

Rôle des jardins privés dans l'homogénéisation et la connectivité des paysages urbanisés méditerranéens.

Thèse pour obtenir le grade universitaire de Docteur

Discipline : Ecologie

Présentée et soutenue publiquement le 23 novembre par :

Angèle BOSSU

Co-directeurs de thèse :

Valérie BERTAUDIÈRE-MONTES, Maître de conférences, Université d'Aix-Marseille

Stéphanie MANEL, Directeur d'Etudes, Ecole Pratique des Hautes Etudes

Ecole doctorale : Sciences de l'environnement (ED 251)

JURY

Nathalie MACHON, Professeur, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris	Rapporteur
Vincent DEVICTOR, Chargé de recherche, CNRS, Montpellier	Rapporteur
Hervé DANIEL, Maître de conférences, AgroCampus Ouest, Angers	Examineur
Pierre-Olivier CHEPTOU, Directeur de recherche, CNRS, Montpellier	Examineur
Valérie BERTAUDIÈRE-MONTES, Maître de conférences, Université d'Aix-Marseille, Marseille	Co-directrice
Stéphanie MANEL, Directeur d'Etudes, EPHE, Montpellier	Co-directrice

« Il se pourrait que le mystère le plus étonnant de la vie porte sur les moyens utilisés pour créer tant de diversité à partir d'aussi peu de matière. » E.O. Wilson

Ce travail de thèse a été réalisé sous la direction de Valérie Bertaudière-Montès, Maître de Conférences à Aix-Marseille Université et Stéphanie Manel, Professeur à Aix-Marseille Université au sein du Laboratoire Population Environnement et Développement (UMR 151 AMU – IRD) dirigé par Hubert Mazurek, Directeur de recherche à l'IRD.

J'ai bénéficié pour réaliser cette thèse d'une bourse doctorale régionale de recherche accordé par la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (BDR n° 2011-019) en partenariat avec le Parc Naturel Régional du Lubéron.

Ces travaux de recherche ont été financé par deux programmes de recherche l'ANR Trame Verte Urbaine (TVU, N VD08 321105 (2008-2012)) et le Programme Interdisciplinaire de Recherche Ville et Environnement (PIRVE 6 – 1025 (2008-2011))

Sommaire

Préambule	5
Sommaire	7
Table des figures	9
Table des tableaux	11
Introduction.....	13
1. Pourquoi s'intéresser à la flore spontanée des jardins privés ?	15
1.1 Conséquence d'une urbanisation croissante sur la biodiversité spécifique.	15
1.2 Le biotope urbain.	16
1.3 Fragmentation et hétérogénéité des habitats urbains.	17
1.4 Intérêts de la biodiversité végétale urbaine.....	19
1.5 La flore spontanée en milieu urbain.....	20
1.6 Intérêt de l'étude du jardin privé.....	21
2. Objectifs et questionnements de la thèse	22
2.1 Contexte général de la thèse.....	22
2.2 Questionnement spécifique de la thèse	23
3. Cadre théorique.	24
Matériels et méthodes	33
1. Présentation des sites d'études.	35
1.1 Situation géographique et climat.....	35
1.2 Urbanisation et changements des modes d'occupation et d'utilisation des sols au cours du temps.....	36
2. Acquisition des données - Relevés floristiques	40
Partie 1. L'homogénéisation taxonomique	45
1. Introduction.....	47
1.1 Etat de l'art.....	47
1.2 Rappel des questions de recherche et des hypothèses.....	51
2. Article 1: Effects of built landscape on taxonomic homogenization: Two case studies of private gardens in the French Mediterranean.	52
3. Principaux résultats et conclusion.....	63
3.1 Principaux résultats.....	63
3.2 Conclusion	64

Partie 2. Composition fonctionnelle de la flore spontanée des jardins privés	65
1. Introduction.....	67
1.1 <i>Etat de l'art</i>	67
1.2 <i>Questionnement lié à la diversité fonctionnelle et hypothèses</i>	70
2. Matériel et Méthodes	71
2.1 <i>Choix des traits</i>	71
2.2 <i>Variables paysagères</i>	72
2.3 <i>Analyses préliminaires</i>	74
2.4 <i>Analyse RLQ</i>	78
3. Article 2: Which biological traits may explain the distribution of spontaneous flora along an urban-rural gradient?	79
4. Principaux résultats et conclusion.....	97
Partie 3. Connectivité en milieu urbain	99
1. Introduction.....	101
1.1 <i>Etat de l'art</i>	101
1.2 <i>Rappel des questions de recherche et des hypothèses</i>	105
2. Matériel et Méthodes	106
2.1 <i>Choix de l'espèce</i>	106
2.2 <i>Développement des microsatellites</i>	108
2.3 <i>Plan d'échantillonnage</i>	112
3. Article 3: A mixed strategy of dispersal mechanisms influences the genetic structure of an urban plant.....	119
4. Résultats et discussion	143
Synthèse générale	145
Glossaire	155
Bibliographie	159
Annexe I : Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon et de la Réserve de biosphère Luberon-Lure, n° 10-2011, p. 74-91.	179
Annexe II : Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon et de la Réserve de biosphère Luberon-Lure, n° 12 - 2013/2014, pp. 88-106	197
Remerciements	217

