
Toiture verte et dynamique de végétation : Etude de la banque de graines de la toiture verte du TERRA

Auteur : Sellier, Alizé

Promoteur(s) : Mahy, Grégory; Rivière, Lucie

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

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

Année académique : 2020-2021

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/13134>

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.

TOITURE VERTE ET DYNAMIQUE DE VÉGÉTATION : ÉTUDE DE LA BANQUE DE GRAINES DE LA TOITURE VERTE DU TERRA.

Alizé SELLIER

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

ANNEE ACADEMIQUE 2020-2021

CO-PROMOTEURS : G.MAHY & L. RIVIERE

© 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.

TOITURE VERTE ET DYNAMIQUE DE VÉGÉTATION : ÉTUDE DE LA BANQUE DE GRAINES DE LA TOITURE VERTE DU TERRA.

Alizé SELLIER

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

ANNEE ACADEMIQUE 2020-2021

CO-PROMOTEURS : G.MAHY & L. RIVIERE

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier Pr Grégory Mahy ainsi que Mlle Lucie Rivière pour leur encadrement de qualité. Mr Mahy, merci pour le suivi régulier que vous avez fourni et qui m'a beaucoup aidé dans l'avancement de mon travail, merci aussi pour l'intérêt et l'enthousiasme que vous lui avez porté lors de chacune de nos discussions. Lucie, merci pour tous les conseils que tu as pu me donner, pour ton aide sur le terrain, ta disponibilité mais surtout ton éternelle bonne humeur. Ce fût un réel plaisir de travailler avec vous ces six derniers mois.

Merci aussi à l'entière de l'équipe « Biodiversité & paysage » pour leur accueil malgré une année encore fois assez atypique. Merci à Lucas pour ses nombreux coups de mains et pour tous nos allers-retours à Louvain-la-Neuve.

Un tout grand merci à tous mes cokotteurs, les habitants (anciens et actuels) du Kot Blokker, qui ont embellis mes années à Gembloux ! Merci pour tous nos fous rires et tous les moments passés ensemble, ça n'aurait pas été pareil sans vous les gars ! Mention spéciale pour Benjamin et Soleiman avec qui on aura tout traversé ensemble.

Merci à mes amis Gembloutois qui resteront, je l'espère, des amis pour la vie.

Merci à mes parents à ma sœur qui m'ont toujours soutenue et poussée à donner le meilleur de moi-même malgré mon abonnement annuel aux secondes sessions qui les désespéraient toujours. Merci d'avoir toujours été là pour moi quoi qu'il arrive !

Pour finir, un immense merci à mon copain, Jérémie qui m'a littéralement soutenue tous les jours de ces six derniers mois ! Jerem, merci de m'avoir appris à placer des virgules, merci pour tes relectures, merci d'avoir toujours été là quand j'avais besoin de toi, merci de m'avoir supportée et remonté le moral dans les moments plus difficiles, et surtout, merci d'être la personne que tu es.

ABSTRACT

FRANCAIS

L'étude des banques de graines des toitures végétalisées amène un œil nouveau sur la dynamique de végétation des toitures, encore trop peu étudiées jusqu'ici. Dès lors, l'objectif principal de ce travail sera d'étudier cette dynamique à travers la banque de graines de la toiture végétalisée du TERRA. L'évolution de la végétation au fil des ans sera elle aussi étudiée et comparée à la banque de graines actuelle, et ce, en lien avec deux paramètres : l'ensoleillement et la profondeur du substrat.

La toiture végétalisée extensive étudiée, imposant des conditions abiotiques semblables à celles d'une pelouse sèche, a reçu un semis initial composé d'espèces typiques de ce type d'habitat naturel. Quatre ans plus tard, sa banque de graines est composée majoritairement d'espèces rudérales spontanées et très faiblement d'espèces issues du semis. À l'inverse la communauté végétale de la toiture, qui commence à se stabiliser avec le temps, voit toujours son couvert dominé par des espèces de pelouses sèches majoritairement vivaces. Il a aussi été confirmé que la communauté végétale était influencée par la profondeur du substrat ainsi que par l'ensoleillement. La masse des graines ainsi que leur indice de longévité influencent la présence des graines au sein du substrat. Ces deux traits sont les facteurs principaux permettant d'expliquer les différences entre la banque de graines et la végétation de la toiture. En cas de perturbation, la communauté semée ne pourrait être restaurée complètement qu'avec un semis ponctuel.

Les espèces rudérales sont fortement présentes au sein de la toiture extensive étudiée. Le couvert végétal, et donc, indirectement les paramètres de profondeur du substrat et d'ensoleillement, semble influencer la présence de ces espèces.

Cette étude aura permis d'apporter de nouvelles connaissances qui, toutefois, nécessitent d'être encore approfondies afin d'en apprendre davantage sur les dynamiques de végétation des toitures végétalisées extensives.

Mots clés : *Toiture verte, banque de graines, traits fonctionnels, espèces rudérales*

The study of green roof seed banks brings a new perspective on the dynamics of roof vegetation, which has not been studied enough so far. Therefore, the main objective of this work will be to study this dynamic through the seed bank of the TERRA's green roof. The evolution of the vegetation over the years will also be studied and compared to the current seed bank, in relation to two parameters: sunlight and substrate depth.

The studied extensive green roof, imposing abiotic conditions similar to those of a dry lawn, received an initial seedling composed of typical species of this type of natural habitat. Four years later, its seed bank is composed mainly of spontaneous ruderal species and very few species originating from the seeding. In contrast, the roof plant community, which is beginning to stabilise over time, is still mostly dominated by perennial dry grassland species. It was also confirmed that the plant community was influenced by the substrate's depth as well as by sunlight. Seed mass and seed longevity index influence the presence of seeds in the substrate. These two traits are the main factors explaining the differences between the seed bank and the roof vegetation. In the event of disturbance, the seeded community could only be fully restored with spot seeding.

Ruderal species are strongly present within the studied extensive roof. The vegetation cover, and thus indirectly the parameters of substrate depth and sunlight, seem to influence the presence of these species.

This study will have provided new knowledge which, however, needs to be further investigated in order to learn more about the vegetation dynamics of extensive green roofs.

Key words: Green roof, seed bank, functional traits, ruderal species

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	1
ABSTRACT.....	2
FRANCAIS.....	2
ANGLAIS	3
1- INTRODUCTION.....	6
1.1- <i>Toitures vertes</i>	6
1.2- <i>Habitat analogue</i>	8
1.3- <i>Évolution des communautés végétales</i>	9
1.4- <i>Banque de graines du sol</i>	10
1.5- <i>Impact de l'environnement sur les communautés végétales</i>	11
2- QUESTIONS DE RECHERCHE.....	12
3- MATÉRIEL ET MÉTHODE.....	13
2.1- <i>Site d'étude</i>	13
2.2- <i>Description du dispositif expérimental</i>	13
2.3- <i>Collecte des données</i>	15
2.3.1- <i>Étude de la banque de graines</i>	16
2.3.2- <i>Suivi et dynamique de végétation</i>	17
2.3.3- <i>Traits fonctionnels</i>	18
2.4- <i>Analyses</i>	18
2.4.1- <i>Analyse des communautés végétales</i>	18
2.4.2- <i>Analyse des traits fonctionnels</i>	18
2.4.3- <i>Groupes écologiques</i>	19
2.4.4- <i>Indice de Jaccard</i>	19
2.4.5- <i>Influence du couvert</i>	19
4- RÉSULTATS.....	21
3.1- <i>Composition de la banque de graines</i>	21
3.2- <i>Composition et évolution de la végétation sur la toiture</i>	23
3.2.1- <i>Composition de la végétation sur la toiture</i>	23
3.2.2- <i>Évolution du couvert et structuration floristique des communautés végétales</i>	24
3.2.2.1- <i>État du couvert en juin 2021</i>	24
3.2.2.2- <i>Évolution du couvert de 2018 à 2021</i>	25
3.2.3- <i>Liens entre la banque de graines et la végétation de la toiture</i>	26
3.2.4- <i>Traits fonctionnels</i>	28
3.2.5- <i>Influence du couvert</i>	30
<i>Relation couvert – facteurs environnementaux</i>	30
<i>Relation entre le couvert et les espèces rudérales (pour la banque de graines)</i>	31
<i>Relation entre le couvert et les espèces rudérales (pour la végétation d'avril)</i>	32

	Relation entre le couvert et les espèces rudérales (pour la végétation de mai).....	32
5-	DISCUSSION	33
	<i>4.1- La présence de banque de graines sur toitures extensives ayant déjà été confirmée par la littérature, quel est l'état de celle de la toiture verte du terra 4 ans après le semis initial ?</i>	<i>33</i>
	<i>4.2- Comment la végétation a-t-elle évolué au fil du temps ? existent-ils des liens entre cette dernière et la banque de graines ?</i>	<i>34</i>
	<i>4.3- Existe-t-il un lien entre le couvert et l'implantation d'espèces rudérales ?</i>	<i>35</i>
	<i>4.4- Vers quel type de végétation se dirigerait la toiture végétalisée si cette dernière devait être totalement régénérée par la banque de graines ?</i>	<i>36</i>
	<i>4.5- Discussion du protocole expérimental</i>	<i>38</i>
6-	CONCLUSION	39
7-	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	40
8-	ANNEXES	44

1- INTRODUCTION

La croissance démographique telle que nous la connaissons aujourd'hui n'a jamais été aussi forte et nous force à trouver des solutions afin de pouvoir accueillir et nourrir cette population grandissante. En effet, 9,7 milliards de personnes sont prévues pour 2050, dont plus de la moitié devrait vivre en zones urbaines (ONU 2019).

Cette perspective présente toutefois quelques complications, car l'étalement urbain, bien que présentant une multitude de conséquences positives pour de nombreux domaines, est également responsable d'une série d'impacts environnementaux négatifs. Pollution atmosphérique, dégradation des cours d'eau, perte de la biodiversité indigène et beaucoup d'autres encore sont le résultat de l'urbanisation qui prévoit de s'accroître (Berardi et al. 2014). Afin de limiter ces impacts, une nouvelle vision des villes se développe, intégrant directement de nouvelles technologies plus respectueuses de l'environnement (Whittinghill and Rowe 2012). Parmi ces solutions se trouvent les toitures végétalisées, une « nature based solution » dont les actions sont inspirées, prises en charge ou copiées de la nature (European Environment agency 2021).

La biodiversité urbaine, auparavant restreinte à un rôle récréatif et esthétique, se présente donc aujourd'hui comme une solution permettant d'intégrer la nature aux villes et contribuer à l'atténuation des problèmes cités précédemment (Oberndorfer et al. 2007). Afin d'optimiser l'aide apportée par la biodiversité, il est indispensable d'étudier tous ses aspects, et ce selon les facteurs susceptibles de l'influencer, mais aussi d'évaluer sa dynamique au cours du temps.

Cette dynamique référant à la succession des végétaux présents sur un même site est influencée par la contribution de la banque de graines du sol à la régénération de la végétation. Cette banque de graines peut en effet être vue à la fois comme un réservoir séminal de communautés, souvenir des végétations passées, mais aussi comme le futur de celles à venir (Marage et al. 2006). Souvent étudiée dans le cadre de la restauration de milieux naturels pour son amélioration de la résilience des communautés (Bakker et al. 1996), il est original de l'étudier au sein d'un habitat analogue présentant un assemblage d'espèces diversifié. Dans cette étude, la banque de graines de la toiture végétalisée du centre de recherche TERRA située à Gembloux, Belgique, sera étudiée. C'est une des premières études de banque de graines d'une toiture verte (Vanstockem et al. 2018), conçue comme un habitat analogue aux pelouses calcicoles.

1.1- TOITURES VERTES

Les toitures vertes sont un assemblage d'éléments végétaux et d'éléments de toiture traditionnelle. Chaque couche contribue à une fonction bien spécifique : protection, drainage, filtrage, milieu de culture (Snodgrass and McIntyre 2010)... Bien qu'ayant une base identique (figure 1) ces toitures sont généralement classées selon deux catégories : les toitures intensives et les toitures extensives. La première présente une large épaisseur de sol (> 20cm) tandis que le seconde présente une épaisseur de sol plus fine

(de 2 à 20 cm) (Berndtsson 2010). Au-delà de l'épaisseur du substrat, les éléments composants la structure vont aider eux aussi à déterminer le type de toiture dont il s'agit et le rôle qu'elle va pouvoir jouer. Accessibilité, poids, diversité en espèces de plantes, complexité de la structure, irrigation, maintenance et coûts sont les principaux critères permettant de classer une toiture verte (Berardi et al. 2014).

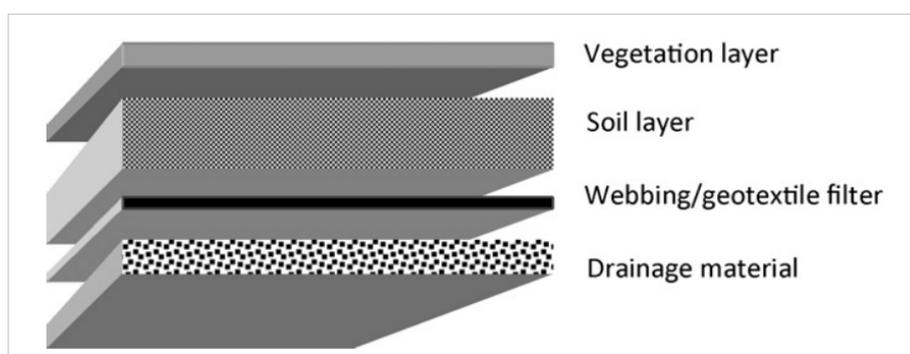


FIGURE 1: SCHÉMA DE LA SUPERPOSITION TYPIQUE DES COUCHES D'UNE TOITURE VERTE (BERNDTSSON 2010).

Les toitures intensives peuvent accueillir une grande diversité de plantes les rendant capables de devenir un environnement naturel à haut potentiel de biodiversité tout en fournissant un espace récréatif. Cependant, de telles infrastructures sont une charge importante pour le bâtiment et imposent donc une contrainte technique si conséquente qu'elles sont finalement assez peu répandues (Berardi et al. 2014).

Plus nombreuses sont les toitures extensives qui, étant donné la faible quantité de substrat, sont plus simples à mettre en œuvre et entretenir. À Bruxelles, par exemple, 65% des toitures végétalisées recensées sont extensives (Froment 2016). Cependant, le choix de plantes y est plus limité, car la faible profondeur de sol entraîne une série de stress devant être tolérés par les communautés végétales choisies (Ksiazek-Mikenas and Köhler 2018). Ce modèle de toiture verte est celui qui sera étudié dans le présent travail, car c'est le type de toiture végétalisée le plus courant.

Certains auteurs ajoutent un troisième modèle à la classification des toitures végétalisées : les toitures semi-extensives, un intermédiaire aux deux précédentes (Nagase et al. 2013).

Finalement, une autre classification ordonne les toitures végétales selon leur couverture végétale (Madre et al. 2014). Madre qualifie cette dernière de « typologie écologique », car il l'estime plus adaptée à l'étude de l'évolution des écosystèmes, mais aussi plus propice à introduire les préoccupations de biodiversité dans les projets de planification urbaine. Dans sa classification il distingue les strates de végétation, obtenant ainsi les modèles : muscinale, herbacée, arbustive ou arborée.

Outre leurs classifications, les toitures vertes créent un vaste réseau de biodiversité au sein des villes qui, afin de maximiser leur potentiel, devraient être plus amplement étudiées (Francis and Lorimer 2011). En

effet, un tel réseau relie entre elles des zones centrales à l'aide de zones de liaison, ces dernières agissant comme un support à la dispersion pour la faune et la flore. La dispersion de graines par exemple est une fonction importante de l'écosystème faisant le lien entre les générations successives de plantes et influençant la dynamique de végétation (Cruz et al. 2013).

