

---

## Etude de la variation fonctionnelle intraspécifique d'espèces herbacées rudérales indigènes le long d'un gradient urbain-rural

**Auteur :** Lecléf, Nina

**Promoteur(s) :** Monty, Arnaud

**Faculté :** Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

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

**Année académique :** 2022-2023

**URI/URL :** <http://hdl.handle.net/2268.2/18213>

---

### *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 FONCTIONELLE  
INTRASPÉCIFIQUE D'ESPÈCES HERBACÉES RUDÉRALES  
INDIGÈNES LE LONG D'UN GRADIENT URBAIN-RURAL**

**LECLEF NINA**

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

**ANNEE ACADEMIQUE 2022-2023**

**PROMOTEUR : ARNAUD MONTY**



*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 FONCTIONELLE  
INTRASPÉCIFIQUE D'ESPÈCES HERBACÉES RUDÉRALES  
INDIGÈNES LE LONG D'UN GRADIENT URBAIN-RURAL**

**LECLEF NINA**

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

**ANNEE ACADEMIQUE 2022-2023**

**PROMOTEUR : ARNAUD MONTY**

## REMERCIEMENTS

Je tiens premièrement à remercier mon promoteur, Monsieur Monty pour son aide, son suivi et ses conseils apportés tout au long de ce travail. Travailler pour et avec un promoteur aussi disponible, intéressé et positif fut très rassurant et agréable.

Je tiens également à remercier Monsieur Brostaux pour son aide précieuse apportée concernant les analyses statistiques réalisées pour ce travail.

Mes remerciements vont également à Cynthia Thomas de l'axe « Biodiversité et Paysage » et à Cédric Geerts de l'axe « Gestion des ressources forestières » pour le prêt de matériel indispensable à la réalisation de cette étude.

Je remercie également mes amis, souteneurs et bienveillants, de m'avoir écouté, conseillé et surtout fait passer de super moments.

Enfin, je remercie tout particulièrement ma famille et toutes les nombreuses personnes qui la composent pour leur soutien sans faille tout au long de la réalisation de ce mémoire.

## RESUME

L'urbanisation actuelle modifie les caractéristiques biotiques et abiotiques de nombreux milieux. Ces changements ont un effet non négligeable sur la flore et peuvent, dans une certaine mesure, être comparés à ceux amenés par le changement climatique. La compréhension de l'effet des conditions environnementales urbaines sur les espèces indigènes semble donc indispensable. Les effets de l'urbanisation ont souvent été étudiés grâce à la notion de gradient urbain-rural, caractérisé par d'importants changements de conditions environnementales sur de courtes distances.

Des traits foliaires, de développement, et régénératifs de cinq espèces indigènes herbacées rudérales très répandues ont été étudiés *in situ* le long de gradients urbains-ruraux de Belgique. Le caractère urbain de l'environnement fut caractérisé par deux facteurs : le pourcentage de surface imperméabilisée mesurée à deux échelles spatiales (urbanité) et le « Sky View Factor » (SVF), représentant la proportion de ciel visible et donc le caractère ombragé/protégé d'un environnement.

Le facteur principal responsable des variations phénotypiques le long du gradient est le SVF, impactant majoritairement les traits foliaires. Les environnements ombragés/protégés mènent à une augmentation de la « Specific Leaf Area » (SLA) et une diminution de la « Leaf Dry Matter Content » (LDMC) chez la plupart des espèces et à une diminution du contenu en flavonols ainsi qu'à une augmentation du « Nitrogen Balance Index » (NBI) chez la moitié des espèces étudiées. Concernant les traits de développement, la hauteur des individus de la moitié des espèces étudiées est négativement impactée par au moins une des deux urbanités. Des distances entre nœuds plus courtes avec l'augmentation de l'urbanité à l'échelle de l'individu ont été observées chez deux des cinq espèces étudiées. Concernant les traits régénératifs, les conditions urbaines locales affectent négativement la masse moyenne des graines d'une espèce, tout comme l'urbanité à l'échelle de l'individu. Ces résultats montrent donc que les espèces étudiées bénéficient d'environnements ombragés et protégés tout au long du gradient urbain-rural alors que la croissance et capacité de régénération de celles-ci semblent contraintes par les conditions environnementales urbaines.

## SUMMARY

Today's urbanization is altering the biotic and abiotic characteristics of many environments. These changes have a significant effect on flora, and can to some extent be compared to those brought about by climate change. Understanding the effect of urban conditions on native species therefore seems essential. The effects of urbanization have often been studied through the notion of an urban-rural gradient, characterized by significant changes in environmental conditions over short distances.

Foliar, developmental and regenerative traits of five widespread indigenous ruderal herbaceous species were studied *in situ* along urban-rural gradients in Belgium. The urban character of the environment was characterized by two factors: the percentage of impervious surface measured at two spatial scales (urbanity) and the Sky View Factor (SVF), representing the proportion of visible sky and therefore the shaded/protected character of an environment.

The main factor responsible for phenotypic variations along the gradient is the SVF, which has a major impact on leaf traits. Shaded/protected environments lead to an increase in Specific Leaf Area (SLA) and a decrease in Leaf Dry Matter Content (LDMC) in most species, and to a decrease in flavonol content and an increase in Nitrogen Balance Index (NBI) in half the species studied. In terms of developmental traits, the height of individuals in half the species studied was negatively impacted by at least one of the two urbanities. Shorter distances between nodes with increasing urbanity at the individual level were observed in two of the five species studied. With regard to regenerative traits, local urban conditions had a negative impact on the average seed mass of a species, as did urbanity at the individual level. These results therefore show that the species studied benefit from shaded and protected environments along the urban-rural gradient, whereas their growth and regenerative capacity appear to be constrained by urban environmental conditions.

## Table des matières

Liste des figures.....	
Liste des tableaux.....	
1. Introduction.....	1
1.1. Urbanisation.....	1
1.1.1. Évolution et définition.....	1
1.1.2. Gradient urbain-rural : définition et caractérisation.....	1
1.2. Flore urbaine : caractérisation.....	4
1.2.1. Changement de richesse spécifique le long du gradient urbain-rural.....	4
1.2.2. Changement de composition spécifique le long du gradient urbain-rural.....	4
1.3. Traits fonctionnels : définition et applications.....	5
1.3.1. Définition et classification.....	5
1.3.2. Applications de l'étude des traits fonctionnels.....	7
2. Objectifs de l'étude et questions de recherche.....	12
3. Matériel et méthode.....	13
3.1. Espèces étudiées.....	13
3.2. Site d'étude.....	16
3.3. Stratégie d'échantillonnage.....	16
3.4. Variables mesurées.....	18
3.4.1. Variables environnementales.....	18
3.4.2. Traits fonctionnels.....	19
3.5. Analyses statistiques.....	24
4. Résultats.....	26
4.1. Analyse globale de la relation entre les traits fonctionnels étudiés.....	26
4.2. Analyse globale de la relation entre les traits fonctionnels étudiés et les variables environnementales mesurées pour chaque espèce.....	27
4.3. Analyse précise et représentation des relations entre les traits fonctionnels et les variables environnementales pour chaque espèce.....	28
4.3.1. <i>Stellaria media</i> .....	28
4.3.2. <i>Capsella bursa-pastoris</i> .....	29
4.3.3. <i>Poa annua</i> .....	30
4.3.4. <i>Senecio vulgaris</i> .....	31
4.3.5. <i>Sonchus oleraceus</i> .....	32
5. Discussion.....	42
5.1. Discussion et interprétation des patrons observés.....	42



5.1.1.	Traits foliaires .....	42
5.1.2.	Traits de développement .....	44
5.1.3.	Traits régénératifs .....	45
5.2.	Comparaison des tendances observées entre espèces.....	46
5.3.	Limites de l'étude et pistes d'amélioration.....	47
6.	Perspectives de recherche .....	48
7.	Conclusion .....	49
	Bibliographie.....	50
	Annexes .....	63

## Liste des figures

**Figure 1** Illustration des espèces étudiées.

**Figure 2** Localisation de la zone d'échantillonnage en Belgique. Le niveau d'urbanité (pourcentage de surface imperméabilisée sur 20 X 20 mètres (m)) est représenté par le dégradé de couleur gris-rouge foncé. La couleur grise correspond aux zones rurales à faible urbanité (~0%) tandis que les zones rouges foncées indiquent les zones les plus urbanisées (~100%).

**Figure 3** Localisation des individus échantillonnés des différentes espèces. Le niveau d'urbanité (pourcentage de surface imperméabilisée sur 20 X 20 m) est représenté par le dégradé de couleur gris-rouge foncé. La couleur grise correspond aux zones rurales à faible urbanité (~0%) tandis que les zones rouges foncées indiquent les zones les plus urbanisées (~100%).

**Figure 4** Schématisation de la mesure du SVF.

**Figure 5** Scans de feuilles de *S. media* (a), *C. bursa-pastoris* (b), *P. annua* (c), *S. vulgaris* (d) et *S. oleraceus* (e).

**Figure 6** Dualex® 4 Scientifique.

**Figure 7** Illustration de la distance entre deux nœuds d'un individu de *S. media*.

**Figure 8** Biplot issu d'une ACP dont les axes principaux ont été construits sur base des traits fonctionnels communs à toutes les espèces (distance entre nœuds, SLA, LDMC). Les traits non communs à toutes les espèces (hauteur, contenu en chlorophylle, NBI, contenu en flavonols, masse moyenne des graines, variabilité de la masse des graines) ont été introduits en tant que variables supplémentaires. Le facteur « espèce » a été introduit dans cette ACP comme variable qualitative. Les traits fonctionnels sont représentés par les flèches, et les individus sont représentés par divers symboles et couleurs en fonction de l'espèce à laquelle ils appartiennent.

**Figure 9** Représentation graphique des modèles de régression, retenus par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales, expliquant la hauteur des individus de *C. bursa-pastoris* (a,b,c), *P. annua* (d,e,f), *S. vulgaris* (g,h,i), et de *S. oleraceus* (j,k,l) en fonction du SVF, de l'urbanité à l'échelle de l'individu et de l'urbanité à l'échelle locale. Les régressions ayant été construites sur base de données de hauteurs log transformées, les équations ont été « back » transformées afin de représenter les valeurs réelles de hauteur en cm.

**Figure 10** Représentation graphique des modèles de régression, retenus par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales, expliquant la distance entre nœuds des individus de *S. media* (a,b,c), *C. bursa-pastoris* (d,e,f), *P. annua* (g,h,i), *S. vulgaris* (j,k,l), et de *S. oleraceus* (m,m,o) en fonction du SVF, de l'urbanité à l'échelle de l'individu et de l'urbanité à l'échelle locale. Les régressions ayant été construites sur base de données de distances entre nœuds log transformées, les équations ont été « back » transformées afin de représenter les valeurs réelles de distances entre nœuds en cm.

**Figure 11** Représentation graphique des modèles de régression, retenus par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales, expliquant la SLA [cm<sup>2</sup>/g] des individus de *S. media* (a,b,c), *C. bursa-pastoris* (d,e,f), *P. annua* (g,h,i), *S. vulgaris* (j,k,l), et de *S. oleraceus* (m,m,o) en fonction du SVF, de l'urbanité à l'échelle de l'individu et de l'urbanité à l'échelle locale.

**Figure 12** Représentation graphique des modèles de régression, retenus par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales, expliquant la LDMC des individus de *S. media*

(a,b,c), *C. bursa-pastoris* (d,e,f), *P. annua* (g,h,i), *S. vulgaris* (j,k,l), et de *S. oleraceus* (m,m,o) en fonction du SVF, de l'urbanité à l'échelle de l'individu et de l'urbanité à l'échelle locale. Les régressions ayant été construites sur base de données de LDMC log transformées, les équations ont été « back » transformées afin de représenter les valeurs réelles de LDMC en %.

**Figure 13** Représentation graphique des modèles de régression, retenus par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales, expliquant la teneur en chlorophylle [ $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ ] des individus de *S. media* (a,b,c) et de *S. oleraceus* (d,e,f) en fonction du SVF, de l'urbanité à l'échelle de l'individu et de l'urbanité à l'échelle locale.

**Figure 14** Représentation graphique des modèles de régression, retenus par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales, expliquant le NBI des individus de *S. media* (a,b,c) et de *S. oleraceus* (d,e,f) en fonction du SVF, de l'urbanité à l'échelle de l'individu et de l'urbanité à l'échelle locale. Les régressions ayant été construites sur base de données de NBI log transformées, les équations ont été « back » transformées afin de représenter les valeurs réelles de NBI.

**Figure 15** Représentation graphique des modèles de régression, retenus par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales, expliquant la teneur en flavonols des individus de *S. media* (a,b,c) et de *S. oleraceus* (d,e,f) en fonction du SVF, de l'urbanité à l'échelle de l'individu et de l'urbanité à l'échelle locale. Les régressions ayant été construites sur base de données de teneur en flavonols log transformées, les équations ont été « back » transformées afin de représenter les valeurs réelles de teneur en flavonols en unité d'absorbance Flav.

**Figure 16** Représentation graphique des modèles de régression, retenus par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales, expliquant la masse moyenne des graines des individus de *P. annua* (a,b,c), *S. vulgaris* (d,e,f) et *S. oleraceus* (g,h,i) en fonction du SVF, de l'urbanité à l'échelle de l'individu et de l'urbanité à l'échelle locale. Les régressions ayant été construites sur base de données de masses moyennes de graines transformées en racine carrée, les équations ont été « back » transformées afin de représenter les valeurs réelles de masses moyennes des graines en mg.

**Figure 17** Représentation graphique des modèles de régression, retenus par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales, expliquant la variabilité de la masse des graines [ $\text{mg}^2$ ] des individus de *P. annua* (a,b,c), *S. vulgaris* (d,e,f) et *S. oleraceus* (g,h,i) en fonction du SVF, de l'urbanité à l'échelle de l'individu et de l'urbanité à l'échelle locale.

**Figure 18** Feuilles de *S. oleraceus* provenant d'un individu s'étant développé dans un environnement favorable (gauche) et stressant (droite).

## Liste des tableaux

**Tableau 1** Définition, défi écologique, fonctions/stratégies écologiques et facteurs d'influence de traits fonctionnels « softs » couramment étudiés.

**Tableau 2** Etats de traits fonctionnels favorisant et défavorisant le développement d'espèces végétales en milieux urbains.

**Tableau 3** Famille, forme de vie, phénologie, mode de reproduction et de dispersion des espèces étudiées.

**Tableau 4** Dates de début et de fin d'échantillonnage (dd-mm-yyyy), nombre de jours d'échantillonnage et stades de croissance de chaque espèce étudiée.

**Tableau 5** Valeurs des températures moyennes en degré Celsius (°C), températures maximales et minimale moyennes en °C, durées d'insolation en heures et minutes (hh :mm) et rayonnement solaire global en kilowattheures par mètre carré (kWh/m<sup>2</sup>) des mois d'échantillonnage enregistrées par la station météorologique de Uccle (IRM - Avril, n.d. ; IRM - Mai, n.d. ; IRM - Juin, n.d.).

**Tableau 6** Traits fonctionnels mesurés sur chaque espèce étudiée (indiqués par « X ») et cause de l'incommensurabilité des traits non mesurés pour chaque espèce.

**Tableau 7** Valeurs des coefficients de corrélation vectoriels et parts de l'inertie représentées par les axes principaux des analyses en co-inertie des traits fonctionnels et des variables environnementales réalisées pour chaque espèce.

**Tableau 8** Coefficients des modèles de régression finaux expliquant les valeurs des traits fonctionnels de *S. media* sélectionnés par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales, les erreurs standards sont indiquées entre parenthèses et les effets significatifs sont indiqués en gras et codés \*\*\*=  $p < 0.001$  ; \*\* =  $p < 0.01$  ; \* =  $p < 0.05$ . Les informations du modèle final pour chaque trait fonctionnel sont précisées par le nombre de degrés de liberté (dl), le nombre d'individus pour lesquels le trait a été mesuré, l'erreur standard résiduelle du modèle, et le R<sup>2</sup> ajusté correspondant à la proportion de variance expliquée par les facteurs sélectionnés.

**Tableau 9** Coefficients des modèles de régression finaux expliquant les valeurs des traits fonctionnels de *C. bursa-pastoris* sélectionnés par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales, les erreurs standards sont indiquées entre parenthèses et les effets significatifs sont indiqués en gras et codés \*\*\*=  $p < 0.001$  ; \*\* =  $p < 0.01$  ; \* =  $p < 0.05$ . Les informations du modèle final pour chaque trait fonctionnel sont précisées par le nombre de degrés de liberté (dl), le nombre d'individus pour lesquels le trait a été mesuré, l'erreur standard résiduelle du modèle, et le R<sup>2</sup> ajusté correspondant à la proportion de variance expliquée par les facteurs sélectionnés.

**Tableau 10** Coefficients des modèles de régression finaux expliquant les valeurs des traits fonctionnels de *P. annua* sélectionnés par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales, les erreurs standards sont indiquées entre parenthèses et les effets significatifs sont indiqués en gras et codés \*\*\*=  $p < 0.001$  ; \*\* =  $p < 0.01$  ; \* =  $p < 0.05$ . Les informations du modèle final pour chaque trait fonctionnel sont précisées par le nombre de degrés de liberté (dl), le nombre d'individus pour lesquels le trait a été mesuré, l'erreur standard résiduelle du modèle, et le R<sup>2</sup> ajusté correspondant à la proportion de variance expliquée par les facteurs sélectionnés.

**Tableau 11** Coefficients des modèles de régression finaux expliquant les valeurs des traits fonctionnels de *S. vulgaris* sélectionnés par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables

environnementales, les erreurs standards sont indiquées entre parenthèses et les effets significatifs sont indiqués en gras et codés \*\*\*=  $p < 0.001$  ; \*\* =  $p < 0.01$  ; \* =  $p < 0.05$ . Les informations du modèle final pour chaque trait fonctionnel sont précisées par le nombre de degrés de liberté (dl), le nombre d'individus pour lesquels le trait a été mesuré, l'erreur standard résiduelle du modèle, et le  $R^2$  ajusté correspondant à la proportion de variance expliquée par les facteurs sélectionnés.

**Tableau 12** Coefficients des modèles de régression finaux expliquant les valeurs des traits fonctionnels de *S. oleraceus* sélectionnés par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales, les erreurs standards sont indiquées entre parenthèses et les effets significatifs sont indiqués en gras et codés \*\*\*=  $p < 0.001$  ; \*\* =  $p < 0.01$  ; \* =  $p < 0.05$ . Les informations du modèle final pour chaque trait fonctionnel sont précisées par le nombre de degrés de liberté (dl), le nombre d'individus pour lesquels le trait a été mesuré, l'erreur standard résiduelle du modèle, et le  $R^2$  ajusté correspondant à la proportion de variance expliquée par les facteurs sélectionnés.

# 1. Introduction

## 1.1. Urbanisation

### 1.1.1. Évolution et définition

Les surfaces urbaines couvrent actuellement entre 3 et 5% (pourcents) de la surface de la terre (Seto et al., 2010) et l'urbanisation, qui peut être définie comme « la conversion de l'utilisation des terres rurales en utilisation des terres urbaines » (McDonnell et al., 1997), ne cesse de s'accroître (Johnson et al., 2015 ; McKinney, 2009). En effet, en 1950, 30% de la population mondiale vivait dans un milieu défini comme urbain, en 2014, c'est 54% de celle-ci qui résidait en ville, alors qu'il est prévu qu'en 2050, plus de deux tiers de la population mondiale vivra en milieu urbain (United Nations, 2014). Il est également estimé que d'ici 2030, la surface urbanisée correspondra presque au triple de la surface urbanisée recensée en l'année 2000 (Seto et al., 2012). Les surfaces urbanisées augmentent donc plus rapidement que la population présente en ville (Angel et al., 2011), ce qui définit le phénomène de densification des villes (McFarlane, 2020), ou de périurbanisation (Shaw et al., 2020).

La définition du terme « urbain » varie en fonction de la discipline étudiée (McDonnell et al., 1997) et de la zone géographique considérée (MacGregor-Fors, 2011). Une définition généraliste a été établie par MacGregor-Fors (2011). Selon ce dernier, une zone urbaine est « toute zone peuplée dotée de services de base où plus de 1000 personnes par kilomètre carré (km<sup>2</sup>) vivent ou travaillent et où plus de 50% du sol est couvert de surface imperméable ».

L'urbanisation est l'action la plus évidente de l'homme sur les paysages (Yakub and Tiffin, 2017) et cause des changements importants des caractéristiques biotiques et abiotiques de nombreux milieux (Gorton et al., 2018 ; Johnson et al., 2015). Les perturbations causées par l'urbanisation peuvent être réparties en différentes catégories dont les modifications d'habitats, les perturbations des interactions biotiques, ou encore l'augmentation de l'hétérogénéité des habitats (Alberti et al., 2017b). Ces perturbations ont un effet non négligeable sur la flore et la biodiversité en général et peuvent mener à une extinction locale de certaines espèces indigènes (McKinney, 2009). C'est en effet une des causes principales de l'érosion de la biodiversité à travers le monde (Grimm et al., 2008) et les effets écologiques de l'urbanisation ont souvent été étudiés grâce à la notion de gradient urbain-rural (Godefroid and Koedam, 2007).

Effectivement, les paysages contenant des villes sont souvent caractérisés par des gradients d'utilisation de terre, allant de zones urbaines très peuplées aux zones rurales moins peuplées. Ce gradient est donc caractérisé par une hétérogénéité environnementale importante. (McDonnell et al., 1993)

### 1.1.2. Gradient urbain-rural : définition et caractérisation

La notion de gradient a été adoptée dans le début des années 1990 afin d'étudier l'écologie des villes (McDonnell and Hahs, 2008). Ce concept permet de palier à la difficulté de définir des limites fixes des environnements urbains (Godefroid and Koedam, 2007).

C'est selon la définition du paradigme du gradient qu'il est reconnu que le développement urbain peut être considéré comme un gradient écologique (McDonnell and Pickett, 1990). Selon McDonnell and Pickett (1990), le paradigme du gradient peut être résumé comme « l'idée que les variations environnementales sont ordonnées dans l'espace et que les modèles environnementaux spatiaux régissent les structures et les fonctions correspondantes des systèmes écologiques, qu'il s'agisse de populations, de communautés ou d'écosystèmes ». Ce paradigme du gradient appliqué aux milieux urbains et ruraux permet donc d'étudier les conséquences écologiques de l'urbanisation (McDonnell

et al., 1997). En effet, la notion de gradient urbain-rural est utilisée dans de nombreux domaines comme la caractérisation de la faune et la flore, l'étude du changement des conditions abiotiques, l'estimation de la perte d'habitat (McKinney, 2009), ou encore l'évolution des structures et fonctions des communautés (McDonnell et al., 1997) le long de ce gradient.

Le gradient urbain-rural est connu pour être très complexe (McDonnell et al., 1997) et les interactions entre les espèces végétales et les environnements urbains le sont également (Williams et al., 2015).

En effet, bien que l'urbanisation soit considérée comme un processus d'homogénéisation des paysages car les villes du monde entier sont construites dans l'objectif de répondre aux mêmes besoins anthropiques (McKinney, 2006), les gradients urbain-ruraux sont assez complexes à définir car les limites et les caractéristiques de l'urbanisation sont floues (McPhearson et al., 2018). Une extrémité urbaine de gradient pertinent correspond à la définition générale du milieu urbain proposé par MacGregor-Fors (2011) précédemment explicitée. L'extrémité rurale du gradient est en général davantage variable entre les régions (Jonard et al., 2009) et dépend des espèces étudiées et des milieux dans lesquels elles se développent. Les milieux agricoles ouverts, par exemple, représentent des extrémités rurales de gradient tout à fait pertinentes pour l'étude des plantes herbacées agricoles ou rudérales. Les milieux compris entre les extrémités urbaines et rurales du gradient correspondraient donc, dans ce cas, par exemple, aux friches péri-urbaines ou aux terrains agricoles (MacGregor-Fors, 2011). Le niveau de perturbation n'est donc pas forcément le plus élevé à l'extrémité urbaine du gradient mais le type de perturbation diffère le long de celui-ci (McDonnell and Pickett, 1990).

Ce gradient est intéressant en écologie car il est caractérisé par d'importants changements de conditions environnementales sur de courtes distances (McKinney, 2009), les milieux urbanisés présentant des caractéristiques biotiques et abiotiques différentes des milieux ruraux (Gorton et al., 2018 ; Schmidt et al., 2014). De plus, il a été assumé que les conditions environnementales urbaines peuvent être comparées à celles amenées par le changement climatique (George et al., 2007 ; Grimm et al., 2008 ; Neil and Wu, 2006 ; Ziska et al., 2003), notamment en termes de température, de concentration atmosphérique en dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) (George et al., 2007 ; Grimm et al., 2008), et d'imprédictibilité climatique (March-Salas et al., 2021 ; Ribeiro and Jardim Gonçalves, 2019). De nombreuses études ont donc considéré des zones urbaines avec une approche de « space for time » pour appréhender l'effet des conditions climatiques futurs sur différents phénomènes (Barnes, 2018 ; Zhang et al., 2022 ; Ziska et al., 2003).

En effet, la température aérienne et de surface en ville sont, en moyenne, supérieures à celles régnant dans les milieux ruraux (Anjos et al., 2020). Ces différences de températures sont expliquées par le phénomène d'îlot de chaleur urbain (Oke, 1981 ; Theeuwes et al., 2017), qui se décompose en îlot de chaleur urbain atmosphérique et de surface (Yang et al., 2017). Ce phénomène est induit par l'absorption et le piégeage du rayonnement solaire par des surfaces à faible albédo et des bâtiments, l'absorption et la réémission de radiations par la pollution de l'air, l'obstruction du ciel par les bâtiments (ce qui diminue la perte de chaleur et augmente l'interception et le rayonnement de celle-ci vers le tissu urbain), les sources de chaleurs anthropiques, la diminution de l'évapotranspiration et de l'évaporation causée par la grande proportion de surfaces imperméables en ville, et encore par la diminution de la vitesse du vent au sein des rues (Santamouris, 2001 in Kleerekoper et al., 2012 ; Oke, 1981).

L'intensité du phénomène d'îlot de chaleur urbaine dépend également du climat régional et de la morphologie urbaine (Arnfield, 2003). La proportion de surface imperméabilisée d'un site, aussi appelée « urbanité », est habituellement utilisé comme proxy pour caractériser l'urbanisation (Hill et al., 2002 ; Desaegeher et al., 2019 ; MacGregor-Fors, 2011). Ce pourcentage de surface imperméabilisée

est intéressant à étudier car celui est positivement corrélé avec l'intensité de l'effet d'îlot de chaleur urbain (Oke, 1982 ; Ward et al., 2016). Ce qui signifie que les espaces verts urbains ont tendance à diminuer la température ambiante des villes tandis que les surfaces imperméabilisées ont, elles, tendance à augmenter celle-ci (Ward et al., 2016).

La climatologie urbaine locale peut également être étudiée grâce à la mesure du « Sky View Factor » (SVF) (Brown et al., 2001 ; Dirksen et al., 2019 ; Morais et al., 2018 ; Zhu et al., 2013) car différentes études ont établi un lien clair entre la morphologie urbaine, le rayonnement solaire local, et la température ambiante (Chen et al., 2012 ; He et al., 2015 ; Mitchell and Bakker, 2014). Le SVF est défini comme « la fraction de ciel visible » ou « le rapport entre le rayonnement reçu (ou émis) par une surface plane par rapport au rayonnement émis (ou reçu) par l'environnement hémisphérique entier » (Watson and Johnson, 1987 in Zhu et al., 2013). Le SVF caractérise donc la géométrie des rues et la densité de bâtiments (Zhu et al., 2013). Une faible fraction de ciel visible induit une augmentation de stockage net au sein des bâtiments et une augmentation locale de l'effet d'îlot de chaleur urbain (Zhu et al., 2013). Les arbres pouvant également diminuer la fraction de ciel visible, ceux-ci limitent le rayonnement sortant mais stockent peu de chaleur (van der Hoeven and Wandl, 2015). Le SVF peut être calculé par différentes approches (Dirksen et al., 2019 ; Matzarakis and Matuschek, 2009 ; Zarifianmehr et al., 2020). Ce paramètre peut être mesuré de manière géométrique, comme initialement calculé par Oke (1981) et Johnson et Watson (1984), de manière photographique à l'aide de photographies hémisphériques, comme introduit par Steyn (1980), ou encore de manière digitale à l'aide de la modélisation de l'espace en trois dimensions (Gál et al., 2007).

Les régimes de précipitations peuvent également différer entre les milieux urbains et ruraux (Han et al., 2014 ; Huff and Changnon, 1973). L'îlot de chaleur urbain défini précédemment est en partie responsable de cette différence de régimes de précipitations en créant des courants nuageux ascendant sur la ville, entraînant une accumulation suivie d'une libération d'eau en altitude (Huff and Changnon, 1973). Les aérosols présents dans les milieux urbains influencent également les régimes de précipitations en agissant comme un noyau de condensation (Pruppacher et al., 1998), ce qui explique également l'augmentation des précipitations au-dessus des zones urbaines (Han et al., 2014). Cette augmentation de précipitations en ville est donc dépendante de la taille de la ville, de la génération de noyaux industriels et du climat urbain (Huff and Changnon, 1973).

Les milieux urbains présentent également des taux de pollution et de CO<sub>2</sub> plus élevés que les milieux ruraux (Fenger, 1999 ; George et al., 2007 ; Han et al., 2014 ; Ziska et al., 2003). Les sources de pollution de l'air en ville sont nombreuses. En général, la combustion d'énergies fossiles est la principale source de pollution de l'air urbain (Fenger, 1999), et c'est le trafic routier qui est responsable de la majorité des émissions de CO<sub>2</sub> en ville (George et al., 2007).

Le stress salin est également davantage présent en ville (Cunningham et al., 2008). En effet, selon Cunningham et al. (2008), les concentrations les plus élevées de sel dans le sol sont trouvées à proximité des routes et parkings, deux infrastructures présentes en densité importante dans les environnements urbains.

Des études récentes ont mis en lumière les conséquences de l'urbanisation et du changement de ces caractéristiques environnementales, dont l'accélération des changements phénotypiques des espèces sauvages (Alberti et al. 2017a ; 2017b).



## 1.2. Flore urbaine : caractérisation

Il est connu que les changements d'utilisation du sol provoquent d'importants impacts sur la biodiversité (Zebisch et al., 2004). Le développement urbain étant une source de changement d'utilisation du sol importante, l'impact de celui-ci sur la biodiversité n'est pas négligeable (Aronson et al., 2014 ; Ricketts and Imhoff, 2003 ; Wang et al., 2020). Effectivement, les facteurs environnementaux et socioéconomiques des milieux urbains influencent la richesse (McKinney, 2008) et la composition spécifique (Yakub and Tiffin, 2017) des villes mais également le long du gradient urbain-rural.

### 1.2.1. Changement de richesse spécifique le long du gradient urbain-rural

A travers le monde, diverses tendances de variation de diversité spécifique le long du gradient urbain-rural ont été démontrées (McDonnell and Hahs, 2008 ; McKinney, 2008 ; Wang et al., 2020). Certaines études ont observé une augmentation de la richesse spécifique vers l'extrémité urbaine du gradient (e.g. Kühn et al., 2004 ; Ricketts and Imhoff, 2003 ; Wang et al., 2020) tandis que d'autres ont observé la tendance inverse (e.g. Ranta and Viljanen, 2011 ; Vakhlamova et al., 2014). Certaines études ont également démontré que le niveau maximal de richesse spécifique se trouve dans les zones de transition entre les milieux urbains et ruraux (Tian et al., 2015 ; McKinney, 2008).

Ces différentes tendances peuvent être expliquées par divers facteurs (McDonnell and Hahs, 2008 ; Wang et al., 2020) comme l'hétérogénéité des villes, l'utilisation des terres différentes le long du gradient, ou encore les différences de conditions socio-économiques entre les villes.

Ces tendances diffèrent également selon l'origine des espèces étudiées. En général, il a été démontré que la richesse spécifique indigène diminue en direction de l'extrémité urbaine du gradient (Aronson et al., 2015 ; Blair and Launer, 1997 ; Kowarik, 1990 ; Kowarik, 1995 ; Kühn and Klotz, 2006 ; Ranta and Viljanen, 2011 ; Wang et al., 2009) et au cours du temps avec une augmentation de l'importance des activités humaines (Aronson et al., 2014 ; Godefroid, 2001 ; Van der Veken et al., 2004).

Concernant les espèces exotiques, la tendance inverse est observée (Géron et al., 2021 ; Kühn and Klotz, 2006 ; Kühn et al., 2004 ; Vakhlamova et al., 2014).

Les milieux urbanisés peuvent néanmoins accueillir une diversité d'espèces importante (Aronson et al., 2014 ; Godefroid and Koedam, 2007 ; Godefroid, 2001 ; Kühn et al., 2004) dont des espèces rares et menacées d'extinction, notamment grâce à l'hétérogénéité en terme d'habitats qui caractérise ces environnements (Godefroid, 2001 ; Aronson et al., 2014).

### 1.2.2. Changement de composition spécifique le long du gradient urbain-rural

Les différences de conditions abiotiques entre les milieux ruraux et urbains sont susceptibles de créer des environnements sélectifs distincts (Yakub and Tiffin, 2017) et d'influencer la croissance et le développement de différentes espèces (Johnson et al., 2015). Plusieurs études ont démontré que les espèces présentes dans ces milieux peuvent différer en présence et en abondance (Desaegher et al., 2019 ; McKinney, 2009 ; Schmidt et al., 2014 ; Williams et al., 2005 ; Williams et al., 2009). En effet, comme un environnement précis favorise l'établissement et la persistance d'espèces qui présentent un ensemble de traits adaptés à celui-ci (Díaz et al., 1999 ; Duncan et al., 2011), les conditions environnementales rencontrées en ville favorisent des traits différents que celles rencontrées dans les milieux ruraux (Yakub and Tiffin, 2017 ; Alberti, 2015 in Alberti et al., 2017b ; Knapp et al., 2008).