Table des figures

Figure 1. Carte de la végétation en gestion privée sur la ville de Marseille (Atlas Analytique de la Trame Verte de Marseille 2012)	18
Figure 2. Schéma synthétique des liens entre les filtres du modèle de Williams <i>et al.</i> (2009) présentant les causes de modifications de la flore par le milieu urbain et un modèle hiérarchique de composition des communautés végétales (Lortie <i>et al.</i> 2004) ainsi que les implications pour les bois urbains (Vallet 2009).....	26
Figure 3. Exemple théorique de la variabilité intra-spécifique d'un trait (A. Continu ou B. Catégorique) en réponse à un changement environnementale. Chaque point correspond à un attribut pris par un individu pour un point du gradient environnemental. La ligne en pointillée représente les exemples de fonctions. (Violle <i>et al.</i> , 2007)	27
Figure 4. Eléments d'une structure paysagère (d'après Clergeau & Blanc, 2013)	29
Figure 5 Localisation des sites d'étude.....	35
Figure 6. Urbanisation en région PACA (INSEE, 2011).....	37
Figure 7. Urbanisation des zones agricoles et d'un domaine bastidaire entre 2002 et 2012, Les Mourrets, XIIIème arrondissement, Marseille, France (Images GoogleEarth)	38
Figure 8. Urbanisation de la ville de Marseille	39
Figure 9. Urbanisation de la commune de Lauris.....	40
Figure 10. Formes d'urbanisation et jardins selon trois densités de bâti caractéristiques des différentes zones de densité de bâti.....	41
Figure 11. Localisation des jardins privatifs et des friches post-culturelles étudiées à Marseille (Bouches-du-Rhône) le long d'un gradient de densité de bâti	42
Figure 12. Localisation des jardins privatifs et des friches post-culturelles étudiées à Lauris (Vaucluse) en fonction de la densité de bâti	43
Figure 13. Projet de construction d'une copropriété sur une zone agricole en 2012 (à gauche). Construction 3 ans plus tard, cours de finition 2015 avec un nouveau projet immobilier pour la parcelle adjacente (à droite) (Marseille, Château-Gombert).....	44
Figure 14. Présentation des différents scénarios conduisant à de l'homogénéisation ou de la différenciation (Olden & Poff, 2003).....	47
Figure 15. Schéma des différentes modifications des paramètres d'une étude: taille du grain et étendue (Barton <i>et al.</i> , 2013).....	50
Figure 16. Les trois composantes de la diversité fonctionnelle définies par Mason <i>et al.</i> (2005) le long d'un axe de valeur de trait (d'après Garnier <i>et al.</i> 2013).....	67
Figure 17. Fréquence de chaque espèce sur l'ensemble du jeu de données.....	71
Figure 18. Cercle de corrélation des ACP réalisées sur les fréquences d'occurrence de traits. A. Type biologique x Type végétatif B. Type végétatif x Hauteur de végétation C. Type biologique x Hauteur de végétation.	76
Figure 19. Cercle de corrélation des ACP réalisées en tenant compte des traits « mode de dissémination » et « poids des graines ».	77
Figure 20. Représentation schématique de l'analyse RLQ.....	78

Figure 21. Spatialisation des polygones dans la commune de Lauris (à gauche) et de Marseille (à droite); en rouge, zone résidentielle caractéristique des zones de forte densité de bâti, en orange, zone de moyenne densité de bâti (zone pavillonnaire), et en jaune, zone de faible densité de bâti (zone lâche).....	113
Figure 22. Variation du pourcentage de bâti dans les polygones caractéristiques des zones résidentielles des 3 zones de densité de bâti étudiées (Forte, Moyenne et Faible) au sein des sites de Lauris et de Marseille.....	114
Figure 23. Exemple de Krigeage pour la variable pourcentage de densité de bâti à Marseille (dans la zone d'étude des jardins privés).....	115
Figure 24. Pas de porte végétalisé, Zone de forte densité de bâti à Lauris (Vaucluse, France).....	116
Figure 25. Localisation des individus de <i>P. judaica</i> échantillonnés dans la commune de Lauris (Vaucluse, France).....	116
Figure 26. Localisation des individus de <i>P. judaica</i> échantillonnés dans la commune de Marseille (Bouches-du-Rhône, France).....	117
Figure 27. Localisation des individus de <i>P. judaica</i> échantillonnés dans la commune d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône, France).....	118
Figure 28. Les différents niveaux de biodiversité étudiés et les patrons et mécanismes qu'ils ont permis d'étudier.....	147
Figure 29. Jardin de petits collectifs résidentiels, Marseille, 2015 ©Bertaudière-Montès.	152
Figure 30. Bastide de la Magalone, Marseille (Bouches-du-Rhône, France, 2015)	155
Figure 31. Jardin de devanture (à gauche) à Lauris (Vaucluse, France, 2011) et (à droite) Vancouver (Colombie Britannique, Canada, 2013)	156

Toutes les photographies de ce manuscrit ont été réalisées par l'auteur sauf mentionné.