1.2- HABITAT ANALOGUE

Le terme « habitat template » fait référence à une description quantitative des paramètres physiques et chimiques qui définissent un habitat particulier et le séparent des autres habitats (Southwood 1977). Ce concept est particulièrement intéressant dans le cas de l'étude de toitures vertes extensives, car comme expliqué précédemment elles impliquent un environnement stressant où seules certaines communautés végétales sont amenées à survivre et se développer (Ksiazek-Mikenas and Köhler 2018). Ainsi, dans le but d'identifier les communautés adaptées à de telles conditions, des écosystèmes naturels existants peuvent être identifiés et copiés. L'habitat résultant de cette copie sera donc dénommé « habitat analogue » ou « habitat template » et jouera le rôle du milieu naturel sélectionné (Lundholm 2006). De manière générale, des communautés tirées aléatoirement rendront moins de services écosystémiques qu'une communauté d'espèces sélectionnées délibérément pour leurs traits fonctionnels (Cook-Patton and Bauerle 2012).

Tout d'abord il est important de comprendre l'origine du caractère stressant des toitures vertes. Le substrat, par sa nature poreuse et sa faible profondeur, est à l'origine de conditions de croissance très sèches. Ce phénomène s'accroît lorsque la toiture verte, étant à un niveau supérieur à celui du sol, est exposée à une grande quantité d'UV et de chaleur entraînant une hausse des températures estivales (Dunnett et Kingsbury 2004). L'importante vitesse du vent, également due à la hauteur, augmente le risque de dessèchement en été ainsi que des refroidissements hivernaux plus froids qu'au niveau du sol. Ainsi, les toitures vertes sont fortement influencées par les températures extrêmes (Oberndorfer et al. 2007). Des dommages physiques sur la végétation et le substrat sont aussi susceptibles d'arriver lorsque la toiture est soumise à des vents de forte puissance (Lundholm 2006).

Ces conditions stressantes façonnent l'évolution des organismes et agissent comme un filtre capable d'éliminer de nombreuses espèces colonisatrices potentielles non adaptées aux toitures vertes. Les plantes se développant dans de telles conditions possèdent déjà des adaptations à des conditions similaires dans la nature, rendant leur survie et leur croissance possible (Lundholm 2006). Pour les toitures vertes les communautés végétales sont xéro(-més)ophiles ou généralistes (Madre et al. 2014). Peuvent également être citées comme exemple les espèces végétales des habitats rocheux, dont les stratégies d'adaptation telles que l'évitement de la sécheresse par la dormance ou encore la tolérance à la sécheresse au moyen de feuilles succulentes, leur permettent de s'acclimater aussi aux toitures vertes. L'ensemble des espèces adaptées aux conditions des toitures vertes proviennent d'origines variées, on peut notamment citer les

habitats naturels rocheux et dunaires (Lundholm 2006). L'habitat analogue qui en découle n'est autre que les pelouses calcicoles (Lundholm 2006; Choi 2012; Boland 2017). Cet écosystème à haute valeur en biodiversité a qualitativement et quantitativement fortement décliné en Europe occidentale (WallisDeVries et al. 2002). C'est pourquoi son association aux toitures vertes apporte une plus-value environnementale qui mérite d'être étudiée.

Le travail présent sera donc réalisé selon l'hypothèse que la toiture étudiée est un habitat analogue à une pelouse sèche calcicole. La dynamique de végétation de ce type de milieu n'ayant été que très peu étudiée jusqu'ici (Choi 2012), il sera intéressant d'observer si la communauté initialement choisie tend à s'implanter ou si au contraire elle disparaît au fil des années, remplacée par une autre.

1.3- ÉVOLUTION DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES

La composition floristique ainsi que la distribution des espèces au sein des communautés végétales de toitures végétalisées évoluent dans le temps (Madre et al. 2014; Brown and Lundholm 2015). En effet, une diminution du nombre d'espèces plantées, couplée à une augmentation des espèces colonisatrices, est observée au fil des années (Brown and Lundholm 2015). Il en résulte souvent une combinaison d'espèces dont une petite fraction (environ 30%) est composée d'espèces plantées, et une plus grande fraction, le restant, est composée d'espèces spontanées (Dunnett et al. 2008). Les communautés évoluent essentiellement durant les premières années et se stabilisent par après (Madre et al. 2014).

L'assemblage des communautés végétales naturelles est traditionnellement régi par trois filtres fortement liés aux traits fonctionnels des espèces. Ainsi, pour être en mesure de faire partie de la communauté locale, les espèces doivent pouvoir atteindre l'habitat (filtre de dispersion), elles doivent s'établir ainsi que survivre dans l'environnement abiotique local (filtre abiotique) et elles doivent être capables de subir ou profiter des interactions avec les autres espèces présentes (filtre biotique). Dans le cas des toitures végétalisées, on peut s'attendre à un fort effet de filtre à la dispersion due à la faible connectivité des milieux naturels au sein du réseau urbain, mais aussi aux différences de hauteurs entre les bâtiments supportant les toitures vertes. De même, les conditions abiotiques spécifiques peuvent avoir un fort effet de filtrage, conduisant à une réduction de la diversité des espèces végétales, mais aussi à une convergence des traits et donc à une réduction de la diversité fonctionnelle. En effet, seul un nombre limité de traits adaptés au stress peuvent persister (Vanstockem et al. 2019).

L'ordre d'installation des communautés végétales ainsi que la densité de semis des espèces sont des éléments influençant l'évolution temporelle des communautés. En effet, l'évolution des espèces à croissance lente est modelée par les espèces pionnières par effet de compétition ou encore de facilitation (Young et al. 2001).

On peut également citer les conditions abiotiques telles que l'humidité, l'ensoleillement ou encore des événements climatiques ponctuels qui vont eux aussi façonner la communauté végétale résultante (Brown and Lundholm 2015).

Le syndrome de dispersion, c'est-à-dire la corrélation entre la morphologie des graines et leurs agents dispersifs, a aussi un rôle crucial, car il détermine la survie des graines, le nombre de plantules ainsi que la dispersion des plantes (Westoby 1998).

Ainsi, il est primordial que tous les facteurs venant d'être cités soient pris en considération lors de la mise en place d'une toiture végétalisée afin que ces dernières puissent remplir leurs rôles de la manière la plus complète possible.

L'étude des phases de germination et d'établissement d'espèces peut s'avérer très importante pour comprendre au mieux tous ces changements. Parmi ces dernières, la persistance de graines dans le sol est une stratégie que les espèces peuvent utiliser afin de persister dans une communauté végétale et influencer la dynamique de végétation (Thompson et al. 1997).

1.4- BANQUE DE GRAINES DU SOL

La banque de graines du sol désigne la réserve de graines viables présentes dans le sol capable de régénérer la végétation (Christoffoleti and Caetano 1998). En milieu naturel il a déjà été démontré que ces banques de graines font partie intégrante de la dynamique de végétation (Plue et al. 2017). Très peu d'études ont cependant été réalisées sur les banques de semences en milieu urbain (Albrecht et al. 2011), d'où la nécessité d'étudier plus amplement le sujet. Vanstockem (2019), le premier à réaliser une étude de grande ampleur sur les banques de graines des toitures extensives, affirme que ces dernières ont un rôle dynamique au sein du pool d'espèces tout en étant soumises à une série d'influences extérieures.

Plus généralement, les graines présentes dans la banque de graines sont issues d'une « pluie de graines » provenant des communautés végétales locales, voisines ou éloignées, et cela en fonction de leur capacité à la dispersion (Christoffoleti and Caetano 1998). Leur capacité à rester sous cette forme de graine est un moyen de survie permettant à l'individu de tolérer des conditions plus défavorables que s'il était sous sa forme de plante, plus fragile (Chang et al. 2001). Cependant, bien qu'ayant un objectif général commun, plusieurs types de banques de graines existent.

Tout d'abord il y a les banques de graines **transitoires** composées d'espèces présentes dans la végétation et absentes de la banque de graines ou seulement présentes dans la couche supérieure du sol (Thompson et al. 1997). Les graines de ce type de banques ont la caractéristique d'avoir une courte durée de vie, elles ne rentrent pas en dormance et elles sont dispersées dans le temps durant de courtes périodes pendant l'année (Christoffoleti and Caetano 1998). Ensuite les banques de graines **persistantes à court terme**, regroupant les espèces absentes ou présentes dans la végétation, mais toujours présentes dans la banque

de graines et étant plus fréquentes dans les couches supérieures du sol (0-5 cm de profondeur) que dans les couches inférieures (5-10 cm de profondeur). Finalement, les banques de graines **persistantes à long terme** regroupant les espèces absentes ou présentes de la végétation, mais toujours présentes dans la banque de graines, et au moins aussi fréquentes dans les couches inférieures du sol que dans les couches supérieures (Thompson et al. 1997). Les banques de graines persistantes sont composées de graines âgées de plus d'un an et la réserve en elle-même peut rester dans le sol plusieurs années, enfouie dans le sol (Christoffoleti and Caetano 1998).

Cette classification démontre une autre caractéristique des banques de graines : leur hétérogénéité. En effet, il semblerait que les graines soient surtout présentes dans les premiers centimètres (de 0 à 5 cm) du sol (Traba et al. 2004). De plus, les graines les plus âgées sont plus susceptibles de se retrouver en profondeur, permettant potentiellement d'être utilisées comme un indice de longévité (Thompson et al. 1997).

En effet, la longévité des graines dépend de la profondeur d'enfouissement, mais aussi de l'espèce, des caractéristiques de la graine et des conditions climatiques (Carmona 1992).

Une autre caractéristique affectant la banque de graines est la dormance des graines, un mécanisme important de préservation des espèces au sein de la banque permettant de répartir la germination tout au long de l'année. La dormance peut ainsi garantir la survie d'espèces sous forme de graines, dans des conditions défavorables, même lorsque la population est éliminée (Carmona 1992).

L'étude des banques de graines du sol des toitures vertes est d'autant plus importante, car la germination en conditions de stress diffère de la germination en milieu naturel. En effet, il semblerait que le succès de germination soit fortement corrélé à la longueur, la largeur et la surface des graines, entraînant une influence négative des caractéristiques physiques des substrats de toiture verte sur les performances de germination des graines présentes. D'autres variables telles que le vent, la prédation, les variations de température du substrat ou encore les variations d'humidité relative sont aussi des facteurs limitants pour la germination (Harp et al. 2015). Les études de banques de graines s'effectuent généralement par échantillonnage puis semis dans des conditions optimales de croissance afin de pouvoir observer un maximum d'individus émerger (Christoffoleti and Caetano 1998). Toutefois, les résultats peuvent être influencés par la dormance des graines (Buhler and Maxwell 1993), de plus, certaines espèces extraites de banques de graines ont moins de 10% de leurs graines capables de germer (Thompson et al. 1997).

1.5- IMPACT DE L'ENVIRONNEMENT SUR LES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES

Malgré le patron commun à toutes les toitures végétalisées extensives, chacune présente ses propres particularités locales capables d'influencer faiblement ou significativement la dynamique de végétation rencontrée. Parmi les variables capables d'avoir une influence significative sur les communautés

présentes, il est possible de citer la nature et profondeur du substrat, le climat (Thuring and Grant 2015), la hauteur du toit, la superficie et enfin la capacité de rétention d'eau (Ksiazek-Mikenas and Köhler 2018).

L'exposition est le facteur ayant le plus d'influence sur le développement des communautés végétales. En effet, si l'on se concentre sur une zone située à l'ombre, des températures moins extrêmes seront attendues entraînant un environnement moins stressant capable d'accueillir davantage d'espèces végétales. L'exposition joue ainsi un rôle dans la dynamique de la biodiversité grâce aux microclimats qu'elle engendre (Brown and Lundholm 2015).

La profondeur du substrat est le second paramètre ayant l'influence la plus significative sur l'évolution des communautés végétales (Thuring and Grant 2015). En effet, ce dernier ayant des conséquences directes sur la stabilité du système ainsi que sur la réserve d'eau, cela justifie l'importance de son impact. Ainsi, des substrats plus profonds vont avoir tendance à soutenir un plus grand nombre d'espèces ainsi qu'une plus faible proportion d'espèces succulentes tandis qu'un substrat moins profond verra cette tendance s'inverser. En effet, un substrat plus profond contribue à réduire le stress du système en augmentant la réserve d'eau du sol et permet ainsi de réduire le stress hydrique qui limite la croissance de nombreuses espèces (Brown and Lundholm 2015). La profondeur du substrat est d'autant plus importante à étudier ici, car, comme il a été vu précédemment, la banque de graines est très hétérogène le long du gradient de profondeur (Thompson et al. 1997).

Les deux facteurs venant d'être abordés sont ceux qui interviendront dans cette étude. D'autres facteurs existent, mais interviennent dans une moindre mesure, ils ne seront pas plus développés.

2- QUESTIONS DE RECHERCHE

L'objectif de ce travail est de comprendre l'importance de la banque de graines dans la dynamique des communautés végétales d'une toiture végétalisée extensive installée il y a quatre ans sur le centre de recherche TERRA, à Gembloux, en Belgique. La toiture végétale étudiée a été réalisée comme une communauté végétale analogue à une pelouse calcicole. Elle présente une hétérogénéité environnementale marquée (profondeur de substrat, exposition) qui influence ses communautés végétales. Ainsi, nos questions de recherche sont :

- La présence de banque de graines sur toitures extensives ayant déjà été confirmée dans la littérature, quel est l'état de celle de la toiture végétalisée du TERRA 4 ans après le semis initial ?
- Comment la végétation a-t-elle évoluée au fil du temps ? Existe-t-il des liens entre cette dernière et la banque de graines ?
- Existe-t-il un lien entre le couvert et l'implantation d'espèces rudérales ?
- Vers quel type de végétation se dirigerait la toiture végétalisée si cette dernière devait être totalement régénérée par la banque de graines ?

3- MATÉRIEL ET MÉTHODE

2.1- SITE D'ÉTUDE

L'expérimentation porte sur la toiture verte du centre de recherche TERRA, située à Gembloux Agro-Bio Tech (50°33'48" N 4°41'52" E) où le climat est de type tempéré océanique (Service fédéral belge, n.d.). Cette expérience s'inscrit dans le cadre d'une étude détaillée de cette toiture verte sur laquelle les premiers relevés effectués remontent à 2017.

2.2- DESCRIPTION DU DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

La toiture, dont la surface totale est de 234 m², est composée de 13 parcelles orientées est-ouest sur leur longueur. Ces dernières sont caractérisées par des tailles variant de 14m² à 57m² et sont partagées selon deux profondeurs de substrat à savoir 8 et 14 cm, qui, après tassement sont estimées à 6,2 ± 0,3 cm et 11,5 ± 0,3 cm (Rivière 2019). De par la structure du bâtiment, la toiture est entourée par trois murs et des puits de lumière sont aménagés entre les parcelles imposant ainsi un gradient d'ensoleillement du nord vers le sud. Dans son travail de fin d'études, Bernard (2017) a modélisé les heures d'ensoleillement maximal durant un jour d'été sans nuages. Les données de cette étude ont été regroupées selon trois classes d'ensoleillement en fonction du nombre d'heures de soleil maximal potentiel par jour (figure 2). La modélisation n'a pas été effectuée sur les parcelles 11 à 13, cependant, les classes d'ensoleillement des quadrats de ces parcelles ont été estimées suivant la modélisation des autres parcelles. Ces estimations sont visibles à la figure 3.