Certains filtres ont été identifiés comme étant responsables du changement de la composition en espèce le long du gradient urbain-rural : la transformation et la fragmentation des habitats, les conditions abiotiques des milieux urbains, la préférence des Hommes pour certaines espèces (Williams et al., 2009), et la présence ou l'absence d'interaction entre organismes (Desaegher et al., 2019). Ces

différents filtres sélectionnent les espèces sur base de leurs traits (Kalusová et al., 2017) mais la composition spécifique d'un site dépend également du pool régional d'espèce initial et de l'utilisation passée du site (Williams et al., 2009).

Les traits et attributs des espèces présentes en milieux urbains et ruraux diffèrent donc (Desaegher et al., 2019 ; Williams et al., 2015).

En résumé, les filtres urbains affectent la sélection des traits végétatifs (comme la forme de vie et les traits foliaires) et des traits reproductifs et régénératifs (comme la stratégie de pollinisation et de dispersion) avec différents degrés de prédictibilité et de cohérence (Knapp et al., 2008 ; Williams et al., 2015).

### 1.3. Traits fonctionnels : définition et applications

#### 1.3.1. Définition et classification

Un trait est défini comme « toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle de l'individu, de la cellule à l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou tout autre niveau d'organisation » (Violle et al., 2007). Un trait fonctionnel est défini comme « un trait morpho-physio-phénologique qui a un impact indirect sur le fitness par le biais de son effet sur la croissance, la reproduction et la survie, qui sont les trois composants du fitness d'un individu » (Violle et al., 2007) ou encore comme « toute caractéristique d'une plante mesurable ou observable qui est supposée refléter des réponses évolutives aux conditions extérieures » (McIntyre et al., 1999 ; Lavorel et al., 2007 in Meng et al., 2009). Les valeurs de traits fonctionnels ont donc une influence sur l'établissement, la survie et le fitness des espèces végétales (Reich et al., 2003).

Il existe de nombreuses propositions de classification des traits fonctionnels (Weiher et al., 1999). Les traits fonctionnels peuvent être classifiés selon leur type (e.g. continu, catégorique, binaire), leur complexité de mesure (traits « soft » et « hard ») ou encore selon que ceux-ci soient considérés comme des traits réponses ou des traits effets (Nock et al., 2016). Les traits effets d'une espèce sont définis comme « ceux qui déterminent son influence sur les propriétés de l'écosystème » et les traits réponses sont ceux qui « influencent les capacités des espèces à coloniser ou à prospérer dans un habitat, et à persister face aux changements environnementaux » (Nock et al., 2016). Bien que certains traits puissent être considérés à la fois comme traits réponses et effets (Nock et al., 2016), les traits réponses sont les plus pertinents pour comprendre l'effet de l'urbanisation sur les espèces et leur devenir. De plus, bien que les traits « hard » soient plus fortement corrélés avec des fonctions précises des organismes (Nock et al., 2016), de nombreuses études utilisent les traits softs, étant moins complexes et coûteux à mesurer (Cornelissen et al., 2003 ; Hodgson et al., 1999 ; Nock et al., 2016 ; Weiher et al., 1999) (Tableau 1). Les traits fonctionnels peuvent également être classés selon la partie de la plante à laquelle leur mesure est associée (e.g. traits foliaires, traits régénératifs, traits racinaires) (Cornelissen et al., 2003) ou encore selon les défis écologiques auquel ils s'adressent (e.g. traits de dispersion, traits d'établissement, traits de persistance) (Weiher et al., 1999).

La mesure des traits fonctionnels permet donc d'approximer les processus physiologiques des plantes comme la photosynthèse, la respiration, la compétitivité, ... (McIntyre et al., 1999) par des mesures simples et rapides (Williams et al., 2005), ce qui permet la caractérisation des processus de réponse de la végétation à différentes perturbations et/ou conditions environnementales (McIntyre et al., 1999).

TABLEAU 1 DÉFINITION, DÉFI ÉCOLOGIQUE, FONCTIONS/STRATÉGIES ÉCOLOGIQUES ET FACTEURS D'INFLUENCE DE TRAITS FONCTIONNELS « SOFTS » COURAMMENT ÉTUDIÉS.

	Trait fonctionnel	Définition et unité de mesure	Défi écologique	Fonctions/stratégies écologiques	Facteurs d'influence	Références
Traits de la plante entière	Hauteur	Distance la plus courte entre le niveau du sol et la limite supérieure des principaux tissus photosynthétiques [m]	Persistance, établissement	Capacité de compétition pour la lumière, fécondité, acquisition des ressources, taux de croissance relatif	Variables climatiques, concentration en CO <sub>2</sub> , disponibilité en eau et en nutriments du sol, perturbations, compétition	[1], [2], [3], [4], [5], [6], [7]
	Clonalité	Capacité à se reproduire de manière végétative [catégories]	Persistance	Acquisition de l'espace	Variables climatiques, disponibilité en eau et en nutriments du sol, perturbations, compétition	[1], [2]
	Biomasse aérienne	Masse sèche des parties aériennes de la plante en dehors des organes reproducteurs [mg]	Persistance, établissement	Capacité de compétition pour l'espace, fécondité	Variables climatiques, concentration en CO <sub>2</sub> , disponibilité en eau et en nutriments du sol, perturbation, compétition	[1], [2], [3], [8], [9]
Traits foliaires	« Specific Leaf Area » (SLA)	Rapport entre la surface fraîche d'une feuille et sa masse sèche [mm <sup>2</sup> /mg]	Établissement, persistance	Taux de croissance relatif, tolérance au stress, longévité des feuilles, persistance, taux de photosynthèse et de respiration, acquisition des ressources, capacité de compétition	Variables climatiques, concentration en CO <sub>2</sub> , disponibilité en eau et en nutriments du sol, compétition, perturbation	[1], [2], [3], [4], [5],[10], [7], [11]
	“Leaf Dry Matter Content” (LDMC)	Rapport entre la masse sèche et la masse fraîche d'une feuille [mg/g]	Etablissement, persistance	Taux de croissance relatif, tolérance au stress, longévité des feuilles, persistance, conservation des ressources	Variables climatiques, disponibilité en eau et en nutriments du sol, compétition	[1],[2]
Traits régénératifs	Mode de dispersion	Mode de dispersion des dispersules [catégories]	Dispersion	Distance de dispersion, longévité dans la banque de graines	Perturbations	[1], [2], [5]
	Masse des graines	Masse sèche des graines [mg]	Dispersion, établissement, persistance	Distance de dispersion, longévité dans la banque de graines, succès d'établissement, fécondité	Disponibilité en eau et en nutriments du sol, perturbations, compétition, exposition	[1], [2], [5], [7]
	Capacité de reproduction	Capacité à repousser après la destruction de la majeure partie de la biomasse aérienne	Persistance	Stratégie d'allocation des ressources, capacité de compétition	Concentration en CO <sub>2</sub> , disponibilité en eau et en nutriments du sol, perturbations	[1], [2], [5]
	Début de floraison	Nombre de jours de développement avant floraison [jours]	Persistance	Évitement du stress et des perturbations	Variables climatiques, disponibilité en eau et en nutriments du sol, perturbations	[1], [5], [12]
Trait de tiges	Densité de tige spécifique	Rapport entre la masse sèche d'une section principale de tige et son volume [mg/mm <sup>3</sup> ]	Persistance	Longévité, stockage de carbone	Variables climatiques, perturbations	[1], [2]

### 1.3.2. Applications de l'étude des traits fonctionnels

Le concept de trait fonctionnel est au cœur de l'écologie fonctionnelle qui vise à étudier les caractéristiques physiologiques et anatomiques des organismes afin de comprendre les processus et les modèles qui les créent. L'approche « trait fonctionnel » permet donc de caractériser les processus qui régissent les interactions entre les organismes et leur environnement biologique, physique et chimique, ce qui améliore la compréhension écologique de certains milieux, comme les milieux urbains et ruraux. (Nock et al., 2016)

L'étude et la caractérisation des traits fonctionnels peuvent être réalisées à différentes échelles spatiales pour atteindre différents objectifs (McIntyre et al., 1999). Par exemple, à l'échelle spatiale d'un biome, les traits fonctionnels peuvent informer sur les modèles de végétation globale (e.g. Prentice et al., 1992). A l'échelle régionale, la caractérisation des traits fonctionnels permet d'étudier la variation d'assemblage des espèces végétales suite à certaines perturbations spécifiques (e.g. Noble and Slatyer, 1980). Enfin, l'étude de la variation intraspécifique des traits fonctionnels est également très intéressante car celle-ci met en lumière les stratégies co-évolutives d'installation et de persistance des espèces dans des environnements spécifiques (Borowy and Swan, 2020).

La définition des stratégies des plantes par une classification fonctionnelle, l'effet des conditions abiotiques sur l'assemblage des communautés végétales, et les variations intraspécifiques de traits fonctionnels seront ici développés.

#### 1.3.2.1. Classification fonctionnelle

La classification des espèces selon leurs caractéristiques fonctionnelles est largement répandue (Albert et al., 2010a ; Liao and Wang, 2010 ; Nock et al., 2016) et permet de prédire et comprendre la réponse de la végétation aux variabilités environnementales (Reich et al., 2003).

Par exemple, la classification C-S-R (« Competitors » - « Stress tolerators » - « Ruderals ») (Grime, 1974 ; Grime, 1977) est applicable à toutes les espèces végétales. Cette classification permet l'étude des impacts de différents phénomènes comme le changement climatique ou le changement d'occupation du sol (Hodgson et al., 1999) sur différentes espèces. La compétitivité est associée à des situations de faible stress et faibles perturbations, la tolérance au stress à des situations de stress important et faibles perturbations, et la rudéralité à des faibles niveaux de stress et niveaux élevés de perturbations (Grime, 1974 ; Grime, 1977). La position des espèces au sein de ce schéma composé des trois axes cités précédemment est rendue possible par la mesure de certains traits fonctionnels comme, par exemple, la hauteur de canopée, le contenu en matière sèche, ou encore la SLA (Hodgson et al., 1999).

Un autre exemple de détermination de stratégie écologique sur base des traits fonctionnels est la classification L-H-S (« Leaf » - « Height » - « Seed »). Ce schéma consiste en un modèle en 3 dimensions dont les axes correspondent aux valeurs de trois traits fonctionnels : la SLA, la hauteur de la canopée à maturité et la masse des graines. La stratégie écologique d'une espèce donnée est définie par sa position au sein du volume formé par ces trois axes. (Westoby, 1998)

Il existe également des relations entre certains traits fonctionnels (Nock et al., 2016 ; Reich et al., 1997 ; Westoby and Wright, 2006). Par exemple, le « leaf economic spectrum » est « un modèle de corrélation entre les traits foliaires qui est cohérent pour les espèces qui diffèrent par leur forme de croissance, leur phénologie et leur biome » (Wright et al., 2004 in Donovan et al., 2011). Ce modèle permet de résumer certaines stratégies écologiques des plantes, dont le but est d'atteindre un équilibre entre le coût demandé pour la production des feuilles et les bénéfices apportés par celles-ci en termes de fixation de carbone par le processus de photosynthèse (Donovan et al., 2011).

#### 1.3.2.2. Approche communautaire

Aujourd'hui, l'étude de l'écologie des communautés végétales à travers l'étude des traits fonctionnels est largement répandue et efficace (e.g. Grime, 1977 ; McGill et al., 2006 ; Mitchell and Bakker, 2014 ; Westoby and Wright, 2006).

Chaque espèce ayant des traits fonctionnels ou des valeurs moyennes de traits fonctionnels propres, certaines espèces présentent un succès plus important que d'autres dans un environnement donné (Adler et al., 2013). L'étude de la valeur des traits au sein d'un assemblage d'espèces présentes dans un site donné permet donc de détecter les filtres environnementaux s'appliquant sur ce site (Adler et al., 2013 ; Jung et al., 2010). C'est la corrélation entre les gradients environnementaux et la valeur moyenne de différents traits au sein d'une communauté qui prouve l'existence de ces filtres environnementaux (Adler et al., 2013).

Le gradient urbain-rural étant considéré comme un gradient environnemental (McDonnell and Pickett, 1990 ; McDonnell et al., 1993 ; Theobald, 2004) et de nombreux processus écologiques décrits précédemment variant le long de ce gradient (Williams et al., 2005), différentes études de la variation de composition spécifique des communautés le long de ce gradient basées sur les valeurs de traits fonctionnels ont été réalisées (e.g. Duncan et al., 2011 ; Kalusová et al., 2017 ; Thompson and McCarthy, 2008).

La conclusion de ces différentes études est que certains traits fonctionnels sont bien favorisés par les conditions urbaines, ce qui explique le changement de composition en espèce le long du gradient urbain-rural (Tableau 2).

**TABLEAU 2** ETATS DE TRAITS FONCTIONNELS FAVORISANT ET DÉFAVORISANT LE DÉVELOPPEMENT D'ESPÈCES VÉGÉTALES EN MILIEUX URBAINS.

	Trait fonctionnel	Etats de trait favorisant le développement en milieux urbains	Etats de trait défavorisant le développement en milieux urbains	Références
Traits de la plante entière	<b>Hauteur</b>	Hautes valeurs	Faibles valeurs	[4], [6]
	<b>Forme de vie</b>	Hydrophytes, thérophytes	Géophytes, hémicryptophytes	[1], [5], [6]
	<b>Durée de vie</b>	Annuelle, bisannuelle		[1]
Traits foliaires	<b>SLA</b>	Hautes valeurs, valeurs moyennes	Faibles valeurs	[1], [2], [6]
	<b>LDMC</b>	Faibles valeurs	Hautes valeurs	[1]
	<b>Anatomie des feuilles</b>	Scléromorphes, mésomorphes, succulentes	Hygromorphes	[1]
Traits régénératifs	<b>Mode de pollinisation</b>	Anémogamie	Entomogamie, autopollinisation	[1]
	<b>Mode de dispersion</b>	Zoochorie, hydrochorie, hémérochorie	Anémochorie	[1], [3], [5], [6]
	<b>Réflexion des UV par les fleurs</b>	Oui	Non	[1]
	<b>Masse des graines</b>	Hautes valeurs		[4], [6]
	<b>Longévité des graines dans la banque de graine du sol</b>	Faible		[3]

Références : [1] = (Knapp et al., 2008) ; [2] = (Thompson and McCarthy, 2008) ; [3] = (Kalusová et al., 2017) ; [4] = (Duncan et al., 2011) ; [5] = (Williams et al., 2005) ; [6] = (Williams et al., 2015)

### 1.3.2.3. Approche intraspécifique

Les espèces végétales ont été historiquement décrites par leurs valeurs moyennes de traits fonctionnels (Albert et al., 2010a ; Albert et al., 2010b) mais au sein d'une même espèce, la valeur des traits fonctionnels de différents individus ou populations varie également avec les différences de conditions environnementales (Albert et al., 2010b ; Mitchell and Bakker, 2014 ; Stegmann, 2020). C'est cette variabilité qui permet aux plantes de survivre, de croître et de se reproduire dans de nouveaux milieux (Joshi et al., 2001). La variation fonctionnelle intraspécifique détermine la gamme de valeurs possible et la variabilité des valeurs de traits fonctionnels d'une espèce donnée se développant dans différentes conditions environnementales (Albert et al., 2010b).

Bien que la variation interspécifique des traits fonctionnels ait été davantage étudiée (Westerband et al., 2021 ; Mitchell and Bakker, 2014 ; Albert et al., 2010a), la variation de traits intraspécifique est également étudiée, et ce depuis la fin du 18<sup>ième</sup> siècle (Stegmann, 2020), car il est reconnu que cette variation intraspécifique influence les relations biotiques et abiotiques (Westerband et al., 2021). En

effet, cette variation définit en partie les performances des individus, les interactions entre les espèces, et les structures et assemblages des communautés (Albert et al., 2010a ; Albert et al., 2010b ; Jung et al., 2010 ; Mitchell and Bakker, 2014 ; Violle et al., 2012 ; Westerland et al., 2021).

Les variations intraspécifiques de traits fonctionnels ont donc été caractérisées dans le but de déterminer comment ces variations influencent la composition et la dynamique des communautés végétales (Violle et al., 2012 ; Jung et al., 2010) mais également de prédire la réponse des espèces aux changements environnementaux (McGill et al., 2006).

Les gradients environnementaux ont été largement étudiés afin de caractériser la variation intraspécifique des traits fonctionnels le long de ceux-ci (Di Biase et al., 2021 ; Isaac et al., 2017 ; Nicotra et al., 2010 ; Stegmann, 2020 ; Westerland et al., 2021).

Différents auteurs ont étudié la variation phénotypique intraspécifique de certaines espèces le long de gradients urbains-ruraux et ont démontré que les conditions environnementales urbaines exercent une pression de sélection importante sur les traits fonctionnels, ce qui mène à des changements phénotypiques entre les populations se développant le long de ce gradient (Borowy and Swan, 2020). Par exemple, Cheptou et al. (2008) ont étudié la dispersion de *Crepis sancta* (L.) Bornm. dans un milieu urbain fragmenté et ont démontré que dans ces conditions urbaines, le coût de dispersion est plus important, ce qui entraîne une augmentation de la production de graines non dispersives par cette espèce en ville. Une floraison plus tardive de cette espèce en milieux urbains fut également observée par Lambrecht et al. (2016). Borowy et Swan (2020) ont également étudié la variation intraspécifique de traits fonctionnels d'espèces urbaines selon la qualité du sol dans lequel les individus se développaient dans le but d'expliquer le succès de certaines espèces végétales dans les milieux urbains (Borowy and Swan, 2020).

Cette variation de trait intraspécifique le long du gradient urbain-rural fut également remarquée au sein des espèces exotiques. Par exemple, Géron et al. (2021) ont démontré la variation intraspécifique des valeurs des traits fonctionnels de six espèces d'*Asteraceae* exotiques le long de ce gradient. L'effet de l'environnement urbain sur les traits foliaires et de développement a également été remarqué au sein de différentes espèces ligneuses exotiques (Géron et al., 2022b).

Néanmoins, la compréhension de l'établissement et de la persistance des espèces au sein des environnements urbains est limitée car la caractérisation de cette variation de trait intraspécifique se concentre sur un nombre limité d'espèces et de traits fonctionnels (Borowy and Swan, 2020).

#### 1.3.2.3.1. Processus menant à la variation intraspécifique des traits fonctionnels

Les valeurs de traits fonctionnels d'un individu sont déterminées par un compromis entre les différentes fonctions et investissements de la plante comme la photosynthèse et le stockage de carbone (Díaz and Cabido, 1997), mais également par sa réponse plastique et adaptative à son environnement biotique et abiotique (Albert et al., 2010a). La variation génotypique, la plasticité phénotypique et les effets maternels sont les sources de variation intraspécifique des traits fonctionnels (Albert et al., 2010b ; Mousseau and Fox, 1998 ; Roach and Wulff, 1987 ; Sultan, 1987 ; Violle et al., 2012).

La plasticité phénotypique est définie comme « la capacité d'un seul génotype à produire des phénotypes multiples en réponse à l'environnement » (Des Marais et al., 2013). La plasticité phénotypique permet donc à un individu de se développer dans des conditions environnementales très variables (Borowy and Swan, 2020).

La variation génétique peut résulter de l'adaptation locale à un environnement particulier et de la différenciation génétique entre les individus et les populations (Scheiner, 1993 in Westerland et al., 2021). Le phénomène d'adaptation locale aux conditions urbaines, caractérisé par une interaction entre le génotype et l'environnement (Colautti and Barrett, 2013), fut détecté par la réalisation d'expérimentations en jardins communs réciproques (Blanquart et al., 2013 ; Gorton et al., 2018 ; Lortie and Hierro, 2021). Cette expérimentation consiste en la culture d'individus provenant de populations différentes dans un environnement commun (Donihue and Lambert, 2015 ; Lambert et al., 2021) et le phénomène d'adaptation locale est démontré par un fitness plus important des individus dans leur environnement natif plutôt que dans un environnement étranger (Blanquart et al., 2013 ; Colautti and Barrett, 2013 ; Donihue and Lambert, 2015).

Finalement, le phénotype exprimé par un individu ne dépend pas uniquement de son génotype et des conditions environnementales dans lesquelles il se développe mais peut également dépendre de celles dans lesquelles sa mère s'est développée (Mousseau and Fox, 1998 ; Roach and Wulff, 1987). Ce phénomène est appelé « effet maternel » et peut être défini comme « la mesure dans laquelle l'environnement et le comportement maternel influencent le phénotype de la progéniture » (Mousseau and Fox, 1998). L'existence de cet effet maternel a été démontrée de nombreuses fois (Mousseau and Fox, 1998). Cet effet de l'environnement maternel se traduit chez les plantes par une variation de la masse et de la taille des graines (Roach and Wulff, 1987) qui sont fortement corrélées avec la dormance (Munir et al., 2001) et le succès de germination (Fenner, 1991) de la descendance (Luzuriaga et al., 2006). La masse des graines est une composante importante du fitness d'un individu et dans des environnements variables et imprédictibles comme les environnements urbains, les plantes doivent adopter des stratégies afin de se maintenir (Gremer et al., 2016). Une des stratégies de germination des plantes particulièrement efficace dans des environnements variables est le « bet-hedging » (Gremer et al., 2016). Cette stratégie consiste à étendre le risque de germination des descendants d'une plante mère sous des conditions non favorables (Gremer et al., 2016) par la production de graines de masses variables par cette plante mère (Jiang et al., 2019).



## 2. Objectifs de l'étude et questions de recherche

Le développement urbain est une cause majeure et durable de perte d'habitats à travers le monde (Mckinney, 2009) et mène à d'importantes extinctions (Czech et al., 2000 ; McKinney, 2006) et diminutions d'abondance d'espèces natives dans ces milieux (Aronson et al., 2014 ; Kowarik, 1990 ; Wittig, 2004). De plus, l'urbanisation étant croissante (Johnson et al., 2015 ; Mckinney, 2009) et les conditions environnementales urbaines actuelles pouvant être comparées à celles amenées par le changement climatique (Grimm et al., 2008 ; Neil and Wu, 2006 ; Ziska et al., 2003), la compréhension de l'effet des conditions urbaines sur les espèces natives semble indispensable. L'étude du gradient environnemental urbain-rural permet d'étudier l'importance des pressions sélectives sur les traits fonctionnels qui maximisent ou minimisent le fitness des individus de différentes espèces (Harel et al., 2011). La variabilité fonctionnelle intraspécifique est donc une préoccupation importante en écologie (Albert et al., 2010b).

Cette étude vise donc à caractériser la variation phénotypique de cinq espèces modèles indigènes rudérales et herbacées le long du gradient urbain-rural au sein de la région biogéographique atlantique de la Belgique. L'objectif est d'appréhender le développement futur et la survie de ce groupe fonctionnel face aux changements environnementaux et à l'urbanisation croissante des paysages. Cet objectif principal se décompose en trois questions de recherche.

Les trois questions auxquelles ce travail va tenter de répondre sont :

- (1) La valeur des traits fonctionnels des individus des espèces indigènes rudérales varie-t-elle le long du gradient urbain-rural et quelles sont les tendances observées ?
- (2) Quels traits fonctionnels sont le plus affectés par l'urbanité et les tendances sont-elles similaires entre les différentes espèces étudiées ?
- (3) Quelles caractéristiques environnementales affectent le plus la variation des traits fonctionnels des espèces étudiées et est-ce que les proxys d'urbanisation interagissent dans la détermination des réponses phénotypiques ?

### 3. Matériel et méthode

#### 3.1. Espèces étudiées

Les espèces étudiées sont la stellaire intermédiaire (*Stellaria media* (L.) Vill.), la bourse à pasteur commune (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic), le pâturin annuel (*Poa annua* L.), le séneçon commun (*Senecio vulgaris* L.) et le laiteron maraîcher (*Sonchus oleraceus* L.) (Figure 1). Ces espèces sont étudiées ici en tant qu'espèces modèles afin de déterminer l'effet de l'urbanisation et des conditions environnementales urbaines sur la croissance et la reproduction des espèces indigènes rudérales herbacées.

Ces espèces ont été sélectionnées sur base de plusieurs critères.

Premièrement, ces espèces sont de bons candidats pour une étude réalisée le long d'un gradient urbain-rural car ce sont des espèces rudérales se développant dans une grande variété d'environnements et sur une large gamme de substrats tels que les bords de routes, les friches, les parcs urbains, les talus, ... Les espèces rudérales peuvent être définies comme « un type de végétation qui envahit les villes et devient largement distribué sans dépendre de l'intervention humaine » (Oshawa et al., 1988 in Guo et al., 2018). En effet, la plupart de ces espèces ont été recensées comme faisant partie des espèces les plus présentes au sein des milieux urbains d'Europe (Aronson et al., 2014 ; Godefroid and Koedam, 2007 ; Kalusová et al., 2017). De plus, les espèces étudiées sont également reconnues comme adventices de cultures et sont donc largement réparties au sein des paysages agricoles ruraux. (Ahmed et al., 2022 ; CABI, 2021a ; CABI, 2021b ; CABI, 2021c ; Hutchinson et al., 1984 ; Leiss and Müller-Schärer, 2001 ; Peerzada et al., 2019 ; Rojas-Sandoval and Acevedo-Rodríguez, 2014 ; Rojas-Sandoval et al., 2014 ; Sobey, 1981 ; Warwick, 1979) Cette large distribution permet donc d'étudier ces espèces sur l'intégralité du gradient urbain-rural considéré. De plus, les espèces rudérales constituent une part importante de la biodiversité urbaine (Guo et al., 2018), il est donc intéressant d'étudier la réaction de ces espèces à l'urbanisation croissante.

Deuxièmement, ces espèces sont indigènes et largement distribuées à travers le monde (Ahmed et al., 2022 ; CABI, 2021b ; CABI, 2021c ; Gibeault, 1966 and Wells 1974 in Warwick, 1979 ; Holm et al., 1977 in CABI, 2021a ; Oladeji and Oyebamiji, 2020 ; Peerzada et al., 2019 ; Robinson et al., 2003 ; Rojas-Sandoval and Acevedo-Rodríguez, 2014 ; Rojas-Sandoval et al., 2014 ; Sobey, 1981). L'origine indigène de ces espèces assure leur coévolution avec l'urbanisation croissante des milieux. En effet, les milieux urbains sont considérés comme jeunes et il est assumé que la plupart des espèces aujourd'hui présentes dans ces milieux urbanisés ont étendu leurs habitats à partir de milieux voisins (Wittig, 2004). Les espèces étudiées auraient donc, au cours du temps, étendu leurs habitats des zones agricoles aux zones davantage urbanisées.

Finalement, ces espèces étant largement répandues dans les milieux urbains et perturbés, celles-ci possèdent des caractéristiques communes qui leur permettent de se maintenir dans cette large gamme de milieux (Kalusová et al., 2017). Par exemple, toutes ces espèces sont capables de produire une banque de graines persistantes au sein du sol et/ou une quantité importante de graines petites et légères avec une germination rapide, et ont une hauteur de canopée assez faible (de 2 à 30 centimètres (cm) pour le pâturin annuel, à 20 à 150 cm pour le laiteron maraîcher) (Ahmed et al., 2022 ; CABI, 2021a ; Hutchinson and Seymour, 1982 ; Hutchinson et al., 1984 ; Peerzada et al., 2019 ; Rojas-Sandoval and Acevedo-Rodríguez, 2014 ; Rojas-Sandoval et al., 2014 ; Sobey, 1981 ; Turkington et al., 1980 ; Warwick, 1979). L'appartenance des espèces modèles au même groupe fonctionnel permettra de généraliser, ou non, les conclusions à l'ensemble de ce groupe.

Néanmoins, ces espèces diffèrent dans certains traits (Tableau 3), ces différences pourront être exploitées lors de l'analyse des résultats spécifiques pour interpréter les tendances différentes ou similaires entre les espèces.

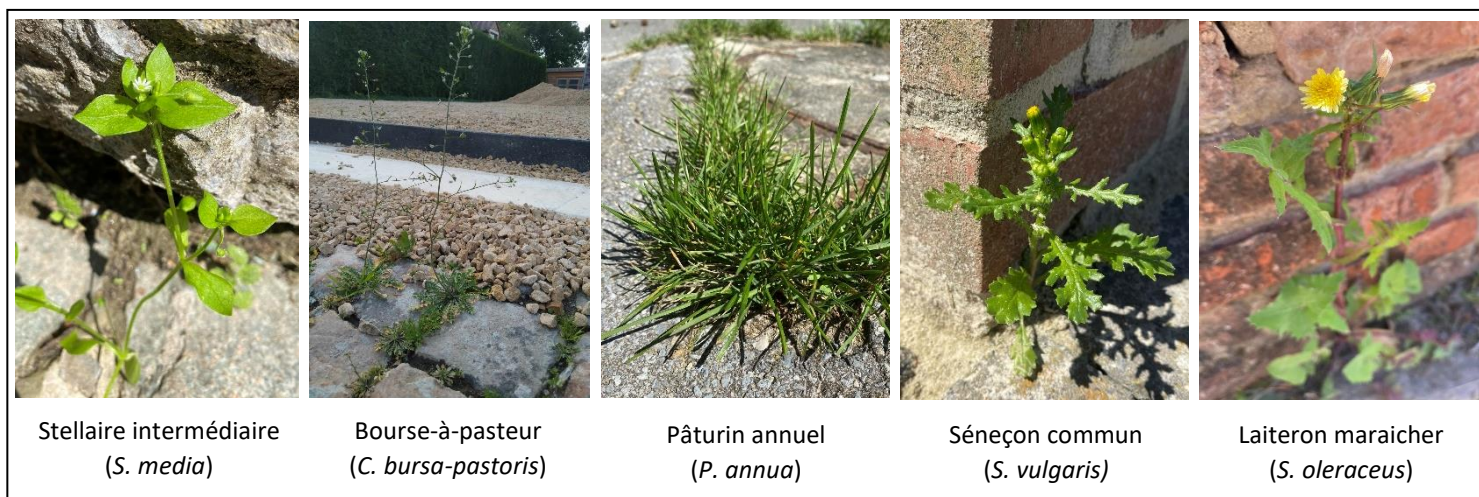


FIGURE 1 ILLUSTRATION DES ESPÈCES ÉTUDIÉES.

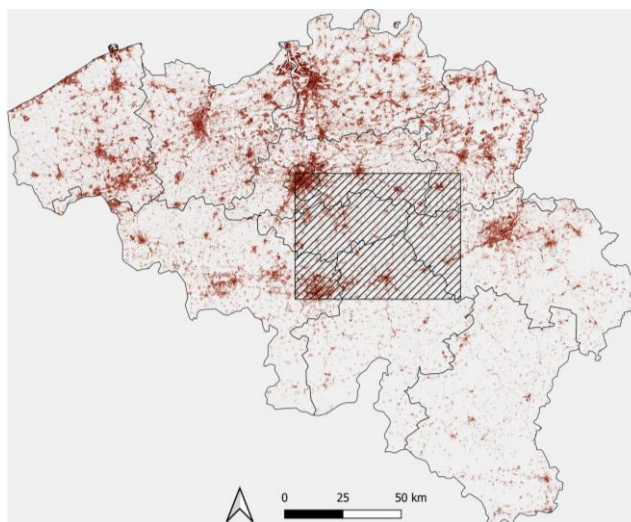
TABLEAU 3 FAMILLE, FORME DE VIE, PHÉNOLOGIE, MODE DE REPRODUCTION ET DE DISPERSION DES ESPÈCES ÉTUDIÉES.

Espèce	Famille	Forme de vie	Phénologie	Reproduction	Dispersion	Références
<b><i>Stellaria media</i> (L.) Vill.</b>	<i>Caryophyllaceae</i>	Thérophyte ou hémicryptophyte	Annuelle : hibernation sous forme de graine et germination printanière, floraison et production de graines maximale en mai jusque mi-juillet et à faible niveau le reste de l'année Annuelle d'hiver : germination automnale, floraison et production de graines maximale en mai jusque mi-juillet et à faible niveau le reste de l'année	Reproduction végétative et par graines Cléistogamie, pollinisation par diptères hyménoptères et thysanoptères	Endo-zoochorie, anémochorie, anthropochorie, myrmécochorie	[1], [2], [3], [4]
<b><i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medic.</b>	<i>Brassicaceae</i>	Thérophyte	Annuelle : Germination au début du mois de mars, formation de rosette 12 à 14 jours après germination, production de tiges et floraison du début du printemps à la fin de l'automne, forte production de graines	Reproduction uniquement par graines Autogamie, autopollinisation	Exo-zoochorie, endo-zoochorie, anthropochorie	[5], [6]
<b><i>Poa annua</i> L.</b>	<i>Gramineae</i>	Thérophyte ou hémicryptophyte	Annuelle : hibernation sous forme de graine, émergence et floraison printanière précoce, fructification maximale en mai et juin et à faible niveau le reste de l'année Vivace : hibernation à tout stade de développement, fructification maximale en mai et juin, formation de tiges secondaires après floraison	Reproduction végétative et par graines Autogamie, anémogamie	Anémochorie, anthropochorie, hydrochorie, exo-zoochorie	[7], [8], [9]
<b><i>Senecio vulgaris</i> L.</b>	<i>Asteraceae</i>	Thérophyte	Annuelle : Germination de mars à juin, formation de rosette, élancement de la tige, formation de branches et de boutons floraux après environ 6 semaines de germination, floraison et fructification sur une longue période	Reproduction uniquement par graines Autogamie, entomogamie	Exo-zoochorie, anémochorie, hydrochorie	[10], [11], [12], [13], [14], [15]
<b><i>Sonchus oleraceus</i> L.</b>	<i>Asteraceae</i>	Thérophyte ou hémicryptophyte bisannuelle	Annuelle : hibernation sous forme d'akène, germination au printemps (avril-juin) et floraison en été Annuelle d'hiver : émergence en automne, hibernation en rosette, développement de tige fleurie au printemps ou en été	Reproduction uniquement par graines Pollinisation par abeilles solitaires et mouches, autogamie	Exo-zoochorie, anémochorie, hydrochorie	[16], [17], [18], [19]

Références : [1] = (Turkington et al., 1980), [2] = (Oladeji and Oyebamiji, 2020), [3] = (CABI, 2021a), [4] = (Sobey, 1981), [5] = (CABI, 2021b), [6] = (Ahmed et al., 2022), [7] = (Warwick, 1979), [8] = (Hutchinson and Seymour, 1982), [9] = (Rojas-Sandoval and Acevedo-Rodríguez, 2014), [10] = (Pagès and Kervella, 2018), [11] = (Robinson et al., 2003), [12] = (Kadereit, 1984), [13] = (Weiner et al., 2009), [14] = (CABI, 2021c), [15] = (Harper and Ogden, 1970), [16] = (Rojas-Sandoval et al., 2014), [17] = (Peerzada et al., 2019), [18] = (Hutchinson et al., 1984), [19] = (Roberts and Neilson, 1981)

### 3.2. Site d'étude

L'aire étudiée correspond à zone définie sur la Figure 2, située dans la région biogéographique atlantique de Belgique (European Environment Agency, n.d.), c'est-à-dire à l'espace compris au nord du sillon Sambre et Meuse. Cette zone a été sélectionnée afin de pouvoir affirmer que tous les individus étudiés ont subi un climat régional identique car celui-ci peut être considéré comme homogène au sein de cette zone (Géron et al., 2021). Cette zone comprend des zones très urbanisées (Forslund, n.d.) entourées par de larges étendues rurales et notamment agricoles (Géron et al., 2022a). La région atlantique présente un climat de type « cfb » selon la classification des climats de Köppen-Geiger, ce qui correspond à un climat tempéré sans saison sèche et avec un été chaud (Beck et al., 2018).