Table des tableaux

Table 1. Synthèse non exhaustives des études portant sur l'évaluation du processus d'homogénéisation des communautés végétales. La présence de (*) signifie l'absence de prise en compte de l'effet temporel.....	49
Table 2. Description des traits étudiés, de leurs attributs (Abréviations entre parenthèses), pourcentage de données manquantes.....	72
Table 3. Différents types d'occupation du sol.....	73
Table 4. Description des variables paysagères.....	74
Table 5. Récapitulatif des études génétiques sur les espèces végétales en milieu urbain.....	104
Table 6. Fréquence des espèces dans les jardins privatifs et dans les interstices du milieu urbain à Lauris et Marseille (France).....	107
Table 7. Superficie et taille de la population des communes étudiées (INSEE).....	112
Table 8. Nombre de polygone par zone de densité de bâti (Ddb).	113
Table 9. Indices paysagers calculés sur les extractions de bâti des différentes zones de densité de bâti.	114

Introduction



Légende (de haut en bas, de gauche à droite) : Flore spontanée en milieu urbain: interstice de trottoir; Flore spontanée en milieu urbain : pied d'arbre; Jardin d'une habitation pavillonnaire ; Flore spontanée en milieu urbain, Jardinière; Parc public, Parc Borély. Toutes ces photos ont été prises à Marseille (Bouches-du-Rhône, France)

1. Pourquoi s'intéresser à la flore spontanée des jardins privatifs ?

1.1 Conséquence d'une urbanisation croissante sur la biodiversité spécifique.

L'urbanisation, actuellement en pleine expansion (Encadré 1), est considérée comme l'un des changements globaux les plus préjudiciables à la biodiversité¹ (Sala, 2000; McKinney, 2002). Elle s'accompagne d'une réduction drastique du nombre d'espèces natives (souvent spécialistes) au profit d'espèces généralistes adaptées à ce milieu (Shochat *et al.*, 2006), souvent abondantes, en majorité exotiques, voire parfois invasives (McKinney, 2002; Sax & Gaines, 2003; Holway & Suarez, 2006). Ce changement de communautés s'explique par les nombreuses modifications environnementales liées à l'urbanisation. Trois types de réponses des espèces à l'urbanisation ont été observés (McKinney, 2002):

- les espèces qui évitent le milieu urbain, « avoiders », sont des espèces très sensibles à la présence de l'homme et aux perturbations de leur milieu. Ces espèces sont relativement rares, avec de faibles taux de reproduction, comme les grands mammifères, les prédateurs, les espèces d'oiseaux spécialistes (forestiers, insectivores, ou nichant au sol) ou des espèces végétales caractéristiques de successions anciennes et des milieux humides.

- les espèces qui sont adaptées au milieu urbain, « adapters », sont observées dans les zones suburbaines. Les espèces animales sont des espèces caractéristiques des interfaces (forestières ou de milieux ouverts). Ces espèces utilisent les ressources anthropogènes (plantes cultivées, poubelles), et présentent des abondances plus importantes en milieu urbain que dans les milieux naturels. Les espèces végétales adaptées au milieu urbain sont retrouvées dans les milieux gérés par l'homme (jardins résidentiels, zones commerciales,..) ou non (parcelles non bâties).

- les espèces qui exploitent le milieu urbain, « exploiters », dépendent souvent des ressources humaines. Les oiseaux qui appartiennent à cette catégorie sont des oiseaux qui nichaient initialement sur des parois rocheuses. D'autres espèces animales s'abritent dans les habitations humaines et utilisent la nourriture présente dans ces mêmes habitations ou à proximité. On retrouve par exemple dans ce groupe, les souris des maisons (*Mus musculus* L.), le rat noir et norvégien (*Rattus rattus* L. et *Rattus norvegicus* Berkenhout) ou les blattes (*Blattella germanica* L.). Les espèces végétales qui « exploitent » le milieu urbain sont des espèces rudérales, tolérantes à de fort taux de pollution, au piétinement, aux sols alcalins, riches en nitrates et compactés.