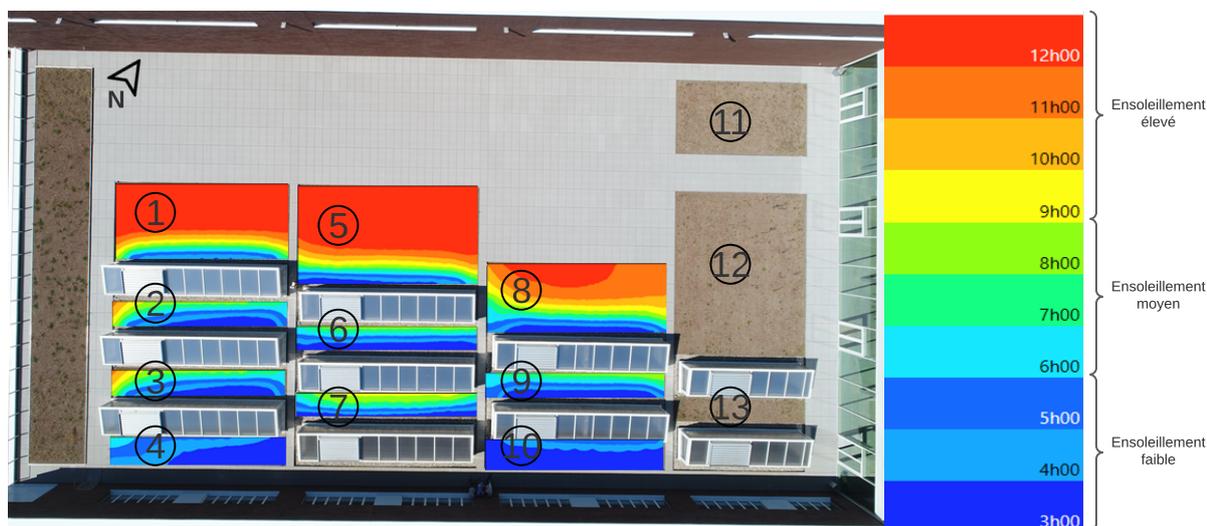


FIGURE 2: MODÉLISATION DES VARIATIONS D'ENSOLEILLEMENT (BERNARD 2017)

La variation d'exposition ainsi que la profondeur des parcelles seront prises en compte dans cette étude. Les espèces présentes sur la toiture (tableau 1) sont, dans un premier temps, issues des semis réalisés à la main en octobre 2017.

En effet, les parcelles de 1 à 10 (zone 1) ont reçu un mélange de 29 espèces typiques de pelouses sèches ou plus précisément de xero et mesobromion tels que présents en zones calcaires en Wallonie. Ces espèces ont été sélectionnées sur base de l'hypothèse que la toiture extensive étudiée pourrait être un habitat analogue à ces pelouses. Ensuite, d'autres espèces spontanées ont été identifiées lors des travaux de fin d'études de Julie Reniers (2018) et Anna Delruelle (2020).

Les trois dernières parcelles (11, 12 et 13) (zone 2) situées au nord-est de la toiture sont composées d'un mélange d'espèces de pelouses sèches et d'espèces aromatiques.

TABLEAU 1: ESPECES SEMEES SUR LES PARCELLES EXPERIMENTALES DE LA TOITURE DU TERRA. (1) : ESPECES SEMEES SUR LES PARCELLES 1 A 10 ET LEUR DENSITE EN GRAINES PAR METRE CARRE ; (2) : ESPECES SEMEES SUR LES PARCELLES 11 A 13 ET LEUR DENSITE EN GRAINES PAR METRE CARRE ; LES ESPÈCES SPONTANÉES CORRESPONDENT AUX ESPÈCES QUI ONT ÉTÉ OBSERVÉES SANS AVOIR ÉTÉ SEMÉES.

Espèces semées (1)	Densité de semis (gr/m ²)	Espèces semées (2)	Densité de semis (gr/m ²)	Espèces spontanées observées
<i>Anthoxanthum odoratum L.</i>	830	<i>Allium schoenoprasum L.</i>	10,2	<i>Centaurea cyanus Hill.</i>
<i>Briza media L.</i>	830	<i>Anthyllis vulneraria L.</i>	42	<i>Chenopodium album L.</i>
<i>Poa pratensis L.</i>	830	<i>Bromus erectus Huds.</i>	423	<i>Epilobium tetragonum L.</i>
<i>Bromus erectus Huds.</i>	830	<i>Daucus carota L.</i>	40,8	<i>Portulaca oleracea L.</i>
<i>Anthyllis vulneraria L.</i>	110	<i>Dianthus carthusianorum L.</i>	31,5	<i>Trifolium pratense L.</i>
<i>Centaurea scabiosa L.</i>	110	<i>Echium vulgare L.</i>	108	<i>Acer sp.</i>
<i>Daucus carota L.</i>	110	<i>Medicago lupulina L.</i>	83,5	<i>Sonchus oleraceus L.</i>
<i>Dianthus carthusianorum L.</i>	110	<i>Origanum vulgare L.</i>	5	<i>Vicia sativa L.</i>
<i>Echium vulgare L.</i>	110	<i>Papaver argemone L.</i>	5,5	<i>Trifolium arvense L.</i>
<i>Hieracium pilosella L.</i>	110	<i>Poa compressa L.</i>	40	
<i>Hypochaeris radicata L.</i>	110	<i>Rhinanthus minor L.</i>	568	
<i>Koeleria macrantha (Ledeb.)Schult</i>	110	<i>Salvia officinalis L.</i>	15	
<i>Leucanthemum vulgare Lamk.</i>	110	<i>Sanguisorba minor Scop.</i>	20	
<i>Lotus corniculatus L.</i>	110	<i>Thymus pulegioides L.</i>	50	
<i>Medicago lupulina L.</i>	110	<i>Hyssopus officinalis L.</i>	10	
<i>Papaver argemone L.</i>	110	<i>Coriandrum sativum L.</i>	50	
<i>Primula veris L.</i>	110	<i>Anethum graveolens L.</i>	10	
<i>Rhinanthus minor L.</i>	110	<i>Sedum Acre L.</i>	110	
<i>Rumex acetosella L.</i>	110	<i>Sedum Album L.</i>	110	
<i>Sanguisorba minor Scop.</i>	110	<i>Sedum Rupestre L.</i>	110	
<i>Scabiosa columbaria L.</i>	110			
<i>Silene vulgaris (Moench)Garcke</i>	110			
<i>Thymus pulegioides L.</i>	110			
<i>Tragopogon pratensis L.</i>	110			
<i>Verbascum lychnitis L.</i>	110			
<i>Verbascum thapsus L.</i>	110			
<i>Sedum Acre L.</i>	110			
<i>Sedum Album L.</i>	110			
<i>Sedum Rupestre L.</i>	110			

Finalement, concernant les conditions générales d'entretien de la toiture, aucun sursemis n'a été réalisé, les parcelles n'ont jamais été soumises à arrosage et un retrait de parties aériennes mortes a été effectué fin février 2021.

2.3- COLLECTE DES DONNÉES

Afin de pouvoir comparer les données de ce travail avec celles des travaux précédents et pouvoir ainsi suivre l'évolution des communautés végétales pour la zone 1, ce travail suit la même méthodologie que J. Reniers (2018), L. Rivière (2019) et A. Delruelle (2020). Un total de 36 quadrats permanents d'un mètre carré permettent d'échantillonner les parcelles 1 à 10. Sur les trois grandes parcelles (1, 5 et 8), les quadrats ont été disposés aléatoirement tandis que sur les petites (3, 4, 6, 7, 9 et 10) ils ont été systématiquement alignés. Cette conformation permet d'intégrer les variations d'ensoleillement et de profondeur aux données (figure 3). Les six quadrats de la zone 2 ont été disposés suivant la même méthodologie pour la première fois en mars 2021 et n'ont donc, jusqu'alors, pas été soumis à un suivi régulier.

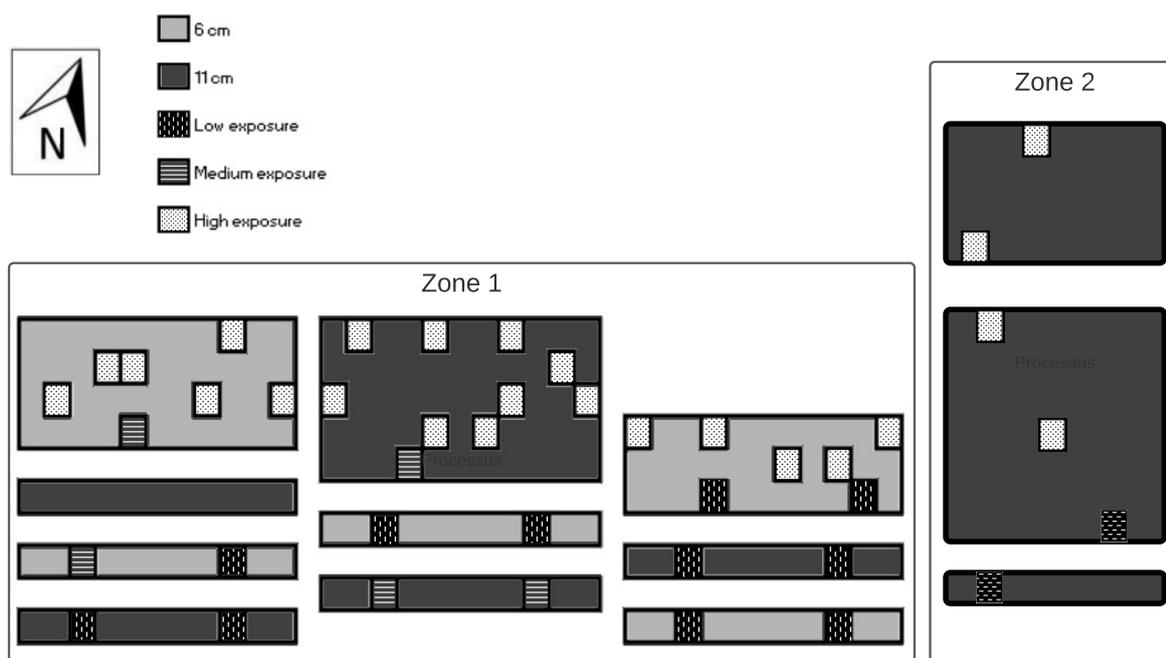


FIGURE 3: VARIATIONS D'EXPOSITION ET PROFONDEURS DES QUADRATS DE LA TOITURE EXTENSIVE DU TERRA.

Les quadrats sont divisés en sous-quadrats de 10 cm x 10 cm, dix sous-quadrats (figure 4) ont été choisis aléatoirement pour chaque collecte de données : dans un premier temps les prélèvements de sol pour l'étude de la banque de graines et dans un second temps les relevés d'individus. Pour les relevés du couvert, un quadrat a également été utilisé. Toutefois, les sous-quadrats n'ont pas été sélectionnés aléatoirement, car ils ont tous été exploités comme expliqué plus tard au point 2.3.2.

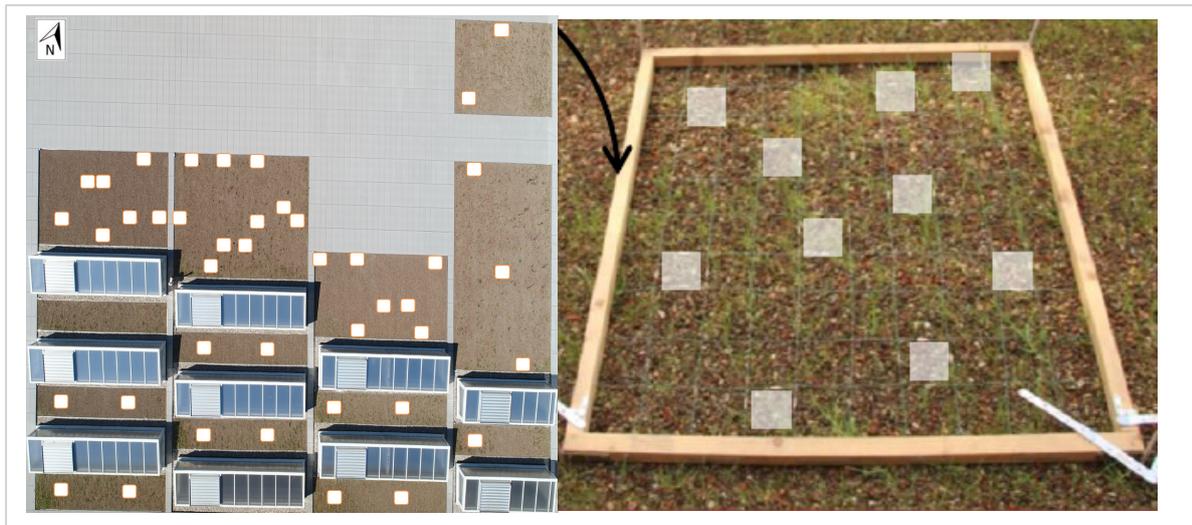


FIGURE 4: DISPOSITIF D'ÉCHANTILLONNAGE DE LA TOITURE AU SEIN D'UN QUADRAT.

2.3.1- ÉTUDE DE LA BANQUE DE GRAINES

L'échantillonnage de la banque de graines du sol a été réalisé fin février avant les premières germinations printanières. Il a été effectué à l'aide du prélèvement d'une carotte de substrat de 2,3 cm de diamètre. Dans chaque quadrat, une carotte de sol est prélevée dans 10 sous quadrats choisis aléatoirement, puis divisée en 2 classes de profondeur (classe 1 : 0 à 3 cm ; classe 2 : 3 à 6 cm) pour les parcelles de 6 cm et 3 classes de profondeur (classe 1 : 0 à 4 cm ; classe 2 : 4 à 8 cm ; classe 3 : 8 à 12 cm) pour les parcelles de 12 cm. Les dix échantillons relatifs à chaque profondeur ont ensuite été rassemblés dans des sachets plastiques afin de former des échantillons composites identifiés suivant : la parcelle, le quadrat et la classe de profondeur. Un total de 106 prélèvements a été effectué.

Les sachets ont été placés au réfrigérateur jusqu'à la fin de l'échantillonnage puis ont tous été ouverts et laissés à température ambiante durant deux jours afin de les faire sécher à l'air libre.

Une fois secs chaque échantillon a été tamisé à l'aide d'un grillage de 3,66 mm. Les fractions restantes ont ensuite été semées dans des bacs de 40 cm x 28 cm x 6,5 cm. Ces bacs ont été remplis au préalable d'une couche de 3 cm d'épaisseur de billes d'argex® elle-même recouverte d'une couche de 1 cm de terreau universel et d'un cylindre de 2,5 cm de diamètre déposé directement sur les billes d'argex® servant à l'arrosage (voir figure 5). Les différents bacs ont ensuite été placés aléatoirement dans une serre aux conditions de température, humidité et éclairage homogènes, soit 22°C et 76% HR. Les bacs ont été arrosés tous les lundis, mercredi et vendredi une fois les semis effectués. Le suivi de la germination a eu lieu tous les lundis, impliquant le relevé du nombre de plantules par bac ainsi que l'identification des espèces observées. Pour réaliser cette dernière, une expérience préalable a été réalisée : les espèces semées à l'origine sur la toiture ont été cultivées dans une chambre de culture (18 h de jour et 6h de nuit à 20°C)

afin que leurs différents stades puissent être observés et pris en photo dans le but de construire une clé d'identification. En complément, l'ouvrage *les adventices et leurs plantules* de M. Hanf (1970) ainsi que la base de données des mauvaises herbes des cultures de l'unité de malherbologie et agronomie de l'INRA-Dijon¹, ont aussi été utilisés comme support à la reconnaissance.

Dans un souci de reconnaissance, les graminées n'ont pas été différenciées pour l'étude de la banque de graines. Toutefois, leur nombre d'individus a tout de même été relevé afin d'obtenir une densité de germination moyenne au m², toutes espèces confondues.