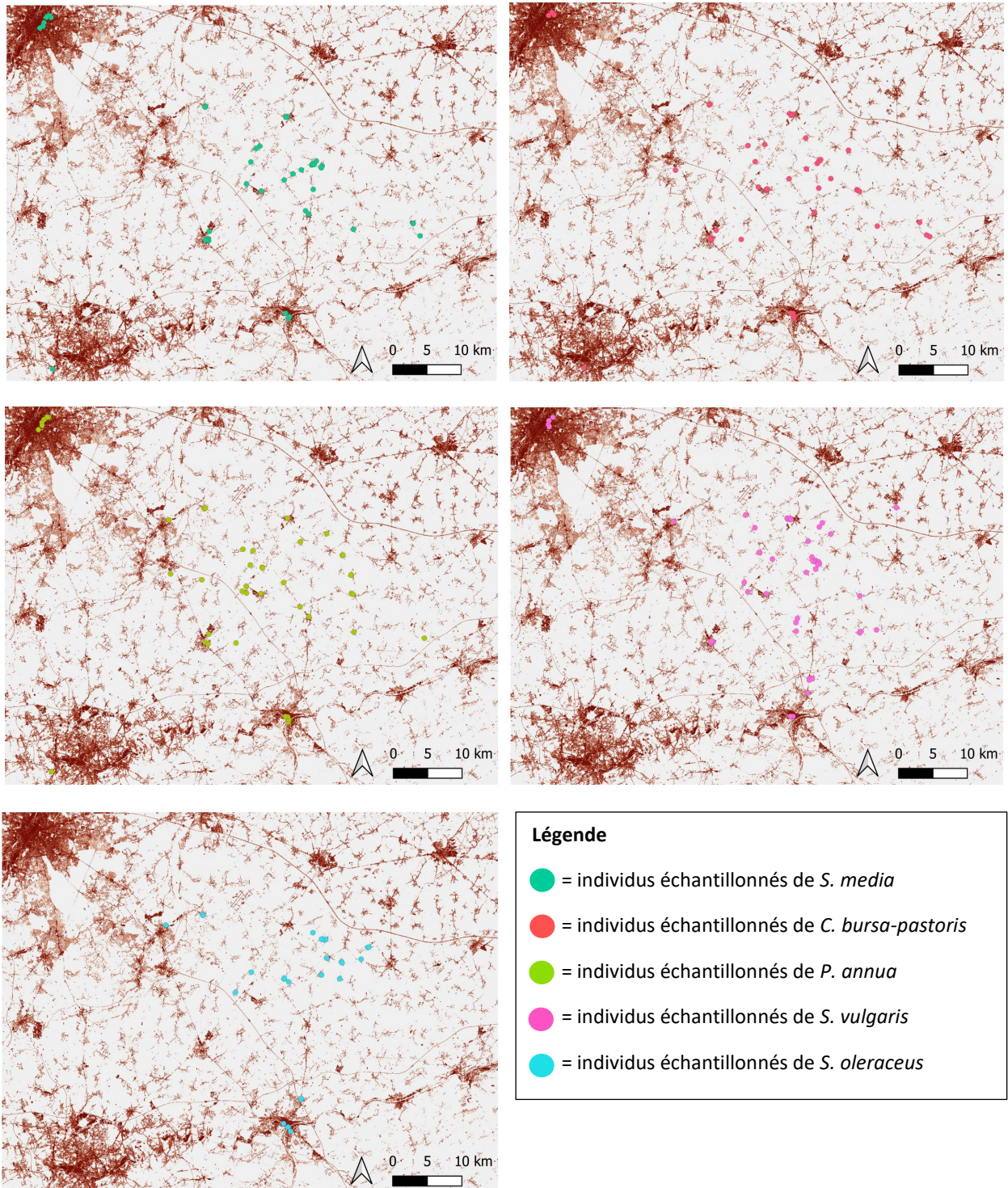
**FIGURE 2** LOCALISATION DE LA ZONE D'ÉCHANTILLONNAGE EN BELGIQUE. LE NIVEAU D'URBANITÉ (POURCENTAGE DE SURFACE IMPERMÉABILISÉE SUR 20 X 20 MÈTRES (M)) EST REPRÉSENTÉ PAR LE DÉGRADÉ DE COULEUR GRIS-ROUGE FONCÉ. LA COULEUR GRIS CORRESPOND AUX ZONES RURALES À FAIBLE URBANITÉ (~0%) TANDIS QUE LES ZONES ROUGES FONCÉES INDIQUENT LES ZONES LES PLUS URBANISÉES (~100%).

### 3.3. Stratégie d'échantillonnage

Les individus ont été sélectionnés de manière semi-aléatoire. Un premier lieu de prospection fut choisi en chaque début de journée de terrain de manière aléatoire au sein de la zone définie à la Figure 2 et une fois sur ce lieu, la prospection et l'échantillonnage d'individus d'espèces cibles furent réalisés sur un rayon de 1 km. Les espèces étudiées étant extrêmement commune, les données d'occurrence de celles-ci ne furent pas utilisées et un choix aléatoire de lieux d'échantillonnage fut suffisant pour trouver les individus facilement. Les individus présentant des dommages évidents, comme les individus ayant subi un traitement aux pesticides ou une fauche, ne furent pas sélectionnés car les dommages affectent fortement la réponse des plantes aux facteurs environnementaux (Song et al., 2018). De plus, les individus d'une même espèce distants de moins de 100 mètres (m) ne furent pas échantillonnés afin de s'assurer ne pas introduire de biais génétique à l'étude. Une fois l'échantillonnage des individus présents dans le premier lieu terminée, une seconde zone d'échantillonnage fut choisie aléatoirement et ainsi de suite durant plusieurs journées jusqu'à avoir pris les mesures souhaitées sur 50 individus par espèce. Le Tableau 4 indique le nombre de jours d'échantillonnage réalisés par espèce.

L'échantillonnage des individus de chaque espèce fut réalisé, dans un premier temps, sans porter attention au caractère urbain ou rural de l'environnement. Pour chaque espèce, une fois la moitié des individus échantillonnés, les milieux visités furent davantage ciblés afin de garantir la représentation de tout le gradient d'urbanité. La localisation des individus échantillonnés est indiquée sur la Figure 3 et fut enregistrée à l'aide d'un GPS Garmin « GPSMAPS 64 » avec une précision de 3,65 m.





**FIGURE 3** LOCALISATION DES INDIVIDUS ÉCHANTILLONNÉS DES DIFFÉRENTES ESPÈCES. LE NIVEAU D'URBANITÉ (POURCENTAGE DE SURFACE IMPERMÉABILISÉE SUR 20 X 20 M) EST REPRÉSENTÉ PAR LE DÉGRADÉ DE COULEUR GRIS-ROUGE FONCÉ. LA COULEUR GRISE CORRESPOND AUX ZONES RURALES À FAIBLE URBANITÉ (~0%) TANDIS QUE LES ZONES ROUGES FONCÉES INDIQUENT LES ZONES LES PLUS URBANISÉES (~100%).

La durée de la période d'échantillonnage des individus de chaque espèce fut réduite au plus afin de limiter le biais de la croissance des plantes notamment sur la hauteur (Tableau 4). De plus, pour pallier davantage ce biais de croissance, tous les individus d'une même espèce furent échantillonnés au même stade de croissance (Tableau 4).

**TABLEAU 4** DATES DE DÉBUT ET DE FIN D'ÉCHANTILLONNAGE (DD-MM-YYYY), NOMBRE DE JOURS D'ÉCHANTILLONNAGE ET STADES DE CROISSANCE DE CHAQUE ESPÈCE ÉTUDIÉE.

Espèce	Date de début d'échantillonnage	Date de fin d'échantillonnage	Nombre de jours d'échantillonnage	Stade de croissance
<i>S. media</i>	03-04-2023	3-05-2023	14	En fleurs
<i>C. bursa-pastoris</i>	03-04-2023	11-05-2023	15	En fleurs
<i>P. annua</i>	03-04-2023	11-05-2023	15	En graines
<i>S. vulgaris</i>	11-05-2023	29-05-2023	10	En graines
<i>S. oleraceus</i>	29-05-2023	16-06-2023	10	En graines

La période d'échantillonnage s'étendant sur plusieurs semaines et les conditions météorologiques affectant la réponse des plantes aux facteurs environnementaux, il semble intéressant d'observer les différences de conditions météorologiques entre les périodes d'échantillonnage des différentes espèces (Tableau 5).

**TABLEAU 5** VALEURS DES TEMPÉRATURES MOYENNES EN DEGRÉ CELSIUS (°C), TEMPÉRATURES MAXIMALES ET MINIMALES MOYENNES EN °C, DURÉES D'INSOLATION EN HEURES ET MINUTES (HH :MM) ET RAYONNEMENT SOLAIRE GLOBAL EN KILOWATTHEURES PAR MÈTRE CARRÉ (kWh/m<sup>2</sup>) DES MOIS D'ÉCHANTILLONNAGE ENREGISTRÉES PAR LA STATION MÉTÉOROLOGIQUE DE UCCLE (IRM - AVRIL, N.D. ; IRM - MAI, N.D. ; IRM – JUIN, N.D.).

Mois	Température moyenne [°C]	Température maximale moyenne [°C]	Température minimale moyenne [°C]	Durée d'insolation [hh :mm]	Rayonnement solaire global [kWh/m <sup>2</sup> ]
<b>Avril 2023</b>	9	13	5.2	149 :02	101.8
<b>Mai 2023</b>	14	18.5	9.3	230 :33	156.2
<b>Juin 2023</b>	20.3	24.5	14.5	307 :50	187.4

### 3.4. Variables mesurées

#### 3.4.1. Variables environnementales

Pour caractériser l'environnement dans lequel chaque individu étudié s'est développé et l'effet de celui-ci sur la valeur des traits fonctionnels, différentes variables environnementales furent mesurées pour chaque individu échantillonné le long du gradient urbain-rural. Afin de caractériser le caractère urbain de l'environnement, deux facteurs ont été mesurés pour chaque individu : la proportion de surface imperméabilisée (urbanité) et le SVF. L'urbanisation est souvent étudiée à des échelles trop

grossières que pour capter des variations de traits à l'échelle des organismes (Williams et al., 2015), il est donc important de prendre en compte l'urbanité à très fine échelle.

L'**urbanité à l'échelle de l'individu** fut mesurée à l'aide d'un quadrat de 1600 cm<sup>2</sup> (40 x 40 cm) centré sur chaque individu étudié au sein duquel la proportion de surface imperméabilisée fut estimée visuellement (Géron et al., 2021). En effet, les villes étant des environnements complexes et très hétérogènes (Benvenuti, 2004 ; Guo et al., 2018 ; Rivkin et al., 2019 ; Ward et al., 2016), il est important de prendre en compte l'urbanité à une échelle très fine. Ce facteur permet d'inclure les conditions de croissance comme le stress hydrique ou la disponibilité en nutriments dans l'étude du gradient.

L'**urbanité à l'échelle locale** correspond à la proportion de surface imperméabilisée au sein d'un quadrat de 400 m<sup>2</sup> (20 x 20 m) (Géron et al., 2022b), et fut calculée sur base cartographique à l'aide de la couche cartographique de densité d'imperméabilité en 2018 (Forslund, n.d.) et des coordonnées géographiques de la localisation des individus. Ce facteur permet de prendre en compte les différences à plus grande échelle entre les milieux urbains et ruraux comme les différences de températures ou de concentrations en CO<sub>2</sub>.

Ces variables s'expriment en % et sont bornées entre 0 et 100. Les manipulations cartographiques ont été effectuées avec la version 3.22.7 de Qgis.

Le **SVF** est une variable sans dimension dont les valeurs varient de 0, ce qui correspond à une situation dans laquelle le ciel est entièrement obstrué par des obstacles, à 1, correspondant à une situation dans laquelle le ciel est entièrement dégagé de tout obstacle (Brown et al., 2001 ; Oke, 1988 in Zhu et al., 2013). Cette variable fut calculée pour chaque individu échantillonné à l'aide d'un clinomètre. L'angle entre l'horizontale à 1 m de hauteur et le sommet de l'obstacle visible fut calculé dans douze directions en commençant systématiquement vers le nord et en écartant les mesures de 30° (degrés) en tournant dans le sens horloger (Figure 4). Le SVF fut mesuré pour chaque individu à l'aide de la formule suivante où A correspond à l'angle auquel le ciel est visible, i correspond à l'angle de mesure allant de 0 à 360 par pas de 30°, l'angle de 0° correspondant à la direction du nord :

$$SVF = \frac{\sum_{i=0}^{360} (90 - A_i)}{1440}$$

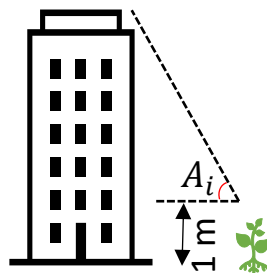


FIGURE 4 SCHÉMATISATION DE LA MESURE DU SVF.

### 3.4.2. Traits fonctionnels

Différents mécanismes des espèces modèles vont être étudiés le long du gradient urbain-rural par la mesure de différents traits fonctionnels sur chaque individu. Les traits étudiés ont été choisis selon l'objectif de cette étude mais également selon la facilité et la rapidité des mesures. En effet, certains traits étant fortement liés à plusieurs fonctions des plantes, un nombre limité de traits peut être suffisant pour étudier le fonctionnement des individus des différentes espèces le long du gradient urbain-rural (Weiher et al., 1999). La SLA, la hauteur de canopée, et la masse des graines sont les traits fonctionnels les plus fondamentaux et leurs mesures sont souvent suffisantes pour déterminer la



stratégie et la réponse d'une espèce aux perturbations (Weiher et al., 1999 ; Westoby and Wright, 2006 ; Westoby, 1998). Les différents traits ont été mesurés selon un protocole standardisé.

#### 3.4.2.1. Traits foliaires

La **surface foliaire spécifique** (SLA), définie comme le rapport entre la surface fraîche et la masse sèche d'une feuille et exprimée en centimètre carré par gramme ( $\text{cm}^2/\text{g}$ ), est le trait de morphologie foliaire le plus étudié et le mieux compris (Westerband et al., 2021). La SLA varie entre les espèces mais ce trait fonctionnel varie également considérablement au sein d'une même espèce selon les conditions de croissance des individus étudiés (Mitchell and Bakker, 2014 ; Poorter & van der Werf, 1998 in Weiher et al., 1999 ; Westerband et al., 2021). La mesure de SLA est justifiée car c'est ce facteur qui explique la plus grande part de variation du taux de croissance relatif (Poorter and Garnier, 2007).

La **teneur en matière sèche des feuilles** (LDMC), définie comme le rapport entre la masse sèche et la masse fraîche d'une feuille et exprimée en %, varie aussi bien entre les espèces qu'au sein des individus d'une même espèce se développant dans différents environnements (Messier et al. 2010 in Dwyer et al., 2014). La mesure de SLA et LDMC informe également sur la stratégie de croissance des plantes ; les individus présentant de hautes valeurs de SLA et de basses valeurs de LDMC présentent une production importante de biomasse alors que les individus caractérisés par de faibles valeurs de SLA et de hautes valeurs de LDMC stockent les nutriments de manière plus efficace (Poorter and Garnier, 2007). La SLA et la LDMC étant fortement corrélés avec d'autres traits qui caractérisent la réponse au stress, la mesure de ces deux traits est indispensable pour analyser la réaction des espèces étudiées au stress que représente les environnements urbains (Weiher et al., 1999).

La SLA et la LDMC des trois dernières feuilles totalement développées et sans dommage apparent (Cornelissen et al., 2003 ; Garnier et al., 2001 ; Vile et al., 2005 ; Wilson et al., 1999) de chaque individu furent mesurées afin d'exploiter la valeur moyenne de ces trois mesures par individu (Figure 5). La valeur de la SLA variant avec l'âge des feuilles (Fernández Honaine et al., 2019), la mesure des trois dernières feuilles développées permet de contrer ce biais. De plus, il est reconnu que les valeurs de SLA et LDMC d'un même individu varient au cours de la journée, les feuilles de chaque individu ont donc été collectées entre 2 à 3 heures après le lever du soleil à 3 à 4 heures avant le coucher du soleil (Cornelissen et al., 2003 ; Garnier et al., 2001).

Les trois dernières feuilles totalement développées et sans dommage apparent de chaque individu furent récoltées. Le pétiole faisant partie intégrante de la feuille (Cornelissen et al., 2003), celui-ci fut donc coupé à sa base pour être intégré à la mesure de SLA et LDMC (Cornelissen et al., 2003 ; Wilson et al., 1999). Chaque feuille fut stockée dans un flacon de prélèvement Gosselin® de 40 millilitres (mL) rempli d'eau distillée afin de saturer les tissus en eau (Weiher et al., 1999) car c'est la SLA et la LDMC saturée qui furent mesurées. Le stockage des feuilles dans l'eau fut de minimum 6 heures afin que la réhydratation soit complète (Cornelissen et al., 2003 ; Garnier et al., 2001) et s'opérait à température ambiante et à l'abri de la lumière. Au retour au laboratoire à chaque fin de journée de terrain, les échantillons ont été stockés à 4°C dans un frigo à l'abri de la lumière afin d'éviter le développement de champignons (Garnier et al., 2001).

Après saturation en eau, la masse fraîche de chaque feuille fut mesurée à l'aide d'une balance « Mettler Toledo® » précise à 0.01 milligrammes (mg). Les feuilles furent ensuite scannées en 48 bits couleurs à une résolution de 800 pixels par pouce (ppp) et leur surface fut calculée à l'aide du logiciel « ImageJ » par conversion du nombre de pixels composant la feuille en surface ( $\text{cm}^2$ ). Chaque feuille sèche fut ensuite pesée à l'aide de la même balance après séchage durant minimum 48 heures dans une étuve à 60 °C (Géron et al., 2021). La SLA moyenne par individu fut calculée comme la moyenne

des SLA des trois feuilles et la LDMC moyenne par individu fut calculée comme la moyenne des LDMC trois feuilles.

Pour les espèces ayant à la fois des feuilles de tiges et des feuilles de rosette (*C. bursa-pastoris*, *S. vulgaris* et *S. oleraceus*), c'est la SLA et la LDMC des feuilles de tiges furent mesurées.

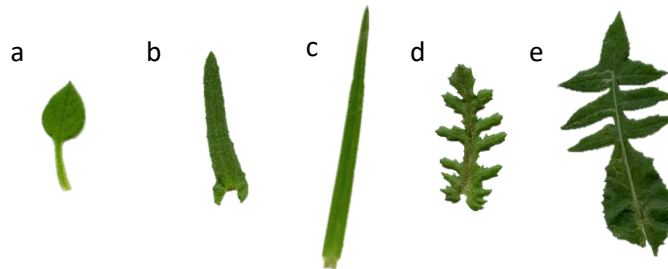


FIGURE 5 SCANS DE FEUILLES DE *S. MEDIA* (A), *C. BURSA-PASTORIS* (B), *P. ANNUA* (C), *S. VULGARIS* (D) ET *S. OLERACEUS* (E).

Le **contenu en chlorophylle**, en **flavonols** et le **NBI** (« Nitrogen Balance Index ») foliaire ont été mesurés pour chaque individu. La capacité de photosynthèse d'un individu est approximé par le taux de chlorophylle (Gitelson et al., 2003 ; Palta, 1990). Le contenu en chlorophylle présent dans les tissus d'une feuille et exprimé en microgramme par centimètre carré ( $\mu\text{g}/\text{cm}^2$ ) dépend de la disponibilité en nutriments et de différents stress environnementaux comme les hautes températures et la sécheresse (Palta, 1990). Concernant les flavonols, ceux-ci sont des composés polyphénoliques (Ma et al., 2014) qui ont un rôle antioxydant et protecteur contre les rayonnements Ultra-Violets (UV) (Pollastri and Tattini, 2011 in Laoué et al., 2022). Le contenu en flavonols est exprimé en unité d'absorbance et augmente en conditions de stress (Corwin, 2021 in Laoué et al., 2022). La mesure du NBI, qui est calculée comme le rapport entre le contenu en chlorophylle et en flavonols (Cerovic et al., 2012), permet d'estimer le changement d'allocation C/N de la feuille dû à une carence d'azote par une mesure non destructrice (Cerovic et al., 2012). De plus, le contenu en azote d'une feuille étant très variable selon le stade de développement de la plante (Romero et al., 2010 in Cerovic et al., 2015), et ne connaissant pas l'âge des individus échantillonnés, la mesure du NBI est ici justifiée car celle-ci est moins sensible à l'âge et à la position des feuilles (Cerovic et al., 2015).

Avant de prélever les feuilles pour les mesures de SLA et LDMC, le contenu en chlorophylle, en flavanols et le NBI de ces mêmes feuilles ont été mesurés simultanément à l'aide d'un « Dualex®4 Scientific » (Cerovic et al., 2012 ; Cerovic et al., 2015) (Figure 6). Trois mesures de ces paramètres ont donc, une fois de plus, été effectuées par individu et c'est la valeur moyenne de celles-ci qui fut exploitée. Ces mesures sont rapides et non destructrices (Cerovic et al., 2012) et le « Dualex® 4 Scientific » est la dernière version de compteur de chlorophylle disponible sur le marché (Cerovic et al., 2012).

Cet appareil mesure le contenu en flavonols épidermique de la feuille à 375 nanomètres (nm) par la méthode de criblage par fluorescence, le contenu en chlorophylle par la mesure de transmission de la feuille à 710 nm, et le NBI comme le rapport entre le contenu en chlorophylle et en flavanols (Cerovic et al., 2012). La localisation précise de la mesure de ces paramètres sur chaque feuille fut choisie de manière à limiter l'hétérogénéité des feuilles (Cerovic et al., 2012). Les mesures ont été effectuées sur la face adaxiale des feuilles exposées vers la lumière (Cerovic et al., 2012) et une prise de mesure par feuille a été effectuée (Cerovic et al., 2015).



FIGURE 6 DUALEX® 4 SCIENTIFIQUE.

#### 3.4.2.2. Traits de développement

La **hauteur** est également un trait pouvant varier entre différents individus d'une même espèce (Westerband et al., 2021). En effet, il a même été prouvé que les variations de hauteurs intraspécifiques peuvent égaler et même excéder les variations de hauteurs interspécifiques (Borowy and Swan, 2020 ; Yahuang et al., 2016). La hauteur d'un individu étant très dépendante de l'âge de celui-ci et ne connaissant pas l'âge exact des individus échantillonnés, la **distance entre nœuds** (Figure 7) a également été mesurée. L'espace entre nœuds, tout comme la hauteur, est dépendant de la quantité de lumière et de la température de l'environnement dans lequel se développe la plante (Kahlen and Chen, 2015).

La hauteur de chaque individu est définie comme la plus petite distance entre le tissu photosynthétique le plus haut et le niveau du sol (Cornelissen et al., 2003) et fut calculée à l'aide d'une règle. La longueur des trois derniers entre-nœuds de chaque individu fut mesurée de manière identique et c'est la valeur moyenne de trois ces mesures qui fut exploitée. Ces deux traits sont exprimés en cm.



FIGURE 7 ILLUSTRATION DE LA DISTANCE ENTRE DEUX NŒUDS D'UN INDIVIDU DE *S. MEDIA*.

#### 3.4.2.3. Traits régénératifs

La **masse moyenne des graines** varie également entre les individus d'une même espèce selon les conditions de développement (Hendrix and Sun, 1989 ; Luzuriaga et al., 2006) comme la température, la disponibilité en nutriments, la photopériode et l'humidité du sol (Luzuriaga et al., 2006). La masse des graines, pouvant approximer la capacité de régénération, de croissance et de survie des individus (Harel et al., 2011), est également un trait fonctionnel essentiel à prendre en compte pour analyser la réponse au stress le long du gradient urbain-rural. De plus, la masse des graines est un trait prédisant la dynamique des individus se développant dans des environnements imprévisibles dans l'espace et le temps, comme les milieux urbains (Venable and Brown, 1988). La **variabilité de la masse des graines** produites par individu fut également mesurée. En effet, un même individu pouvant produire des graines de masses différentes (March-Salas et al., 2021), il est intéressant de déterminer la variabilité de la masse des graines produites par individu le long du gradient d'urbanisation afin de déterminer la stratégie de germination (germination prédictive ou « bet-hedging ») dans ces différentes conditions (Gremer et al., 2016).

La masse d'une graine a été définie ici comme « la masse de l'embryon, de l'endosperme et des téguments » (Leishman et al., 1995) et est exprimée en mg. Une fois les graines de chaque individu récoltées, celles-ci furent triées à l'aide d'un binoculaire afin d'écarter les graines avortées. Les structures de dispersion, si présentes, furent retirées de chaque graine. Les graines furent stockées

dans des sachets en papier à l'abri de la lumière et à température ambiante. La masse des graines pouvant être très variable (Weiher et al., 1999), dix graines par individu ont été pesées individuellement afin d'établir la masse moyenne d'une graine pour chaque individu, ainsi que la variabilité de la masse des graines par individu (Bazzato et al., 2021 ; Harel et al., 2011), exprimée en mg<sup>2</sup>. Les graines furent pesées à l'aide de la balance « Mettler Toledo® » avec une précision de 0.01 mg.

La variabilité de la masse des graines produites par individu fut calculée à l'aide de la formule suivante de la variance avec i comme l'identifiant de l'individu et j l'identifiant de la graine :

$$\text{Variabilité masse graines}_i = \frac{\sum_{j=1}^{10} (\text{masse graine}_j - \text{masse moyenne graines}_i)^2}{10}$$

Tous les traits fonctionnels n'ayant pas été mesurés sur chaque espèce, le Tableau 6 reprend les traits fonctionnels mesurés sur chaque espèce ainsi que les causes d'incommensurabilités des traits non mesurés.

**TABLEAU 6** TRAITS FONCTIONNELS MESURÉS SUR CHAQUE ESPÈCE ÉTUDIÉE (INDIQUÉS PAR « X ») ET CAUSE DE L'INCOMMENSURABILITÉ DES TRAITS NON MESURÉS POUR CHAQUE ESPÈCE.

	<i>S. media</i>	<i>C. bursa-pastoris</i>	<i>P. annua</i>	<i>S. vulgaris</i>	<i>S. oleraceus</i>	Cause de l'incommensurabilité du trait
<b>Hauteur</b>		X	X	X	X	Morphologie rampante
<b>Distance entre nœuds</b>	X	X	X	X	X	
<b>SLA</b>	X	X	X	X	X	
<b>LDMC</b>	X	X	X	X	X	
<b>Teneur en chlorophylle</b>	X				X	Feuilles trop petites que pour couvrir le capteur du Dualex®
<b>NBI</b>	X				X	Feuilles trop petites que pour couvrir le capteur du Dualex®
<b>Contenu en flavonols</b>	X				X	Feuilles trop petites que pour couvrir le capteur du Dualex®
<b>Masse moyenne des graines</b>			X	X	X	Production de graines trop tardive
<b>Variabilité de la masse des graines</b>			X	X	X	Production de graines trop tardive

### 3.5. Analyses statistiques

Premièrement, afin d'étudier le degré de corrélation entre les différents traits fonctionnels mesurés et entre les variables environnementales, les coefficients de corrélation de Pearson ont été calculés pour chaque combinaison de traits fonctionnels et pour chaque combinaison de variables environnementales pour chaque espèce. Le coefficient de corrélation de Pearson mesure de degré d'association entre deux variables continues. Ce coefficient est borné entre -1, valeur caractérisant une corrélation linéaire parfaite et négative entre deux variables, et 1, valeur caractérisant une corrélation linéaire parfaite et positive entre deux variables. La valeur de 0 indiquant une absence de relation linéaire entre les variables. Les résultats de ces corrélations sont représentés sous formes de corrélogrammes (Annexe 1) et seules les corrélations entre couples de variables considérées comme très fortes (valeurs de coefficients de corrélation de Pearson supérieurs à 0.8 ou inférieur à -0.8) seront discutées. (Schober et al., 2018 ; Akoglu, 2018)

Les coefficients de corrélations de Pearson ont été calculés avec la fonction *corr()* et les corrélogrammes ont été créés avec la fonction *corrplot()* du package « *corrplot* » de RStudio (Wei and Simko, 2021).

Ensuite, afin d'étudier globalement, à travers toutes les espèces, les relations entre traits fonctionnels, d'analyser la gamme de variabilité des valeurs de traits de chaque espèce, et de déterminer si les différences de biologies entre les espèces étudiées se marquent bien dans les traits sélectionnés, une Analyse en Composante Principale (ACP) a été réalisée sur les valeurs des traits fonctionnels. Ce sont les traits fonctionnels mesurés pour toutes les espèces (distance entre nœuds, SLA, LDMC) qui ont permis la construction des axes principaux de cette ACP tandis que les traits non communs à toutes les espèces (hauteur, contenu en chlorophylle, NBI, contenu en flavonols, masse moyenne des graines, variabilité de la masse des graines) ont été introduits en tant que variables supplémentaires. Enfin, le facteur « espèce » a été introduit dans cette ACP comme variable qualitative.

L'ACP a été effectuée avec la fonction *PCA()* du package « *FactoMineR* » (Husson et al., 2008) et l'affichage du résultat graphique fut réalisé grâce à la fonction *fviz\_pca\_biplot()* du package « *factoextra* » de RStudio (Kassambara and Mundt, 2020).

Afin de déterminer s'il y a, globalement et pour chaque espèce, une influence des variables environnementales étudiées approximant le gradient urbain-rural sur la valeur des traits fonctionnels sélectionnés, une analyse en co-inertie de ces deux ensembles de variables a été réalisée pour chaque espèce.

L'analyse en co-inertie est une méthode d'analyse multivariée qui permet de déterminer la structure commune entre deux ensembles de variables (Dolédec and Chessel, 1994 ; Dray et al., 2003). Cette co-structure est décrite par les deux premiers axes de co-inertie, représentant chacun une part de l'inertie. Ces axes révèlent donc la correspondance entre les structures des deux ensembles de variables (variables environnementales et traits fonctionnels) et celle fournie par la co-inertie (Bouchelouche et al., 2015). La relation entre les deux ensembles de variables peut être caractérisée par le coefficient de corrélation vectoriel de l'analyse de co-inertie (RV). Ce coefficient varie entre 0 et 1 ; une valeur de coefficient proche de 0 indique une faible corrélation entre les 2 ensembles de variables étudiés tandis qu'une valeur proche de 1 indique une forte corrélation entre ceux-ci. (Borcard et al., 2011) Les résultats des analyses en co-inertie se présentent également sous forme de différents graphiques.

Les analyses en co-inertie ont été réalisées avec la fonction *coinertia()* du package « *ade4* » RStudio (Dray and Dufour, 2007).

Enfin, les relations entre les variables environnementales et les traits fonctionnels de chaque espèce ont été étudiées plus précisément par la construction de modèles de régression.

Un modèle de régression par trait fonctionnel et par espèce a été construit par la méthode « stepwise » en introduisant toutes les variables environnementales afin de sélectionner un modèle contenant la combinaison des variables environnementales expliquant au mieux la variation de valeur de trait fonctionnel le long du gradient. En effet, la méthode « stepwise » permet de sélectionner un sous-ensemble de variables explicatives afin de prédire au mieux une variable expliquée dans un modèle linéaire (Agostinelli, 2002). Cette méthode se base sur le Critère d'Information d'Akaike (AIC), le meilleur modèle étant celui caractérisé par une valeur d'AIC la plus faible (Yamashita et al., 2007). Pour chaque modèle, toutes les variables environnementales ont été introduites et les interactions potentielles entre celles-ci furent retirées du modèle lorsque leurs effets n'étaient pas significatifs afin d'améliorer la performance de la méthode « stepwise ».