¹ Les mots soulignés lors leur première apparition dans le texte sont définis dans un glossaire p. 132

Encadré 1. Une urbanisation croissante

L'urbanisation croissante des dernières décennies constitue un changement important des modes d'occupation et d'utilisation des sols sur terre (Pickett *et al.*, 2010). Au milieu du XX^{ème} siècle 29.4% de la population mondiale vivait en milieu urbain. L'ONU n'en compte actuellement pas moins de 54% et projette que les deux-tiers de la population mondiale vivront en milieu urbain en 2050 (UN, 2014). Alors qu'en Amérique du Nord et en Amérique latine, plus de 80% de la population est déjà urbaine. Cette proportion est légèrement plus faible en Europe 73%. Une augmentation est attendue avant tout en Asie et en Afrique, où le pourcentage de la population urbaine devrait passer respectivement de 48 à 64% et de 40 à 56% d'ici à 2050. Cette migration urbaine entraîne une augmentation du nombre de villes de grande taille (UN, 2014).

D'un point de vue de l'occupation du sol, la migration urbaine a conduit à un étalement des surfaces urbanisées. Les surfaces occupées par les villes ont augmenté deux fois plus vite que l'augmentation de leur population (Angel *et al.*, 2011). Actuellement 3 % de la surface terrestre sont des zones urbaines et ces surfaces devraient doubler d'ici 2050 (Wu, 2010; Angel *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2014). En Europe, 4% du territoire est recouvert par des zones artificielles, et l'urbanisation actuelle est bien plus lente qu'en Asie ou Afrique (EEA, 2010). Sur ce « vieux continent », l'expansion urbaine n'est plus motivée par une augmentation de la population, mais plutôt par des facteurs socio-économiques. Les nouveaux modes de vie des populations, la volonté d'accéder à un habitat individuel, l'utilisation de la voiture et les coûts immobiliers moins importants en périphérie des centres urbains sont les moteurs de l'étalement des villes (EEA *et al.*, 2006; Verbeek *et al.*, 2011)

1.2 Le biotope urbain.

L'urbanisation a localement des effets sur le climat. Parmi ces effets, l'« îlot de chaleur urbain » est une augmentation des températures dans les zones urbanisées, entre 2 et 10°C par rapport aux zones périurbaines environnantes (Pickett *et al.*, 2010). Ces îlots de chaleurs sont induits par (Tran *et al.*, 2006; Gaston *et al.*, 2010; Adler & Tanner, 2013a):

- les bâtiments et les surfaces artificielles,
- la pollution générée par le trafic routier et les particules engendrées par l'industrie qui absorbent l'insolation et la stockent sous forme de chaleur,
- la chaleur anthropogénique (ex : trafic routier),
- la réduction de la couverture végétale qui diminue l'évapotranspiration.

L'urbanisation impacte aussi les mouvements atmosphériques ; les barrières créées par le bâti diminuent la vitesse du vent, ou forment des turbulences locales (Forman, 2014a). Le phénomène

d'îlot de chaleur urbain crée des phénomènes de convections qui amènent les précipitations en dehors de la ville (Adler & Tanner, 2013a). De plus, les eaux ruissèlent sur les surfaces imperméables et sont souvent canalisées comme les cours d'eaux, traversant les zones urbaines. Ces perturbations du cycle de l'eau réduit la disponibilité en eau pour les organismes vivants (Pickett *et al.*, 2010).

Le milieu urbain est constitué de sols très hétérogènes selon le degré de perturbations (Sukopp, 2004). Les sols peuvent être constitués de gravats, recouverts de matériaux imperméables ou parfois être des sols rapportés (Pickett *et al.*, 2010; Forman, 2014b). De manière générale, les sols urbains sont plus compacts, et la pollution qui génère des dépôts de métaux lourds et d'importantes quantités de nitrates, les rendent plus alcalins.

1.3 Fragmentation et hétérogénéité des habitats urbains.

En plus de ces contraintes environnementales, le paysage urbain est un paysage fragmenté, constitué d'une multitude de fragments d'habitats plus ou moins isolés, insérés dans une matrice inhospitalière (Clergeau, 2007; Gaston, 2010). Cette mosaïque paysagère peut diminuer la connectivité du milieu urbain et favoriser l'isolement des populations d'une espèce, pouvant engendrer une diminution de leur variabilité génétique (Keane *et al.*, 2005; Evans, 2010).

Les fragments d'habitats urbains sont caractérisés par une forte hétérogénéité. Gödde *et al.* (1995) ont dénombré 75 habitats dans la ville de Düsseldorf en Allemagne. Parmi ces 75 habitats, 38 sont considérés comme communs et retrouvés dans la plupart des villes: petite pelouse, champs, allée arborée, forêt caduque, voies ferrées, zone résidentielle, centre-ville, cimetière... Une classification plus générale de l'usage des sols dénombre 11 usages caractéristiques : urbain commun, zone industrielle, voie ferrée, route, centre-ville, parc urbain, jardin partagé, cimetière, jardin privatif, zone humide (rivière, marre, réservoir), forêt (Forman, 2014a). Parmi ces habitats, on observe que bien que le milieu urbain soit caractérisé par d'importantes surfaces imperméables (routes, bâtiments, surfaces industrielles et commerciales,...), il est aussi constitué d'un grand nombre d'îlots de végétation (parcs publics, allées arborées, jardins privés,...). Ces nouveaux habitats aménagés par l'Homme ont été créés avec le développement des zones urbaines et peuvent recouvrir d'importantes surfaces (Pickett *et al.*, 2010). Parmi ces habitats, le jardin privatif est l'un des plus fréquents (Encadré 2)

