3): 218–23.
- Wolfe, L. M. 1995. "The Genetics and Ecology of Seed Size Variation in a Biennial Plant, *Hydrophyllum Appendiculatum* (Hydrophyllaceae)." *Oecologia* 101(3): 343–52.
- Wright, I. J. et al. 2005. "Modulation of Leaf Economic Traits and Trait Relationships by Climate." *Global Ecology and Biogeography* 14(5): 411–21.
- Yakub, M., and Tiffin P.. 2017. "Living in the City: Urban Environments Shape the Evolution of a Native Annual Plant." *Global change biology*. 23(5): 2082–89.
- Ziska, L. H. et al. 2003. "Cities as Harbingers of Climate Change: Common Ragweed, Urbanization, and Public Health." *Journal of Allergy and Clinical Immunology* 111(2): 290–95. <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S009167490300959X>.