Afin d'obtenir la distribution normale des résidus des modèles, certaines variables ont subi une transformation ; les données de hauteur, de distance entre nœuds, de LDMC et de NBI ont subi une transformation logarithmique tandis que les données de masse de graines ont subi une transformation racine carré. Le test de Shapiro-Wilk fut effectué pour chaque modèle afin de vérifier la distribution normale des résidus. L'indépendance et l'homoscédasticité des résidus de chaque modèle fut vérifiée graphiquement.

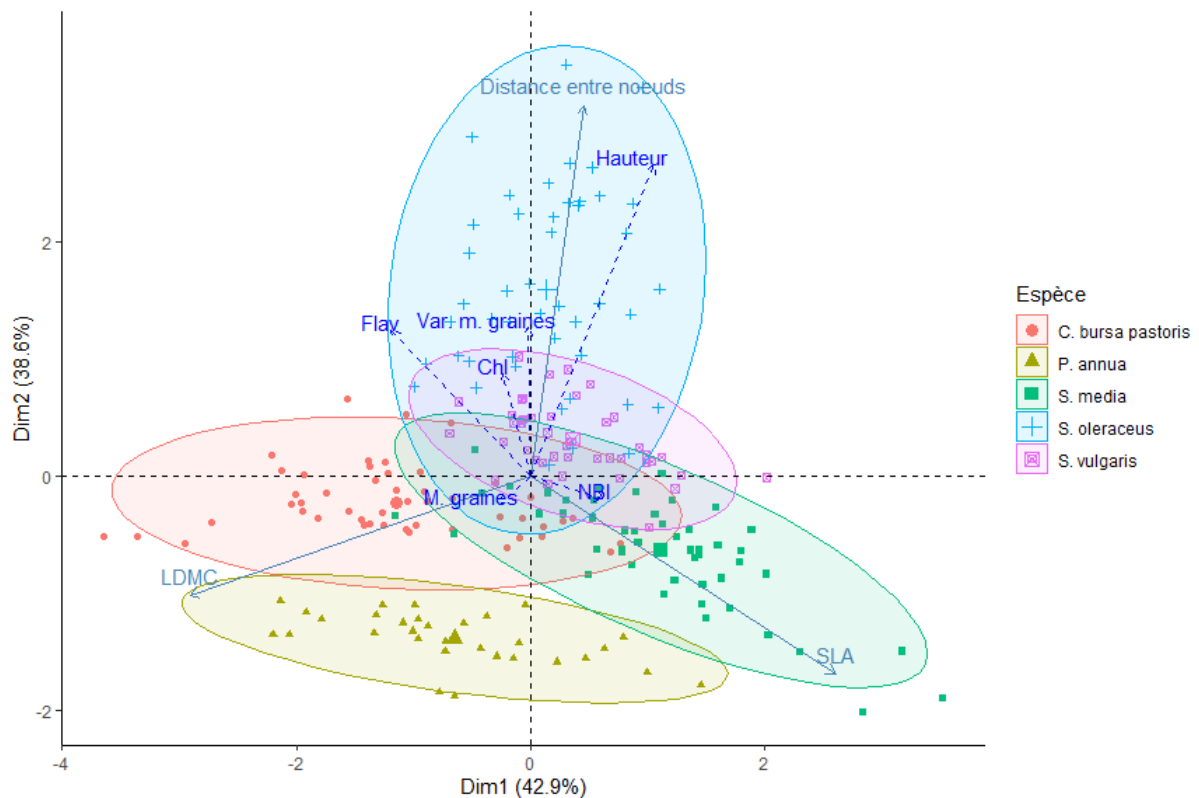
Les modèles de régression linéaire ont été effectués avec la fonction *lm()* du package « stats » (R Core Team, 2023), la sélection du meilleur modèle a été effectuée par la fonction *step()* du package « stats » et les représentations graphiques ont été réalisées avec la fonction *plot()* de RStudio.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec la version 2023.6.0.421 de RStudio.

## 4. Résultats

### 4.1. Analyse globale de la relation entre les traits fonctionnels étudiés

La première étape des analyses des données obtenues fut de déterminer si l'étude de la relation entre les traits fonctionnels et le gradient d'urbanisation devait être réalisée pour chaque espèce séparément ou si une analyse globale était suffisante. Au vu de la différence de biologie entre les espèces étudiées (Tableau 3), une analyse espèce par espèce est pressentie et la réalisation de cette ACP (Figure 8) permet de confirmer l'intérêt des analyses spécifiques.



**FIGURE 8** BIPLLOT ISSU D'UNE ACP DONT LES AXES PRINCIPAUX ONT ÉTÉ CONSTRUITS SUR BASE DES TRAITS FONCTIONNELS COMMUNS À TOUTES LES ESPÈCES (DISTANCE ENTRE NŒUDS, SLA, LDMC). LES TRAITS NON COMMUNS À TOUTES LES ESPÈCES (HAUTEUR, CONTENU EN CHLOROPHYLLE, NBI, CONTENU EN FLAVONOLS, MASSE MOYENNE DES GRAINES, VARIABILITÉ DE LA MASSE DES GRAINES) ONT ÉTÉ INTRODUITS EN TANT QUE VARIABLES SUPPLÉMENTAIRES. LE FACTEUR « ESPÈCE » A ÉTÉ INTRODUIT DANS CETTE ACP COMME VARIABLE QUALITATIVE. LES TRAITS FONCTIONNELS SONT REPRÉSENTÉS PAR LES FLÈCHES, ET LES INDIVIDUS SONT REPRÉSENTÉS PAR DIVERS SYMBOLES ET COULEURS EN FONCTION DE L'ESPÈCE À LAQUELLE ILS APPARTIENNENT.

La Figure 8 représente le biplot obtenu suite à la réalisation d'une ACP incluant l'ensemble des traits fonctionnels mesurés sur les individus échantillonnés. Les flèches représentent les traits fonctionnels mesurés ; les flèches de couleurs bleu clair en traits pleins sont les traits communs mesurés pour toutes les espèces tandis que les flèches de couleur bleu foncé en traits discontinus représentent les traits mesurés seulement chez certaines espèces (Tableau 6). Les individus échantillonnés sont représentés par des symboles et couleurs différents selon l'espèce à laquelle ils appartiennent. (Figure 8)

Le premier axe qui représente la composante principale explique 42.9% de la variance tandis que le deuxième axe en explique 38.6%.

La longueur des flèches représentant la contribution des traits fonctionnels aux axes, il ressort de la Figure 8 que ce sont les variables mesurées pour le plus grand nombre d'espèces comme la distance entre nœuds, la SLA et la LDMC, qui présentent naturellement la plus forte contribution à la construction des axes principaux.

Cette ACP permet d'étudier les relations globales liant les différents traits fonctionnels de toutes les espèces ; il en ressort par exemple une relation positive entre la hauteur, la distance entre nœuds et la variabilité de la masse des graines, une relation négative entre la SLA et la LDMC ou encore une indépendance de la hauteur et de la SLA.

Concernant les relations entre les individus, la distinction des espèces sur base de leurs traits fonctionnels est observée par un faible chevauchement des ellipses regroupant les individus par espèce, ce qui confirme l'intérêt de la réalisation d'analyses spécifiques des relations entre les traits fonctionnels et les variables environnementales. Seul le *S. vulgaris* présente un fort chevauchement avec le *S. oleraceus*. De plus, la Figure 8 permet d'observer les gammes de variation des valeurs de traits au sein de chaque espèce ; les valeurs de traits de *S. media*, *C. bursa-pastoris*, *P. annua* et *S. oleraceus* sont plus variables que celles de *S. vulgaris*. Les individus de *S. oleraceus* sont très variables en termes de hauteur tandis que les individus de *S. media*, *C. bursa-pastoris*, *P. annua* le sont davantage en termes de SLA et LDMC.

#### 4.2. Analyse globale de la relation entre les traits fonctionnels étudiés et les variables environnementales mesurées pour chaque espèce

La part de l'inertie représentée par les axes principaux et les valeurs des coefficients de corrélation vectoriels des analyses en co-inertie réalisées pour chaque espèce se trouvent dans le Tableau 7. Les résultats graphiques de ces analyses se trouvent en annexe (Annexes 2, 3, 4, 5, 6).

**TABLEAU 7** VALEURS DES COEFFICIENTS DE CORRÉLATION VECTORIELS ET PARTS DE L'INERTIE REPRÉSENTÉES PAR LES AXES PRINCIPAUX DES ANALYSES EN CO-INERTIE DES TRAITS FONCTIONNELS ET DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES RÉALISÉES POUR CHAQUE ESPÈCE.

Espèce	RV	Part de l'inertie représentée par les axes		
		Axe 1	Axe 2	Axe 3
<i>S. media</i>	0.105	0.656	0.0212	0.00354
<i>C. bursa-pastoris</i>	0.0947	0.431	0.0136	0.00369
<i>P. annua</i>	0.159	0.658	0.135	0.0111
<i>S. vulgaris</i>	0.171	0.817	0.0376	0.0112
<i>S. oleraceus</i>	0.256	1.169	0.651	0.134

Concernant la part d'inertie représenté par les différents axes, le Tableau 7 indique que se sont majoritairement les deux premiers axes qui capturent l'essentiel de l'inertie. Ces axes révèlent, en général une bonne correspondance entre les structures fournies par chacun des ensembles de variables et celle fournie par la co-inertie. La correspondance entre ces structures est la plus faible pour les individus de *C. bursa-pastoris* et la plus forte pour les individus de *S. oleraceus*.



Au vu des faibles valeurs des coefficients de corrélation vectoriels (Tableau 7), il peut être déduit que, globalement, la corrélation entre les traits fonctionnels et les variables environnementales est plutôt faible mais tout de même existante. Cette corrélation est la plus importante pour les individus de *S. oleraceus* et la plus faible pour ceux de *C. bursa-pastoris*. Au vu de ces résultats, il semble intéressant d'étudier la relation entre les traits fonctionnels et les proxys d'urbanisation de plus près.

#### 4.3. Analyse précise et représentation des relations entre les traits fonctionnels et les variables environnementales pour chaque espèce

Dans la définition des modèles de régression par la méthode « stepwise », le problème de colinéarité entre les variables explicatives est écarté car aucune forte corrélation entre variables explicatives n'est observée (Annexe 1). En effet, le coefficient de corrélation de Pearson maximal observé entre deux variables explicatives est de -0.56 (Annexe 1), ce qui correspond à une corrélation modérée (Schober et al., 2018). Les Tableaux 8, 9, 10, 11 et 12 contiennent les informations relatives aux modèles de régression retenus par la méthode « stepwise » pour chaque trait fonctionnel mesuré respectivement sur les individus de *S. media*, *C. bursa-pastoris*, *P. annua*, *S. vulgaris* et *S. oleraceus*. La normalité, l'indépendance et l'homoscédasticité des résidus de chaque modèle sont confirmées.

##### 4.3.1. *Stellaria media*

Le Tableau 8 indique que seuls deux traits fonctionnels sur six des individus de *S. media* sont significativement prédits par une des variables environnementales.

Concernant les traits de développement, la distance moyenne entre les nœuds des individus de *S. media* diminue avec l'augmentation de l'urbanité à l'échelle de l'individu (Tableau 8, Figure 10b) et significativement avec l'augmentation de l'urbanité à l'échelle locale (Tableau 8, Figure 10c). La valeur de coefficient plus élevée en valeur absolue ainsi que la significativité de la relation (Tableau 8) indique que la distance entre nœud de cette espèce est davantage influencée par l'urbanité à l'échelle locale que par l'urbanité à l'échelle de l'individu.

Concernant les traits foliaires, la SLA moyenne des individus échantillonnés de *S. media* est significativement négativement corrélée avec le SVF (Tableau 8, Figure 11a). Aucun facteur environnemental n'a été considéré comme expliquant une part significative de la variabilité des valeurs de LDMC (Tableau 8, Figures 12a, 12b, 12c), de teneur en chlorophylle (Tableau 8, Figures 13a, 13b, 13c) et de NBI (Tableau 8, Figures 14a, 14b, 14c). Néanmoins, le contenu en flavonols est lui négativement impacté par l'urbanité à l'échelle de l'individu (Tableau 8, Figure 15b) ainsi que par l'urbanité à l'échelle locale (Figure 15c) mais ces relations ne sont pas significatives.

L'observation des valeurs des  $R^2$  ajustés des modèles retenus permet de déterminer la variation de quel trait fonctionnel est le mieux expliqué par les facteurs environnementaux mesurés. En effet, le  $R^2$  ajustés correspondant à la part de la variance expliquée par les facteurs sélectionnés, plus un modèle présente une valeur de ce paramètre élevée, et plus les facteurs sélectionnés de ce modèle sont explicatifs de la variation des valeurs du trait fonctionnel considéré. Concernant les individus de *S. media*, c'est la distance entre nœuds qui est le mieux expliquée par les valeurs des facteurs environnementaux, car c'est ce modèle qui présente la valeur de  $R^2$  ajusté la plus élevée (Tableau 8).

**TABLEAU 8** COEFFICIENTS DES MODÈLES DE RÉGRESSION FINAUX EXPLIQUANT LES VALEURS DES TRAITS FONCTIONNELS DE *S. MEDIA* SÉLECTIONNÉS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES, LES ERREURS STANDARDS SONT INDIQUÉES ENTRE PARENTHÈSES ET LES EFFETS SIGNIFICATIFS SONT INDIQUÉS EN GRAS ET CODÉS \*\*\* =  $p < 0.001$  ; \*\* =  $p < 0.01$  ; \* =  $p < 0.05$ . LES INFORMATIONS DU MODÈLE FINAL POUR CHAQUE TRAIT FONCTIONNEL SONT PRÉCISÉES PAR LE NOMBRE DE DEGRÉS DE LIBERTÉ (DL), LE NOMBRE D'INDIVIDUS POUR LESQUELS LE TRAIT A ÉTÉ MESURÉ, L'ERREUR STANDARD RÉSIDUELLE DU MODÈLE, ET LE R<sup>2</sup> AJUSTÉ CORRESPONDANT À LA PROPORTION DE VARIANCE EXPLIQUÉE PAR LES FACTEURS SÉLECTIONNÉS.

	Distance entre nœuds	SLA	LDMC	Teneur en chlorophylle	NBI	Contenu en flavonols
<b>Intercepte</b>	<b>0.933***</b> (0.0934)	<b>543.311***</b> (51.991)	<b>2.313***</b> (0.0308)	<b>20.673***</b> (0.452)	<b>2.867***</b> (0.0260)	<b>1.276***</b> (0.0399)
<b>SVF</b>		<b>-153.692*</b> (76.113)				
<b>Urbanité à l'échelle de l'individu</b>	-0.00293(0.00170)					-0.00116(0.000726)
<b>Urbanité locale</b>	<b>-0.00345*</b> (0.00149)					-0.000887(0.000636)
<b>Informations du modèle retenu</b>						
<b>dl</b>	47	48	49	49	49	47
<b>Nombre d'observations</b>	50	50	50	50	50	50
<b>Erreur standard résiduelle</b>	0.396	100.701	0.218	3.195	0.184	0.169
<b>R<sup>2</sup> ajusté</b>	0.172	0.0591				0.0865

#### 4.3.2. *Capsella bursa-pastoris*

Le Tableau 9 indique que deux traits fonctionnels sur les quatre mesurés sur les individus de *C. bursa-pastoris* sont significativement prédits par au moins un facteur environnemental.

Concernant les traits de développement, la hauteur des individus est négativement corrélée avec l'urbanité à l'échelle de l'individu (Tableau 9, Figure 9b) et la distance moyenne des entre-nœuds est significativement négativement corrélée avec ce même facteur environnemental (Tableau 9, Figure 10b).

Concernant les traits foliaires, la SLA est négativement corrélée avec le SVF (Tableau 9, Figure 11d) tandis que la LDMC est significativement positivement corrélée avec ce même facteur (Tableau 9, Figure 12d).

Les valeurs de R<sup>2</sup> ajustés des modèles prédisant les valeurs des traits fonctionnels de cette espèce sont assez faibles, ce qui indique que même si des corrélations significatives sont observées entre certains traits et certains facteurs environnementaux, la part de la variabilité des traits expliquée par ces relations est assez faible (Tableau 9).

**TABLEAU 9** COEFFICIENTS DES MODÈLES DE RÉGRESSION FINAUX EXPLIQUANT LES VALEURS DES TRAITS FONCTIONNELS DE *C. BURSA-PASTORIS* SÉLECTIONNÉS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES, LES ERREURS STANDARDS SONT INDIQUÉES ENTRE PARENTHÈSES ET LES EFFETS SIGNIFICATIFS SONT INDIQUÉS EN GRAS ET CODÉS \*\*\*=  $p < 0.001$  ; \*\* =  $p < 0.01$  ; \* =  $p < 0.05$ . LES INFORMATIONS DU MODÈLE FINAL POUR CHAQUE TRAIT FONCTIONNEL SONT PRÉCISÉES PAR LE NOMBRE DE DEGRÉS DE LIBERTÉ (DL), LE NOMBRE D'INDIVIDUS POUR LESQUELS LE TRAIT A ÉTÉ MESURÉ, L'ERREUR STANDARD RÉSIDUELLE DU MODÈLE, ET LE  $R^2$  AJUSTÉ CORRESPONDANT À LA PROPORTION DE VARIANCE EXPLIQUÉE PAR LES FACTEURS SÉLECTIONNÉS.

	Hauteur	Distance entre nœuds	SLA	LDMC
<b>Intercepte</b>	<b>2.955***</b> (0.0823)	<b>0.792***</b> (0.0904)	<b>319.191***</b> (35.691)	<b>2.583***</b> (0.131)
<b>SVF</b>			-93.972(50.262)	<b>0.434*</b> (0.185)
<b>Urbanité à l'échelle de l'individu</b>	-0.00278(0.00179)	<b>-0.00396*</b> (0.00197)		
<b>Urbanité locale</b>				
<b>Information du modèle retenu</b>				
<b>dl</b>	48		48	48
<b>Nombre d'observations</b>	50	50	50	50
<b>Erreur standard résiduelle</b>	0.390	0.429	62	0.228
<b>R<sup>2</sup> ajusté</b>	0.0286	0.0585	0.0485	0.0842

#### 4.3.3. *Poa annua*

Le Tableau 10 indique que quatre traits fonctionnels sur les six mesurés sur les individus de *P. annua* sont significativement prédits par au moins un facteur environnemental.

Concernant les traits de développement, la hauteur est significativement négativement corrélée avec le SVF (Tableau 10, Figure 9d) tandis qu'aucun modèle n'a été retenu comme expliquant la variabilité des valeurs de distance entre nœuds (Tableau 10, Figures 10g, 10h, 10i).

Concernant les traits foliaires, la SLA est très significativement négativement corrélée avec le SVF (Tableau 10, Figure 11g) mais également positivement corrélée avec l'urbanité locale (Tableau 10, Figure 11i). La LDMC est, elle, significativement positivement corrélée avec le SVF (Tableau 10, Figure 12g).

Concernant les traits régénératifs, la masse moyenne des graines des individus de *P. annua* est significativement négativement corrélée avec l'urbanité à l'échelle locale (Tableau 10, Figure 16c) et positivement corrélée avec l'urbanité à l'échelle de l'individu (Tableau 10, Figure 16b). Au vu du coefficient de corrélation plus important en valeur absolue et de la significativité de la relation plus importante, il peut être déduit que la masse moyenne des graines est davantage influencée par l'urbanité locale que par l'urbanité à l'échelle individuelle. La variabilité de la masse des graines n'est, elle, expliquée par aucun facteur étudié (Tableau 10, Figures 17a, 17b, 17c).

L'analyse des valeurs des  $R^2$  ajustés des modèles permet de conclure que la variabilité de la SLA et de la masse moyenne des graines des individus est assez bien expliquée par les facteurs d'urbanité

(valeurs de  $R^2$  ajusté proche de 0.2) tandis que celle de la hauteur et de la LDMC est assez peu expliquée par ces mêmes facteurs (valeurs proches de 0.07) (Tableau 10).

**TABLEAU 10** COEFFICIENTS DES MODÈLES DE RÉGRESSION FINAUX EXPLIQUANT LES VALEURS DES TRAITS FONCTIONNELS DE *P. ANNUA* SÉLECTIONNÉS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES, LES ERREURS STANDARDS SONT INDIQUÉES ENTRE PARENTHÈSES ET LES EFFETS SIGNIFICATIFS SONT INDIQUÉS EN GRAS ET CODÉS \*\*\* =  $p < 0.001$  ; \*\* =  $p < 0.01$  ; \* =  $p < 0.05$ . LES INFORMATIONS DU MODÈLE FINAL POUR CHAQUE TRAIT FONCTIONNEL SONT PRÉCISÉES PAR LE NOMBRE DE DEGRÉS DE LIBERTÉ (DL), LE NOMBRE D'INDIVIDUS POUR LESQUELS LE TRAIT A ÉTÉ MESURÉ, L'ERREUR STANDARD RÉSIDUELLE DU MODÈLE, ET LE  $R^2$  AJUSTÉ CORRESPONDANT À LA PROPORTION DE VARIANCE EXPLIQUÉE PAR LES FACTEURS SÉLECTIONNÉS.

	Hauteur	Distance entre nœuds	SLA	LDMC	Masse moyenne des graines	Variabilité de la masse des graines
<b>Intercepte</b>	<b>2.477***</b> (0.163)	<b>0.169**</b> (0.0549)	<b>511.541***</b> (46.913)	<b>2.943***</b> (0.0781)	<b>0.524***</b> (0.0378)	<b>3.766e-09***</b> (9.421e-10)
<b>SVF</b>	<b>-0.525*</b> (0.244)		- <b>198.402**</b> (59.049)	<b>0.25619*</b> (0.117)		
<b>Urbanité à l'échelle de l'individu</b>					0.000826(0.000490)	
<b>Urbanité locale</b>			0.451(0.321)		- <b>0.00163**</b> (0.000492)	
<b>Informations du modèle retenu</b>						
<b>dl</b>	48	49	47	48	29	31
<b>Nombre d'observations</b>	50	50	50	50	32	32
<b>Erreur standard résiduelle</b>	0.329	0.388	77.950	0.157	0.0820	5.329e-09
<b>R<sup>2</sup> ajusté</b>	0.0685		0.218	0.0719	0.235	

#### 4.3.4. *Senecio vulgaris*

Le Tableau 11 indique que trois traits fonctionnels sur les six mesurés sur les individus de *S. vulgaris* sont significativement prédits par au moins un facteur environnemental.

Concernant les traits de développement, la hauteur des individus est significativement négativement influencée par les valeurs d'urbanité à l'échelle de l'individu (Tableau 11, Figure 9h) et très significativement positivement influencée par les valeurs d'urbanité à l'échelle locale (Tableau 11, Figure 9i). Aucun facteur n'a été retenu par la méthode « stepwise » pour expliquer les variations de distance entre nœuds (Tableau 11, Figures 10j, 10k, 10l).

Concernant les traits foliaires, la SLA et la LDMC sont, une fois de plus et respectivement, extrêmement significativement négativement (Tableau 11, Figure 11j) et positivement (Tableau 11, Figure 12j) corrélées avec le SVF.

Aucun facteur n'a été retenu par la méthode « stepwise » pour expliquer les variations de traits régénératifs (Tableau 11, Figures 16d, 16e, 16f, 17d, 17e, 17f).

L'analyse des valeurs des  $R^2$  ajustés des modèles permet de conclure que la variabilité des traits foliaires est assez bien expliquée par les facteurs environnementaux (valeurs de  $R^2$  ajustés proches de

0.2) tandis que la variabilité de la hauteur est assez faiblement expliquée par ces mêmes facteurs (valeur de R<sup>2</sup> ajusté proche de 0.1) (Tableau 11).

**TABLEAU 11** COEFFICIENTS DES MODÈLES DE RÉGRESSION FINAUX EXPLIQUANT LES VALEURS DES TRAIT FONCTIONNELS DE *S. VULGARIS* SÉLECTIONNÉS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES, LES ERREURS STANDARDS SONT INDIQUÉES ENTRE PARENTHÈSES ET LES EFFETS SIGNIFICATIFS SONT INDIQUÉS EN GRAS ET CODÉS \*\*\* = p < 0.001 ; \*\* = p < 0.01 ; \* = p < 0.05. LES INFORMATIONS DU MODÈLE FINAL POUR CHAQUE TRAIT FONCTIONNEL SONT PRÉCISÉES PAR LE NOMBRE DE DEGRÉS DE LIBERTÉ (DL), LE NOMBRE D'INDIVIDUS POUR LESQUELS LE TRAIT A ÉTÉ MESURÉ, L'ERREUR STANDARD RÉSIDUELLE DU MODÈLE, ET LE R<sup>2</sup> AJUSTÉ CORRESPONDANT À LA PROPORTION DE VARIANCE EXPLIQUÉE PAR LES FACTEURS SÉLECTIONNÉS.

	Hauteur	Distance entre nœuds	SLA	LDMC	Masse moyenne des graines	Variabilité de la masse des graines
<b>Intercepte</b>	<b>3.325***</b> (0.106)	<b>1.142***</b> (0.0404)	<b>426.640***</b> (31.210)	<b>1.917***</b> (0.0843)	<b>0.452***</b> (0.00957)	<b>1.0490e-09***</b> (1.220e-10)
<b>SVF</b>			<b>-184.250***</b> (45.410)	<b>0.472***</b> (0.123)		
<b>Urbanité à l'échelle de l'individu</b>	<b>-0.00312*</b> (0.00145)					
<b>Urbanité locale</b>	<b>0.00469**</b> (0.00174)					
<b>Informations du modèle retenu</b>						
<b>dl</b>	47	49	48	48	42	42
<b>Nombre d'observations</b>	50	50	50	50	43	43
<b>Erreur standard résiduelle</b>	0.350	0.286	54.840	0.148	0.0628	7.999e-10
<b>R<sup>2</sup> ajusté</b>	0.125		0.240	0.220		

#### 4.3.5. *Sonchus oleraceus*

Le Tableau 12 indique que sept traits fonctionnels sur les neuf mesurés sur les individus de *S. oleraceus* sont significativement prédits par au moins un facteur environnemental.

Concernant les traits de la plante entière, la hauteur est significativement négativement corrélée avec l'urbanité locale (Tableau 12, Figure 9l) tandis que la distance entre nœuds est extrêmement significativement négativement corrélée avec l'urbanité à l'échelle de l'individu (Tableau 12, Figure 10o).

Concernant les traits foliaires, la SLA et la LDMC sont, une fois de plus et respectivement, extrêmement significativement négativement (Tableau 12, Figure 11m) et significativement positivement (Tableau 12, Figure 12m) corrélées avec le SVF. La teneur en chlorophylle n'est significativement expliquée par aucun facteur environnemental (Tableau 12, Figures 13d, 13e, 13f) tandis que le NBI et la teneur en flavanols sont respectivement extrêmement significativement négativement (Tableau 12, Figure 14d) et positivement (Tableau 12, Figure 15d) corrélés avec le SVF.

Concernant les traits régénératifs, la masse moyenne des graines de *S. oleraceus* est significativement négativement corrélée avec l'urbanité à l'échelle de l'individu (Tableau 12, Figure 16h) alors que la variabilité de la masse des graines n'est, une fois de plus, expliquée par aucun des facteurs environnementaux mesurés (Tableau 12, Figures 17g, 17h, 17i).

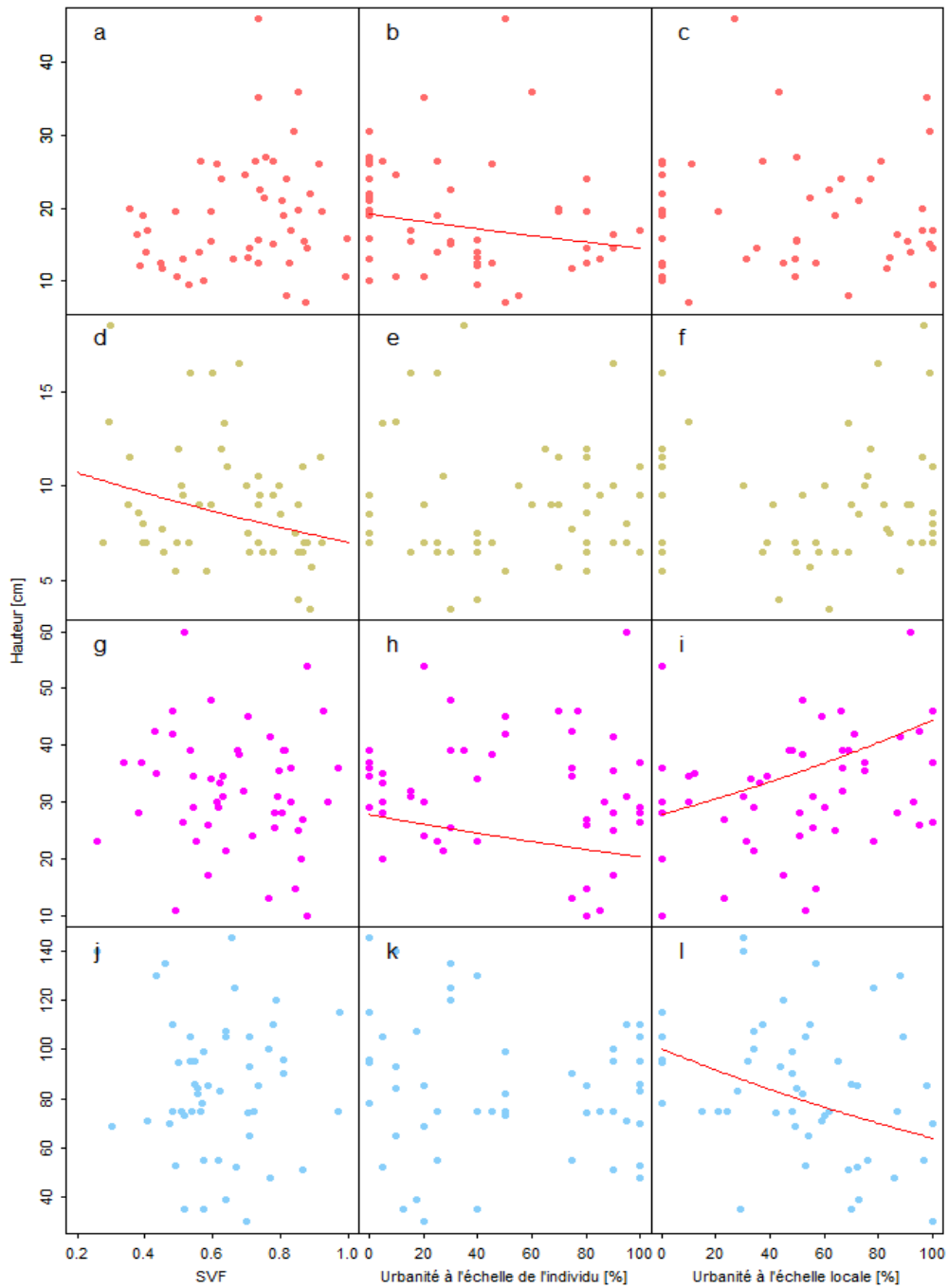
L'analyse des valeurs des R<sup>2</sup> ajustés des modèles permet de conclure que pour les individus de *S. oleraceus*, les traits dont la variabilité est la moins bien expliquées par les variables environnementales

sont la hauteur, la LDMC et la masse moyenne des graines produites (Tableau 12). En revanche, la variance de la distance entre nœuds, de la SLA, du NBI et du contenu en flavonols est plutôt bien expliquée par le modèle retenu pour chacun de ces traits fonctionnels (Tableau 12).