Encadré 2. Le jardin privé, espace vert fréquent du milieu urbain



Figure 1. Carte de la végétation en gestion privée sur la ville de Marseille (Atlas Analytique de la Trame Verte de Marseille 2012)

Le jardin privé est défini comme « tout espace généralement enclos, ouvert à la lumière et situé dans le prolongement de l'habitation, où l'Homme organise et contient à son échelle la vie végétale » (Marco, 2008). Selon Evans *et al.* (2009), le jardin représente la moitié des espaces verts urbains. Les surfaces occupées par les jardins privés en ville varient en fonction de la densité de population et de bâti, de 16% à Stockholm (Suède) à 36% à Dunedin (Nouvelle-Zélande) et atteignent dans cette ville 46% dans les zones résidentielles (Loram *et al.*, 2007; Mathieu *et al.*, 2007; Goddard *et al.*, 2010). A Marseille, la surface couverte par les zones pavillonnaires représente 15% de la surface de la ville (Figure 1).

L'hétérogénéité des habitats se manifeste également au sein de certains usages des sols (Forman, 2014a). C'est le cas des jardins partagés, où l'on observe une juxtaposition de parcelles gérées de manière différente. Les parcs urbains sont des lieux aménagés et rassemblent également différents habitats, comme les pelouses, boisements, parterres de fleurs, étangs,... (Gilbert, 1989). En raison de son aménagement, le jardin privé peut être lui-même composé d'une grande diversité d'habitats (Marco, 2008; Owen, 2010). Dans une étude sur la structure des jardins de cinq villes anglaises, Loram *et al.* (2008) ont dénombré pas moins de 18 habitats différents. Certains habitats comme les pelouses et les bordures étaient présents dans plus de 78% des jardins étudiés.

Les habitats urbains sont soumis à des perturbations régulières plus ou moins importantes. Outre les stress liés aux caractéristiques du milieu urbain (comme la température plus élevée, les sols compacts), certains habitats sont soumis à des perturbations régulières. Ces perturbations résultent des usages et de l'utilisation anthropiques de l'espace urbain comme les zones végétalisées aux pieds des arbres urbains qui sont fréquemment piétinées, ou des pratiques de jardinage (tontes, arrachages,...) dans les habitats végétalisés (parcs, jardins) (Forman, 2014a). Ces perturbations se retrouvent dans le jardin privé; bien qu'il soit considéré comme un Espace à Caractère Naturel (ECN), l'impact de l'homme peut être plus ou moins important selon les pratiques de gestion. Les

pratiques de jardinage (ex : la tonte ou l'utilisation de produits phytosanitaires) limite la diversité végétale en sélectionnant les espèces résistantes à ces pratiques. L'aménagement du jardin (allées bétonnées) peut aussi diminuer la diversité des habitats du jardin et donc la biodiversité. Actuellement, la tendance en matière de jardinage est un jardinage qui se veut plus respectueux de la nature, et qui favorise la biodiversité (Barrault, 2012). Bien que ces intentions ne se traduisent pas toujours dans les pratiques, cette tendance se traduit dans les jardins privés par la création de chartes « jardins naturels » initiées par des collectivités locales ou des associations, où les jardiniers adhérents s'engagent dans leurs pratiques, à ne plus utiliser de produits pesticides, et à favoriser la biodiversité dans leur jardin, en plantant des espèces locales, ou des espèces attractives pour les insectes : Charte « Jardin en Suisse », « Jardiner naturellement en Haute Saône et Doubs », Charte « Jardin naturel et biodiversité » à Nantes, Charte des « Jardins Naturels Sensibles » en Essonne. Ces jardins privés, en favorisant la biodiversité via leur diversité en habitats (Owen, 2010), constituent des réservoirs potentiels de biodiversité en milieu urbain, dès lors qu'ils présentent une superficie suffisante (Clergeau & Blanc, 2013).

Cette hétérogénéité des habitats va favoriser la flore spontanée urbaine qui est une composante non négligeable avec la flore cultivée de la diversité végétale en milieu urbain.

1.4 Intérêts de la biodiversité végétale urbaine

Bien qu'elle ne soit pas remarquable et en voie de disparition, la biodiversité végétale urbaine, constituée de la flore cultivée et spontanée, présente un intérêt de conservation considérant les fonctions écologiques et sociétales qui lui sont attribuées (Dearborn & Kark, 2010).