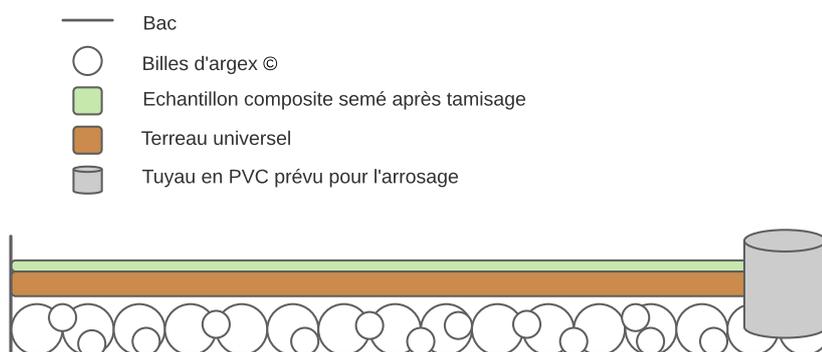


FIGURE 5: DISPOSITIF D'ÉTUDE DE LA BANQUE DE GRAINES DU SOL DE LA TOITURE.

2.3.2- SUIVI ET DYNAMIQUE DE VÉGÉTATION

Pour l'étude de la végétation présente sur la toiture, deux collectes ayant pour but de recenser le nombre d'individus par espèces présentes ont été réalisées. Une première ayant eu lieu du 19 au 21 avril et une seconde du 20 au 21 mai. Les individus sont comptés dans dix sous-quadrats de 10 x10 cm de la même manière que les carottes de sol de la banque de graines.

Finalement, une troisième collecte a été réalisée pour le couvert de la communauté végétale de la toiture, le 29 juin. Le même quadrat que celui utilisé pour les relevés précédents (Figure 4) a servi à estimer le recouvrement des espèces. En effet, le quadrat étant composé de 10x10 sous-quadrats, son entièreté équivaut à 100% de recouvrement et un sous-quadrat seul équivaut à 1% de recouvrement.

Dans un souci de cohérence, les graminées n'ont pas non plus été différenciées dans cette partie. Toutefois, leur nombre d'individus ainsi que leur couvert a tout de même été relevé afin d'obtenir une densité d'individus moyenne au m², toutes espèces confondues. L'étude se concentrera donc essentiellement sur les dicotylédones.

¹ https://www2.dijon.inrae.fr/hyppa/hyppa-f/hyppa_f.htm

2.3.3- TRAITS FONCTIONNELS

Des données relatives aux traits fonctionnels des espèces concernées par cette étude ont été rassemblées sur base de la littérature.

La masse des graines, leur indice de longévité ainsi que les formes de vie des espèces proviennent de la base de données LEDA (Kleyer et al. 2008). Pour la masse des graines, une moyenne des masses disponibles par espèce a été réalisée. L'indice de longévité des graines, initialement développé par Thompson et al. 1998, a été calculé en divisant la proportion de données bibliographiques classant une banque de graines d'espèce donnée comme persistante par la somme des enregistrements persistants et transitoires. Ainsi, il permet de classer les espèces en fonction de leur persistance et varie de 0 (où tous les enregistrements sont transitoires) à 1 (où tous les enregistrements sont persistants).

Les rangs d'anémochorie proviennent de la base de données D³ (Hintze et al. 2013), ils indiquent l'adaptation à l'anémochorie en comparaison aux autres modes de dispersion. Cet indice varie de 0 (où l'espèce n'est pas adaptée à l'anémochorie) à 1 (où l'espèce utilise exclusivement l'anémochorie comme mode de dispersion).

Finalement, les données concernant les stratégies CSR des espèces proviennent de la base de données Hodgson et al. 1999. Chaque espèce a une stratégie CSR associée pouvant être décomposée sous forme de coordonnées standards. Ces coordonnées correspondent à l'emplacement de l'espèce au sein du triangle CSR et leur somme vaut 1. Le classement de la spontanéité des espèces a été réalisé selon si elles ont été semées ou non.

Une liste détaillée des traits fonctionnels de chaque espèce se trouve dans l'annexe 1.

2.4- ANALYSES

Les analyses ont été réalisées à l'aide des logiciels R 4.1.0 (R Core Team, 2021), Microsoft Excel 2019 (Microsoft Corporation, 2019) et Minitab 17 Statistical Software (2010).

2.4.1- ANALYSE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES

Afin de caractériser les patrons ainsi que l'évolution de la composition floristique des communautés végétales, des analyses en coordonnées principales ont été réalisées (PCoA). Ces dernières se basent sur la matrice de dissimilarité de Bray-Curtis et sont réalisées à partir des données de couvert végétal du mois de juin. L'analyse a été réalisée pour l'année 2021 ainsi que pour l'agrégation des quatre années 2018, 2019, 2020 et 2021. Le logiciel Rstudio® effectue ces analyses.

2.4.2- ANALYSE DES TRAITS FONCTIONNELS

Pour les variables quantitatives (masse des graines, rang d'anémochorie, indice de longévité des graines, indice de longévité des graines et stratégie CSR), les moyennes ainsi que les écarts-types ont été calculés

pour l'ensemble des espèces, celles présentes dans la végétation et celles présentes dans la banque de graines. Pour les stratégies CSR, une moyenne pour chacune des trois stratégies a été réalisée.

Pour les variables qualitatives (forme de vie et spontanéité), le nombre d'individus concerné ainsi que le pourcentage qu'il représente ont aussi été calculés pour l'ensemble des espèces, celles présentes dans la végétation et celles présentes dans la banque de graines.

Le nombre d'individus auquel aucun trait fonctionnel n'a pu être assigné est lui aussi relevé.

Finalement, des comparaisons statistiques ont été réalisées entre chaque donnée de végétation et de banque de graines. Un test de Mann-Whitney a été réalisé pour la comparaison des variables quantitatives et un test de Fisher exact a été réalisé pour la comparaison des variables qualitatives.

2.4.3- GROUPES ÉCOLOGIQUES

Les espèces ont été classées selon leurs groupes écologiques afin qu'elles puissent être comparées selon leurs alliances phytosociologiques. Trois groupes en résultent : les espèces de pelouses sèches, les espèces rudérales et les espèces forestières ligneuses.

2.4.4- INDICE DE JACCARD

L'indice de Jaccard a été calculé afin de pouvoir comparer la ressemblance entre la composition en espèces du semis initial, des communautés végétales pour les quatre années d'étude (2018-2021) et la banque de graines actuelle. Cet indice se calcule comme le décrit l'équation 1.

ÉQUATION 1: ÉQUATION DE L'INDICE DE JACCARD. Nc = NOMBRE DE TAXONS COMMUN AUX STATIONS 1 ET 2, $N1$ ET $N2$ = NOMBRE DE TAXONS PRÉSENTS RESPECTIVEMENT DANS LES STATIONS 1 ET 2.

$$J = \frac{Nc}{(N1 + N2 - Nc)}$$

L'indice J varie de 0 à 1. Si l'indice augmente, un nombre important d'espèces se rencontre dans les deux stations étudiées. Dans le cas contraire, si l'indice diminue, seul un faible nombre d'espèces est commun aux deux stations.

2.4.5- INFLUENCE DU COUVERT

Dans un premier temps, l'influence des paramètres environnementaux (profondeur du substrat et ensoleillement) sur le couvert sera testée à l'aide d'une analyse de la variance (ANOVA 2). Les facteurs seront étudiés séparément si aucune interaction entre les deux facteurs n'est identifiée. Dans ce cas l'ensoleillement sera étudié à l'aide d'une analyse de la variance à un facteur (ANOVA 1) et la profondeur du substrat sera étudiée à l'aide d'une comparaison des moyennes (T-test).

Dans un second temps, l'influence du couvert sur l'implantation des espèces rudérales sera étudiée. Des régressions linéaires mettant en lien la densité de germination pour la banque de graines et la densité en individus pour les relevés floristiques avec le couvert seront réalisées.

Ces analyses sont réalisées à l'aide du logiciel Minitab®.

4- RÉSULTATS

Les espèces de graminées n'ayant pas été différenciées, ces dernières n'interviendront pas dans les résultats qui suivent. Toutefois, leurs densités moyennes, toutes espèces confondues, seront annoncées dans les parties le permettant.

3.1- COMPOSITION DE LA BANQUE DE GRAINES

Au total, 610 plantules dont 39 correspondants à des graminées ont germé, soit une densité de germination moyenne de $223,8 \pm 430,4$ gr/m² pour les monocotylédones. Les 571 plantules de dicotylédones restent appartenant à 17 espèces différentes. Sur ces 17 espèces, une est une espèce ligneuse (*Betula sp.*) tandis que les 16 autres sont herbacées.

Huit espèces sur les 17 font partie de la sélection semée à l'origine sur la toiture, cependant elles ne représentent que 11% du nombre total de germinations observées dans la banque de graines contre 89 % pour les espèces spontanées. Ces dernières sont elles-mêmes largement dominées par une espèce, *P. oleracea*, représentant à elle seule 76 % des individus spontanés et 68% de l'entièreté de la banque de graines, pour une densité de germination moyenne de $2226,4 \pm 5716,5$ gr/m². Seules deux autres espèces, toutes deux spontanées, ont un nombre de germinations supérieur à la moyenne (31,72 germinations/espèce) : *C. album* et *S. vulgaris* représentant respectivement 10 % et 6 % du nombre total de germinations issues de la banque de graines. Les densités de germinations moyennes pour ces espèces sont de $321,3 \pm 725,3$ gr/m² pour *C. album* et $200,8 \pm 327,8$ gr/m² pour *S. vulgaris*.

Parmi les espèces de pelouse sèche semées, les germinations les plus abondantes sont celles de *E. vulgare* et *S. vulgare* représentant chacune 2 % du total des germinations de la banque de graines, et respectivement, $51,6 \pm 136,1$ gr/m² et $74,6 \pm 483,4$ gr/m² de densité de germination moyenne. Pour rappel, la densité de germination des graminées toutes espèces confondues est de $223,8 \pm 430,4$ gr/m².

Quatre espèces n'ont été observées qu'une seule fois : *H. pilosella* et *R. acetosella* et *S. rupestre* parmi les espèces semées ainsi que *Geranium sp.* parmi les espèces spontanées.

Toutes les espèces ont vu au moins une de leurs germinations provenir des parcelles de 12 cm de profondeur. Sept espèces ont cependant vu leurs graines avoir pour origine des parcelles de 6 cm de profondeur (figure 6). Ces espèces sont : *B. Davidii*, *C. album*, *E. vulgare*, *P. oleracea*, *S. acre*, *S. vulgare* et *S. asper*. Ainsi, la densité de germination de la banque de graines des parcelles de 12 cm de profondeur est 2,82 fois plus élevée que la densité de germination de la banque de graines des parcelles de 6 cm de profondeur.

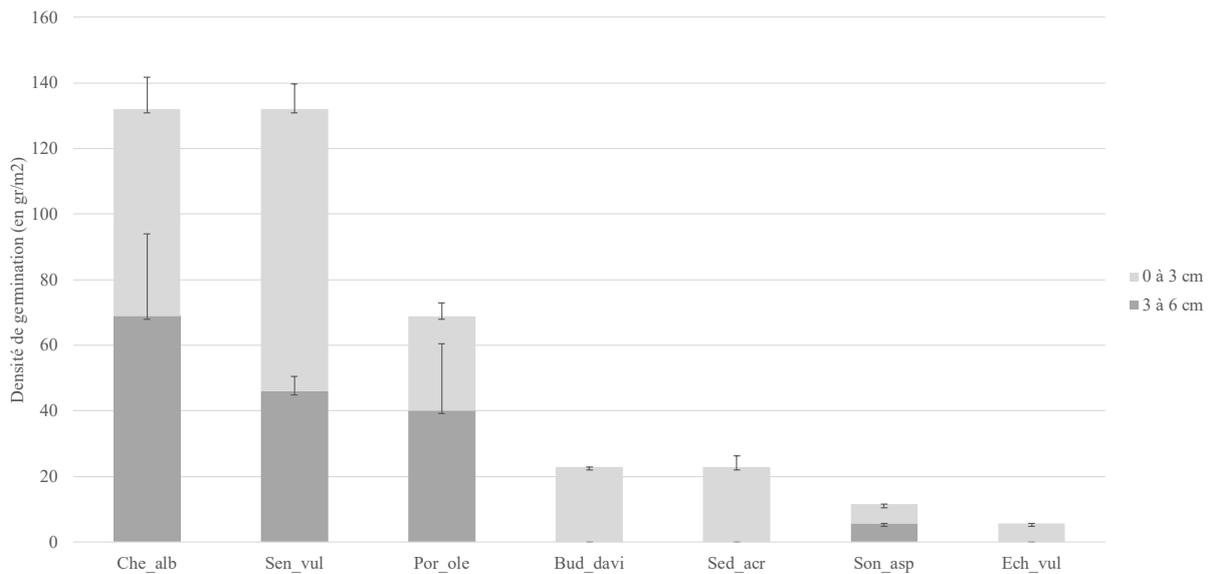


FIGURE 6: DENSITÉ MOYENNE DE GRAINES PAR ESPÈCES PRÉSENTES DANS LA BANQUE DE GRAINES DES PARCELLES DE 6 CM DE PROFONDEUR EN FONCTION DE LA PROFONDEUR DE L'ÉCHANTILLONNAGE.

Neuf espèces (figure 7) de la banque de graines proviennent en partie de la couche (8 à 12 cm de profondeur) la plus profonde du sol, il s'agit de : *P. oleracea*, *S. vulgare*, *S. acre*, *C. album*, *S. album*, *S. asper*, *E. vulgare*, *S. vulgare* et *S. oleraceus*. Au sein de cette liste se trouvent cependant des espèces caractérisées par une densité de germination supérieure ou égale pour la profondeur de sol 1 (0 à 4 cm de profondeur), celle en surface, il s'agit de : *S. vulgare*, *C. album*, *S. album*, *S. vulgare* et *S. oleraceus*.

Les espèces restantes sont toutes présentes en faible densité dans la première ou deuxième couche du sol.

Toutes les espèces observées dans la banque de graines (figures 6 & 7) ont été prélevées en partie dans la couche supérieure du sol, sauf *H. pilosella* dont l'unique germination a été prélevée dans la couche intermédiaire du sol.