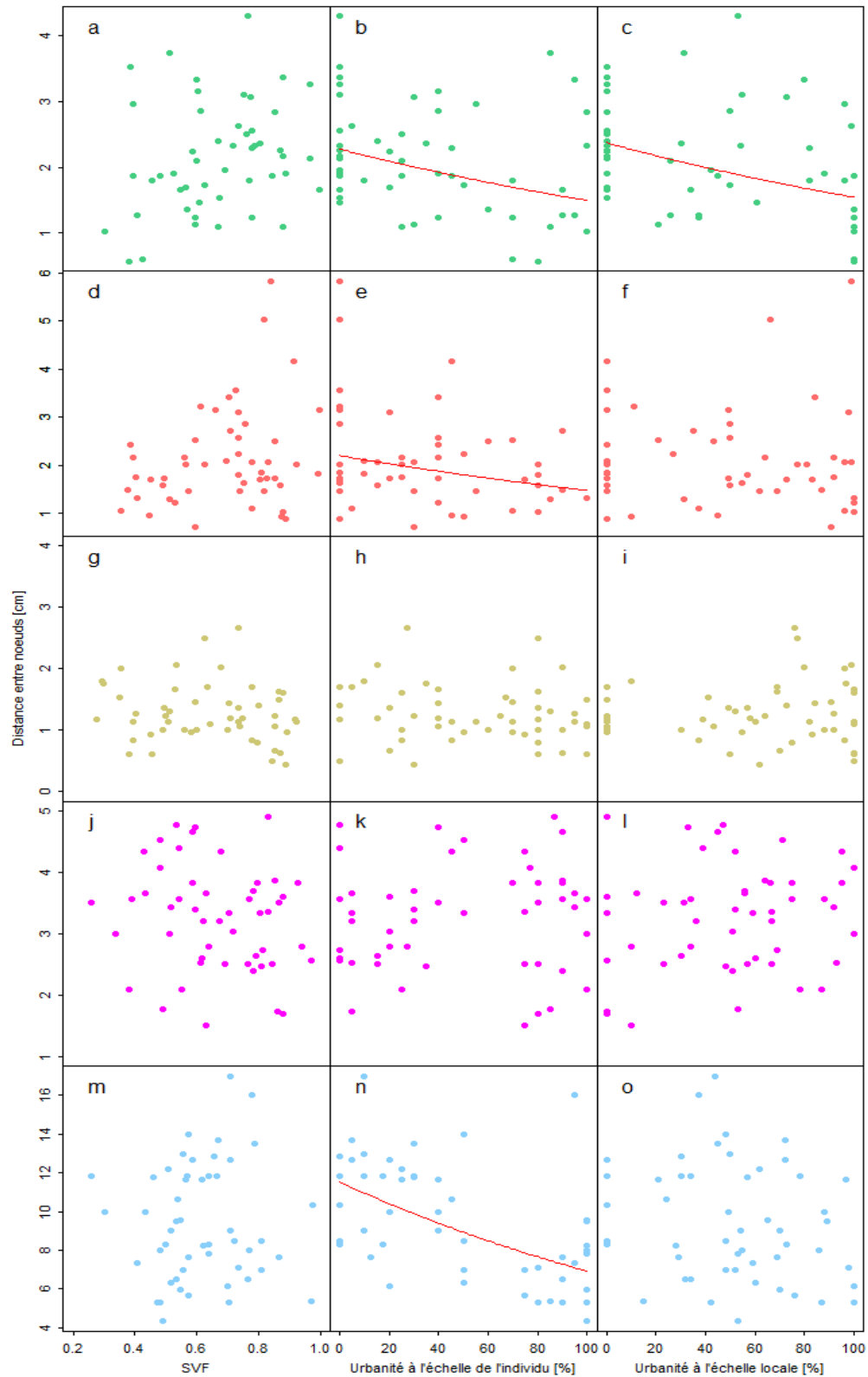
**TABLEAU 12** COEFFICIENTS DES MODÈLES DE RÉGRESSION FINAUX EXPLIQUANT LES VALEURS DES TRAIT FONCTIONNELS DE *S. OLERACEUS* SÉLECTIONNÉS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES, LES ERREURS STANDARDS SONT INDIQUÉES ENTRE PARENTHÈSES ET LES EFFETS SIGNIFICATIFS SONT INDIQUÉS EN GRAS ET CODÉS \*\*\*=  $p < 0.001$  ; \*\* =  $p < 0.01$  ; \* =  $p < 0.05$ . LES INFORMATIONS DU MODÈLE FINAL POUR CHAQUE TRAIT FONCTIONNEL SONT PRÉCISÉES PAR LE NOMBRE DE DEGRÉS DE LIBERTÉ (DL), LE NOMBRE D'INDIVIDUS POUR LESQUELS LE TRAIT A ÉTÉ MESURÉ, L'ERREUR STANDARD RÉSIDUELLE DU MODÈLE, ET LE R<sup>2</sup> AJUSTÉ CORRESPONDANT À LA PROPORTION DE VARIANCE EXPLIQUÉE PAR LES FACTEURS SÉLECTIONNÉS.

	Hauteur	Distance entre nœuds	SLA	LDMC	Teneur en chlorophylle	NBI	Contenu en flavonols	Masse moyenne des graines	Variabilité de la masse des graines
<b>Intercepte</b>	<b>4.608***</b> (0.104)	<b>2.446***</b> (0.0638)	<b>460.770*</b> **(32.470)	<b>2.419</b> *** (0.0841)	<b>22.972*</b> ** (0.803)	<b>3.764**</b> *(0.267)	0.322(0.195)	<b>0.590</b> *** (0.0235)	2.693e-08(2.446e-08)
<b>SVF</b>			- <b>229.420*</b> ** (51.370)	<b>0.271*</b> (0.133)		- <b>1.621**</b> *(0.423)	<b>1.876***</b> (0.308)		
<b>Urbanité à l'échelle de l'individu</b>		- <b>0.00509***</b> (0.000102)						- <b>0.000962*</b> (0.000364)	
<b>Urbanité locale</b>	<b>-0.00448*</b> (0.00178)								
<b>Informations du modèle retenu</b>									
<b>dl</b>	48	48	48	48	49	48	48	44	45
<b>Nombre d'observations</b>	50	50	50	50	50	50	50	46	46
<b>Erreur standard résiduelle</b>	0.347	0.269	52.960	0.137	5.681	0.436	0.318	0.0928	1.659e-07
<b>R<sup>2</sup> ajusté</b>	0.0983	0.327	0.279	0.0606		0.218	0.424	0.117	

Les Figures 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16 et 17 illustrent respectivement les représentations graphiques des modèles retenus expliquant la variation de hauteur, de distance entre nœuds, de SLA, de LDMC, de contenu en chlorophylle, de NBI, de contenu en flavonols, de masse moyenne des graines et de variabilité de la masse des graines des espèces étudiées en fonction des facteurs environnementaux.

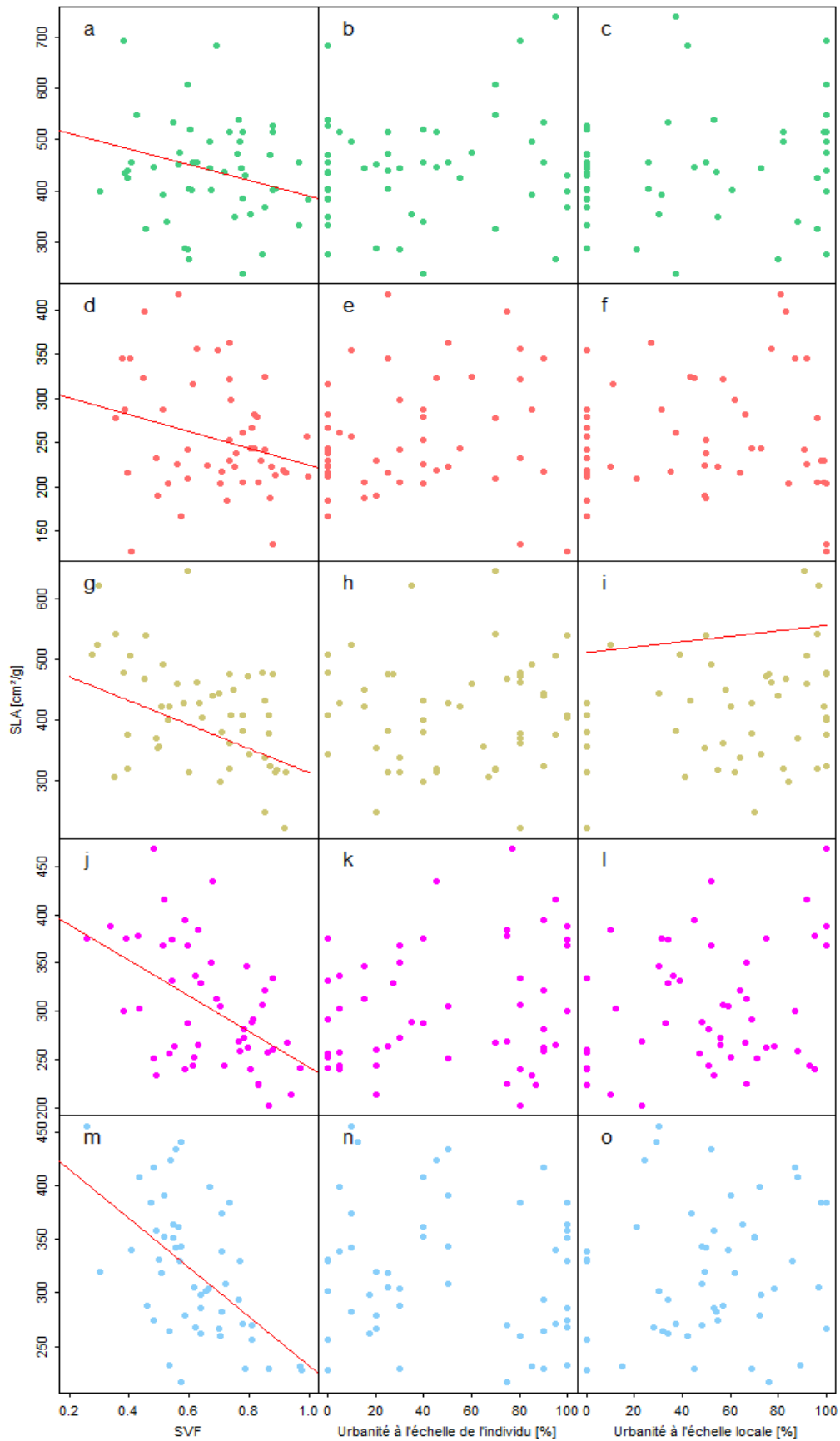


**FIGURE 9** REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES MODÈLES DE RÉGRESSION, RETENUS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES, EXPLIQUANT LA HAUTEUR DES INDIVIDUS DE *C. BURSA-PASTORIS* (A,B,C), *P. ANNUA* (D,E,F), *S. VULGARIS* (G,H,I), ET DE *S. OLERACEUS* (J,K,L) EN FONCTION DU SVF, DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE DE L'INDIVIDU ET DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE LOCALE. LES RÉGRESSIONS AYANT ÉTÉ CONSTRUITES SUR BASE DE DONNÉES DE HAUTEURS LOG TRANSFORMÉES, LES ÉQUATIONS ONT ÉTÉ « BACK » TRANSFORMÉES AFIN DE REPRÉSENTER LES VALEURS RÉELLES DE HAUTEURS EN CM.

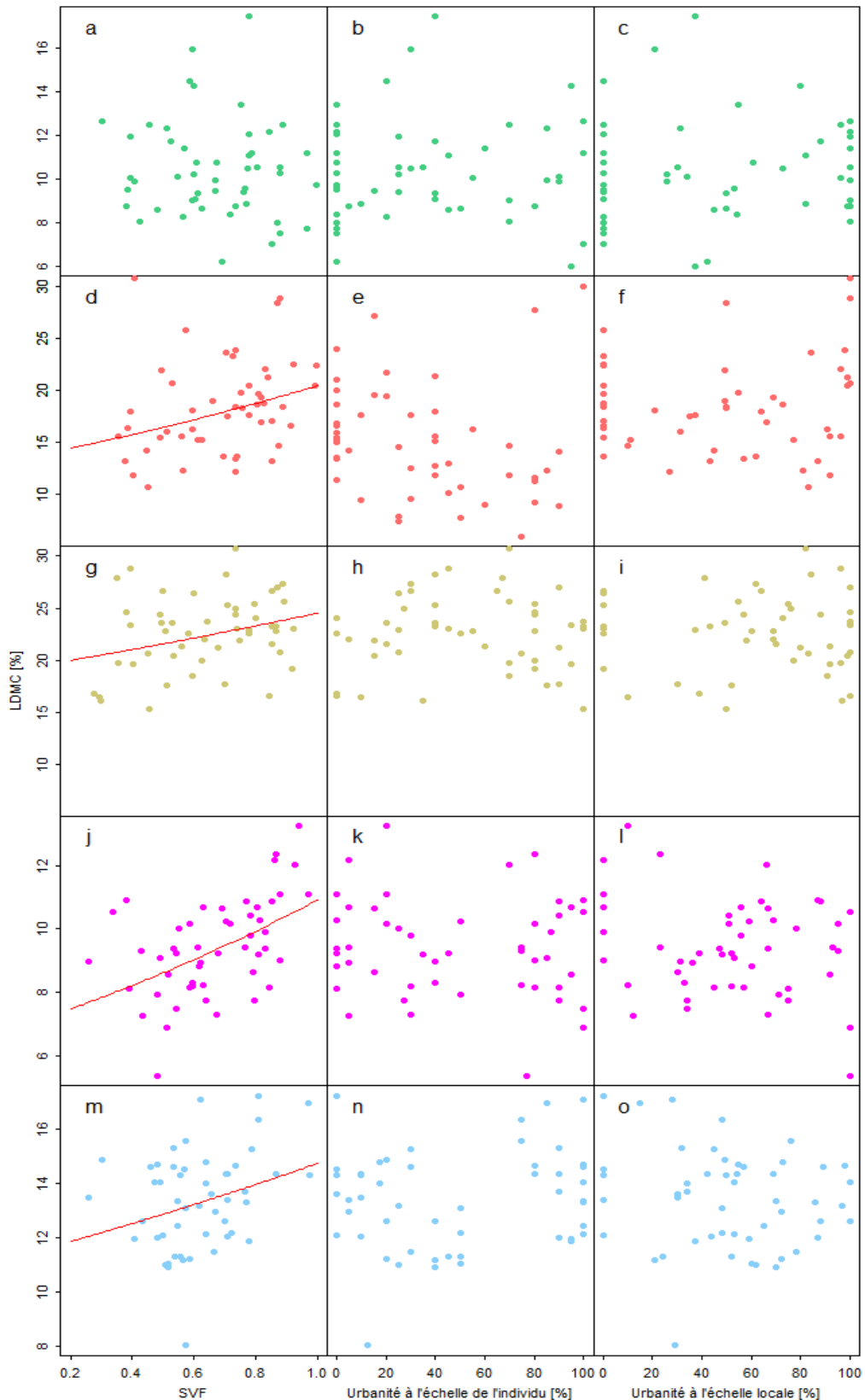


**FIGURE 10** REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES MODÈLES DE RÉGRESSION, RETENUS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES, EXPLIQUANT LA DISTANCE ENTRE NŒUDS DES INDIVIDUS DE *S. MEDIA* (A,B,C), *C. BURSA-PASTORIS* (D,E,F), *P. ANNUA* (G,H,I), *S. VULGARIS* (J,K,L), ET DE *S. OLERACEUS* (M,M,O) EN FONCTION DU SVF, DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE DE L'INDIVIDU ET DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE LOCALE. LES RÉGRESSIONS AYANT ÉTÉ CONSTRUITES SUR BASE DE DONNÉES DE DISTANCES ENTRE NŒUDS LOG TRANSFORMÉES, LES ÉQUATIONS ONT ÉTÉ « BACK » TRANSFORMÉES AFIN DE REPRÉSENTER LES VALEURS RÉELLES DE DISTANCES ENTRE NŒUDS EN CM.

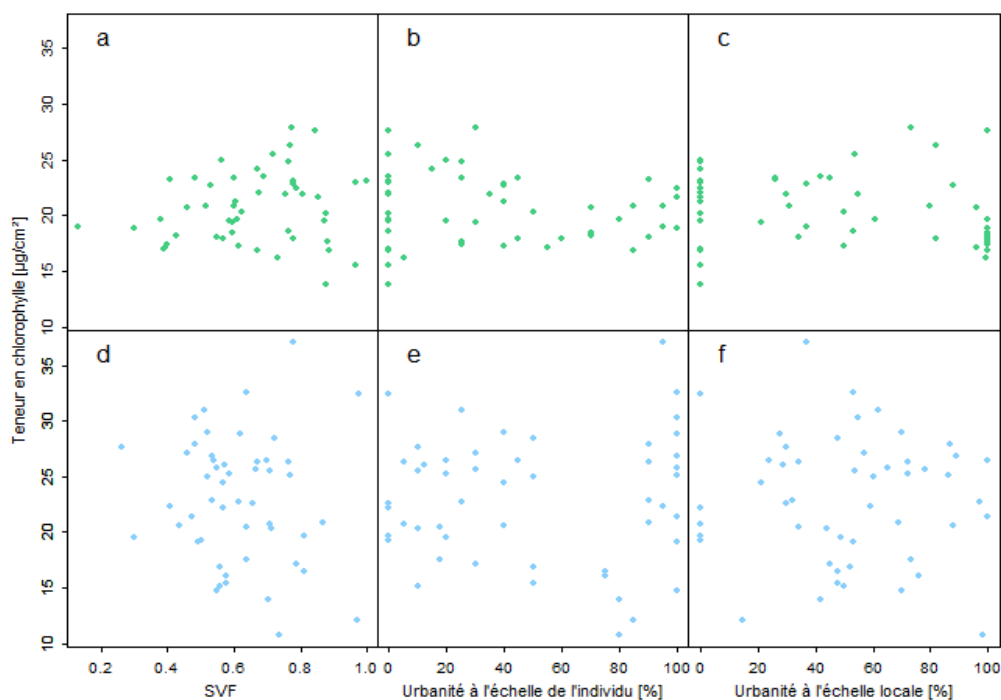




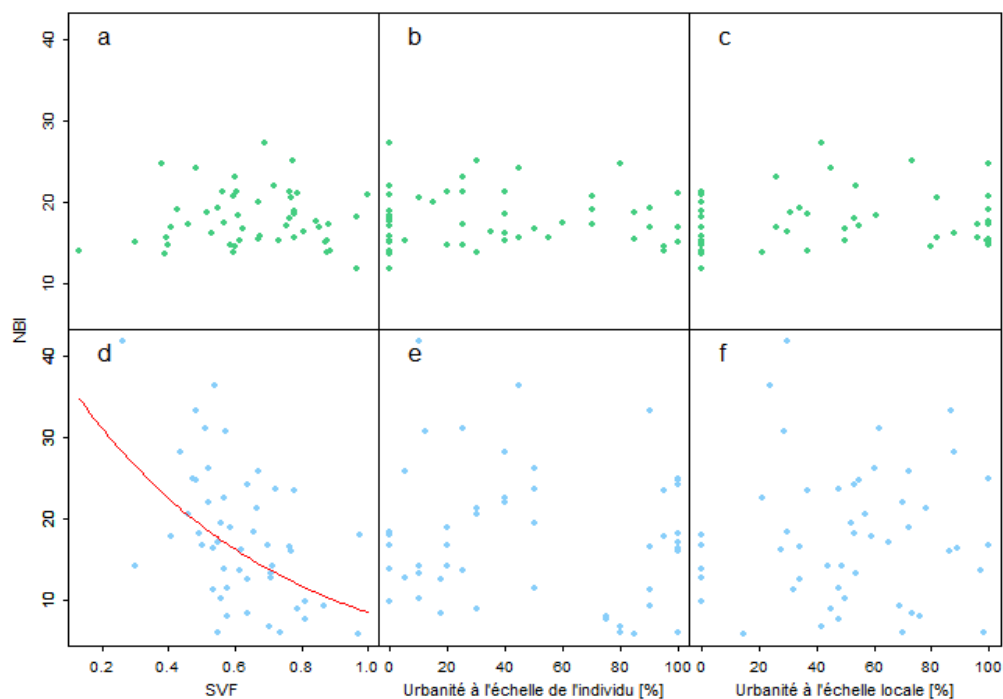
**FIGURE 11** REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES MODÈLES DE RÉGRESSION, RETENUS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES, EXPLIQUANT LA SLA [CM<sup>2</sup>/G] DES INDIVIDUS DE *S. MEDIA* (A,B,C), *C. BURSA-PASTORIS* (D,E,F), *P. ANNUA* (G,H,I), *S. VULGARIS* (J,K,L), ET DE *S. OLERACEUS* (M,M,O) EN FONCTION DU SVF, DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE DE L'INDIVIDU ET DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE LOCALE.



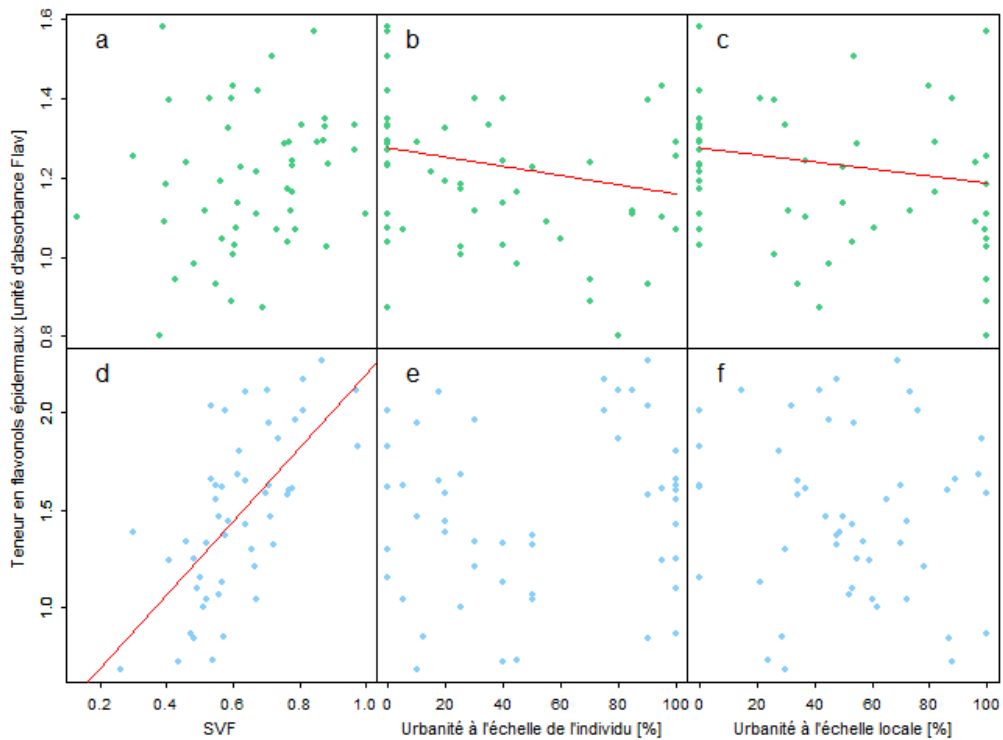
**FIGURE 12** REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES MODÈLES DE RÉGRESSION, RETENUS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES, EXPLIQUANT LA LDMC DES INDIVIDUS DE *S. MEDIA* (A,B,C), *C. BURSA-PASTORIS* (D,E,F), *P. ANNUA* (G,H,I), *S. VULGARIS* (J,K,L), ET DE *S. OLERACEUS* (M,M,O) EN FONCTION DU SVF, DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE DE L'INDIVIDU ET DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE LOCALE. LES RÉGRESSIONS AYANT ÉTÉ CONSTRUITES SUR BASE DE DONNÉES DE LDMC LOG TRANSFORMÉES, LES ÉQUATIONS ONT ÉTÉ « BACK » TRANSFORMÉES AFIN DE REPRÉSENTER LES VALEURS RÉELLES DE LDMC EN %.



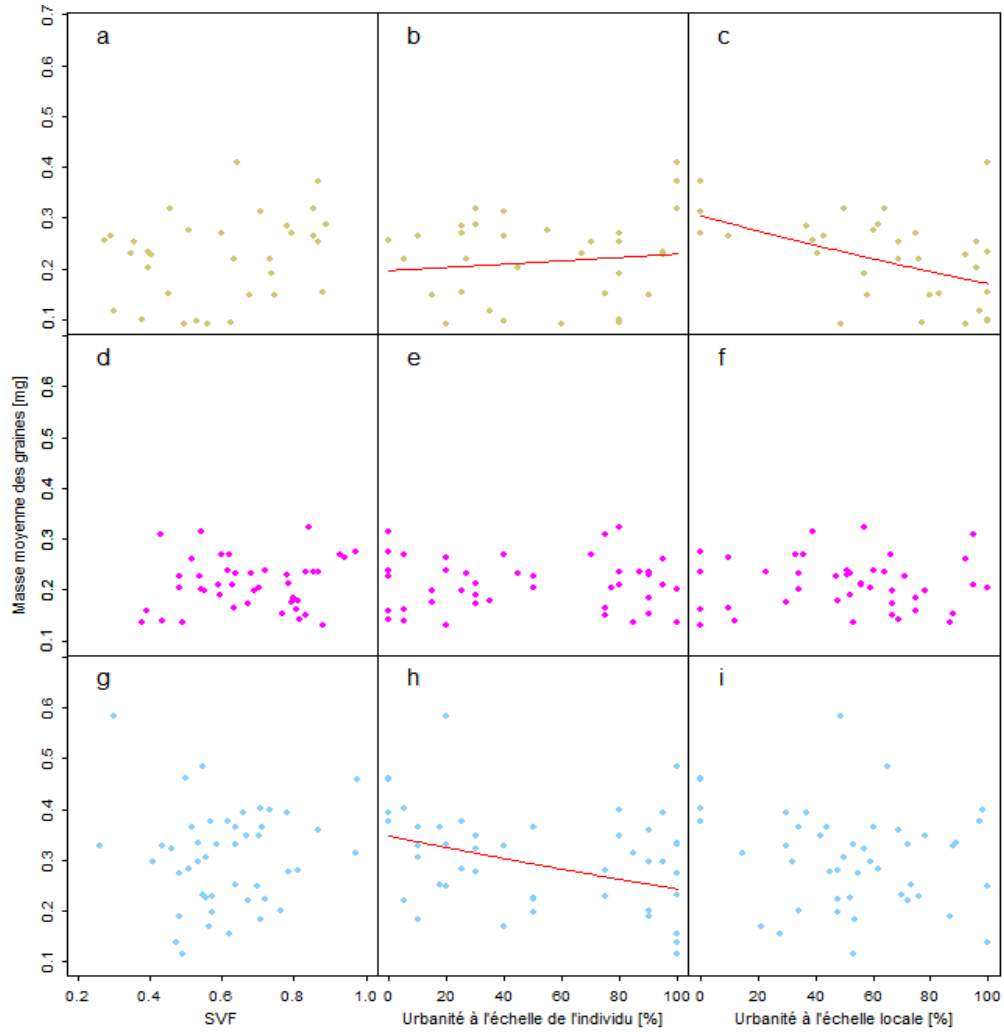
**FIGURE 13** REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES MODÈLES DE RÉGRESSION, RETENUS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES, EXPLIQUANT LA TENEUR EN CHLOROPHYLLE [ $\mu\text{G}/\text{CM}^2$ ] DES INDIVIDUS DE *S. MEDIA* (A,B,C) ET DE *S. OLERACEUS* (D,E,F) EN FONCTION DU SVF, DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE DE L'INDIVIDU ET DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE LOCALE.



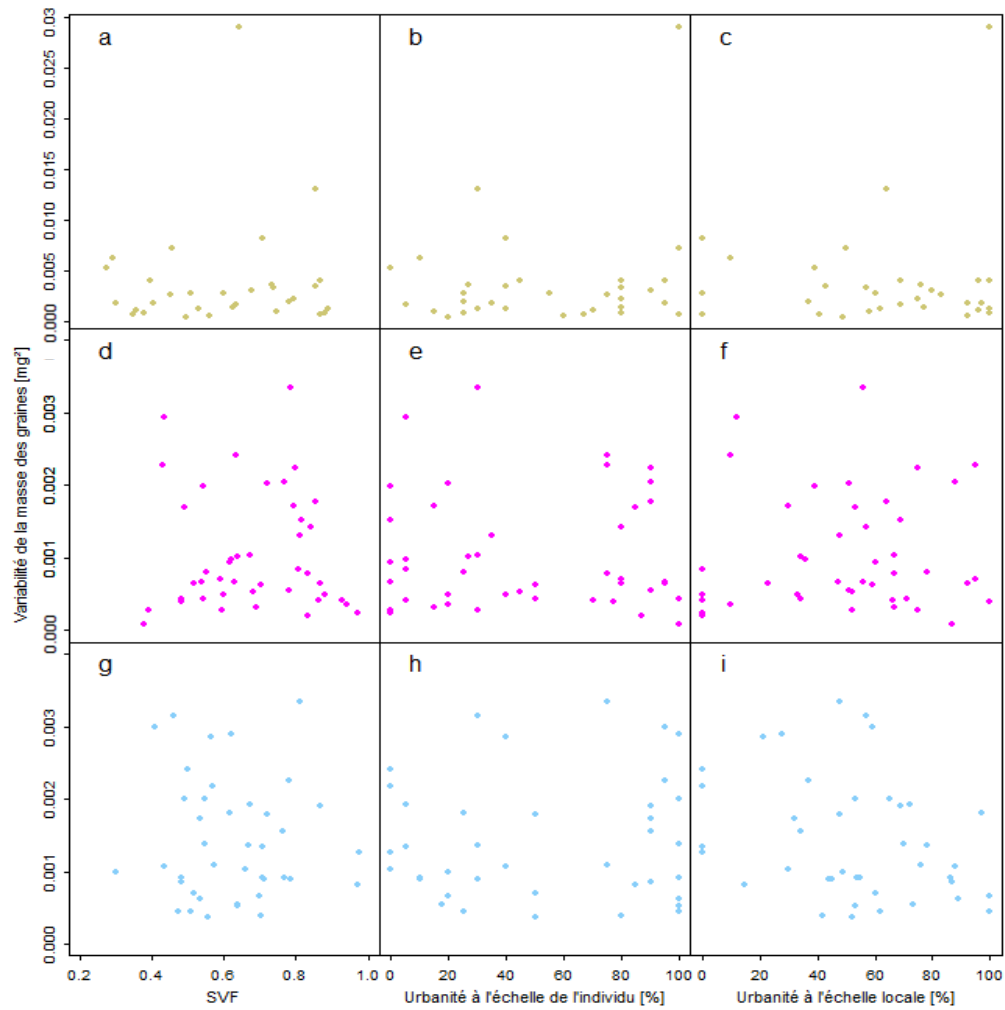
**FIGURE 14** REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES MODÈLES DE RÉGRESSION, RETENUS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES, EXPLIQUANT LE NBI DES INDIVIDUS DE *S. MEDIA* (A,B,C) ET DE *S. OLERACEUS* (D,E,F) EN FONCTION DU SVF, DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE DE L'INDIVIDU ET DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE LOCALE. LES RÉGRESSIONS AYANT ÉTÉ CONSTRUITES SUR BASE DE DONNÉES DE NBI LOG TRANSFORMÉES, LES ÉQUATIONS ONT ÉTÉ « BACK » TRANSFORMÉES AFIN DE REPRÉSENTER LES VALEURS RÉELLES DE



**FIGURE 15** REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES MODÈLES DE RÉGRESSION, RETENUS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLE SENVIROMMENTALES, EXPLIQUANT LA TENEUR EN FLAVONOLS DES INDIVIDUS DE *S. MEDIA* (A,B,C) ET DE *S. OLERACEUS* (D,E,F) EN FONCTION DU SVF, DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE DE L'INDIVIDU ET DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE LOCALE. LES RÉGRESSIONS AYANT ÉTÉ CONSTRUITES SUR BASE DE DONNÉES DE TENEUR EN FLAVONOLS LOG TRANSFORMÉES, LES ÉQUATIONS ONT ÉTÉ « BACK » TRANSFORMÉES AFIN DE REPRÉSENTER LES VALEURS RÉELLES DE TENEUR EN FLAVONOLS EN UNITÉ D'ABSORBANCE FLAV.



**FIGURE 16** REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES MODÈLES DE RÉGRESSION, RETENUS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES, EXPLIQUANT LA MASSE MOYENNE DES GRAINES DES INDIVIDUS DE *P. ANNUA* (A,B,C), *S. VULGARIS* (D,E,F) ET *S. OLERACEUS* (G,H,I) EN FONCTION DU SVF, DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE DE L'INDIVIDU ET DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE LOCALE. LES RÉGRESSIONS AYANT ÉTÉ CONSTRUITES SUR BASE DE DONNÉES DE MASSES MOYENNES DE GRAINES TRANSFORMÉES EN RACINE CARRÉE, LES ÉQUATIONS ONT ÉTÉ « BACK » TRANSFORMÉES AFIN DE REPRÉSENTER LES VALEURS RÉELLES DE MASSES MOYENNES DES GRAINES EN MG.



**FIGURE 17** REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DES MODÈLES DE RÉGRESSION, RETENUS PAR LA MÉTHODE « STEPWISE » EN INTRODUISANT TOUTES LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES, EXPLIQUANT LA VARIABILITÉ DE LA MASSE DES GRAINES [MG<sup>2</sup>] DES INDIVIDUS DE *P. ANNUA* (A,B,C), *S. VULGARIS* (D,E,F) ET *S. OLERACEUS* (G,H,I) EN FONCTION DU SVF, DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE DE L'INDIVIDU ET DE L'URBANITÉ À L'ÉCHELLE LOCALE.

## 5. Discussion

### 5.1. Discussion et interprétation des patrons observés

L'analyse du changement phénotypique des espèces indigènes herbacées rudérales le long d'un gradient urbain-rural en Belgique prouve l'importance de la prise en compte de l'existence de micro-habitats dans les environnements urbains et ruraux créés à la fois par les constructions et la végétation. En effet, selon les régressions définies, le facteur principal responsable des variations de valeurs de traits fonctionnels est le SVF, facteur qui illustre le caractère protégé et ombragé d'un environnement. Seules les relations significatives seront ici discutées.

#### 5.1.1. Traits foliaires

L'effet du SVF s'est principalement marqué sur les traits foliaires des espèces étudiées et cette tendance est similaire à celle observée par Géron et al. (2021) ayant étudié la variation phénotypique d'espèces exotiques d'*Asteraceae* le long d'un gradient similaire.

La disponibilité en eau, en nutriments et la température sont également des ressources déterminantes pour les traits foliaires (Dwyer et al., 2014). Néanmoins, aucune relation significative n'a été observée entre l'urbanité à l'échelle de l'individu, pouvant approximer le stress hydrique, ou à l'échelle locale, pouvant approximer l'écart de température entre les milieux urbains et ruraux, et la valeur des traits foliaires.

Le SVF marque un effet significatif pour quatre des cinq traits foliaires étudiés et est un facteur explicatif d'au moins un trait foliaire pour toutes les espèces.

La **SLA** et la **LDMC** sont les traits les plus impactés par le caractère ombragé/protégé de l'environnement, ce qui est confirmé par la littérature car la SLA est un trait typique de réponse à l'ombrage (Géron et al., 2021 ; Fernández Honaine et al., 2019 ; Niinemets, 2010 ; Quero et al., 2006). En vue de conserver leurs taux net de photosynthèse dans les environnements pauvres en lumière (Evans and Poorter, 2001), les individus se développant à l'ombre ont une SLA plus importante (Dwyer et al., 2014 ; Fernández Honaine et al., 2019) , ce qui est ici illustré par une corrélation négative entre la SLA et le SVF chez toutes les espèces étudiées. La seule espèce chez qui cette corrélation n'est pas significative est la *C. bursa-pastoris*. La LDMC étant reconnue comme étant un trait moins sensible que la SLA à l'ombrage (Hodgson et al., 2011), ce trait présente une corrélation positive avec le SVF chez quatre espèces sur cinq. Ce trait est, lui, significativement prédits par le SVF chez les individus de *C. bursa-pastoris* mais pas de *S. media*. La LDMC informe davantage sur les stratégies de conservation et d'utilisation des ressources des espèces étudiées (Weiher et al., 1999), des valeurs de LDMC importantes indiquant une forte conservation des ressources dans les environnements davantage stressants (Cornelissen et al., 2003 ; Weiher et al., 1999). La LDMC est également un indicateur de la fertilité du sol (Hodgson et al., 2011) mais ici le seul facteur prédisant significativement les valeurs de LDMC est le SVF.