La biodiversité végétale est le support de la biodiversité animale, elle constitue un habitat permettant la reproduction et le développement des espèces animales (cas des plantes hôtes). Les strates arborées constituées essentiellement d'espèces cultivées sont des lieux de nidifications pour certains oiseaux tandis que la végétation spontanée native favorisera la diversité des insectes (Forman, 2014c). Du fait de leur présence en grand nombre, les îlots de végétation en milieu urbain peuvent permettre la création de corridors en pas japonais pour relier les espaces naturels environnants aux habitats semi-naturels urbains. C'est notamment le cas du jardin privé qui, du fait de sa fréquence dans le milieu urbain est un corridor potentiel (Goddard *et al.*, 2010; Rudd *et al.*, 2002; Encadré 2).

En plus des fonctions écologiques que remplit la biodiversité végétale en milieu urbain, cette dernière peut avoir des effets positifs sur les conditions de vie des citoyens. L'évapotranspiration des espèces végétales diminue la température et donc l'effet « îlot de chaleur urbain » et capture les polluants atmosphériques (Adler & Tanner, 2013b). Par ailleurs, des études récentes ont montré un

effet bénéfique de la végétation sur le bien-être (Fuller *et al.*, 2007; Dallimer *et al.*, 2012; Shwartz *et al.*, 2014) et sur la santé (Mitchell & Popham, 2008). Enfin, la flore urbaine est la flore « en contact » avec des citoyens déconnectés de la nature. Cette flore et plus généralement la biodiversité urbaine, peuvent être un moyen d'éducation à l'environnement (Wittig, 2004).

1.5 La flore spontanée en milieu urbain.

La végétation urbaine est constituée à la fois de la flore spontanée et de la flore cultivée. Bien qu'en terme de surface la majorité des espaces verts urbains soit constituée de flore cultivée (60-70%, Forman, 2014c), la flore spontanée représente une part non négligeable de la diversité végétale urbaine. Cette flore spontanée n'est pas directement plantée par l'Homme, mais colonise les différents habitats des sites urbains par ses propres moyens (Forman, 2014c).

L'urbanisation a entraîné un déclin de cette flore spontanée native au cours du temps. Plusieurs études portant sur la flore spontanée urbaine ont observé une diminution de la richesse spécifique des espèces natives au cours du temps et une augmentation de la richesse spécifique des espèces exotiques récemment introduites (appelées espèces néophytes) (Chocholoušková & Pyšek, 2003; Gregor *et al.*, 2012). La richesse spécifique a tendance à augmenter lorsque l'augmentation de la diversité des espèces néophytes est supérieure à la disparition des espèces natives (Tait *et al.*, 2005).

A une échelle plus fine, le long de gradients d'urbanisation, la richesse spécifique de la flore spontanée apparaît plus faible dans les zones fortement urbanisées (les centres urbains) par rapport aux zones suburbaines (expansion urbaine récente sous forme de zones résidentielles principalement (Kent *et al.*, 1999; Chronopoulos & Christodoulakis, 2000; Cervelli *et al.*, 2013).

Paradoxalement et parallèlement au déclin de la flore engendrée par l'urbanisation dense, la flore spontanée urbaine est souvent plus riche que la flore des milieux naturels entourant les villes (Pyšek, 1998; Kuhn *et al.*, 2004; Wania *et al.*, 2006). Certaines études ont d'ailleurs montré que plus la ville est grande (population importante), plus sa richesse spécifique sera importante (Kent *et al.*, 1999; Wittig, 2004). Cette richesse spécifique importante liée à la taille de la ville s'explique par l'hétérogénéité des habitats et par la contribution des espèces exotiques (Wania *et al.*, 2006; McKinney, 2008; Cervelli *et al.*, 2013).

Plusieurs facteurs peuvent expliquer la forte proportion d'espèces exotiques en milieu urbain (Wittig, 2004). Tout d'abord, le milieu urbain est de par les activités humaines, un lieu d'introduction d'espèces exotiques à la fois volontaire via l'horticulture et involontaire via l'importance du trafic entre les villes qui permet les flux de diaspores (Klotz & Kühn, 2010). Cette introduction volontaire est importante dans les jardins privés, via l'horticulture, faisant de cet habitat la plus grande source

d'introduction d'espèces exotiques, potentiellement invasives (Smith *et al.*, 2006). L'établissement de ces espèces non natives suit en théorie la règle des 10% (Williamson, 1996), où seulement 10% des espèces introduites devraient être capables de s'échapper des jardins, et sur ces 10%, seulement 10% seraient capables de se naturaliser. Au final, 1% des espèces introduites devraient être capables de se naturaliser. Pourtant il a déjà été observé que 9% des espèces introduites dans les jardins sont naturalisées (Bigirimana *et al.*, 2012). Ce succès des espèces introduites est dû au fait que souvent ces espèces sont pré-adaptées aux conditions abiotiques environnantes (Marco *et al.*, 2010b). Les espèces exotiques provenant des régions chaudes sont favorisées par la chaleur du milieu urbain, elles s'acclimateront et se naturaliseront plus facilement. De plus, le nombre important d'habitats fortement perturbés par l'Homme sont autant d'habitats pionniers potentiellement colonisables.