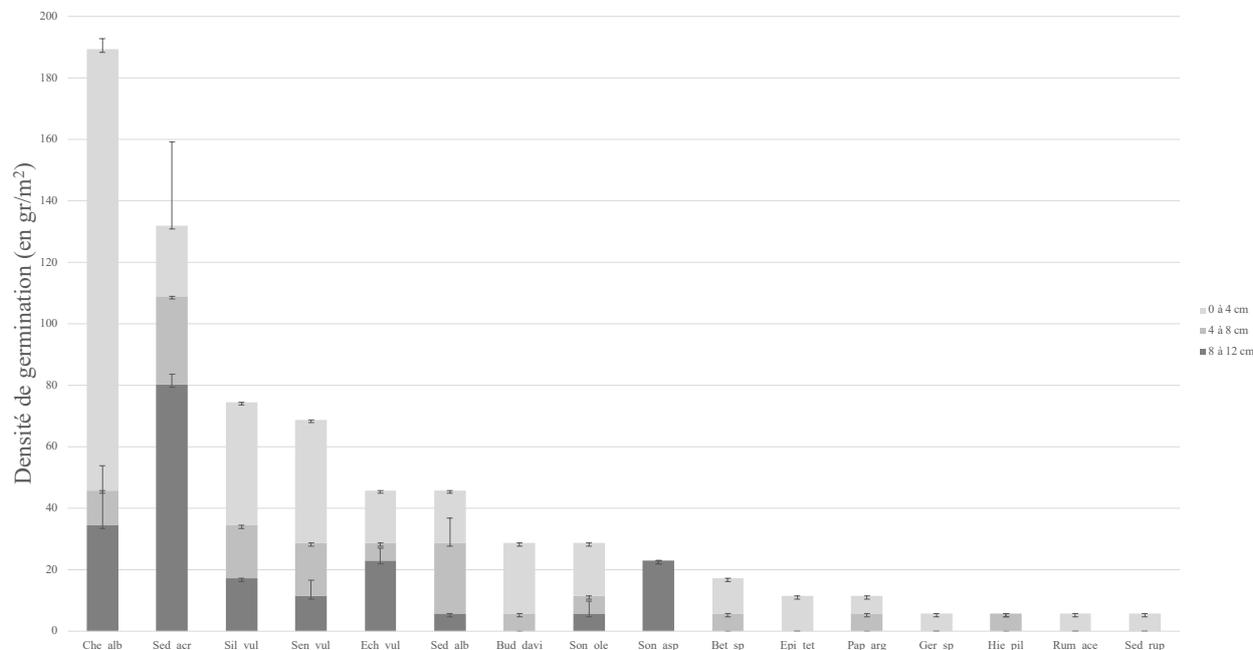


FIGURE 7: DENSITÉ MOYENNE DE GRAINES PAR ESPÈCES PRÉSENTES DANS LA BANQUE DE GRAINES DES PARCELLES DE 12 CM DE PROFONDEUR EN FONCTION DE LA PROFONDEUR DE L'ÉCHANTILLONNAGE. *PORTULACA OLERACEA* N'A PAS ÉTÉ REPRÉSENTÉ DANS CE GRAPHIQUE, CAR LES VALEURS OBTENUES (0 A 4 CM : $745,9 \pm 73,3$; 4 A 8 CM : $832 \pm 83,2$; 8 A 12 CM : $579,5 \pm 71$) POUR CETTE ESPÈCE ÉTAIENT TROP IMPORTANTES.

3.2- COMPOSITION ET ÉVOLUTION DE LA VÉGÉTATION SUR LA TOITURE

3.2.1- COMPOSITION DE LA VÉGÉTATION SUR LA TOITURE

Au total, 38 espèces différentes ont été observées dans la végétation de la toiture dont 36 espèces herbacées et 2 espèces ligneuses (*Betula sp.* et *Acer sp.*).

En avril, sur les 38 espèces présentes, 13 proviennent du semis initial et représentent 81 % du nombre d'individus relevés au sein de la végétation. Les espèces typiques de pelouses sèches représentent dès lors 85,6 % de la végétation.

En mai, sur les 38 espèces présentes, 16 proviennent du semis initial et représentent 85 % du nombre d'individus relevés au sein de la végétation. Les espèces typiques de pelouses sèches représentent dès lors 90,6 % de la végétation.

Les deux relevés confondus, *A. vulneraria* domine avec 23 % de la végétation d'avril et 24 % de la végétation de mai. *S. album* est la deuxième espèce la plus récurrente dans la végétation, en effet elle en représentait 16 % en avril et 17 % en mai.

En mai, *P. argemone* est la seule espèce dont plus de 65 % des individus se situent dans les parcelles de 6 cm de profondeur. D'autres espèces telles que *A. vulneraria* (10 %), *E. vulgare* (18 %), *H. radicata* (50 %), *S. acre* (38 %), *S. album* (6 %) et *T. arvense* (24 %) s'y développent aussi, mais sont tout de même présentes dans des quantités plus importantes au sein des parcelles de 12 cm de profondeur (les espèces dont seul un individu a été observé n'ont pas été listées ici). Les pourcentages venant d'être cités traduisent

la proportion du total de chaque espèce se trouvant dans les parcelles de 6 cm de profondeur. Le relevé du mois d'avril suit la même tendance que celle venant d'être décrite.

En avril, *P. argemone*, *S. acre* et *S. album* sont les trois seules espèces ayant plus de 50 % de leurs individus se trouvant dans des zones à fort ensoleillement. À l'inverse, *A. vulneraria* et *T. arvense* sont les deux seules espèces ayant plus de 50 % de leurs individus se trouvant dans des zones à ensoleillement faible. Le relevé du mois de mai suit la même tendance que celle venant d'être décrite.

En avril et en mai les densités moyennes de graminées, toutes espèces confondues, étaient de respectivement de $13,3 \pm 11$ indiv/m² et $8,6 \pm 8$ indiv/m².

3.2.2- ÉVOLUTION DU COUVERT ET STRUCTURATION FLORISTIQUE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES

3.2.2.1- ÉTAT DU COUVERT EN JUIN 2021

En juin 2021, le couvert est largement dominé par trois espèces : *A. vulneraria*, *E. vulgare* et *T. arvense* dont les couverts totaux par espèces valent respectivement 23, 16 et 17 % du couvert total de la toiture. À l'inverse, les espèces ayant les couverts les plus faibles sont : *Betula.sp.*, *C. scabiosa*, *C. vulgare*, *D. carthusianorum*, *E. tetragonum*, *H. radicata*, *L. virosa*, *R. acetosella*, *S. vulgare*, *S. asper* et *S. oleraceus*. Chacune de ces espèces a un couvert représentant moins de 1% du couvert total de la toiture.

Les graminées ont un couvert moyen de 10 % par mètre carré, et, si elles sont prises en compte constituent 23 % de couvert végétal total de la toiture.

La première dimension de l'ACoP (figure 8) explique 14,7 % et la deuxième explique 12,2 % de la variation totale de la communauté végétale présente dans le couvert 2021. Les autres dimensions n'expliquant qu'une faible part de la variation, elles ne seront pas abordées davantage.

Les quadrats sont majoritairement répartis le long de l'axe 1. Tout d'abord, l'ensoleillement a un effet sur la distribution des quadrats et des espèces. Les valeurs négatives de la première dimension sont dominées par la modalité d'ensoleillement élevé. Dans les valeurs positives de cette dimension, le gradient d'ensoleillement passe à la modalité basse. La dimension 1 est également liée au facteur de profondeur du substrat. La profondeur la plus faible se trouve principalement dans les valeurs négatives, tandis que la profondeur la plus élevée se trouve principalement dans les valeurs positives.

Deux groupes semblent ressortir. Dans un premier temps, un groupe rassemblant des quadrats de profondeur majoritairement faible et d'ensoleillement élevé. Dans un second temps, un deuxième groupe constitué de quadrats avec des conditions plus variables.

Le premier groupe étant plus dispersé que le second, cela traduit une plus grande variabilité dans la composition floristique de ses quadrats.

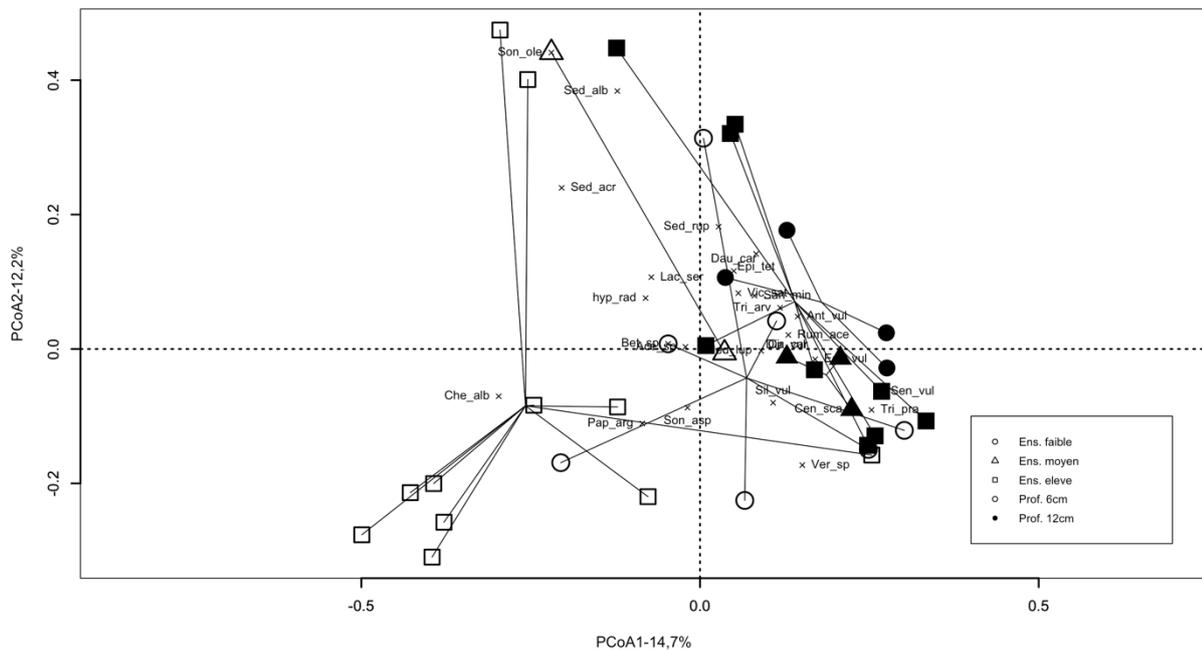


FIGURE 8: ANALYSE EN COORDONNÉES PRINCIPALES (ACOP) DE LA COMPOSITION FLORISTIQUE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES DE LA TOITURE DU TERRA DE JUIN 2021. LES DEUX PREMIÈRES DIMENSIONS EXPLIQUENT 26,9 % DE LA VARIATION DE LA COMPOSITION FLORISTIQUE : DIM 1 = 14,7 % ET DIM 2 = 12,2 %.

3.2.2.2- ÉVOLUTION DU COUVERT DE 2018 A 2021

Les deux premiers axes de la PCoA (figure 9) basée sur la composition végétale des quadrats en juin pour les quatre années d'observation (2017-2021) expliquent 21,1 % de la variation de la composition végétale (PCoA1 = 11,8 %, PCoA2 = 9,3 %). Le troisième axe n'a pas été considéré, car sa contribution au pouvoir explicatif était faible.

L'année du relevé influence la distribution des quadrats et des espèces. Les années 2019, 2020 et 2021 sont en effet largement présentes dans les valeurs négatives de la première dimension, tandis que l'année 2018 est surtout dispersée dans les valeurs positives de la première dimension.

Les quadrats avec une faible profondeur de substrat et un fort ensoleillement sont plus dispersés que les quadrats avec d'autres modalités pour toutes les années, indiquant une plus grande variété au sein de la composition floristique de ces quadrats.

Finalement, la forte superposition des années 2020 et 2021 traduit une faible variation du couvert de la communauté végétale de juin entre les deux années ainsi qu'une distribution des quadrats similaire d'une année à l'autre.

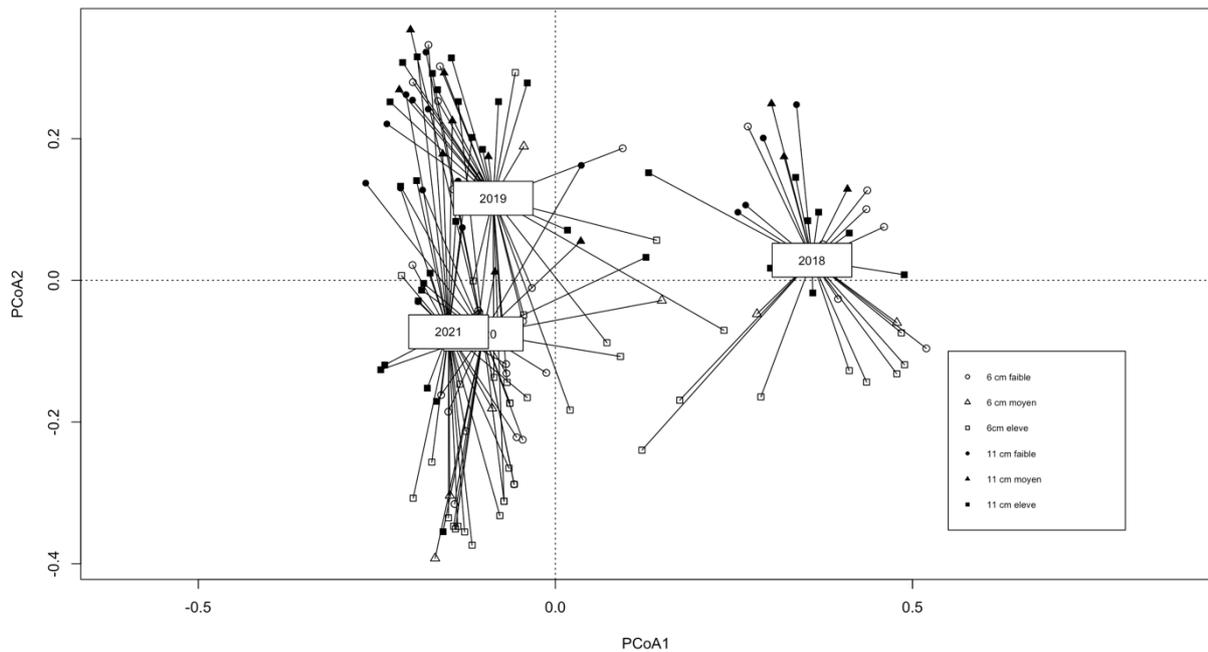


FIGURE 9: ANALYSE EN COORDONNÉES PRINCIPALES (ACOP) DE LA COMPOSITION FLORISTIQUE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES DE LA TOITURE DU TERRA DE JUIN 2018 A 2021. LES DEUX PREMIÈRES DIMENSIONS EXPLIQUENT 21,1% DE LA VARIATION DE LA COMPOSITION FLORISTIQUE : DIM 1 = 11,8% ET DIM 2 = 9,3%.

3.2.3- LIENS ENTRE LA BANQUE DE GRAINES ET LA VÉGÉTATION DE LA TOITURE

L'indice de similarité de Jaccard a été calculé entre le semis initial et chaque année de végétation depuis la création de la toiture ainsi que pour la banque de graines récoltée en 2021 (Figure 10). L'indice s'est révélé être le plus élevé (0,79) entre le semis et l'année de végétation 2019. À l'inverse, l'indice est le plus faible (0,27) entre le semis et la banque de graines récoltée en 2021. La tendance générale de l'évolution de l'indice de similarité est décroissante, traduisant une végétation qui s'éloigne d'année en année du semis initial. Finalement, l'indice a également été calculé entre la végétation et la banque de graines 2021, où il obtient un score de 0,41.

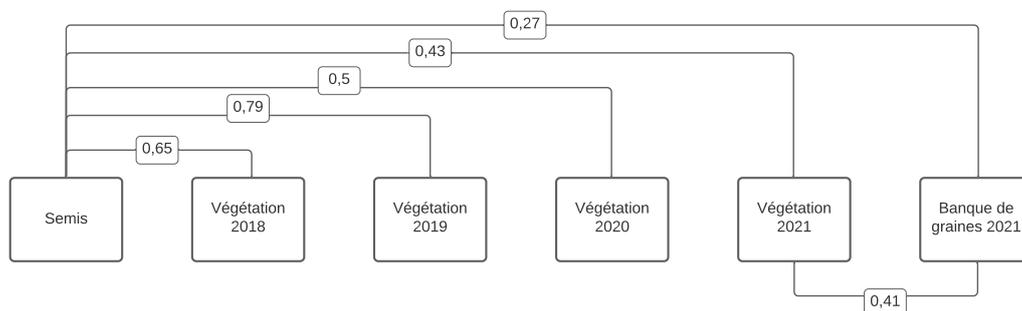


FIGURE 10: VALEURS DES INDICES DE SIMILARITÉ DE JACCARD ENTRE LE SEMIS INITIAL DE LA TOITURE ET LES ANNÉES DE VÉGÉTATION DE 2018 A 2021 AINSI QUE LA BANQUE DE GRAINES RÉCOLTÉE EN 2021. L'INDICE A AUSSI ÉTÉ CALCULÉ ENTRE LA VÉGÉTATION ET LA BANQUE DE GRAINES 2021.