Les tendances sont confirmées par la forte corrélation négative observée entre le SLA et la LDMC (Annexe 1) (en moyenne, valeur de coefficient de Pearson de -0.7 entre ces deux facteurs). Les espèces étudiées présentent donc une production de biomasse et une croissance plus rapide dans les environnements protégés (faibles valeurs de SVF) et une conservation plus efficace des nutriments et une croissance plus lente dans les environnements davantage ouverts (hautes valeurs de SVF) (Wilson et al., 1999). Bien que les espèces puissent se différencier dans la manière dont leur SLA réagit face aux facteurs environnementaux (Dwyer et al., 2014), toutes les espèces étudiées montrent le même sens de corrélation entre ce trait fonctionnel et le SVF.

La SLA ne varie pas significativement en fonction de l'urbanité locale, ce qui est en accord la littérature. Effectivement, bien que la SLA soit sensible au stress (Wilson et al., 1999), celle-ci ne varie pas en fonctions du taux de CO<sub>2</sub> environnant (Peñuelas and Matamala, 1990) et est également peu dépendante de la température (Rosbakh et al., 2015).

Le **contenu en chlorophylle** est sensible aux situations de stress hydrique et aux conditions lumineuses mais cette sensibilité varie entre les espèces (Khalid et al., 2019 ; Svensk et al., 2020). L'étude de l'effet de l'ombre sur la concentration en chlorophylle foliaire de différentes espèces a démontré que lorsque l'ombrage augmente, le contenu en chlorophylle augmente également (Khan et al., 2000 ; Li et al., 2014) tandis que d'autres études réalisées sur d'autres espèces ont montré la tendance inverse (Khalid et al., 2019). Ces tendances variables expliquent sans doute l'absence de variation cohérente du contenu en chlorophylle des espèces étudiées le long du gradient urbain-rural, ce qui est en phase avec les conclusions de l'étude de Géron et al. (2021). Néanmoins, il a tout de même été démontré que les conditions urbaines peuvent mener à une diminution de la teneur en chlorophylle des feuilles, notamment pour les espèces ligneuses (Géron et al., 2022b ; Rahman et al., 2014).

La corrélation significative et négative entre le SVF et le **NBI** des feuilles des individus de *S. oleraceus* est en phase avec la littérature qui affirme que le contenu en azote des feuilles diminue avec l'augmentation de la disponibilité en lumière (Dejong and Doyle, 2006 ; Géron et al., 2022b). Néanmoins, le NBI ne varie pas avec l'urbanité locale alors qu'il a été observé que la teneur en azote des feuilles des plantes exposées à des concentrations de CO<sub>2</sub> importantes (Larigauderie et al., 1988 ; Peñuelas and Matamala, 1990) et à des températures élevées diminue (Weih and Karlsson, 2001).

La corrélation positive et significative entre le contenu en **flavonols** des feuilles de *S. oleraceus* et le SVF est expliquée par le rôle protecteur des flavonols contre les rayons UV du soleil (Ma et al., 2014 ; Guidi et al., 2008) et confirme le stress amené par des situations de forte exposition (Figure 18). Néanmoins, aucune corrélation entre ces deux variables n'est observée chez *S. media*, ce qui a déjà été observé pour le NBI. Ces absences de corrélation peuvent être expliquées par la différence de rayonnement solaire global lors de la récolte de données pour ces deux espèces (Tableau 5). En effet, la quantité de rayonnement solaire global, la durée d'insolation, et la température moyenne du mois d'avril (mois durant lequel les individus de *S. media* ont été échantillonnés) ont été inférieures à celles du mois de juin (mois durant lequel les individus de *S. oleraceus* ont été échantillonnés) (Tableaux 4, 5). Les faibles valeurs de rayonnement solaire global, de durée d'insolation, et les observations faites durant la période de terrain, indiquent une couverture nuageuse plus importante (Durand et al., 2021 ; Ertekin and Yaldiz, 1999) en avril qu'en juin. Ce contraste a pu masquer les différences de rayonnements solaires entre les environnements ombragés et exposés durant le mois d'avril. En effet, Wang et al. (2015) ont démontré le moindre effet de l'ombre créé par les arbres lors des jours froids et nuageux. Ceci expliquerait l'absence de relation significative entre le contenu en flavonols et le NBI des feuilles de *S. media* et le SVF.



**FIGURE 18** FEUILLES DE *S. OLERACEUS* PROVENANT D'UN INDIVIDU S'ÉTANT DÉVELOPPÉ DANS UN ENVIRONNEMENT FAVORABLE (GAUCHE) ET STRESSANT (DROITE).



L'effet de l'interaction entre les facteurs de stress abiotiques sur les traits foliaires a été largement étudiée dans la littérature et trois hypothèses ressortent de ces recherches (Sack and Grubb, 2002) : une augmentation de l'effet du stress hydrique dans des conditions ombragées (Abrams and Mostoller, 1995), une diminution de l'effet du stress hydrique dans des conditions ombragées (Canham et al., 1996 ; Quero et al., 2006) et une indépendance entre l'effet des conditions lumineuses et du stress hydrique (Sack and Grubb, 2002). Cette étude appuie la troisième hypothèse. En effet, l'absence d'effet des interactions entre les facteurs environnementaux permet de conclure que l'effet du caractère protégé/ombragé de l'environnement affecte les traits fonctionnels des espèces étudiées de la même manière tout au long du gradient urbain-rural.

Les urbanités aux deux échelles considérées ne montrent aucune corrélation significative avec aucun des traits foliaires mesurés mais des relations significatives avec les traits de développement et les traits régénératifs se distinguent. Cette observation est en accord avec la littérature qui affirme que les traits foliaires sont globalement moins sensibles aux variations de température que les traits liés au développement (López et al., 2010).

### 5.1.2. Traits de développement

Concernant les traits de développement, la **hauteur** de la moitié des espèces est significativement expliquée par au moins une des deux urbanités.

Le *P. annua* est la seule espèce étudiée pour laquelle aucune corrélation significative n'a été observée entre les traits de développement et l'urbanité. Cette absence de variation cohérente de hauteur et de distance entre nœuds le long du gradient urbain-rural peut être expliquée par la biologie de cette espèce. En effet, même s'il a été prouvé que le *P. annua* présente des variations phénotypiques en fonction de différentes variables environnementales (Juhren et al., 1957 ; Williams et al., 2018), sa stratégie de croissance en talles (Duchini et al., 2018) limite les différences de hauteurs entre les individus. La densité de talles par plant aurait été un trait davantage représentatif de la croissance de cette espèce (Duchini et al., 2018). Néanmoins, une corrélation significative et négative a tout de même été observée entre le SVF et la hauteur des individus de *P. annua*, ce qui indique un effet positif de l'ombrage sur la croissance de cette espèce, montrant une fois de plus l'importance des micro-habitats au sein du gradient d'intérêt.

La croissance du *S. oleraceus*, approximée par la hauteur, diminue avec l'augmentation de l'imperméabilité de l'environnement à l'échelle locale. L'urbanité locale influence également négativement la hauteur des *Asteraceae* exotiques (Géron et al., 2021), ce qui est en accord avec la littérature qui prouve que la hauteur de différentes espèces végétales est bien influencée par l'occupation du sol (Milanović et al., 2020). Cette corrélation démontre donc l'effet négatif des conditions environnementales urbaines sur la croissance du *S. oleraceus*. La hauteur du *S. vulgaris*, elle, évolue positivement avec une augmentation de l'imperméabilité à l'échelle locale et une diminution de l'urbanité à l'échelle individuelle. Cette dernière corrélation peut être expliquée par l'effet négatif du stress hydrique sur la croissance des plantes (Baher et al., 2002). Ces différentes tendances d'évolution de la hauteur des individus en fonction de l'urbanité locale doivent tout de même être nuancées car ne connaissant pas l'âge des individus échantillonnés, celui-ci a pu avoir un impact significatif sur les hauteurs mesurées. En effet, une germination plus précoce des individus se développant en ville (Géron et al., 2022a) pourrait expliquer la corrélation positive entre l'urbanité à l'échelle locale et la hauteur des individus de *S. vulgaris*. De plus, cette corrélation ne se transcrit pas dans l'évolution de la distance entre nœuds.

Des **distances entre nœuds** significativement plus courtes avec l'augmentation de l'urbanité à l'échelle de l'individu ont été observées chez deux des cinq espèces étudiées. Bien que l'humidité du sol n'aie

pas été pris en compte comme facteur explicatif, cet effet négatif de la forte imperméabilité du sol sur les distances entre nœuds pourrait-être due à un accès limité à l'eau dans de tels environnements. Cet effet négatif de l'urbanité à l'échelle individuelle sur les distances entre nœuds fut également observé chez différentes espèces exotiques d'*Asteraceae* (Géron et al., 2021). L'urbanité à l'échelle locale influence, elle, négativement la distance entre nœuds des individus de *S. media*. L'influence négative des conditions environnementales urbaines sur la croissance est, une fois de plus, ici démontrée.

### 5.1.3. Traits régénératifs

Concernant les traits régénératifs, les conditions urbaines affectent la masse moyenne des graines de deux espèces sur trois.

En théorie, il a été démontré que la **masse moyenne des graines** produites est négativement corrélée avec le caractère imprévisible des conditions climatiques et l'aridité (Harel et al., 2011 ; Venable and Brown, 1988). S'il peut être assumé que les conditions climatiques et environnementales des milieux urbains sont davantage imprévisibles que celles des milieux ruraux (Ribeiro and Jardim Gonçalves, 2019), cela expliquerait en partie la diminution de la masse moyenne des graines de *P. annua* vers l'extrémité urbaine du gradient. La diminution de la masse des graines avec la température plus élevée (Hampton et al., 2013) des milieux urbains peut également expliquer cette corrélation. Un impact de la quantité de CO<sub>2</sub> dans l'air sur la masse des graines produites a également été observé (Hampton et al., 2013 ; Jablonski et al., 2002) mais celui-ci est très variable d'une espèce à l'autre (Hampton et al., 2013 ; Hikosaka et al., 2011).

L'influence négative de l'urbanité à l'échelle de l'individu sur la masse moyenne des graines de *S. oleraceus* peut en partie être expliquée par le stress hydrique engendré par l'importante proportion de surface imperméabilisée autour des individus (Harel et al., 2011). La distance de dispersion augmentant avec la diminution de la masse des graines (Meyer and Carlson, 2001), les individus stressés très localement permettent donc le développement de leur progéniture en dehors de cet environnement stressant.

L'absence de modèle expliquant la variation de masse moyenne des graines produite par le *S. vulgaris* le long du gradient urbain-rural peut être expliquée par la très faible variabilité des valeurs de ce trait *f* entre les individus échantillonnés (Figure 8). En effet, bien qu'il ait été démontré que la température influence la masse des graines produites par cette espèce (Robinson et al., 2003), la plasticité de l'allocation reproductive en termes de masse des graines de celle-ci a été caractérisée comme très limitée (Weiner et al., 2009).

Les différences de tendances observées entre les espèces ont également été observées par Bazzato et al. (2021) qui ont étudié la variation intraspécifique de la masse moyenne des graines le long de gradient d'occupation du sol. En effet, pour une espèce, la masse moyenne des graines produites diminuait des environnements naturels à artificialisés tandis que pour la seconde espèce étudiée, la tendance inverse fut observée. (Bazzato et al., 2021)

Ici, aucun impact significatif des conditions environnementales n'a été détecté sur **la variabilité de la masse des graines** produites par individu. Cette absence de corrélation et de tendances de variation de masse moyenne de graines similaires entre les différentes espèces le long du gradient urbain-rural peut être expliquée par plusieurs facteurs. Premièrement, le faible nombre de graines pesées par individu a pu limiter la détection d'une variabilité représentative à l'échelle d'un individu. Pour remédier à ce problème, il aurait été nécessaire de peser toutes les graines d'un capitule pour chaque individu de *S. vulgaris* et *S. oleraceus* et d'un épi pour les individus de *P. annua*. Cela aurait permis de déterminer la variabilité de la masse et du nombre de graines au sein d'un capitule et d'un épi. Il aurait

également été intéressant de compter le nombre de graines par épi et capitule afin de déterminer si la masse des graines est corrélée avec le nombre de graines par structure. Deuxièmement, la masse moyenne et la variabilité de la masse des graines ont été étudiées à l'échelle d'un individu alors que ces traits sont habituellement étudiés au niveau populationnel (e.g. Gurvich et al., 2004). En effet, l'étude de ces traits à l'échelle individuelle a pu masquer des variations existantes au niveau populationnel. La troisième hypothèse expliquant l'absence de variation de variabilité de la masse des graines produites par un individu le long du gradient urbain-rural est l'absence de stratégie de « bet-hedging » chez les espèces étudiées. Cette stratégie consiste à répartir les risques de non-germination de la descendance dans des conditions non favorables et imprévisibles, par la production de graines de masses variables dans les environnements stressants (Gemer et al., 2016). Enfin, comme le montre Bazzato et al. (2021), la nature de variation de la masse moyenne des graines et de la variabilité de celle-ci dépend largement des espèces, il se peut donc que les trois espèces étudiées réagissent simplement différemment aux conditions environnementales.

## 5.2. Comparaison des tendances observées entre espèces

Il est également intéressant de tenter de déterminer à quoi sont dues les différences et les similitudes de relations observées entre les espèces. Ces différences pourraient être dues, par exemple, à la période d'échantillonnage ou aux spécificités biologiques de chacune d'entre elles.

Seules quelques différences d'évolution des traits fonctionnels le long du gradient urbain-rural entre les espèces peuvent ici être expliquées par les différences de biologies entre celles-ci. Bien que les espèces se distinguent par leur gamme de variabilité de valeurs de traits fonctionnels le long du gradient et par les relations entre ceux-ci (Figure 8), les conditions urbaines impactent globalement de la même façon les espèces modèles choisies malgré leurs différences de biologies (Tableau 3).

Les points communs principaux entre les espèces modèles correspondent à leur stratégie fonctionnelle rudérale, leur origine native, leur nature herbacée et leur cycle de vie annuel. Ces caractéristiques pourraient donc être suffisantes pour prédire la variation des traits fonctionnels de différentes espèces aux conditions environnementales urbaines et aux futures conditions climatiques. En effet, les relations des traits fonctionnels d'espèces exotiques d'*Asteraceae* avec un gradient similaire se sont montrées globalement plus significatives (Géron et al., 2021). Cet impact plus fort des conditions urbaines sur les espèces exotiques que sur les espèces indigènes fut aussi observé par Milanović et al. (2020) qui ont également démontré que les espèces néophytes étaient davantage impactées que les espèces archéophytes. La coévolution des espèces natives avec l'urbanisation pourrait expliquer ce moindre impact.

Enfin, comme abordé précédemment, la période de récolte de données (Tableau 5) a pu influencer sur la significativité des relations. Effectivement, les corrélations entre les traits fonctionnels et les facteurs environnementaux sont plus fortes pour les espèces échantillonnées en mai et juin que pour les premières espèces échantillonnées (Figures 11, 12, 14, 15). De plus, pour chaque trait, les  $R^2$  ajustés des modèles des premières espèces échantillonnées sont plus faibles, confirmant que les facteurs environnementaux expliquent moins de variation de trait fonctionnel en début de saison de végétation, lorsque la température et le rayonnement solaire global sont plus faibles (Tableaux 8, 9, 10, 11, 12). Ces observations sont confirmées par l'observation des RV des analyses en co-inertie qui augmentent également pour les espèces échantillonnées plus tardivement dans la saison (Tableau 7). En effet, il a été démontré que les écarts de température entre les milieux ruraux et urbains sont davantage marqués lorsque la température moyenne et l'ensoleillement sont plus importants (Figuerola and Mazzeo, 1998 ; Hamada and Ohta, 2010). De plus, le faible impact général de l'urbanité à l'échelle locale sur les traits fonctionnels des individus étudiés peut être expliqué par les faibles différences de températures entre les extrémités du gradient durant la période d'échantillonnage. En

effet, il a été prouvé qu'une différence de 3°C n'est pas suffisante pour impacter la capacité de photosynthèse et la croissance des espèces rudérales indigènes (Stirling et al., 1997). Mais la caractérisation précise de la température *in situ* le long du gradient urbain-rural est malheureusement manquante au vu de la complexité logistique et du coût de sa mesure (Géron et al., 2021).

### 5.3. Limites de l'étude et pistes d'amélioration

Malgré les différences de tendances observées entre les espèces, il peut tout de même être conclu que le fitness des individus des espèces indigènes herbacées et rudérales est amélioré par des environnements ombragés/protégés et est contraint par les environnements fortement urbanisés. Néanmoins, les conclusions tirées de cette étude ne peuvent pas être généralisées à d'autres régions car il a été prouvé que la réponse phénologique des plantes à l'urbanisation varie d'une région à l'autre en fonction de la température de ces régions (Li et al., 2019).

En outre, bien qu'il puisse être supposé que les variations de traits fonctionnels soient dues ici aux phénomènes de diversité génétique et/ou de plasticité phénotypique (Rivkin et al., 2019), l'étude menée ne permet pas de déterminer précisément les parts génétiques et environnementales de ces variations.

De plus, les conclusions tirées ne sont valables que pour les stades de croissance observés pour chaque espèce (Tableau 4). En effet, la réaction des plantes aux conditions environnementales urbaines peut varier en fonction du stade de croissance de celles-ci (Honour et al., 2009).

Ensuite, cette étude de la réponse phénotypique des espèces indigènes herbacées rudérales le long du gradient urbain-rural pourrait être complétée par la mesure de facteurs environnementaux et de traits fonctionnels supplémentaires.

Concernant les facteurs environnementaux, bien que les facteurs étudiés soient tous corrélés avec la différence de température entre les milieux urbains et ruraux et entre les différents micro-habitats urbains (Caluwaerts et al., 2020), l'inclusion d'autres facteurs permettrait de caractériser plus précisément la complexité du gradient urbain-rural d'un point de vue microclimatique. Par exemple, la prise en compte de la couverture végétale à l'échelle locale permettrait de considérer l'atténuation de l'effet d'îlot de chaleur amenée par la végétation (Caluwaerts et al., 2020 ; Wang et al., 2015). L'occupation du sol pourrait également être étudiée plus précisément en considérant l'appartenance des individus étudiés aux différentes « Local Climate Zones » (LCZ), correspondant à des zones définies par des caractéristiques d'urbanisation uniformes (Stewart and Oke, 2012). La mesure d'autres facteurs influençant le fitness des plantes comme le pH et la profondeur du sol pourrait également permettre de réduire le bruit présent dans les corrélations et d'observer des variations de traits fonctionnels davantage cohérentes le long du gradient.

Le faible nombre de facteurs caractérisant l'environnement dans lequel se développe chaque individu échantillonné pourrait donc justifier la faible part de la variance expliquée par les modèles de régression retenus.

Concernant les traits fonctionnels, la phénologie de la floraison ainsi que le développement racinaire n'ont pas été étudiés. Néanmoins, il a été démontré que l'urbanisation affecte la phénologie de la floraison des plantes avec une floraison plus précoce en ville que dans les environnements ruraux (Gorton et al., 2018 ; Li et al., 2019 ; Neil and Wu, 2006). La capacité de reproduction pourrait également être étudiée par la caractérisation du succès et du délai de germination (Géron et al., 2022a ; Rühl et al., 2016) ainsi que de la dormance des graines (Gremer et al., 2016). L'étude de la dormance des graines aurait également permis de caractériser au mieux la présence ou l'absence de

stratégie de « bet-hedging » dans les environnements urbains (Harel et al., 2011). La caractérisation de la capacité de dispersion des individus (Cheptou et al., 2008) permettrait également d'étudier la reproduction plus en profondeur. Enfin, l'étude du développement racinaire permettrait de caractériser les différences de stratégies d'acquisition des ressources le long du gradient (Hutchings and de Kroon, 1994).

Mais les mesures de ces traits supplémentaires sont complexes à réaliser sur des individus se développant sur le terrain, c'est ce qui explique en partie le choix des traits fonctionnels ici étudiés ; ils sont rapides à mesurer et caractérisent correctement les capacités de croissance et de reproduction des individus. Une expérimentation en conditions contrôlées serait, certes, moins représentative des conditions environnementales réelles des milieux urbains et ruraux, mais permettrait la mesure d'une plus large gamme de traits.

## 6. Perspectives de recherche

Les graines récoltées durant cette étude pourraient être utilisées afin de conduire une expérience de jardins communs réciproques. Cette expérience permettrait de tester l'adaptation locale au contexte urbain, en étudiant les interactions entre le génotype des individus et l'environnement (Cooper et al., 2019 ; Lambert et al., 2021). La détermination de l'importance relative de l'adaptation et de la plasticité dans le succès d'une espèce en ville permettrait alors de mieux comprendre le succès de colonisation et de persistance de certaines espèces comparées à d'autres (Brans and De Meester, 2018).

Il serait également intéressant de mener cette même étude durant différents moments de l'année afin d'observer si les relations entre les facteurs environnementaux et les traits fonctionnels des espèces d'intérêts varient selon la saison de croissance. De plus, les futures études pourront peut-être, elles, bénéficier de meilleures connaissances sur les conditions climatiques à très fine échelle et proches du sol (Lembrechts et al., 2020).

De plus, l'étude de la combinaison des caractérisations fonctionnelles intra et interspécifique le long du gradient urbain-rural permettrait de déterminer si les traits fonctionnels varient de la même façon à la fois au niveau communautaire et intraspécifique.

Enfin, la réalisation de cette même étude en se basant sur des espèces de différentes stratégies fonctionnelles (C-S-R) permettrait de déterminer quelles stratégies fonctionnelles, et donc quelles espèces sont le plus susceptibles d'être impactées par l'urbanisation et les conditions climatiques futures.

## 7. Conclusion

En conclusion, cette étude des variations intraspécifiques des traits fonctionnels de cinq espèces natives rudérales herbacées le long d'un gradient urbain-rural a permis d'affirmer que globalement, ces espèces bénéficient des micro-habitats créés par les milieux ombragés/protégés présents tout au long du gradient urbain-rural et sont stressées par les environnements fortement urbanisés.

Les trois catégories de traits fonctionnels étudiées ne présentent pas les mêmes relations avec les facteurs environnementaux mesurés et le facteur principal responsable des variations de valeurs de traits fonctionnels est le SVF. Les traits foliaires sont principalement impactés par le caractère ombragé ou exposé de l'environnement, représenté par le SVF. Il ressort des corrélations observées que les environnements protégés et ombragés par de la végétation ou par des constructions permettent une production de biomasse et une croissance plus rapide des individus des espèces étudiées. L'urbanité a, elle, eut un impact négatif sur les traits de développement et sur les traits régénératifs. L'absence d'effet d'interactions entre les facteurs permet de conclure que malgré que les environnements urbains affectent négativement les espèces rudérales indigènes herbacées, ceux-ci contiennent tout de même des milieux de croissance plutôt favorables.

Malgré le fait que les espèces se distinguent sur base des gammes de variations de leurs traits fonctionnels et de la valeur de ceux-ci, certaines espèces ont répondu plus fortement à certains facteurs que d'autres mais la direction de l'effet de ceux-ci est restée globalement la même pour chaque espèce. Il peut donc être conclut que les espèces indigènes herbacées et rudérales répondent globalement de la même manière au gradient urbain-rural.

Il a été observé que les espèces ayant été échantillonnées lors de périodes plus chaudes ensoleillées présentent les modèles les plus significatifs et explicatifs. Cette observation est confirmée par l'analyse des valeurs de RV des analyses en co-inertie. Les conditions météorologiques semblent donc influencer la réponse des espèces aux conditions environnementales urbaines.

Enfin, tous les modèles de régression observés expliquent une faible part de la variance des traits fonctionnels. Les facteurs environnementaux étudiés ont donc bien un impact sur le fitness des espèces mais l'inclusion d'autres facteurs permettrait de mieux prédire les variations phénotypiques des espèces cibles le long du gradient urbain-rural.

**Contributions personnelles :** J'ai réalisé l'entièreté des recherches bibliographiques ainsi que conçu et mis en place le protocole expérimental. J'ai également réalisé l'entièreté de la récolte de données sur les 250 individus échantillonnés. J'ai codé et interprété toutes les analyses statistiques et rédigé l'entièreté de ce document.

## Bibliographie

- Abrams, M.D., Mostoller, S.A., 1995. Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. *Tree Physiol* 15, 361–370. <https://doi.org/10.1093/treephys/15.6.361>
- Adler, P.B., Fajardo, A., Kleinhesselink, A.R., Kraft, N.J.B., 2013. Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters* 16, 1294–1306. <https://doi.org/10.1111/ele.12157>
- Agostinelli, C., 2002. Robust stepwise regression. *Journal of Applied Statistics* 29, 825–840. <https://doi.org/10.1080/02664760220136168>
- Ahmed, H.T., Francis, A., Clements, D.R., Dyck, E., Ross, N., Upadhyaya, M.K., Hall, L.M., Martin, S.L., 2022. The Biology of Canadian Weeds. 159. *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. *Can. J. Plant Sci* 102, 529–552. <https://doi.org/10.1139/cjps-2021-0059>
- Akoglu, H., 2018. User's guide to correlation coefficients. *Turkish Journal of Emergency Medicine* 18, 91–93. <https://doi.org/10.1016/j.tjem.2018.08.001>
- Albert, C., Thuiller, W., Yoccoz, N., Douzet, R., Aubert, S., Lavorel, S., 2010a. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- versus interspecific variability. *Functional Ecology* 24, 1192–1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01727.x>
- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., Lavorel, S., 2010b. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98, 604–613. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01651.x>
- Alberti, M., Correa, C., Marzluff, J.M., Hendry, A.P., Palkovacs, E.P., Gotanda, K.M., Hunt, V.M., Apgar, T.M., Zhou, Y., 2017a. Global urban signatures of phenotypic change in animal and plant populations. *Proc Natl Acad Sci U S A* 114, 8951–8956. <https://doi.org/10.1073/pnas.1606034114>
- Alberti, M., Marzluff, J., Hunt, V.M., 2017b. Urban driven phenotypic changes: empirical observations and theoretical implications for eco-evolutionary feedback. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 372, 20160029. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0029>
- Angel, S., Parent, J., Civco, D.L., Blei, A., Potere, D., 2011. The dimensions of global urban expansion: Estimates and projections for all countries, 2000–2050. *Progress in Planning* 75, 53–107. <https://doi.org/10.1016/j.progress.2011.04.001>
- Anjos, M., Targino, A.C., Krecl, P., Oukawa, G.Y., Braga, R.F., 2020. Analysis of the urban heat island under different synoptic patterns using local climate zones. *Building and Environment* 185, 107268. <https://doi.org/10.1016/j.buildenv.2020.107268>
- Arnfield, A.J., 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, 1–26. <https://doi.org/10.1002/joc.859>
- Aronson, M.F.J., Handel, S.N., La Puma, I.P., Clemants, S.E., 2015. Urbanization promotes non-native woody species and diverse plant assemblages in the New York metropolitan region. *Urban Ecosyst* 18, 31–45. <https://doi.org/10.1007/s11252-014-0382-z>
- Aronson, M.F.J., La Sorte, F.A., Nilon, C.H., Katti, M., Goddard, M.A., Lepczyk, C.A., Warren, P.S., Williams, N.S.G., Cilliers, S., Clarkson, B., Dobbs, C., Dolan, R., Hedblom, M., Klotz, S., Kooijmans, J.L., Kühn, I., MacGregor-Fors, I., McDonnell, M., Mörtberg, U., Pyšek, P., Siebert, S., Sushinsky, J., Werner, P., Winter, M., 2014. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, 20133330. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3330>
- Baher, Z.F., Mirza, M., Ghorbanli, M., Bagher Rezaei, M., 2002. The influence of water stress on plant height, herbal and essential oil yield and composition in *Satureja hortensis* L. *Flavour and Fragrance Journal* 17, 275–277. <https://doi.org/10.1002/ffj.1097>
- Barnes, C.S., 2018. Impact of Climate Change on Pollen and Respiratory Disease. *Curr Allergy Asthma Rep* 18, 59. <https://doi.org/10.1007/s11882-018-0813-7>
- Bazzato, E., Serra, E., Maccherini, S., Marignani, M., 2021. Reduction of inter- and intraspecific seed mass variability along a land-use intensification gradient. *Ecological Indicators* 129, 107884. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107884>
- Beck, H.E., Zimmermann, N.E., McVicar, T.R., Vergopolan, N., Berg, A., Wood, E.F., 2018. Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Sci Data* 5, 180214. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.214>



- Benvenuti, S., 2004. Weed dynamics in the Mediterranean urban ecosystem: ecology, biodiversity and management. *Weed Research* 44, 341–354. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2004.00410.x>
- Biogeographical regions — European Environment Agency [WWW Document], n.d. URL <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/biogeographical-regions-europe-3> (accessed 3.6.23).
- Blair, R.B., Launer, A.E., 1997. Butterfly diversity and human land use: Species assemblages along an urban gradient. *Biological Conservation* 80, 113–125. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00056-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00056-0)
- Blanquart, F., Kaltz, O., Nuismer, S.L., Gandon, S., 2013. A practical guide to measuring local adaptation. *Ecology Letters* 16, 1195–1205. <https://doi.org/10.1111/ele.12150>
- Bonsler, S.P., Reader, R.J., 1995. Plant competition and herbivory in relation to vegetation biomass. *Ecology (USA)*.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2011. Numerical Ecology With R, Numerical Ecology with R. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>
- Borowy, D., Swan, C., 2020. A Multi-Trait Comparison of an Urban Plant Species Pool Reveals the Importance of Intraspecific Trait Variation and Its Influence on Distinct Functional Responses to Soil Quality. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8, 68. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.00068>
- Bouchelouche, D., Kherbouche-Abrous, O., Mebarki, M., Arab, A., Samraoui, B., 2015. The Odonata of Wadi Isser (Kabylia, Algeria): status and environmental determinants of their distribution. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)* 70, 248–260. <https://doi.org/10.3406/rev.2015.1787>
- Brans, K.I., De Meester, L., 2018. City life on fast lanes: Urbanization induces an evolutionary shift towards a faster lifestyle in the water flea *Daphnia*. *Functional Ecology* 32, 2225–2240. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13184>
- Brown, M., Grimmond, C., Ratti, C., 2001. Comparison of methodologies for computing sky view factor in urban environments. *International Society of Environmental Hydraulics Conference*, Tempe, AZ.
- CABI, 2021a. *Stellaria media* (common chickweed). CABI Compendium CABI Compendium, 51635. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.51635>
- CABI, 2021b. *Capsella bursa-pastoris* (shepherd's purse). CABI Compendium CABI Compendium, 11223. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.11223>
- CABI, 2021c. *Senecio vulgaris*. CABI Compendium CABI Compendium, 49571. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.49571>
- Caluwaerts, S., Hamdi, R., Top, S., Lauwaet, D., Berckmans, J., Degrauwe, D., Dejonghe, H., De Ridder, K., De Troch, R., Duchêne, F., Maiheu, B., Van Ginderachter, M., Verdonck, M.-L., Vergauwen, T., Wauters, G., Termonia, P., 2020. The urban climate of Ghent, Belgium: A case study combining a high-accuracy monitoring network with numerical simulations. *Urban Climate* 31, 100565. <https://doi.org/10.1016/j.uclim.2019.100565>
- Canham, C.D., Berkowitz, A.R., Kelly, V.R., Lovett, G.M., Ollinger, S.V., Schnurr, J., 1996. Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings. *Can. J. For. Res.* 26, 1521–1530. <https://doi.org/10.1139/x26-171>
- Cerovic, Z., Ben Ghazlen, N., Milhade, C., Obert, M., Debuissou, S., Moigne, M., 2015. Nondestructive diagnostic test for nitrogen nutrition of grapevine (*Vitis vinifera* L.) based on dual-ex leaf-clip measurements in the field. *Journal of agricultural and food chemistry* 63. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.5b00304>
- Cerovic, Z.G., Masdoumier, G., Ghazlen, N.B., Latouche, G., 2012. A new optical leaf-clip meter for simultaneous non-destructive assessment of leaf chlorophyll and epidermal flavonoids. *Physiol Plant* 146, 251–260. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01639.x>
- Chen, L., Ng, E., An, X., Ren, C., Lee, M., Wang, U., He, Z., 2012. Sky view factor analysis of street canyons and its implications for daytime intra-urban air temperature differentials in high-rise, high-density urban areas of Hong Kong: a GIS-based simulation approach. *International Journal of Climatology* 32, 121–136. <https://doi.org/10.1002/joc.2243>
- Cheptou, P.O., Carrue, O., Rouifed, S., Cantarel, A., 2008. Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 3796–3799. <https://doi.org/10.1073/pnas.0708446105>
- Colautti, R., Barrett, S., 2013. Rapid adaptation to climate facilitates range expansion of an invasive plant. *Science (New York, N.Y.)* 342, 364–6. <https://doi.org/10.1126/science.1242121>