Enfin, d'un point de vue de sa composition, la flore spontanée urbaine est constituée principalement d'espèces natives généralistes et d'espèces exotiques (Cilliers & Siebert, 2011). La proportion d'espèces exotiques varie en fonction de la zone climatique, elle est en moyenne de 30 % dans les régions tempérées et de 14% en région méditerranéenne (La Sorte *et al.*, 2007; Stesevic *et al.*, 2009). Trois familles sont très fréquentes en milieu urbain ; les poacées, les astéracées (Benvenuti, 2004) auxquelles s'ajoutent les solanacées dans certaines villes (Chronopoulos & Christodoulakis, 2000; Cervelli *et al.*, 2013).

1.6 Intérêt de l'étude du jardin privatif.

Malgré tous les enjeux en termes de conservation que présente le jardin privatif (potentielle source de biodiversité et corridor écologique), cet espace est relativement peu étudié. Les difficultés rencontrées pour y accéder constituent une contrainte forte à son étude. Ainsi, certaines études qui prétendent prendre en compte l'habitat jardin, n'étudient pas cet habitat dans son intégralité car les relevés sont effectués dans les rues à proximité ou dans les jardins de devanture (Kirkpatrick *et al.*, 2007; Lososová *et al.*, 2012).

Les études portant sur le jardin privatif se sont concentrées sur son aménagement (Gaston *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2005; Kirkpatrick *et al.*, 2007; Loram *et al.*, 2008b), sa composition végétale et animale (Owen, 1991, 2010; Thompson *et al.*, 2003, 2004; Smith *et al.*, 2006; Loram *et al.*, 2008a; Bigirimana *et al.*, 2012), et récemment les pratiques de jardinage (Loram *et al.*, 2011; Politi Bertoncini *et al.*, 2012; Dewaelheyns *et al.*, 2013) Dans ces études, les auteurs n'ont pas distingué les deux flores constitutives du jardin (Smith *et al.*, 2006; Loram *et al.*, 2008a; Bigirimana *et al.*, 2012): la flore cultivée et la flore spontanée. La flore cultivée est souvent la flore à laquelle on fait référence lorsque l'on aborde la flore des jardins. Cette flore a déjà fait l'objet d'une étude dans une précédente thèse (Marco, 2008). Dans ses travaux de recherche, A. Marco a décrit les patrons

floristiques des jardins (Marco *et al.*, 2008), explique les choix de plantations des jardiniers (Marco *et al.*, 2010a), puis s'est intéressée aux espèces échappées des jardins (Marco *et al.*, 2010b).

La composition de la flore spontanée d'un point de vue descriptif ayant déjà été abordé, il est à présent intéressant de comprendre les dynamiques qui amènent à ces compositions et les implications que cette flore peut avoir dans les processus écosystémiques plus globaux tel que l'homogénéisation biotique ou la connectivité du paysage.

2. Objectifs et questionnements de la thèse

2.1 Contexte général de la thèse

L'érosion de la biodiversité est un fait établi (Butchart *et al.*, 2010; Cardinale *et al.*, 2012). Pour mettre en place des solutions, en 1992, 178 pays se sont réunis à Rio au cours de la conférence des Nations unies sur l'environnement et le développement (appelé aussi le sommet de Rio). Sur les 178, 168 pays ont signé la convention sur la biodiversité (CBD) qui définit des objectifs et des actions de gestion durable pour conserver la biodiversité.

En Europe, cette politique de conservation s'est traduite par la création du réseau Natura 2000 en parallèle des aires protégées existantes et sous l'impulsion de la directive habitats votée par l'Union Européenne en 1992. Le réseau Natura 2000 est un ensemble de sites ayant une grande valeur patrimoniale de par leur faune et leur flore. Cependant, l'absence de connectivité écologique entre les milieux régis par des niveaux de protection divers a remis en question l'efficacité de ces mesures sur la conservation de la biodiversité. Un projet de réseau écologique paneuropéen est en cours de mise en place afin de relier ces espaces.

En France, dans l'élaboration du Grenelle de l'environnement initié en 2007, le groupe de travail de la thématique « Préserver la biodiversité et les ressources naturelles » a proposé afin de préserver la biodiversité sur tout le territoire français métropolitain, de créer une trame verte et bleue (TVB) au niveau nationale. La TVB doit permettre d'assurer une continuité et une proximité des milieux naturels, permettant aux espèces de circuler et d'interagir entre elles et aux écosystèmes de fonctionner. De cette proposition, la loi Grenelle 1 Article 23 et 24 a été écrite, fixant alors comme objectif la mise en place d'une TVB entre 2009 et 2012. Les collectivités territoriales ont œuvré pour la mise en place de ces trames vertes à différentes échelles de leur territoire. En parallèle de ces obligations politiques visant à mettre en connexion les milieux naturels, cette TVB doit permettre de favoriser la biodiversité en milieu urbain. En effet, la biodiversité urbaine est devenue un enjeu majeur de l'aménagement du paysage urbain. Elle contribue à l'amélioration du bien-être, de la

qualité du cadre de vie et de la santé des populations urbaines (Fuller *et al.*, 2007; Mitchell & Popham, 2008; Dallimer *et al.*, 2012).