Le semis initial était composé à plus de 95% d'espèces de pelouses sèches (figure 11). La végétation de 2018 a vu sa part d'espèces rudérales augmenter, atteignant plus de 15 % de l'ensemble des espèces présentes cette année-là. La végétation de l'année 2019 à l'année 2021 n'a cessé de voir sa part en espèces rudérales (8 % ; 15 % ; 29 %) et forestières augmenter (4 % ; 5 % ; 7 %). Finalement, plus de 50 % des espèces de la banque de graines récoltée en 2021 sont des espèces autres que celles de pelouses sèches. En effet, 47 % des espèces de la banque de graines sont rudérales et 6% sont forestières.

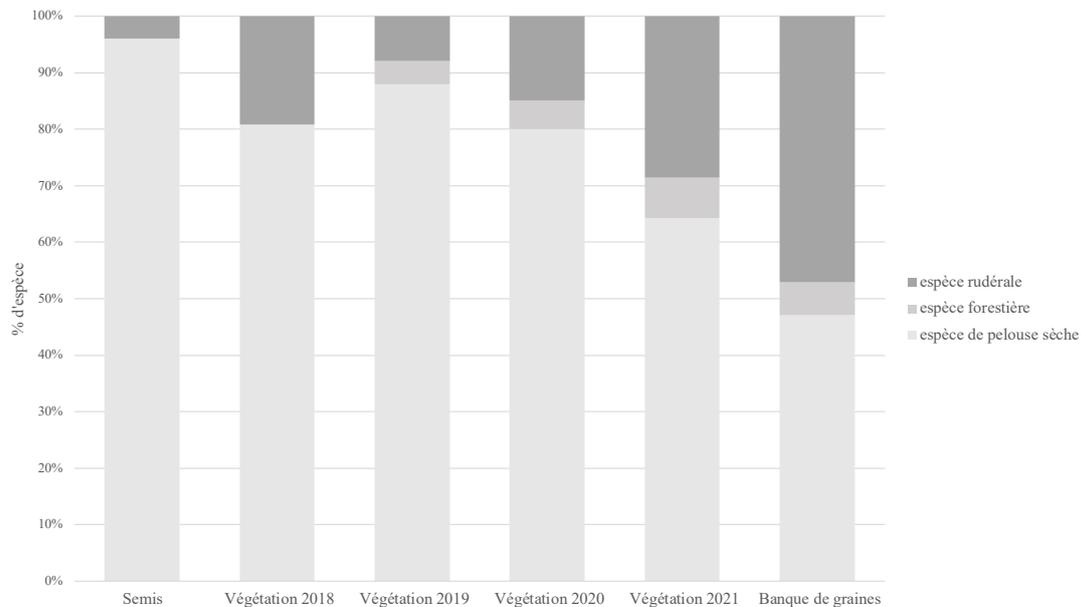


FIGURE 11: DISTRIBUTION RELATIVE DES ESPÈCES SELON TROIS GROUPES ÉCOLOGIQUES (ESPÈCES RUDÉRALES, ESPÈCES FORESTIÈRES ET ESPÈCES DE PELOUSES SÈCHES), POUR LE SEMIS, LES VÉGÉTATIONS DES ANNÉES 2018 A 2021 ET LA BANQUE DE GRAINES RÉCOLTÉE EN 2021. CE GRAPHIQUE A ÉTÉ RÉALISÉ SUR BASE DE LA PRESENCE-ABSENCE DES ESPÈCES.

En 2018 les espèces de pelouses sèches représentaient 99,9 % de la densité totale de la végétation présente (figure 12). En 2019 les espèces rudérales ont atteint plus de 20 % de la densité totale de la végétation pour redescendre à 11 % de la végétation 2021. Finalement, la densité en espèces rudérales pour la banque de graines représente plus de 85 % de la densité totale.

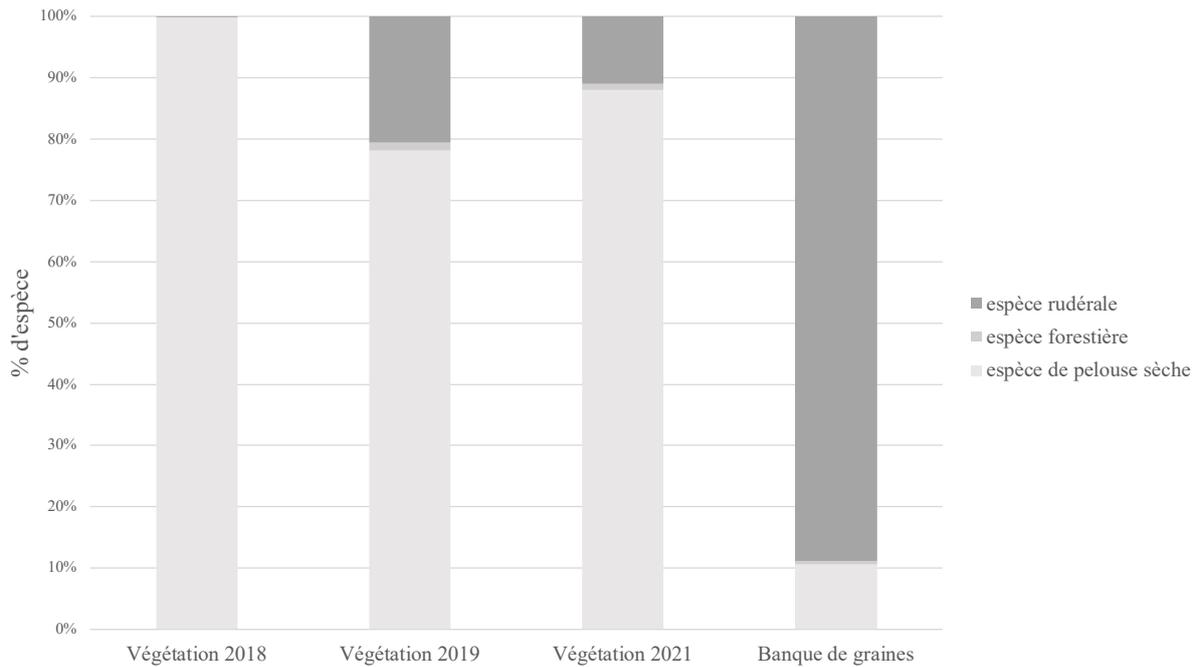


FIGURE 12: DISTRIBUTION RELATIVE DES DENSITÉS D'ESPÈCES SELON TROIS GROUPES ÉCOLOGIQUES (ESPÈCES RUDÉRALES, ESPÈCES FORESTIÈRES ET ESPÈCES DE PELOUSES SÈCHES), POUR LES VÉGÉTATIONS DES ANNÉES 2018, 2019 ET 2021 ET LA BANQUE DE GRAINES RÉCOLTÉE EN 2021.

3.2.4- TRAITS FONCTIONNELS

La masse moyenne des graines des espèces présentes dans la végétation est de $2,5 \pm 6,9$ mg ce qui est significativement différent ($W = 902$; $p = 0,039$) des espèces de la banque de graines dont la masse moyenne est de $0,45 \pm 0,72$ mg.

Les résultats concernant le rang d'anémochorie pour les espèces présentes dans la végétation ainsi que les espèces de la banque de graines (respectivement $0,62 \pm 0,25$ et $0,68 \pm 0,27$) traduisent une nette tendance générale à la dispersion anémochore.

Concernant l'indice de longévité des graines, il est de $0,36 \pm 0,24$ de moyenne pour la végétation et de $0,48 \pm 0,26$ de moyenne pour la banque de graines. La tendance générale semble traduire des espèces dont les banques de graines sont plutôt de caractère transitoire. Toutefois, l'indice pour les espèces de la banque de graines étant légèrement plus élevé que celui de la végétation, une plus grande proportion d'espèces de banque de graines persistantes est à prévoir.

TABLEAU 2: RESUME DES TRAITS FONCTIONNELS DES ESPÈCES DE LA TOITURE VÉGÉTALISÉE, POUR : L'ENSEMBLE DES ESPÈCES, LES ESPECES PRESENTES DANS LA VEGETATION ET LES ESPÈCES ISSUES DE LA BANQUE DE GRAINES. CE TABLEAU A ÉTÉ RÉALISÉ SUR BASE DE LA PRESENCE-ABSENCE DES ESPÈCES. UNE COMPARAISON STATISTIQUE A ÉTÉ RÉALISÉE ENTRE LES TRAITS FONCTIONNELS DE LA VEGETATION ET LA BANQUE DE GRAINES À L'AIDE D'UN TEST DE MANN-WHITNEY (W) ET UN TEST FISHER EXACT (FISHER EXACT).

	Total des espèces	Végétation	Banque de graines	Tests statistiques
Nombre d'espèces	39	38	17	
Masse des graines (en mg)				
Moyenne (ET)	2,43 (6,81)	2,5 (6,9)	0,45 (0,72)	W = 902*
ST	6	6	2	
Rang d'anémochorie				
Moyenne (ET)	0,63 (0,26)	0,62 (0,25)	0,68 (0,27)	W = 654
ST	9	9	3	
Indice de longévité des graines				
Moyenne (ET)	0,35 (0,24)	0,36 (0,24)	0,48 (0,26)	W = 614,5
ST	9	9	3	
Stratégies CSR				
Moyenne C (ET)	0,27 (0,23)	0,27 (0,23)	0,26 (0,3)	W = 750,5
Moyenne S (ET)	0,29 (0,25)	0,28 (0,25)	0,3 (0,32)	W = 740,5
Moyenne R (ET)	0,44 (0,25)	0,45 (0,25)	0,44 (0,31)	W = 730
ST	8	8	2	
Formes de vie, N(%)				Fisher exact
Chamaephyte	3 (16)	3 (12)	4 (24)	
Cryptophyte	1 (2)	1 (4)	0 (0)	
Hemicryptophyte	10 (35)	9 (36)	5 (29)	
Phanerophyte	1 (5)	1 (4)	1 (6)	
Therophyte	7 (28)	7 (28)	5 (29)	
ST	4 (14)	4 (16)	2 (12)	
Spontanéité, N(%)				Fisher exact
Spontané	11 (46)	11 (48)	9 (53)	
Non-spontané	13 (54)	12 (52)	8 (47)	

Niveaux de significativité : * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ET = Écart-type ; N = Nombre d'observations ; ST = Nombre d'espèces sans valeur assignée pour le trait fonctionnel

Selon les résultats liés à la théorie des stratégies CSR, les espèces de toitures végétalisées auraient une tendance à la stratégie rudérale. En effet, que ce soit dans la végétation ($0,45 \pm 0,25$) ou dans la banque de graines ($0,44 \pm 0,31$), la stratégie rudérale est dominante. La deuxième stratégie la plus répandue est celle de tolérance au stress. La banque de graines possède une moyenne légèrement supérieure ($0,3 \pm 0,32$) à celle de la végétation ($0,28 \pm 0,25$). Finalement, la stratégie la moins fréquente est celle de compétition. La végétation ($0,27 \pm 0,23$) a pour cette stratégie une moyenne supérieure à celle de la banque de graines ($0,26 \pm 0,3$).

La répartition des formes de vie est assez ressemblante pour la végétation et la banque de graines. La banque de graines est dominée de façon égale par les hémicryptophytes et les therophytes (29 % pour les deux formes de vie), les chamaephytes représentent quant à eux 24 % de la banque de graines. La végétation est aussi dominée par les hémicryptophytes (36 %), mais elle est aussi composée de 28 % de therophytes.

Finalement, concernant la spontanéité des espèces, on peut voir que la banque de graines est dominée (en termes d'individus) de peu par les espèces spontanées ayant colonisé la toiture (53 %) tandis que la végétation est, quant à elle, dominée de peu aussi, mais par des espèces non spontanées à 52 %.

3.2.5- INFLUENCE DU COUVERT

RELATION COUVERT – FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

Les interactions entre les facteurs environnementaux et le couvert sont hautement significatives entre la profondeur et le couvert ($F = 10,26$; $p = 0,003$), très hautement significatives entre l'ensoleillement et le couvert ($F = 8,6$; $p = 0,001$) et non significatives entre l'interférence profondeur-ensoleillement et le couvert ($F = 1,3$; $p = 0,287$).

Les interactions entre les facteurs environnementaux et le couvert ont donc été étudiés à nouveau, mais séparément. Pour la profondeur du substrat, l'interaction est cette fois significative ($p = 0,02$) et pour l'ensoleillement elle est hautement significative ($F = 5,75$; $p = 0,007$).

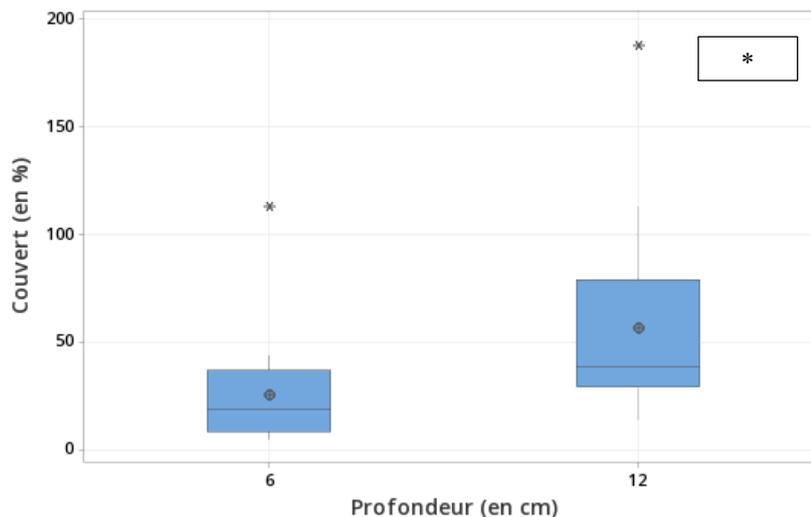


FIGURE 13: BOXPLOT DU COUVERT MIS EN RELATION AVEC LA PROFONDEUR DU SUBSTRAT SELON SES DEUX MODALITÉS (6 CM ET 12 CM). LES VALEURS ABBERANTES SONT REPRÉSENTÉES PAR UNE ÉTOILE. LES MOYENNES SONT REPRÉSENTÉES PAR UN POINT. L'ENCADRE EN HAUT A DROITE REPRESENTE LE NIVEAU DE SIGNIFICATIVITE DU T-TEST ($P = 0,02$) EFFECTUE POUR COMPARER LES DEUX PROFONDEURS.