- Cooper, H.F., Grady, K.C., Cowan, J.A., Best, R.J., Allan, G.J., Whitham, T.G., 2019. Genotypic variation in phenological plasticity: Reciprocal common gardens reveal adaptive responses to warmer springs but not to fall frost. *Global Change Biology* 25, 187–200. <https://doi.org/10.1111/gcb.14494>
- Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P., ter Steege, H., Morgan, H.D.G., Van der Heijden, M., Pausas, J.G.H., Poorter, H., 2003. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v.51, 335-380, 51.
- Cunningham, M., Snyder, E., Yonkin, D., Ross, M., Elsen, T., 2008. Accumulation of deicing salts in soils in an urban environment. *Urban Ecosystems* 11, 17–31. <https://doi.org/10.1007/s11252-007-0031-x>
- Czech, B., Krausman, P.R., Devers, P.K., 2000. Economic Associations among Causes of Species Endangerment in the United States: Associations among causes of species endangerment in the United States reflect the integration of economic sectors, supporting the theory and evidence that economic growth proceeds at the competitive exclusion of nonhuman species in the aggregate. *BioScience* 50, 593–601. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0593:EAACOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0593:EAACOS]2.0.CO;2)
- Dejong, T., Doyle, J., 2006. Seasonal relationships between leaf nitrogen content (photosynthetic capacity) and leaf canopy light exposure in peach (*Prunus persica*). *Plant, Cell & Environment* 8, 701–706. <https://doi.org/10.1111/1365-3040.ep11611823>
- Des Marais, D., Hernandez, K., Juenger, T., 2013. Genotype-by-Environment Interaction and Plasticity: Exploring Genomic Responses of Plants to the Abiotic Environment. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44, 5–29. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135806>
- Desaegher, J., Nadot, S., Machon, N., Colas, B., 2019. How does urbanization affect the reproductive characteristics and ecological affinities of street plant communities? *Ecology and Evolution* 9, 9977–9989. <https://doi.org/10.1002/ece3.5539>
- Di Biase, L., Fattorini, S., Cutini, M., Bricca, A., 2021. The Role of Inter- and Intraspecific Variations in Grassland Plant Functional Traits along an Elevational Gradient in a Mediterranean Mountain Area. *Plants* 10, 359. <https://doi.org/10.3390/plants10020359>
- Dian, C., Pongracz, R., Dezsó, Z., Bartholy, J., 2020. Annual and monthly analysis of surface urban heat island intensity with respect to the local climate zones in Budapest. *Urban Climate* 31, 100573. <https://doi.org/10.1016/j.uclim.2019.100573>
- Díaz, S., Cabido, M., 1997. Plant Functional Types and Ecosystem Function in Relation to Global Change. *Journal of Vegetation Science* 8, 463–474. <https://doi.org/10.2307/3237198>
- Díaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., Weiher, E., Keddy, P., 1999. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats* 338–362. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542237.013>
- Dirksen, M., Ronda, R.J., Theeuwes, N.E., Pagani, G.A., 2019. Sky view factor calculations and its application in urban heat island studies. *Urban Climate* 30, 100498. <https://doi.org/10.1016/j.uclim.2019.100498>
- Dolédec, S., Chessel, D., 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species–environment relationships. *Freshwater Biology* 31, 277–294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01741.x>
- Donihue, C.M., Lambert, M.R., 2015. Adaptive evolution in urban ecosystems. *AMBIO* 44, 194–203. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0547-2>
- Donovan, L.A., Maherali, H., Caruso, C.M., Huber, H., de Kroon, H., 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends Ecol Evol* 26, 88–95. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.11.011>
- Dray, S., Chessel, D., Thioulouse, J., 2003. Co-Inertia Analysis and the Linking of Ecological Data Tables. *Ecology* 84, 3078–3089. <https://doi.org/10.1890/03-0178>
- Dray, S., Dufour, A.B., 2007. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software* 22. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>
- Dualex, n.d. . METOS® par Pessl Instruments. URL <https://metos.at/fr/dualex/> (accessed 8.10.23).
- Duchini, P.G., Guzatti, G.C., Echeverria, J.R., Américo, L.F., Sbrissia, A.F., 2018. Experimental evidence that the perennial grass persistence pathway is linked to plant growth strategy. *PLoS One* 13, e0207360. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207360>

- Duncan, R.P., Clemants, S.E., Corlett, R.T., Hahs, A.K., McCarthy, M.A., McDonnell, M.J., Schwartz, M.W., Thompson, K., Vesk, P.A., Williams, N.S.G., 2011. Plant traits and extinction in urban areas: a meta-analysis of 11 cities. *Global Ecology and Biogeography* 20, 509–519. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00633.x>
- Durand, M., Murchie, E.H., Lindfors, A.V., Urban, O., Aphalo, P.J., Robson, T.M., 2021. Diffuse solar radiation and canopy photosynthesis in a changing environment. *Agricultural and Forest Meteorology* 311, 108684. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108684>
- Dwyer, J.M., Hobbs, R.J., Mayfield, M.M., 2014. Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time. *Ecology* 95, 399–410.
- Ertekin, C., Yaldız, O., 1999. Estimation of monthly average daily global radiation on horizontal surface for Antalya (Turkey). *Renewable Energy* 17, 95–102. [https://doi.org/10.1016/S0960-1481\(98\)00109-8](https://doi.org/10.1016/S0960-1481(98)00109-8)
- Esperon-Rodriguez, M., Rymer, P.D., Power, S.A., Challis, A., Marchin, R.M., Tjoelker, M.G., 2020. Functional adaptations and trait plasticity of urban trees along a climatic gradient. *Urban Forestry & Urban Greening* 54, 126771.
- Evans, J.R., Poorter, H., 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment* 24, 755–767. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00724.x>
- Fenger, J., 1999. Urban air quality. *Atmospheric Environment* 33, 4877–4900. [https://doi.org/10.1016/S1352-2310\(99\)00290-3](https://doi.org/10.1016/S1352-2310(99)00290-3)
- Fenner, M., 1991. The effects of the parent environment on seed germinability. *Seed Science Research* 1, 75–84. <https://doi.org/10.1017/S0960258500000696>
- Fernández Honaine, M., Montti, L., Qi, W., Osterrieth, M., 2019. Anatomical traits, silica content and herbivory damage in leaves of invasive tree *Ligustrum lucidum* developed in novel and native ranges. *Flora* 258, 151447. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151447>
- Figuerola, P.I., Mazzeo, N.A., 1998. Urban-rural temperature differences in Buenos Aires. *International Journal of Climatology* 18, 1709–1723. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0088\(199812\)18:15<1709::AID-JOC338>3.0.CO;2-I](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0088(199812)18:15<1709::AID-JOC338>3.0.CO;2-I)
- Forslund, L., n.d. Imperviousness Density 2018 — Copernicus Land Monitoring Service [WWW Document]. URL <https://land.copernicus.eu/pan-european/high-resolution-layers/imperviousness/status-maps/imperviousness-density-2018> (accessed 3.6.23).
- Gál, T., Marcin, R., Gromek, B., Unger, J., 2007. Comparison between sky view factor values computed by two different methods in an urban environment. *Acta Climatologica et Chorologica* 40.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G., 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15, 688–695. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00563.x>
- George, K., Ziska, L.H., Bunce, J.A., Quebedeaux, B., 2007. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and temperature across an urban–rural transect. *Atmospheric Environment* 41, 7654–7665. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2007.08.018>
- Géron, C., Lembrechts, J., Nijs, I., Monty, A., 2021. Shielded environments reduce stress in alien Asteraceae species during hot and dry summers along urban-to-rural gradients. *Ecology and Evolution* 11. <https://doi.org/10.1002/ece3.7872>
- Géron, C., Lembrechts, J.J., Hamdi, R., Berckmans, J., Nijs, I., Monty, A., 2022a. Phenotypic variation along urban-to-rural gradients: an attempt to disentangle the mechanisms at play using the alien species *Matricaria discoidea* (Asteraceae). *Plant Ecol* 223, 1219–1231. <https://doi.org/10.1007/s11258-022-01269-y>
- Géron, C., Lembrechts, J.J., Nijs, I., Monty, A., 2022b. Woody invaders from contrasted climatic origins distribute differently across the urban-to-rural gradient in oceanic Europe – Is it trait-related?. *Urban Forestry & Urban Greening* 75, 127694. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2022.127694>
- Gitelson, A., Gritz, Y., Merzlyak, M., 2003. Relationships between leaf chlorophyll content and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves. *Journal of plant physiology* 160, 271–82. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00887>
- Godefroid, S., 2001. Temporal analysis of the Brussels flora as indicator for changing environmental quality. *Landscape and Urban Planning* 52, 203.

- Godefroid, S., Koedam, N., 2007. Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecol* 22, 1227–1239. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9102-x>
- Gorton, A.J., Moeller, D.A., 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, 20180968. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0968>
- Gremer, J.R., Kimball, S., Venable, D.L., 2016. Within-and among-year germination in Sonoran Desert winter annuals: bet hedging and predictive germination in a variable environment. *Ecology Letters* 19, 1209–1218. <https://doi.org/10.1111/ele.12655>
- Grime, J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250, 26–31. <https://doi.org/10.1038/250026a0>
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111, 1169–1194.
- Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski, N.E., Redman, C.L., Wu, J., Bai, X., Briggs, J.M., 2008. Global change and the ecology of cities. *Science* 319, 756–760. <https://doi.org/10.1126/science.1150195>
- Guidi, L., Degl'Innocenti, E., Remorini, D., Massai, R., Tattini, M., 2008. Interactions of water stress and solar irradiance on the physiology and biochemistry of *Ligustrum vulgare*. *Tree Physiol* 28, 873–883. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.6.873>
- Guo, P., Yu, F., Ren, Y., Liu, D., Li, J., Ouyang, Z., Wang, X., 2018. Response of Ruderal Species Diversity to an Urban Environment: Implications for Conservation and Management. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 15, 2832. <https://doi.org/10.3390/ijerph15122832>
- Gurvich, D.E., Enrico, L., Funes, G., Zak, M.R., 2004. Seed mass, seed production, germination and seedling traits in two phenological types of *Bidens pilosa* (Asteraceae). *Australian Journal of Botany* 52, 647. <https://doi.org/10.1071/BT03172>
- Hamada, S., Ohta, T., 2010. Seasonal variations in the cooling effect of urban green areas on surrounding urban areas. *Urban Forestry & Urban Greening* 9, 15–24. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2009.10.002>
- Hampton, J.G., Boelt, B., Rolston, M.P., Chastain, T.G., 2013. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on seed quality. *The Journal of Agricultural Science* 151, 154–162. <https://doi.org/10.1017/S0021859612000263>
- Han, J.-Y., Baik, J.-J., Lee, H., 2014. Urban impacts on precipitation. *Asia-Pacific J Atmos Sci* 50, 17–30. <https://doi.org/10.1007/s13143-014-0016-7>
- Harel, D., Holzapfel, C., Sternberg, M., 2011. Seed mass and dormancy of annual plant populations and communities decreases with aridity and rainfall predictability. *Basic and Applied Ecology* 12, 674–684. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.09.003>
- Harper, J.L., Ogden, J., 1970. The reproductive strategy of higher plants: I. The Concept of strategy with special reference to *Senecio Vulgaris* L. *Journal of Ecology* 58, 681–698. <https://doi.org/10.2307/2258529>
- He, X., Miao, S., Shen, S., Li, J., Zhang, B., Zhang, Z., Chen, X., 2015. Influence of sky view factor on outdoor thermal environment and physiological equivalent temperature. *Int J Biometeorol* 59, 285–297. <https://doi.org/10.1007/s00484-014-0841-5>
- Hendrix, S.D., Sun, I.-F., 1989. Inter-and intraspecific variation in seed mass in seven species of umbellifer. *New Phytologist* 112, 445–451. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb00336.x>
- Hikosaka, K., Kinugasa, T., Oikawa, S., Onoda, Y., Hirose, T., 2011. Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration on seed production in C<sub>3</sub> annual plants. *Journal of Experimental Botany* 62, 1523–1530. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq401>
- Hill, M.O., Roy, D.B., Thompson, K., 2002. Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology* 39, 708–720. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00746.x>
- Hodgson, J.G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B.E.L., Cornelissen, J.H.C., Band, S.R., Bogard, A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Palmer, C., Pérez-Rontomé, M.C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., de Torres Espuny, L., Royo Pla, F., 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area?. *Annals of Botany* 108, 1337–1345. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr225>
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P., Thompson, K., 1999. Allocating C-S-R plant functional types: A Soft approach to a hard problem. *Oikos* 85, 282–294. <https://doi.org/10.2307/3546494>

- Honour, S.L., Bell, J.N.B., Ashenden, T.W., Cape, J.N., Power, S.A., 2009. Responses of herbaceous plants to urban air pollution: Effects on growth, phenology and leaf surface characteristics. *Environmental Pollution* 157, 1279–1286. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2008.11.049>
- Huff, F.A., Changnon, S.A., 1973. precipitation modification by major urban areas. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 54, 1220–1232
- Husson, F., Josse, J., Lê, S., 2008. FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software* 25. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Hutchings, M.J., de Kroon, H., 1994. Foraging in Plants: the Role of morphological plasticity in resource acquisition, in: Begon, M., Fitter, A.H. (Eds.), *Advances in Ecological Research*. Academic Press, pp. 159–238. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60215-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60215-9)
- Hutchinson, C.S., Seymour, G.B., 1982. *Poa Annu* L. *Journal of Ecology* 70, 887–901. <https://doi.org/10.2307/2260111>
- Hutchinson, I., Colosi, J., Lewin, R.A., 1984. THE BIOLOGY OF CANADIAN WEEDS.: 63. *Sonchus asper* (L.) Hill and *S. oleraceus* L. *Can. J. Plant Sci.* 64, 731–744. <https://doi.org/10.4141/cjps84-100>
- IRM - Avril [WWW Document], n.d. . KMI. URL <https://www.meteo.be/fr/climat/climat-de-la-belgique/bilans-climatologiques/2023/avril> (accessed 7.17.23).
- IRM - Juin [WWW Document], n.d. . KMI. URL <https://www.meteo.be/fr/climat/climat-de-la-belgique/bilans-climatologiques/2023/juin> (accessed 7.17.23).
- IRM - Mai [WWW Document], n.d. . KMI. URL <https://www.meteo.be/fr/climat/climat-de-la-belgique/bilans-climatologiques/2023/mai> (accessed 7.25.23).
- Isaac, M.E., Martin, A.R., de Melo Virginio Filho, E., Rapidel, B., Roupsard, O., Van den Meersche, K., 2017. Intraspecific trait variation and coordination: Root and leaf economics spectra in coffee across environmental gradients. *Frontiers in Plant Science* 8.
- Jablonski, L.M., Wang, X., Curtis, P.S., 2002. Plant reproduction under elevated CO<sub>2</sub> conditions: a meta-analysis of reports on 79 crop and wild species. *New Phytologist* 156, 9–26. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00494.x>
- Jiang, L., Wang, L., Baskin, C.C., Tian, C., Huang, Z., 2019. Maternal effects on seed heteromorphism: a dual dynamic bet hedging strategy. *Seed Science Research* 29, 149–153. <https://doi.org/10.1017/S0960258519000114>
- Johnson, G.T., Watson, I.D., 1984. The determination of view-factors in urban canyons. *Journal of Applied Meteorology and Climatology* 23, 329–335. [https://doi.org/10.1175/1520-0450\(1984\)023<0329:TDOVFI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0450(1984)023<0329:TDOVFI>2.0.CO;2)
- Johnson, M.T.J., Thompson, K.A., Saini, H.S., 2015. Plant evolution in the urban jungle. *American Journal of Botany* 102, 1951–1953. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500386>
- Jonard, F., Lambotte, M., Ramos, F., Terres, J.-M., Bamps, C., 2009. Delimitations of rural areas in Europe using criteria of population density, remoteness and land cover.
- Joshi, J., Schmid, B., Caldeira, M.C., Dimitrakopoulos, P.G., Good, J., Harris, R., Hector, A., Huss-Danell, K., Jumpponen, A., Minns, A., Mulder, C.P.H., Pereira, J.S., Prinz, A., Scherer-Lorenzen, M., Siamantziouras, A.-S.D., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Lawton, J.H., 2001. Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* 4, 536–544. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00262.x>
- Juhrén, M., Noble, W., Went, F.W., 1957. The standardization of *Poa Annu* as an indicator of smog concentrations. I. Effects of temperature, photoperiod, and light intensity during growth of the test-plants. *Plant Physiol* 32, 576–586.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., Muller, S., 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98, 1134–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01687.x>
- Kadereit, J.W., 1984. The origin of *Senecio vulgaris* (Asteraceae). *PI Syst Evol* 145, 135–153. <https://doi.org/10.1007/BF00984036>
- Kahlen, K., Chen, T.-W., 2015. Predicting plant performance under simultaneously changing environmental conditions—The interplay between temperature, light, and internode growth. *Frontiers in Plant Science* 6.
- Kalusová, V., Čeplová, N., Lososová, Z., 2017. Which traits influence the frequency of plant species occurrence in urban habitat types?. *Urban Ecosyst* 20, 65–75. <https://doi.org/10.1007/s11252-016-0588-3>

- Kassambara, A., Mundt, F., 2020. *\_factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses\_*. R package version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Khalid, M.H., Zhang, Y., Fu, F., Iqbal, N., Raza, M., Khan, I., Yu, H., Li, W., Sun, F., Lu, F., 2019. Effect of shade treatments on morphology, photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of soybeans (*Glycine max* L. Merr.). *Applied Ecology and Environmental Research* 17. [https://doi.org/10.15666/aeer/1702\\_25512569](https://doi.org/10.15666/aeer/1702_25512569)
- Khan, S., Rose, R., Haase, D., Sabin, T., 2000. Effects of shade on morphology, chlorophyll concentration, and chlorophyll fluorescence of four Pacific Northwest conifer species. *New Forests* 19, 171–186. <https://doi.org/10.1023/A:1006645632023>
- Kleerekoper, L., van Esch, M., Salcedo, T.B., 2012. How to make a city climate-proof, addressing the urban heat island effect. *Resources, Conservation and Recycling, Climate Proofing Cities* 64, 30–38. <https://doi.org/10.1016/j.resconrec.2011.06.004>
- Knapp, S., Kühn, I., Wittig, R., Ozinga, W., Poschod, P., Klotz, S., 2008. Urbanization causes shifts in species' trait state frequencies. *Preslia Praha* 80, 375–388.
- Kowarik, I., 1990. Some responses of flora and vegetation to urbanization in Central Europe, in: *Urban Ecology*. pp. 45–75.
- Kowarik, I., 1995. On the role of alien species in urban flora and vegetation, in: *Amsterdam (the Netherlands): SPB Academic Publishing*. pp. 85–103.
- Kühn, I., Brandl, R., Klotz, S., 2004. The flora of German cities is naturally rich. *Evolutionary Ecology Research* 6, 749–764.
- Kühn, I., Klotz, S., 2006. Urbanization and homogenization – Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation, Urbanization* 127, 292–300. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.033>
- Lambert, M.R., Brans, K.I., Roches, S.D., Donihue, C.M., Diamond, S.E., 2021. Adaptive evolution in cities: Progress and misconceptions. *Trends in Ecology & Evolution* 36, 239–257. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.11.002>
- Lambrecht, S.C., Mahieu, S., Cheptou, P.-O., 2016. Natural selection on plant physiological traits in an urban environment. *Acta Oecologica* 77, 67–74. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.09.002>
- Laoué, J., Fernandez, C., Ormeño, E., 2022. Plant flavonoids in Mediterranean species: A focus on flavonols as protective metabolites under climate stress. *Plants (Basel)* 11, 172. <https://doi.org/10.3390/plants11020172>
- Larigauderie, A., Hilbert, D.W., Oechel, W.C., 1988. Effect of CO<sub>2</sub> enrichment and nitrogen availability on resource acquisition and resource allocation in a grass, *Bromus mollis*. *Oecologia* 77, 544–549.
- Leishman, M.R., Westoby, M., Jurado, E., 1995. Correlates of seed size variation: A comparison among five temperate floras. *Journal of Ecology* 83, 517–530.
- Leiss, K.A., Müller-Schärer, H., 2001. Adaptation of *Senecio vulgaris* (Asteraceae) to ruderal and agricultural habitats. *American Journal of Botany* 88, 1593–1599. <https://doi.org/10.2307/3558403>
- Lembrechts, J.J., Aalto, J., Ashcroft, M.B., De Frenne, P., Kopecký, M., Lenoir, J., Luoto, M., Maclean, I.M.D., Roupsard, O., Fuentes-Lillo, E., García, R.A., Pellissier, L., Pitteloud, C., Alatalo, J.M., Smith, S.W., Björk, R.G., Muffler, L., Ratier Backes, A., Cesarz, S., ... Nijs, I., 2020. SoilTemp: A global database of near-surface temperature. *Global Change Biology* 26, 6616–6629. <https://doi.org/10.1111/gcb.15123>
- Li, D., Stucky, B.J., Deck, J., Baiser, B., Guralnick, R.P., 2019. The effect of urbanization on plant phenology depends on regional temperature. *Nat Ecol Evol* 3, 1661–1667. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1004-1>
- Li, T., Liu, L.-N., Jiang, C.-D., Liu, Y.-J., Shi, L., 2014. Effects of mutual shading on the regulation of photosynthesis in field-grown sorghum. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, Stress and Photosynthesis* 137, 31–38. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2014.04.022>
- Liao, B.-H., Wang, X.-H., 2010. Plant functional group classifications and a generalized hierarchical framework of plant functional traits. *African Journal of Biotechnology* 9, 9208–9213. <https://doi.org/10.4314/ajb.v9i54>
- López, R., Climent, J., Gil, L., 2010. Intraspecific variation and plasticity in growth and foliar morphology along a climate gradient in the Canary Island pine. *Trees* 24, 343–350. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0404-2>
- Lortie, C., Hierro, J., 2021. A synthesis of local adaptation to climate through reciprocal common gardens. *Journal of Ecology* 110. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13664>

- Luzuriaga, A., Escudero, A., Pérez-García, F., 2006. Environmental maternal effects on seed morphology and germination in *Sinapis arvensis* (Cruciferae). *Weed Research* 46, 163–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2006.00496.x>
- Ma, D., Sun, D., Wang, C., Li, Y., Guo, T., 2014. Expression of flavonoid biosynthesis genes and accumulation of flavonoid in wheat leaves in response to drought stress. *Plant Physiol Biochem* 80, 60–66. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.03.024>
- MacGregor-Fors, I., 2011. Misconceptions or misunderstandings? On the standardization of basic terms and definitions in urban ecology. *Landscape and Urban Planning* 100, 347–349. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.01.013>
- Major, D.J., 1980. Environmental effects on flowering, in: *Hybridization of crop plants*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 1–15. <https://doi.org/10.2135/1980.hybridizationofcrops.c1>
- March-Salas, M., Fandos, G., Fitze, P.S., 2021. Effects of intrinsic environmental predictability on intra-individual and intra-population variability of plant reproductive traits and eco-evolutionary consequences. *Annals of Botany* 127, 413–423. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa096>
- Matzarakis, A., Matuschek, O., 2009. Estimation of Sky View Factor in urban environments.
- McDonnell, M.J., Hahs, A.K., 2008. The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: current status and future directions. *Landscape Ecology* 23, 1143.
- McDonnell, M.J., Pickett, S.T.A., 1990. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: An unexploited opportunity for ecology. *Ecology* 71, 1232–1237. <https://doi.org/10.2307/1938259>
- McDonnell, M.J., Pickett, S.T.A., Groffman, P., Bohlen, P., Pouyat, R.V., Zipperer, W.C., Parmelee, R.W., Carreiro, M.M., Medley, K., 1997. Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. *Urban Ecosystems* 1, 21–36. <https://doi.org/10.1023/A:1014359024275>
- McDonnell, M.J., Pickett, S.T.A., Pouyat, R.V., 1993. The Application of the Ecological Gradient Paradigm to the Study of Urban Effects, in: McDonnell, M.J., Pickett, S.T.A. (Eds.), *Humans as components of ecosystems: The ecology of subtle human effects and populated areas*. Springer, New York, NY, pp. 175–189. [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0905-8\\_15](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0905-8_15)
- McFarlane, C., 2020. De/re-densification. *City* 24, 314–324. <https://doi.org/10.1080/13604813.2020.1739911>
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., Forbes, T. d. a., 1999. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10, 621–630. <https://doi.org/10.2307/3237077>
- McKinney, M., 2009. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience* 52, 883–890. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0883:UBAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2)
- McKinney, M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation, Urbanization* 127, 247–260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>
- McKinney, M.L., 2008. Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosyst* 11, 161–176. <https://doi.org/10.1007/s11252-007-0045-4>
- McPhearson, T., Karki, M., Herzog, C., Fink, H.S., Abbadie, L., Kremer, P., Clark, C.M., Palmer, M.I., Perini, K., Dubbeling, M., 2018. Urban ecosystems and biodiversity. *Clim. Chang. Cities* 257–318. <https://doi.org/10.1017/9781316563878.015>
- Meng, T.-T., Ni, J., Harrison, S.P., 2009. Plant morphometric traits and climate gradients in northern China: a meta-analysis using quadrat and flora data. *Ann Bot* 104, 1217–1229. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp230>
- Meyer, S.E., Carlson, S.L., 2001. Achene mass variation in *Ericameria nauseosus* (Asteraceae) in relation to dispersal ability and seedling fitness. *Functional Ecology* 15, 274–281. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2001.00520.x>
- Milanović, M., Knapp, S., Pyšek, P., Kühn, I., 2020. Trait–environment relationships of plant species at different stages of the introduction process. *Neobiota* 58, 55–74. <https://doi.org/10.3897/neobiota.58.51655>
- Minden, V., Kleyer, M., 2011. Testing the effect–response framework: key response and effect traits determining above-ground biomass of salt marshes. *Journal of Vegetation Science* 22, 387–401. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01272.x>



- Mitchell, R.M., Bakker, J.D., 2014. Quantifying and comparing intraspecific functional trait variability: a case study with *Hypochaeris radicata*. *Functional Ecology* 28, 258–269. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12167>
- Morais, M.V.B. de, Freitas, E.D. de, Marciotto, E.R., Urbina Guerrero, V.V., Martins, L.D., Martins, J.A., 2018. Implementation of observed sky-view factor in a mesoscale model for sensitivity studies of the urban meteorology. *Sustainability* 10, 2183. <https://doi.org/10.3390/su10072183>
- Mousseau, T.A., Fox, C.W., 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol Evol* 13, 403–407. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(98\)01472-4](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(98)01472-4)
- Munir, J., Dorn, L.A., Donohue, K., Schmitt, J., 2001. The effect of maternal photoperiod on seasonal dormancy in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 88, 1240–1249. <https://doi.org/10.2307/3558335>
- Neil, K., Wu, J., 2006. Effects of urbanization on plant flowering phenology: A review. *Urban Ecosyst* 9, 243–257. <https://doi.org/10.1007/s11252-006-9354-2>
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F., van Kleunen, M., 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15, 684–692. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
- Niinemets, Ü., 2010. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research* 25, 693.
- Noble, I.R., Slatyer, R.O., 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43, 5–21. <https://doi.org/10.1007/BF00121013>
- Nock, C.A., Vogt, R.J., Beisner, B.E., 2016. Functional Traits, in: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 1–8. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026282>
- Oke, T.R., 1981. Canyon geometry and the nocturnal urban heat island: Comparison of scale model and field observations. *Journal of Climatology* 1, 237–254. <https://doi.org/10.1002/joc.3370010304>
- Oke, T.R., 1982. The energetic basis of the urban heat island. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 108, 1–24. <https://doi.org/10.1002/qj.49710845502>
- Oladeji, O.S., Oyebamiji, A.K., 2020. *Stellaria media* (L.) Vill.- A plant with immense therapeutic potentials: phytochemistry and pharmacology. *Heliyon* 6, e04150. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e04150>
- Pagès, L., Kervella, J., 2018. Seeking stable traits to characterize the root system architecture. Study on 60 species located at two sites in natura. *Annals of Botany* 122, 107–115. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy061>
- Palta, J.P., 1990. Leaf chlorophyll content. *Remote Sensing Reviews* 5, 207–213. <https://doi.org/10.1080/02757259009532129>
- Peerzada, A.M., O'Donnell, C., Adkins, S., 2019. Biology, impact, and management of common sowthistle (*Sonchus oleraceus* L.). *Acta Physiol Plant* 41, 136. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2920-z>
- Peñuelas, J., Matamala, R., 1990. Changes in N and S Leaf Content, Stomatal Density and Specific Leaf Area of 14 Plant Species during the Last Three Centuries of CO<sub>2</sub> Increase. *J Exp Bot* 41, 1119–1124. <https://doi.org/10.1093/jxb/41.9.1119>
- Poorter, H., Garnier, E., 2007. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components, in: *Functional Plant Ecology*. CRC Press.
- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A., Solomon, A.M., 1992. A Global Biome Model Based on Plant Physiology and Dominance, Soil Properties and Climate. *Journal of Biogeography* 19, 117–134. <https://doi.org/10.2307/2845499>
- Pruppacher, H., Klett, J., Wang, P., 1998. Microphysics of clouds and precipitation. *Aerosol Science and Technology* 28, 381–382. <https://doi.org/10.1080/02786829808965531>
- Quero, J.L., Villar, R., Marañón, T., Zamora, R., 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytol* 170, 819–833. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01713.x>
- Ranta, P., Viljanen, V., 2011. Vascular plants along an urban-rural gradient in the city of Tampere, Finland. *Urban Ecosystems* 14, 361–376. <https://doi.org/10.1007/s11252-011-0164-9>

- R Core Team., 2023. *\_R: A Language and Environment for Statistical Computing\_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rahman, M.A., Armson, D., Ennos, A.R., 2014. Effect of urbanization and climate change in the rooting zone on the growth and physiology of *Pyrus calleryana*. *Urban Forestry & Urban Greening* 13, 325–335. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2013.10.004>
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94, 13730–13734. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730>
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., Walters, M.B., 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164, S143–S164. <https://doi.org/10.1086/374368>
- Ribeiro, P., Jardim Gonçalves, L.A., 2019. Urban Resilience: a conceptual framework. *Sustainable Cities and Society* 50, 101625. <https://doi.org/10.1016/j.scs.2019.101625>
- Ricketts, T., Imhoff, M., 2003. Biodiversity, urban areas, and agriculture: locating priority ecoregions for conservation. *Conservation Ecology* 8.
- Rivkin, L.R., Santangelo, J.S., Alberti, M., Aronson, M.F.J., de Keyser, C.W., Diamond, S.E., Fortin, M.-J., Frazee, L.J., Gorton, A.J., Hendry, A.P., Liu, Y., Losos, J.B., MacIvor, J.S., Martin, R.A., McDonnell, M.J., Miles, L.S., Munshi-South, J., Ness, R.W., Newman, A.E.M., Stothart, M.R., Theodorou, P., Thompson, K.A., Verrelli, B.C., Whitehead, A., Winchell, K.M., Johnson, M.T.J., 2019. A roadmap for urban evolutionary ecology. *Evolutionary Applications* 12, 384–398. <https://doi.org/10.1111/eva.12734>
- Roach, D.A., Wulff, R.D., 1987. Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 209–235.
- Roberts, H.A., Neilson, J.E., 1981. Seed survival and periodicity of seedling emergence in twelve weedy species of Compositae. *Annals of Applied Biology* 97, 325–334. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1981.tb05119.x>
- Robinson, D.E., O'Donovan, J.T., Sharma, M.P., Doohan, D.J., Figueroa, R., 2003. The biology of Canadian weeds. 123. *Senecio vulgaris* L. *Can. J. Plant Sci.* 83, 629–644. <https://doi.org/10.4141/P01-124>
- Rojas-Sandoval, J., Acevedo-Rodríguez, P., 2014. *Poa annua* (annual meadowgrass). *CABI Compendium* CABI Compendium, 42485. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.42485>
- Rojas-Sandoval, J., Acevedo-Rodríguez, P., Popay, A.I., 2014. *Sonchus oleraceus* (common sowthistle). *CABI Compendium* CABI Compendium, 50584. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.50584>
- Rosbakh, S., Römermann, C., Poschlod, P., 2015. Specific leaf area correlates with temperature: new evidence of trait variation at the population, species and community levels. *Alp Botany* 125, 79–86. <https://doi.org/10.1007/s00035-015-0150-6>
- Rühl, A.T., Donath, T., Otte, A., Eckstein, L., 2016. Impacts of short-term germination delay on fitness of the annual weed *Agrostemma githago* (L.). *Seed Science Research* 1, 1–8. <https://doi.org/10.1017/S0960258516000106>
- Sack, L., Grubb, P.J., 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* 131, 175–185. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0873-0>
- Schmidt, K.J., Poppendieck, H.H., Jensen, K., 2014. Effects of urban structure on plant species richness in a large European city. *Urban Ecosyst* 17, 427–444. <https://doi.org/10.1007/s11252-013-0319-y>
- Schober, P., Boer, C., Schwarte, L.A., 2018. Correlation coefficients: appropriate use and interpretation. *Anesthesia & Analgesia* 126, 1763–1768. <https://doi.org/10.1213/ANE.0000000000002864>
- Shaw, B.J., van Vliet, J., Verburg, P.H., 2020. The peri-urbanization of Europe: A systematic review of a multifaceted process. *Landscape and Urban Planning* 196, 103733. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.103733>
- Seto, K.C., Güneralp, B., Hutyrá, L.R., 2012. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 16083–16088. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211658109>
- Seto, K.C., Sánchez-Rodríguez, R., Fragkias, M., 2010. The new geography of contemporary urbanization and the environment. *Annual review of environment and resources* 35, 167–194. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-100809-125336>
- Sobey, D.G., 1981. *Stellaria Media* (L.) Vill. *Journal of Ecology* 69, 311–335. <https://doi.org/10.2307/2259833>