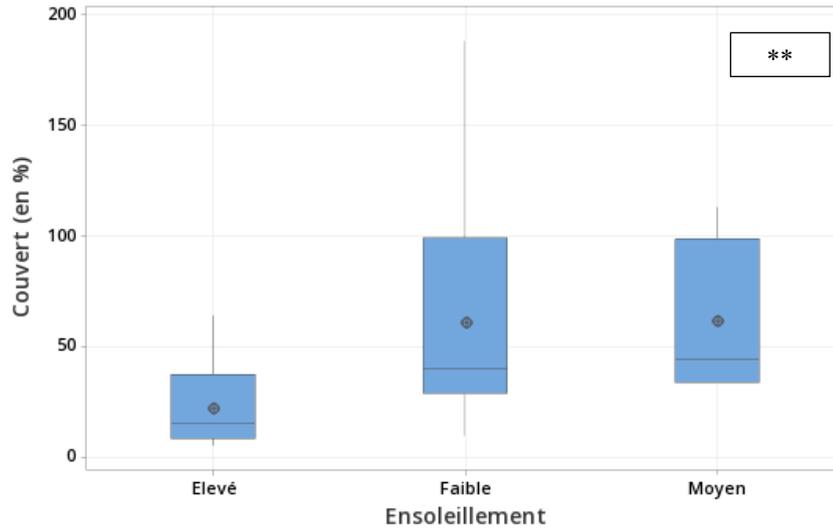


FIGURE 14: BOXPLOT DU COUVERT MIS EN RELATION AVEC L'ENSOLEILLEMENT SELON SES TROIS MODALITÉS (FAIBLE, MOYEN ET ÉLEVÉ). LES VALEURS ABBERANTES SONT REPRÉSENTÉES PAR UNE ÉTOILE. LES MOYENNES SONT REPRÉSENTÉES PAR UN POINT. L'ENCADRE EN HAUT A DROITE REPRESENTE LE NIVEAU DE SIGNIFICATIVITE DE L'ANALYSE DE LA VARIANCE (F = 5,75 ; P = 0,007) REALISEE AFIN DE COMPARER LES TROIS NIVEAUX D'ENSOLEILLEMENT.

RELATION ENTRE LE COUVERT ET LES ESPECES RUDERALES (POUR LA BANQUE DE GRAINES)

La relation entre le couvert et les densités de germination des espèces rudérales de la banque de graines n'est pas significative ($r^2= 0,0062$ et $p\text{-value}= 0,648$). Toutefois, la densité de germination des espèces rudérales semble suivre une tendance décroissante en fonction de l'augmentation du couvert.

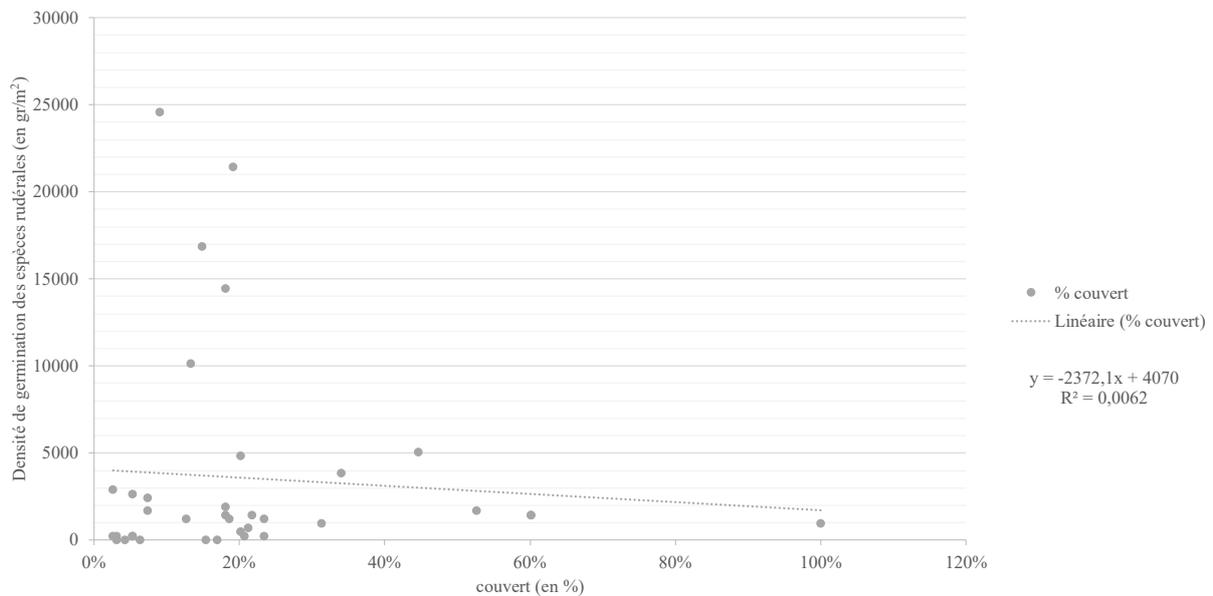


FIGURE 15: NUAGE DE POINTS ET REGRESSION (P-VALUE= 0,648) DE LA DENSITÉ DE GERMINATION DES ESPECES RUDERALES DE LA BANQUE DE GRAINES EN FONCTION DU COUVERT.

5- DISCUSSION

4.1- LA PRÉSENCE DE BANQUE DE GRAINES SUR TOITURES EXTENSIVES AYANT DÉJÀ ÉTÉ CONFIRMÉE PAR LA LITTÉRATURE, QUEL EST L'ÉTAT DE CELLE DE LA TOITURE VERTE DU TERRA 4 ANS APRÈS LE SEMIS INITIAL ?

La toiture végétalisée du TERRA possède bel et bien, elle aussi, une banque de graines, que ce soit dans les parcelles de 6 ou 12 cm de profondeur. Malgré que huit espèces sur les 17 observées soient issues du semis initial, les espèces spontanées dominent largement la banque de graines en termes de densité de germination. Ce résultat peut facilement s'expliquer par le fait que spontanées et non-spontanées ont les mêmes chances de contribuer à la banque de graines (Vanstockem et al. 2018). Toutefois, l'indice de longévité moyen des espèces spontanées étant supérieur à celui des non spontanées, cela explique la différence de densité de la banque de graines.

L'indice de longévité des graines permet aussi de juger du type de banque de graines (Thompson et al. 1997; Bekker et al. 1998; Thompson et al. 1998). Dès lors, on peut conclure que la tendance générale de la banque de graines de la toiture végétalisée du TERRA est transitoire, tout comme l'observe aussi Vanstockem et al. (2018). Sur les 39 espèces de la toiture, il est aussi intéressant de noter que seules sept espèces ont un indice de longévité supérieur à 0,5, il s'agit de *C. parviflora*, *C. album*, *P. oleracea*, *R. acetosella*, *S. vulgaris*, *S. asper* et *S. oleraceus*. Ces espèces font toute partie de la banque de graines, hormis *C. parviflora* qui n'est présente que dans la végétation. Pour le restant des espèces citées, il n'est donc pas étonnant de constater que les germinations issues de la banque de graines proviennent en grande partie de l'échantillonnage le plus profond (3 à 6 cm pour les parcelles de 6cm et 8 à 12 cm pour les parcelles de 12 cm). D'autres espèces telles que, *S. acre*, *S. vulgaris*, *E. vulgare* et *S. album* sont aussi issues de l'échantillonnage le plus profond pour les parcelles de 12 cm de profondeur. Cependant, ces espèces faisant toute partie du semis initial il est fortement possible que leur présence dans les profondeurs de la banque de graines soit un vestige du semis. De plus, la distribution de la profondeur, parmi de nombreux autres facteurs, est une variable dépendante de la parcelle. Cela signifie qu'au sein d'une même espèce, la longévité des graines varie selon la parcelle étudiée (Bekker et al. 1998). Cette information ne signifie pas pour autant qu'il est absolument nécessaire de maximiser la profondeur des parcelles, car les variations de profondeur du substrat sur un même toit permettent de présenter une variabilité de niches plus importantes et donc d'accueillir des communautés plus diverses (Madre et al. 2014).

La masse des graines, connue pour être un facteur déterminant de la distribution verticale dans le sol (Bekker et al. 1998), est significativement différente entre la végétation et la banque de graines. Dès lors, les espèces présentant de faibles masses de graines semblent avoir plus de chance de contribuer à la banque de graines.

Hémicryptophytes et thérophytes sont les deux formes de vies les plus présentes, que ce soit au sein de la banque de graines ou au niveau de la végétation. Ce résultat n'est pas surprenant, car toutes deux sont capables de survivre des périodes de stress à l'aide de bourgeons proches de la surface du substrat pour les hémicryptophytes et de graines pour les therophytes. Chacune de ces méthodes permet ainsi d'éviter une partie du stress environnant. La dominance des hémicryptophytes au sein de la végétation s'explique notamment par le semis initial qui était composé majoritairement par cette forme de vie contrairement aux thérophytes qui sont arrivées pour la majeure partie spontanément. La supériorité en termes de proportions des therophytes de la banque de graines vis-à-vis de ceux dans la végétation peut s'expliquer du fait qu'ils survivent à des conditions défavorables sous forme de graines sur ou dans le sol, contribuant ainsi peut-être plus efficacement au pool d'espèces de la banque de semences qu'à la végétation. Les espèces chamaephytes proviennent uniquement du semis initial effectué sur la toiture, ce qui expliquerait pourquoi elles sont présentes davantage dans la banque de graines que dans la végétation. Finalement, les phanérophytes sont très peu présentes dans la banque de graines et au sein de la végétation ce qui peut s'expliquer par le fait que même si elles sont capables de très facilement coloniser la toiture, elles contribuent difficilement à la banque de graines dans des conditions de toitures végétalisées. *B. Davidii* est la seule espèce phanérophytes à faire partie de la banque de graines. La quasi-absence de cette forme de vie est perçue comme un élément positif, car ces espèces sont indésirables pour la toiture (Mechelen et al. 2014).

En ce qui concerne le rang d'anémochorie, celui-ci est élevé à la fois dans la végétation et au sein de la banque de graines, suggérant que les espèces spontanées colonisent la toiture essentiellement par anémochorie. Toutefois, ce paramètre ne semble pas impacter la participation des espèces à la banque de graines.

Finalement, selon la théorie des stratégies CSR, la stratégie la plus présente sur la toiture (végétation et banque de graines confondues) est la stratégie rudérale, à la fois en termes de présence-absence, mais également en termes de densité. La stratégie ne semble cependant pas non plus impacter la présence au sein de la banque de graines.

4.2- COMMENT LA VEGETATION A-T-ELLE ÉVOLUÉ AU FIL DU TEMPS ? EXISTENT-ILS DES LIENS ENTRE CETTE DERNIERE ET LA BANQUE DE GRAINES ?

La végétation a fortement évolué depuis le semis de la toiture en 2017. En effet, hormis de l'année 2018 à 2019 pour lesquelles la végétation du semis initial s'est bien développée, elle n'a cessé de régresser par la suite pour laisser place à des espèces spontanées et bien souvent rudérales. Ce phénomène peut facilement s'expliquer par le fait que les plantes colonisatrices peuvent se développer sur les toitures végétalisées, car celles-ci présentent beaucoup d'espace disponible en raison d'une régression des espèces plantées (Dunnett et al. 2008). Ainsi, il n'est pas étonnant de constater que la communauté d'espèces présente en 2021 est celle présentant le moins de similarités avec le semis initial.

Les végétations des années 2020 et 2021 sont les plus semblables, en accord avec le fait que les communautés évoluent essentiellement durant les premières années et se stabilisent par la suite (Madre et al. 2014).

Comme l'avaient déjà observé Rivière (2019) et Delruelle (2020), l'installation des communautés végétales est aussi affectée par la profondeur du substrat (Madre et al. 2014) ainsi que par l'exposition (Brown and Lundholm 2015). En effet, cela s'observe notamment sur les parcelles caractérisées par un fort ensoleillement et une faible profondeur de substrat où la présence d'espèces ainsi que le couvert sont réduits. Cette variation au sein des conditions abiotiques sépare la communauté végétale en deux groupes.

En termes d'espèces, il n'existe pas de grande similarité entre la végétation actuelle et la banque de graines. En effet, si l'on se concentre sur la présence-absence des espèces, il est déjà possible d'observer une certaine dissemblance d'un pool d'espèce à l'autre. Cette dernière s'accroît d'autant plus lorsque l'on compare les pools sur base des densités en individus. En effet, cela s'observe notamment chez les espèces rudérales qui, bien qu'elles ne représentent qu'un peu plus de 40% des espèces de la banque de graines, sont responsables de plus de 85% de ses germinations. Toutefois, cette différence observée n'est pas étonnante. En effet, au cours des phases de succession où les changements de composition de la végétation aérienne se produisent à un rythme plus rapide que les changements associés au sein de la banque de graines du sol, la similarité entre la banque de graines et la végétation est connue pour diminuer (Wagner et al. 2006).

En termes de traits fonctionnels, il est déjà possible de retrouver plus de similarités. Végétation et banque de graines semblent en effet présenter le même rang d'anémochorie, la même proportion d'espèces à stratégie rudérale, la même répartition des espèces spontanées ainsi que les mêmes formes de vie.

4.3- EXISTE-T-IL UN LIEN ENTRE LE COUVERT ET L'IMPLANTATION D'ESPÈCES RUDÉRALES ?

Le couvert est incontestablement lié à la profondeur du substrat. Une parcelle de 6 cm de profondeur présentera en effet un couvert plus restreint qu'une parcelle de 12 cm de profondeur. De même, le couvert est également lié à l'ensoleillement. Ce lien se traduit par une augmentation du couvert lorsque l'ensoleillement est faible et inversement. En effet, l'augmentation de la profondeur du substrat avec la diminution de l'ensoleillement entraîne des conditions abiotiques moins stressantes, plus favorables et donc une augmentation du couvert. La diversité de profondeurs et ensoleillements sur la toiture végétalisée étudiée est intéressante, car elle offre des conditions diverses propices à une augmentation de la diversité floristique (Köhler 2006; Cook-Patton and Bauerle 2012; Madre et al. 2014).

Pour les parcelles et quadrats de faible profondeur de substrat avec ensoleillement élevé, un couvert limité est donc à prévoir. Un tel environnement est souvent propice à l'établissement d'espèces rudérales

(Köhler 2006; Dunnett 2015; Catalano et al. 2016; Thuring and Dunnett 2019). Pour la banque de graines ainsi que les relevés réalisés en avril et mai, il est en effet possible d'observer une tendance décroissante des espèces rudérales lorsque le couvert augmente. Ces relations n'étant toutefois pas significatives, il est possible que quelques valeurs extrêmes soient venues perturber la tendance générale, notamment pour les relevés d'avril et mai.

Un lien semble donc bel et bien exister entre le couvert et l'implantation des espèces rudérales et donc indirectement un lien existe également entre les espèces rudérales et les paramètres profondeur de substrat et ensoleillement. Toutefois, une profondeur de substrat appropriée reste essentielle pour accueillir des espèces rudérales tout en maintenant leur intégrité. En effet, un substrat trop peu profond serait inhabitable, car il ne permettrait pas aux espèces rudérales de développer une biomasse suffisante pour s'établir, se maintenir et se reproduire. À l'inverse, un substrat trop profond serait dominé par des espèces compétitrices (Dunnett 2015).

4.4- VERS QUEL TYPE DE VEGETATION SE DIRIGERAIT LA TOITURE VÉGÉTALISÉE SI CETTE DERNIÈRE DEVAIT ÊTRE TOTALEMENT RÉGÉNÉRÉE PAR LA BANQUE DE GRAINES ?

Les espèces dominant le couvert actuel sont *A. vulneraria*, *E. vulgare*, *T. arvense*, *S. album*, *S. rupestre* et *S. acre*, c'est à dire seulement des espèces issues du semis initial sauf en ce qui concerne *T. arvense*. Les espèces dominant la banque de graines en termes de densité de germination sont *C. album*, *P. oleracea*, *S. acre* et *S. vulgare*, soit uniquement des espèces rudérales spontanées sauf pour *S. acre*. Il est aussi intéressant de noter que sur l'ensemble des espèces présentes dans la végétation, seuls 44,7% sont représentés dans la banque de graine. En cas de perturbation il serait donc impossible que la banque de graines actuelle régénère la végétation visée par le semis initial ou même la végétation présente au moment de la perturbation. De plus, même si la formation de la banque de graines est peut-être en retard vis-à-vis des changements de composition de la végétation (Wagner et al. 2006), certaines espèces comme *A. vulneraria* ne disposent pas des traits fonctionnels adaptés permettant de faire partie de la banque de graines. En effet, cette espèce est caractérisée par une valeur de masse de graines très élevée (2,9 mg) ainsi qu'un indice de longévité très bas (0,1) expliquant donc son absence de la banque de graines malgré sa dominance du couvert.

La densité de germination constitue aussi un paramètre très important lors d'une régénération, car elle peut induire une compétition pour des ressources limitées qui deviendront alors des facteurs déterminants la survie (Sutton 2015). Dans le cas de la toiture étudiée, cela traduirait une forte émergence en espèces rudérales (Lönnqvist et al. 2019), qui, en plus d'être densément présentes dans la banque de graines sont aussi connues pour avoir la capacité de rétablir rapidement une population après perturbation (Dunnett 2015). Cela pourrait par exemple poser problème pour des espèces telles que *E. vulgare*, dont la période

de floraison débute en mai et donc, bien que faisant partie de la banque de graines, pourrait avoir des problèmes à se régénérer.

Il est aussi possible qu'en fonction de la nature de la perturbation, certaines espèces disparaissent, ou deviennent plus ou moins dominantes à mesure qu'elles s'adaptent aux nouvelles conditions (Dunnett 2015). Ainsi, une perturbation de taille moyenne laisserait tout de même une chance aux espèces déjà présentes, notamment les vivaces, de se régénérer.

Concernant les traits fonctionnels des espèces, il est également possible de s'attendre à voir certains modèles ressortir. En effet, la différence significative entre la masse moyenne des espèces de la végétation et celles de la banque de graines engendrerait en cas de perturbation une communauté à masse de graines faible. De même, une communauté à indice de longévité élevé serait à attendre, car la longévité des graines est un mécanisme de survie majeur pour les espèces (Christoffoleti and Caetano 1998), et la moyenne de ce paramètre est plus élevée pour la banque de graines que pour la végétation.

Au sein de la banque de graines, l'espèce *B. Davidii* pourrait poser problème en cas de régénération, car en plus d'être invasive, cette espèce adopte une forme de vie phanérophYTE, donc indésirable sur la toiture (Mechelen et al. 2014).

Finalement, cette analyse du potentiel de la banque de graines rejoint l'idée que les espèces rudérales, caractérisées par un taux de croissance élevé, sont les plus adaptées aux écosystèmes des toitures vertes extensives (Lundholm et al. 2014). Il semblerait en effet que même sans intervention ou assistance de l'homme, la végétation spontanée-rudérale soit capable de survivre au rythme naturel des saisons (Deng and Jim 2017). Une étude concernant les services écosystémiques fournis par les espèces rudérales serait intéressante à mener afin de pouvoir juger de l'intérêt de ces dernières sur les toitures végétalisées.

4.5- DISCUSSION DU PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Les relevés de végétation réalisés tenaient compte à la fois des plantules et des individus adultes. Afin de pouvoir différencier les individus issus de la banque de graines de ceux des espèces vivaces, il aurait été intéressant de réaliser deux relevés distincts.

Concernant à nouveau les relevés, il est important de bien tenir compte des périodes d'échantillonnage. En effet, les deux relevés (hors couvert) ayant été réalisés en avril et mai, les résultats qu'ils apportent sont à nuancer vis-à-vis des périodes de végétation de chaque espèce. Par exemple, des espèces dont la floraison ne débute qu'en juillet-août n'apparaîtront pas dans les relevés alors qu'ils feront tout de même partie de la communauté végétale étudiée.

Intégrer les espèces de graminées à cette même étude aurait aussi été intéressant, car en faire abstraction ignore une composante du système et donc des relations interspécifiques qui pourraient être déterminantes.

Finalement, un dernier point d'attention concerne les quadrats aux conditions de profondeur et ensoleillement variables au sein d'une même parcelle. En effet, ces quadrats ne sont pas indépendants entre eux et donc la composition floristique d'un quadrat peut en influencer une autre se situant au sein de la même parcelle.

6- CONCLUSION

En conclusion, les résultats concernant l'étude de la banque de graines de la toiture sont très intéressants et démontrent la nécessité de poursuivre les recherches concernant les toitures végétalisées extensives. En effet, cette étude aura permis de mettre en lumière le potentiel régénérateur de la toiture, qui, contre toute attente, est dominé par des espèces rudérales et ne se compose que très maigrement d'espèces de pelouses sèches. La végétation, cependant, ne correspond que très peu à cette banque de graines et se voit toujours dominée par des espèces de pelouses sèches. Ainsi, si une perturbation ayant pour conséquence la disparition de la végétation venait à se produire, la banque de graines reconstituerait une végétation très différente de celle que nous connaissons aujourd'hui. Ce résultat s'écarte de l'hypothèse « d'habitat analogue » initiale.

Cette étude aura également permis de fournir une synthèse des traits fonctionnels des espèces de la banque de graines ainsi que des caractéristiques de cette dernière. Ainsi, la masse des graines et leur indice de longévité semblent influencer la présence des espèces au sein de la banque de graines tandis que les formes de vie, stratégies CSR, rangs d'anémochorie et spontanéité semblent quant à eux être corrélés à la végétation.

Il est à nouveau confirmé par cette étude que la profondeur du substrat ainsi que l'ensoleillement influencent les communautés végétales. Il a également été confirmé que ces mêmes paramètres influencent le couvert végétal et donc indirectement l'installation d'espèces rudérales sur la toiture.

La forte implantation des espèces rudérales corrélée à la régression des espèces de pelouses, bien que contredisant l'hypothèse d'habitat analogue initiale n'est pas à percevoir négativement, car ces espèces sont adaptées aux conditions des toitures végétalisées (Dunnett 2015). Si l'on souhaite toutefois conserver une végétation de pelouses sèches, un semis ponctuel pourrait être envisagé (Poórová and Vranayová 2015).

Finalement, la végétation n'apportant pas toutes les informations nécessaires à comprendre la dynamique de végétation il fut intéressant de faire le point sur le potentiel de restauration de la banque de graines. Il est donc possible de confirmer grâce à cette étude que la banque de graines d'une toiture végétalisée agit comme dans un milieu naturel et qu'elle représente un véritable réservoir de biodiversité surtout en cas de perturbation.

7- RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Albrecht H, Eder E, Langbehn T, Tschiersch C (2011) The soil seed bank and its relationship to the established vegetation in urban wastelands. *Landsc Urban Plan* 100:87–97. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.11.011>
- Bakker JP, Poschlod P, Strykstra RJ, et al (1996) Seed banks and seed dispersal: Important topics in restoration ecology. *Acta Bot Neerl* 45:461–490. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1996.tb00806.x>
- Bekker RM, Bakker JP, Grandin U, Poschlod P (1998) Seed size, shape and vertical distribution in the soil : indicators of seed longevity. 834–842
- Berardi U, Ghaffarianhoseini A, Ghaffarianhoseini A (2014) State-of-the-art analysis of the environmental benefits of green roofs. *Appl Energy* 115:411–428. <https://doi.org/10.1016/j.apenergy.2013.10.047>
- Berndtsson JC (2010) Green roof performance towards management of runoff water quantity and quality: A review. *Ecol Eng* 36:351–360. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2009.12.014>
- Boland C (2017) Green roofs as analogous of calcareous grasslands ? Species response to substrate heterogeneity. 35
- Brown C, Lundholm J (2015) Microclimate and substrate depth influence green roof plant community dynamics. *Landsc Urban Plan* 143:134–142. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2015.07.009>
- Buhler DD, Maxwell BD (1993) Seed Separation and Enumeration from Soil Using K₂CO₃-Centrifugation and Image Analysis. *Weed Sci* 41:298–302. <https://doi.org/10.1017/S0043174500076207>
- Carmona R (1992) Problemática e manejo de bancos de sementes de invasoras em solos agrícolas. *Planta Daninha* 10:05–16. <https://doi.org/10.1590/s0100-83581992000100007>
- Catalano C, Marcenò C, Laudicina VA, Guarino R (2016) Thirty years unmanaged green roofs: Ecological research and design implications. *Landsc Urban Plan* 149:11–19. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2016.01.003>
- Chang ER, Jefferies RL, Carleton TJ (2001) Relationship between vegetation and soil seed banks in an arctic coastal marsh. *J Ecol* 89:367–384. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00549.x>
- Choi M-S (2012) Investigation of the potential of calcareous grassland vegetation for green roof application in the UK
- Christoffoleti PJ, Caetano RSX (1998) Soil seed banks. *Sci Agric* 55:74–78. <https://doi.org/10.1590/S0103-90161998000500013>
- Cook-Patton SC, Bauerle TL (2012) Potential benefits of plant diversity on vegetated roofs: A literature review. *J Environ Manage* 106:85–92. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.04.003>
- Cruz JC, Ramos JA, da Silva LP, et al (2013) Seed dispersal networks in an urban novel ecosystem. *Eur J For Res* 132:887–897. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0722-1>

- Delruelle A (2020) Micro-scale ecosystem differentiation and pollination network of the extensive green roof of the TERRA research center.
- Deng H, Jim CY (2017) Spontaneous plant colonization and bird visits of tropical extensive green roof. *Urban Ecosyst* 20:337–352. <https://doi.org/10.1007/s11252-016-0596-3>
- Dunnett N (2015) Ruderal Green Roofs. In: Sutton RK (ed) *Green Roof Ecosystems*. Springer International Publishing, Cham, pp 233–255
- Dunnett N, Nagase A, Hallam A (2008) The dynamics of planted and colonising species on a green roof over six growing seasons 2001-2006: Influence of substrate depth. *Urban Ecosyst* 11:373–384. <https://doi.org/10.1007/s11252-007-0042-7>
- European Environment agency (2021) *Nature-based solutions in Europe: Policy, knowledge and practice for climate change adaptation and disaster risk reduction*
- Francis RA, Lorimer J (2011) Urban reconciliation ecology: The potential of living roofs and walls. *J Environ Manage* 92:1429–1437. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.01.012>
- Froment C (2016) Arthropods Communities on Green Roofs in Brussels : Influence of Roof Vegetation and Landscape Context. 1–31
- Harp DA, Chen C, Jones C (2015) Physical characteristics of and seed germination in commercial green roof substrates. *Horttechnology* 25:221–227. <https://doi.org/10.21273/horttech.25.2.221>
- Hintze C, Heydel F, Hoppe C, et al (2013) D3: The Dispersal and Diaspore Database - Baseline data and statistics on seed dispersal. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 15:180–192. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2013.02.001>
- Hodgson AJG, Wilson PJ, Hunt R, et al (1999) Allocating C-S-R Plant Functional Types : A Soft Approach to a Hard Problem. *Oikos* 85:282–294
- Kleyer M, Bekker RM, Knevel IC, et al (2008) The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest European flora. *J Ecol* 96:1266–1274
- Köhler M (2006) Long-term Vegetation Research on Two Extensive Green Roofs in Berlin. *Urban Habitats* 4:3–26
- Ksiazek-Mikenas K, Köhler M (2018) Traits for stress-tolerance are associated with long-term plant survival on green roofs. *J Urban Ecol* 4:1–10. <https://doi.org/10.1093/jue/juy016>
- Lönnqvist J, Hjelm J, Blecken G, Viklander M (2019) Impacts of monoculture and mixed vegetation on green roof hydrological function. *Urban Water Novatech* 2019
- Lundholm J, Heim A, Tran S, Smith T (2014) Leaf and Life History Traits Predict Plant Growth in a Green Roof Ecosystem. *PLoS One* 9:1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101395>
- Lundholm JT (2006) Green roofs and facades: a habitat template approach. *Urban Habitats* 4:87–101
- Madre F, Vergnes A, Machon N, Clergeau P (2014) Green roofs as habitats for wild plant species in urban landscapes: First insights from a large-scale sampling. *Landsc Urban Plan* 122:100–107. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.11.012>

- Marage D, Rameau JC, Garraud L (2006) Banque de graines du sol et succession végétale dans les Alpes du Sud: Effets des facteurs historiques et écologiques. *Can J Bot* 84:99–111. <https://doi.org/10.1139/b05-142>
- Mechelen C Van, Dutoit T, Kattge J, Hermy M (2014) Plant trait analysis delivers an extensive list of potential green roof species for Mediterranean France. *Ecol Eng* 67:48–59. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.03.043>
- Nagase A, Dunnett N, Choi MS (2013) Investigation of weed phenology in an establishing semi-extensive green roof. *Ecol Eng* 58:156–164. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.06.007>
- Oberndorfer E, Lundholm J, Bass B, et al (2007) Green roofs as urban ecosystems: Ecological structures, Functions, and Services. *Bioscience* 57:823–833. <https://doi.org/10.1641/B571005>
- ONU (2019) World population prospects 2019: Highlights
- Plue J, De Frenne P, Acharya K, et al (2017) Where does the community start, and where does it end? Including the seed bank to reassess forest herb layer responses to the environment. *J Veg Sci* 28:424–435. <https://doi.org/10.1111/jvs.12493>
- Poórová Z, Vranayová Z (2015) Green roof vegetation possibilities. *LIX*:401–404
- Rivière L (2019) Analyse fonctionnelle et suivi temporel des communautés végétales de la toiture verte extensive du bâtiment TERRA (Gembloux) et étude expérimentale de la facilitation du sedum
- Snodgrass EC, McIntyre L (2010) The green roof manual : a professional guide to design, installation, and maintenance. Timber Press, London
- Southwood TRE (1977) Habitat, the Templet for Ecological Strategies? *J Anim Ecol* 46:337–365. <https://doi.org/10.2307/3817>
- Sutton R (2015) Green Roof Ecosystems. *Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol 223
- Thompson K, Bakker J, Bekker R (1997) The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. *Seed Sci Res* 7:319–319. <https://doi.org/10.1017/S0960258500003676>
- Thompson K, Bakker JP, Bekker RM, Hodgson JG (1998) Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *J Ecol* 86:163–169. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00240.x>
- Thuring C, Grant G (2015) The biodiversity of temperate extensive green roofs – a review of research and practice. *Isr J Ecol Evol* 62:44–57. <https://doi.org/10.1080/15659801.2015.1091190>
- Thuring CE, Dunnett NP (2019) Persistence, loss and gain: Characterising mature green roof vegetation by functional composition. *Landsc Urban Plan* 185:228–236. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.10.026>
- Traba J, Azcárate FM, Peco B (2004) From what depth do seeds emerge? A soil seed bank experiment with Mediterranean grassland species. *Seed Sci Res* 14:297–303. <https://doi.org/10.1079/ssr2004179>
- Vanstockem J, Bastiaens A, Helsen K, et al (2019) Community assembly on extensive green roofs: Effects of dispersal-, abiotic- and biotic filtering on the spontaneous species- and functional

diversity. *J Veg Sci* 30:1078–1088. <https://doi.org/10.1111/jvs.12789>

Vanstockem J, Ceusters C, Van Dyck K, et al (2018) Is there more than meets the eye? Seed bank analysis of a typical novel ecosystem, the extensive green roof. *Appl Veg Sci* 21:419–430. <https://doi.org/10.1111/avsc.12383>

Wagner M, Heinrich W, Jetschke G, Strasse D (2006) Seed bank assembly in an unmanaged ruderal grassland recovering from long-term exposure to industrial emissions. *Acta oecologica* 30:342–352. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.06.002>

WallisDeVries MF, Poschlod P, Willems JH (2002) Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: Integrating the requirements of flora and fauna. *Biol Conserv* 104:265–273. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00191-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00191-4)

Westoby M (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199:213–227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>

Whittinghill LJ, Rowe DB (2012) The role of green roof technology in urban agriculture. *Renew Agric Food Syst* 27:314–322. <https://doi.org/10.1017/S174217051100038X>

Young TP, Chase JM, Huddleston RT (2001) Community succession and assembly: Comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecol Restor* 19:5–18. <https://doi.org/10.3368/er.19.1.5>