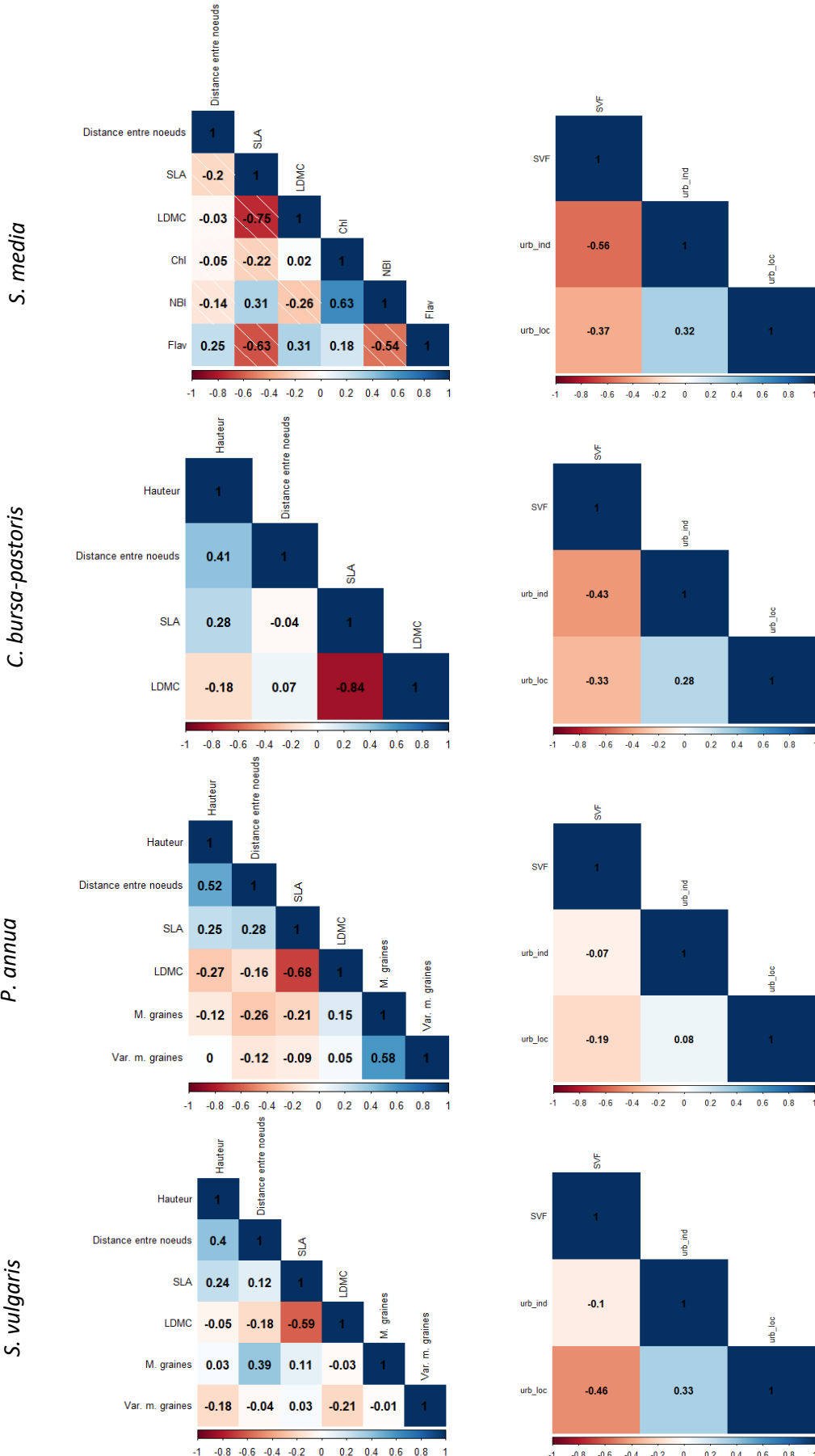
- Song, G., Wang, J., Han, T., Wang, Q., Ren, H., Zhu, H., Wen, X., Hui, D., 2019. Changes in plant functional traits and their relationships with environmental factors along an urban-rural gradient in Guangzhou, China. *Ecological Indicators* 106, 105558. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105558>
- Song, U., Son, D., Kang, C., Lee, E.J., Lee, K., Park, J., 2018. Mowing: A cause of invasion, but also a potential solution for management of the invasive, alien plant species *Erigeron annuus* (L.) Pers. *Journal of environmental management* 223, 530–536. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.06.057>
- Stegmann, U.E., 2020. A willow drawing from 1786: the earliest depiction of intraspecific trait variation in plants?. *Ann Bot* 127, 411–412. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa091>
- Stewart, I.D., Oke, T., 2012. Local Climate Zones for urban temperature studies. *Bulletin of the American Meteorological Society* 93, 1879–1900. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-11-00019.1>
- Steyn, D.G., 1980. The calculation of view factors from fisheye-lens photographs: Research note. *Atmosphere-Ocean* 18, 254–258. <https://doi.org/10.1080/07055900.1980.9649091>
- Stirling, C. m., Davey, P. a., Williams, T. g., Long, S. p., 1997. Acclimation of photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> and temperature in five British native species of contrasting functional type. *Global Change Biology* 3, 237–246. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1997.00071.x>
- Sultan, S.E., 1987. Evolutionary Implications of Phenotypic Plasticity in Plants, in: Hecht, M.K., Wallace, B., Prance, G.T. (Eds.), *Evolutionary Biology: Volume 21*. Springer US, Boston, MA, pp. 127–178. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6986-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6986-2_7)
- Svensk, M., Coste, S., Gérard, B., Gril, E., Julien, F., Maillard, P., Stahl, C., Leroy, C., 2020. Drought effects on resource partition and conservation among leaf ontogenetic stages in epiphytic tank bromeliads. *Physiol Plant* 170, 488–507. <https://doi.org/10.1111/ppi.13161>
- Theeuwes, N.E., Steeneveld, G.-J., Ronda, R.J., Holtslag, A.A.M., 2017. A diagnostic equation for the daily maximum urban heat island effect for cities in northwestern Europe. *International Journal of Climatology* 37, 443–454. <https://doi.org/10.1002/joc.4717>
- Theobald, D., 2004. Placing exurban land-use change in a human modification framework. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2, 139–144. <https://doi.org/10.2307/3868239>
- Thomas, S.C., Bazzaz, F.A., 1999. Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology* 80, 1607–1622. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1607:AHAAPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1607:AHAAPO]2.0.CO;2)
- Thompson, K., McCarthy, M.A., 2008. Traits of British alien and native urban plants. *Journal of Ecology* 96, 853–859. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01383.x>
- Tian, Z., Song, K., Da, L., 2015. Distribution patterns and traits of weed communities along an urban–rural gradient under rapid urbanization in Shanghai, China. *Weed Biology and Management* 15, 27–41. <https://doi.org/10.1111/wbm.12062>
- Turkington, R., Kenkel, N.C., Franko, G.D., 1980. THE BIOLOGY OF CANADIAN WEEDS.: 42. *Stellaria media* (L.) Vill. *Can. J. Plant Sci.* 60, 981–992. <https://doi.org/10.4141/cjps80-141>
- United Nations, 2014. World urbanization prospects: The 2014 revision - highlights, *Statistical Papers - United Nations (Ser. A), Population and Vital Statistics Report*. UN. <https://doi.org/10.18356/527e5125-en>
- Vakhlamova, T., Rusterholz, H.-P., Kanibolotskaya, Y., Baur, B., 2014. Changes in plant diversity along an urban–rural gradient in an expanding city in Kazakhstan, Western Siberia. *Landscape and Urban Planning* 132, 111–120. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.08.014>
- van der Hoeven, F., Wandl, A., 2015. Amsterwarm: Mapping the landuse, health and energy-efficiency implications of the Amsterdam urban heat island. *Building Services Engineering Research and Technology* 36, 67–88. <https://doi.org/10.1177/0143624414541451>
- Van der Veken, S., Verheyen, K., Hermy, M., 2004. Plant species loss in an urban area (Turnhout, Belgium) from 1880 to 1999 and its environmental determinants. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 199, 516–523. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00180>
- Venable, D.L., Brown, J.S., 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist* 131, 360–384.

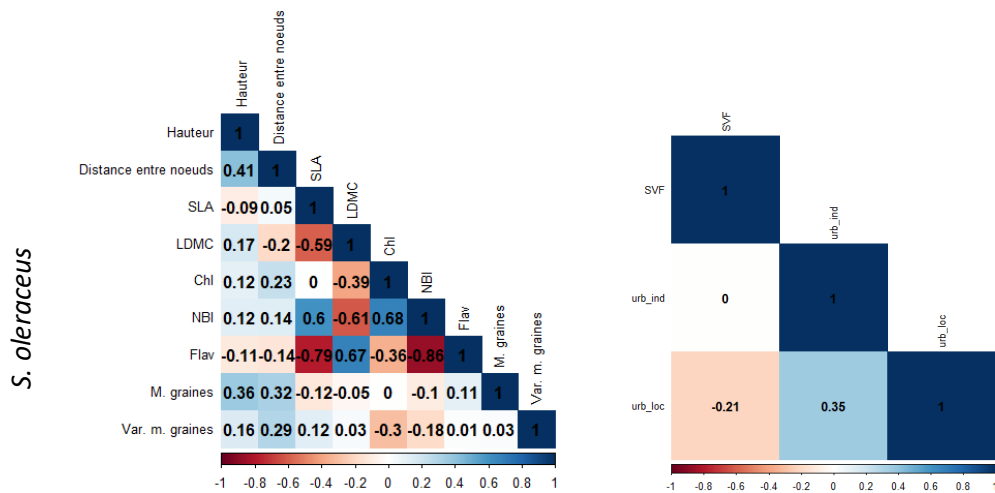
- Vile, D., Garnier, E., Shipley, B., Laurent, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Lavorel, S., Diaz, S., Hodgson, J., Lloret, F., Midgley, G., Poorter, H., Rutherford, M.C., Wilson, P., Wright, I., 2005. Specific Leaf Area and Dry Matter Content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of botany* 96, 1129–36. <https://doi.org/10.1093/aob/mci264>
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V., Messier, J., 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27, 244–252. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wang, M., Li, J., Kuang, S., He, Y., Chen, G., Huang, Y., Song, C., Anderson, P., Łowicki, D., 2020. Plant diversity along the urban–rural gradient and its relationship with urbanization degree in Shanghai, China. *Forests* 11, 171. <https://doi.org/10.3390/f11020171>
- Wang, Y., Bakker, F., de Groot, R., Wortche, H., Leemans, R., 2015. Effects of urban trees on local outdoor microclimate: synthesizing field measurements by numerical modelling. *Urban Ecosyst* 18, 1305–1331. <https://doi.org/10.1007/s11252-015-0447-7>
- Wang, Y., Meng, D., Zhu, Y., Zhang, F., 2009. Impacts of regional urbanization development on plant diversity within boundary of built-up areas of different settlement categories in Jinzhong Basin, China. *Landscape and Urban Planning* 91, 212–218. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2009.01.003>
- Ward, K., Lauf, S., Kleinschmit, B., Endlicher, W., 2016. Heat waves and urban heat islands in Europe: A review of relevant drivers. *Sci Total Environ* 569–570, 527–539. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.06.119>
- Warwick, S.I., 1979. THE BIOLOGY OF CANADIAN WEEDS.: 37 *Poa annua* L. *Can. J. Plant Sci.* 59, 1053–1066. <https://doi.org/10.4141/cjps79-165>
- Wei, T., Simko, V., 2021. R package 'corrplot': Visualization of a correlation matrix (Version 0.92). Available from <https://github.com/taiyun/corrplot>
- Weih, M., Karlsson, P.S., 2001. Growth response of Mountain birch to air and soil temperature: is increasing leaf-nitrogen content an acclimation to lower air temperature?. *New Phytologist* 150, 147–155. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00078.x>
- Weiher, E., Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., Eriksson, O., 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10, 609–620. <https://doi.org/10.2307/3237076>
- Weiner, J., Rosenmeier, L., Soy Massoni, E., Nogués, J., Hernandez Plaza, E., Sebastia, M.-T., 2009. Is reproductive allocation in *Senecio vulgaris* plastic? *Botany* 87, 475–481. <https://doi.org/10.1139/B09-012>
- Westerband, A.C., Funk, J.L., Barton, K.E., 2021. Intraspecific trait variation in plants: a renewed focus on its role in ecological processes. *Annals of Botany* 127, 397–410. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab011>
- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199, 213–227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, I.J., 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>
- Westoby, M., Wright, I.J., 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 261–268. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.004>
- Williams, L.K., Shaw, J.D., Sindel, B.M., Wilson, S.C., Kristiansen, P., 2018. Longevity, growth and community ecology of invasive *Poa annua* across environmental gradients in the subantarctic. *Basic and Applied Ecology* 29, 20–31. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.02.003>
- Williams, N.S.G., Hahs, A.K., Vesk, P.A., 2015. Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 17, 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.10.002>
- Williams, N.S.G., Morgan, J.W., McDonnell, M.J., McCarthy, M.A., 2005. Plant Traits and Local Extinctions in Natural Grasslands along an Urban-Rural Gradient. *Journal of Ecology* 93, 1203–1213.

- Williams, N.S.G., Schwartz, M.W., Vesk, P.A., McCarthy, M.A., Hahs, A.K., Clemants, S.E., Corlett, R.T., Duncan, R.P., Norton, B.A., Thompson, K., McDonnell, M.J., 2009. A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology* 97, 4–9. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01460.x>
- Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New phytologist*.
- Wittig, R., 2004. The origin and development of the urban flora of Central Europe. *Urban Ecosyst* 7, 323–329. <https://doi.org/10.1007/s11252-005-6833-9>
- Yahuang, L., Liu, J., Tan, S.-L., Cadotte, M., Wang, H., Xu, K., Li, D.-Z., Gao, L.-M., 2016. Trait-based community assembly along an elevational gradient in subalpine forests: quantifying the roles of environmental factors in inter- and intraspecific variability. *PLOS ONE* 11, e0155749. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155749>
- Yakub, M., Tiffin, P., 2017. Living in the city: urban environments shape the evolution of a native annual plant. *Glob Chang Biol* 23, 2082–2089. <https://doi.org/10.1111/gcb.13528>
- Yamashita, T., Yamashita, K., Kamimura, R., 2007. A stepwise AIC method for variable selection in linear regression. *Communications in Statistics - Theory and Methods* 36, 2395–2403. <https://doi.org/10.1080/03610920701215639>
- Yang, Q., Huang, X., Li, J., 2017. Assessing the relationship between surface urban heat islands and landscape patterns across climatic zones in China. *Scientific Reports* 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09628-w>
- Zarifianmehr, A., Jahanshahloo, L., Alijani, B., Zabihi, H., 2020. A Review of the definitions and calculation methods of Sky View Factor. *Journal of Architect, Urban Design & Urban Planning* 13, 207–223.
- Zebisch, M., Wechsung, F., Kenneweg, H., 2004. Landscape response functions for biodiversity—assessing the impact of land-use changes at the county level. *Landscape and Urban Planning, Development of European Landscapes* 67, 157–172. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(03\)00036-7](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(03)00036-7)
- Zhang, L., Yang, L., Zohner, C., Crowther, T., Li, M., Shen, F., Guo, M., Qin, J., Yao, L., Zhou, C., 2022. Direct and indirect impacts of urbanization on vegetation growth across the world's cities. *Science Advances* 8. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abo0095>
- Zhu, S., Guan, H., Bennett, J., Clay, R., Ewenz, C., Bengler, S., Maghrabi, A., Millington, A.C., 2013. Influence of sky temperature distribution on sky view factor and its applications in urban heat island. *International Journal of Climatology* 33, 1837–1843. <https://doi.org/10.1002/joc.3660>
- Ziska, L.H., Gebhard, D.E., Frenz, D.A., Faulkner, S., Singer, B.D., Straka, J.G., 2003. Cities as harbingers of climate change: common ragweed, urbanization, and public health. *J Allergy Clin Immunol* 111, 290–295. <https://doi.org/10.1067/mai.2003.53>

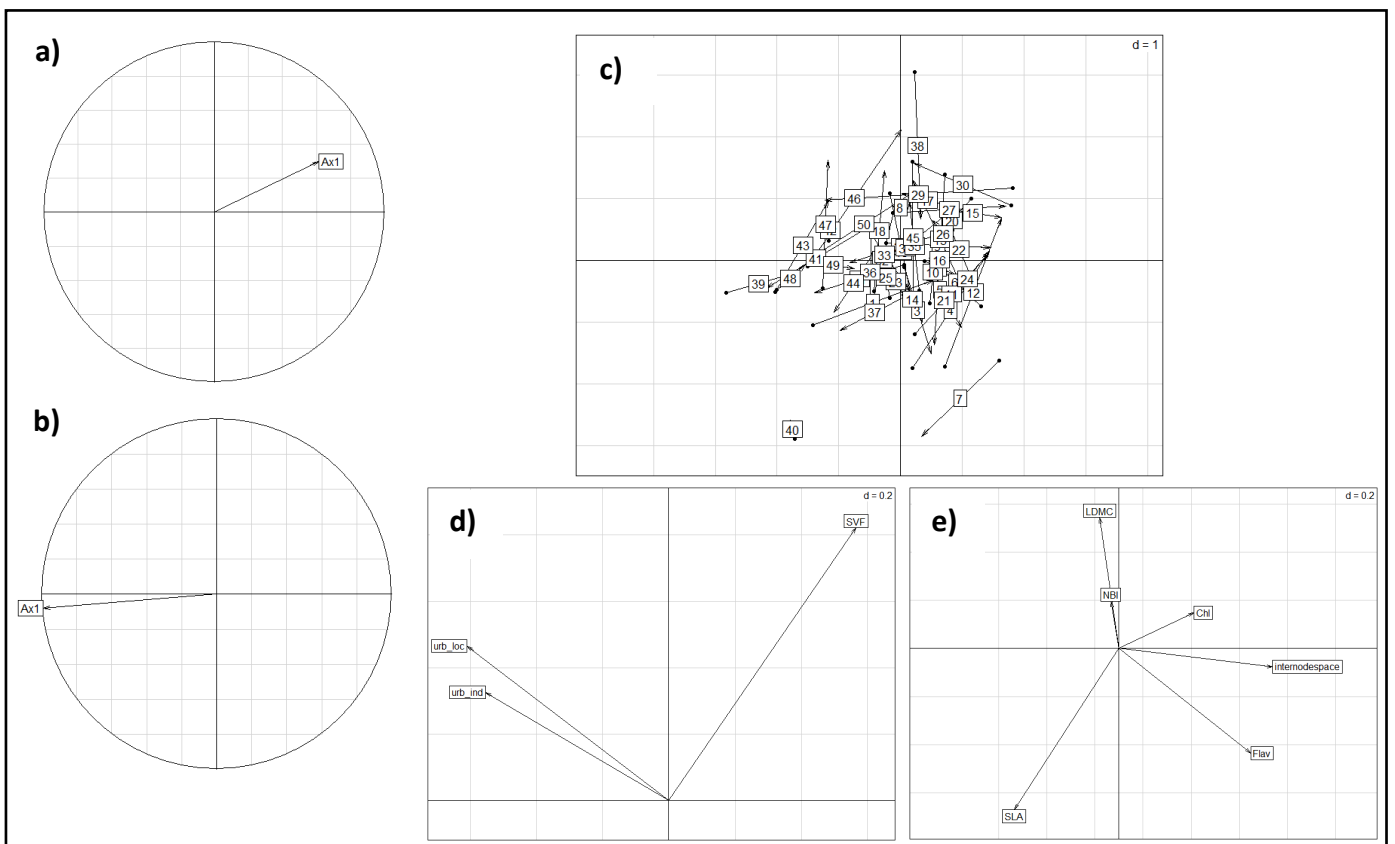
## Annexes

**Annexe 1 :** Corrélogrammes contenant les valeurs des coefficients de corrélation de Pearson entre chaque paire de traits fonctionnels (gauche) et entre chaque paire de variables environnementales (droite) mesurés pour chaque espèce. Les corrélations positives sont indiquées en bleu et les corrélations négatives sont indiquées en rouge.

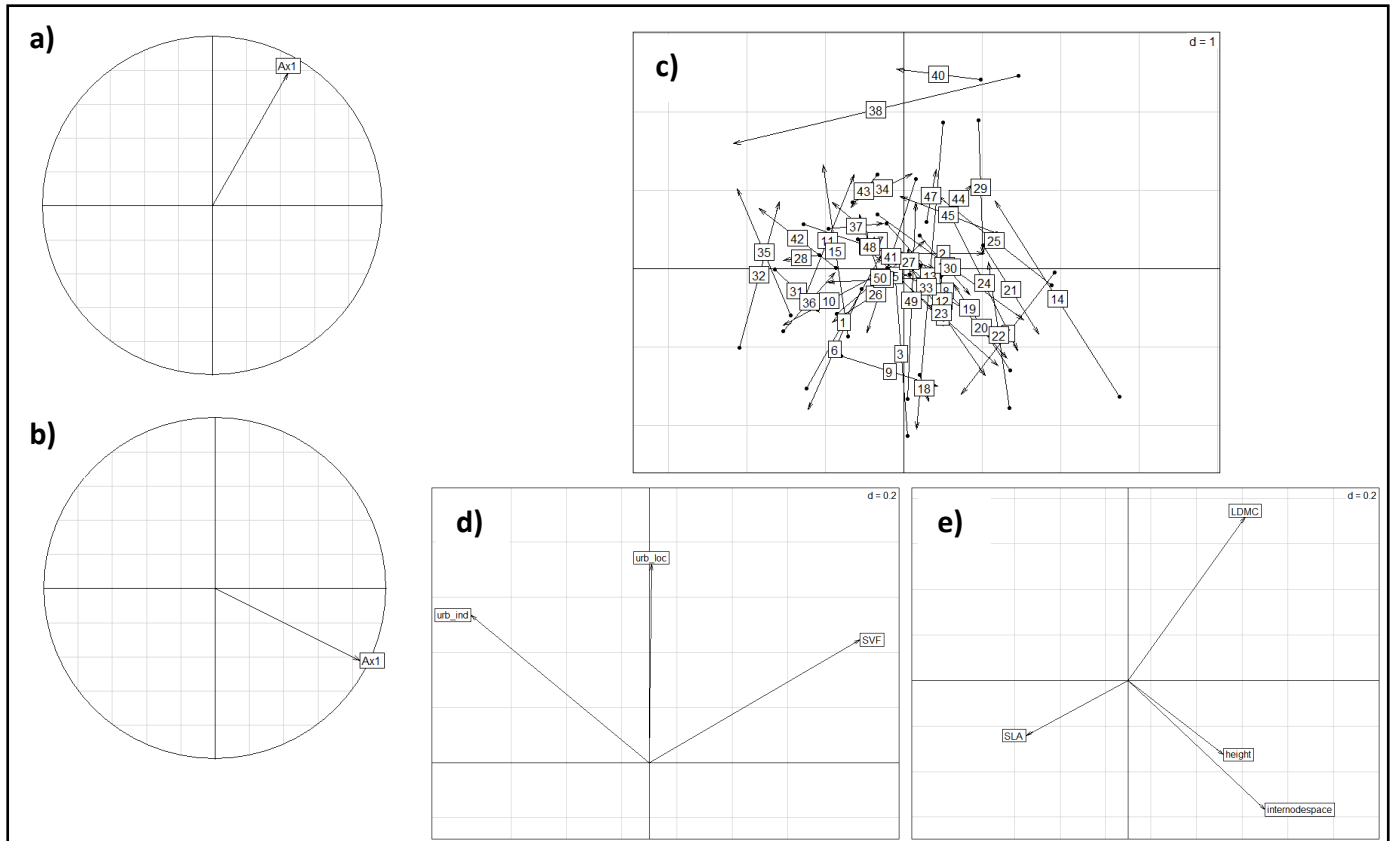




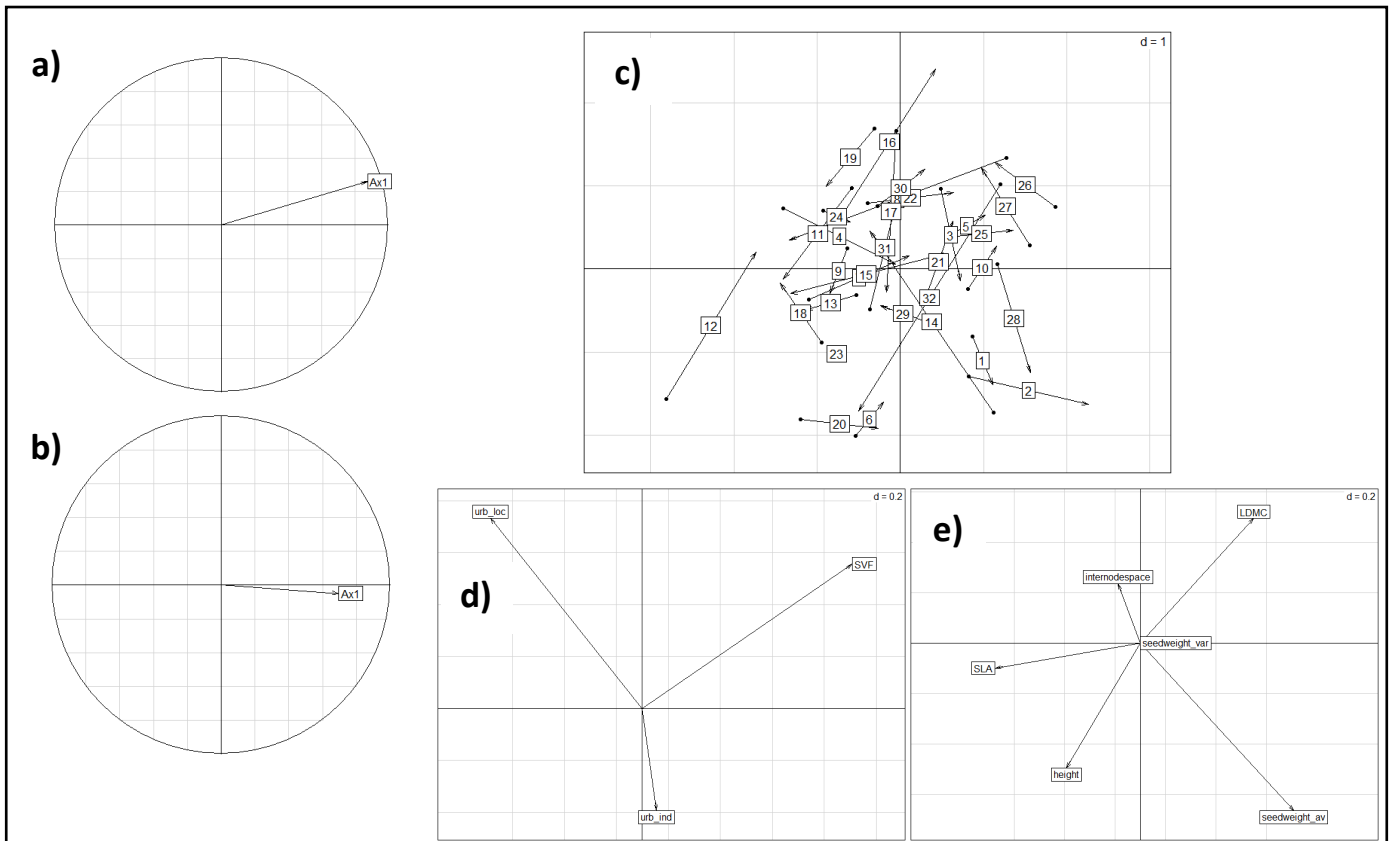
**Annexe 2** : Résultats de l'analyse en co-inertie réalisée entre les traits fonctionnels et les variables environnementales mesurés pour les individus de *S. media* : projection de l'axe principal des traits fonctionnels (a) et des variables environnementales (b) sur les axes de co-inertie, plan factoriel de l'analyse en co-inertie contenant les flèches reliant les individus échantillonnés selon leur trait fonctionnel (base de la flèche) et les variables environnementales (extrémité de la flèche) (c), distribution des variables environnementales (d) et des traits fonctionnels (e) dans le plan factoriel de l'analyse en co-inertie.



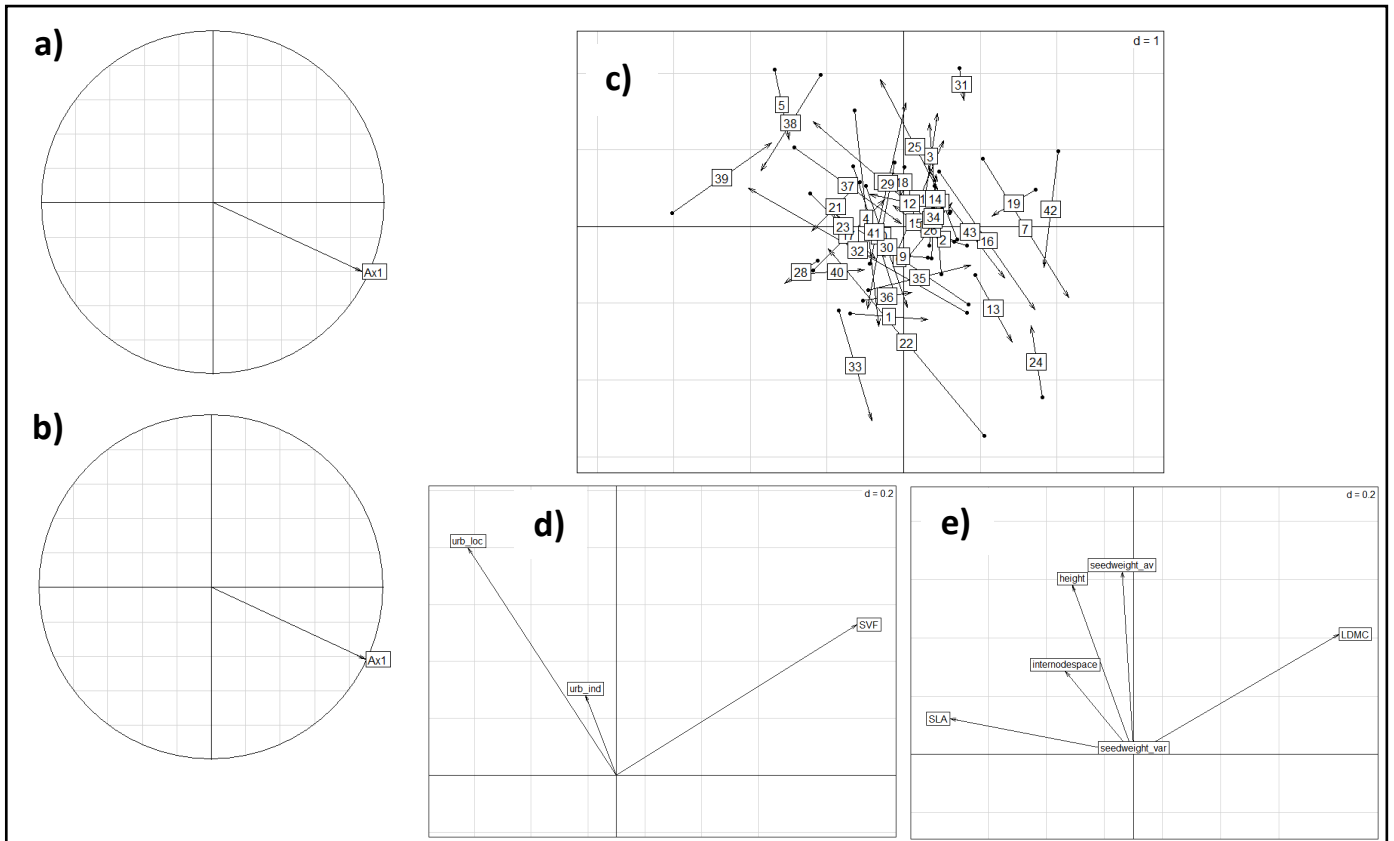
**Annexe 3** : Résultats de l'analyse en co-inertie réalisée entre les traits fonctionnels et les variables environnementales mesurés pour les individus de *C. bursa-pastoris* : projection de l'axe principal des traits fonctionnels (a) et des variables environnementales (b) sur les axes de co-inertie, plan factoriel de l'analyse en co-inertie contenant les flèches reliant les individus échantillonnés selon leur trait fonctionnel (base de la flèche) et les variables environnementales (extrémité de la flèche) (c), distribution des variables environnementales (d) et des traits fonctionnels (e) dans le plan factoriel de l'analyse en co-inertie.



**Annexe 4** : Résultats de l'analyse en co-inertie réalisée entre les traits fonctionnels et les variables environnementales mesurés pour les individus de *P. annua* : projection de l'axe principal des traits fonctionnels (a) et des variables environnementales (b) sur les axes de co-inertie, plan factoriel de l'analyse en co-inertie contenant les flèches reliant les individus échantillonnés selon leur trait fonctionnel (base de la flèche) et les variables environnementales (extrémité de la flèche) (c), distribution des variables environnementales (d) et des traits fonctionnels (e) dans le plan factoriel de l'analyse en co-inertie.



**Annexe 5** : Résultats de l'analyse en co-inertie réalisée entre les traits fonctionnels et les variables environnementales mesurés pour les individus de *S. vulgaris* : projection de l'axe principal des traits fonctionnels (a) et des variables environnementales (b) sur les axes de co-inertie, plan factoriel de l'analyse en co-inertie contenant les flèches reliant les individus échantillonnés selon leur trait fonctionnel (base de la flèche) et les variables environnementales (extrémité de la flèche) (c), distribution des variables environnementales (d) et des traits fonctionnels (e) dans le plan factoriel de l'analyse en co-inertie.





**Annexe 6** : Résultats de l'analyse en co-inertie réalisée entre les traits fonctionnels et les variables environnementales mesurés pour les individus de *S. oleraceus* : projection de l'axe principal des traits fonctionnels (a) et des variables environnementales (b) sur les axes de co-inertie, plan factoriel de l'analyse en co-inertie contenant les flèches reliant les individus échantillonnés selon leur trait fonctionnel (base de la flèche) et les variables environnementales (extrémité de la flèche) (c), distribution des variables environnementales (d) et des traits fonctionnels (e) dans le plan factoriel de l'analyse en co-inertie.