Ce travail de thèse s'inscrit dans les travaux sur les trames vertes en milieu urbain qui portent sur les dynamiques végétales et animales dans ce milieu. Ces recherches permettent de comprendre quels facteurs influencent la présence des espèces en milieu urbain, et de quelle manière ces espèces vivent et se maintiennent dans ce milieu complexe. Les réponses à ces questions apportent des connaissances qui pourront appuyer les politiques urbaines aussi bien pour l'aménagement du territoire que pour le mode de gestion des espaces à caractère naturel.

La région Provence-Alpes-Côte-D'azur (PACA) a financé ces travaux de recherche via une bourse de recherche (n°2011-019). Ce travail de recherche a aussi bénéficié d'un partenariat avec le Parc Naturel Régional du Luberon (PNRL). Ces partenariats montrent l'intérêt que portent ces organismes gestionnaires des territoires sur le besoin de connaître le fonctionnement de l'écosystème urbain.

La région PACA a initié en 2011 la réalisation de son Schéma Régional de Cohérence Ecologique (SRCE). Le SRCE est un document régional qui identifie les réservoirs de biodiversité et les corridors qui les relient entre eux. Ce nouvel outil d'aménagement co-piloté par l'Etat et la Région est en cours de finalisation. Le SRCE s'intègre aux Schémas de COhérence Territoriale (SCOT), qui est un document de planification urbaine à l'échelle d'une communauté de communes. Le PNRL apporte son concours à l'élaboration de ce document sur son territoire. Actuellement dans un contexte de changement majeur des modes d'occupation et d'utilisation des sols de son territoire, le PNRL est en attente d'éléments de réflexions sur les relations « Biodiversité & Urbanisation » afin d'anticiper et réduire l'impact des aménagements comme le stipule l'objectif B.1.4 de sa charte (PNRL, 2009).

2.2 Questionnement spécifique de la thèse

L'objectif de ce travail de thèse est de comprendre les dynamiques de la flore spontanée des jardins privatifs en milieu urbain. Cette étude est réalisée via une approche comparative de deux contextes d'urbanisation. Ces deux contextes d'urbanisation illustrent la dynamique d'urbanisation² qui s'opère en région méditerranéenne, « hotspot » de biodiversité (Médail & Quézel, 1999).

L'étude de l'influence des variables paysagères sur les patrons de diversité spécifique et fonctionnelle permet de comprendre la dynamique de la flore spontanée des jardins en milieu urbain. A cela s'est ajoutée une étude génétique plus précise sur une espèce fréquente dans les milieux urbains et dans les jardins. L'ensemble de ce travail avait pour objectif de répondre à trois questions:

² La dynamique d'urbanisation en région méditerranéenne sera abordée dans la partie Matériels et Méthodes.

- **Comment les jardins privatifs contribuent-ils à l'homogénéisation floristique des milieux urbains?**
- **La composition fonctionnelle des jardins privatifs varie-t-elle selon le contexte d'urbanisation ? Si oui, comment ?**
- **Est-ce que les flux de gènes qui traduisent les déplacements des propagules (pollens, graines) sont influencés par le milieu urbain?**

Ces trois questions seront traitées dans trois chapitres valorisés dans quatre articles scientifiques :

- Le premier chapitre porte sur l'homogénéisation taxonomique de la flore spontanée des jardins privatifs en relation avec un gradient d'urbanisation. L'homogénéisation taxonomique sera évaluée au travers de l'étude de l'implication des espèces exotiques dans les communautés floristiques des jardins. Les effets des variables paysagères décrivant le bâti entourant ces jardins seront également testés.

- Le deuxième chapitre décrit la composition fonctionnelle des jardins. Cette composition fonctionnelle est mise en relation avec la composition taxonomique des jardins, mais aussi avec les variables paysagères décrivant le milieu urbain environnant.

- Le troisième chapitre porte sur la diversité génétique d'une espèce très présente en ville et notamment dans les jardins en milieu urbain. Cette étude de cas a pour objectif d'étudier l'effet de l'urbanisation sur la structure génétique d'une espèce végétale au sein de différents paysages urbanisés

3. Cadre théorique.

Ce questionnement et mon travail de thèse se situent à l'interface de différentes disciplines : l'écologie urbaine, l'écologie du paysage, l'écologie des communautés et la génétique des populations.

L'**écologie urbaine** étudie les processus qui déterminent l'abondance et la distribution des organismes vivants dans les milieux urbains, ainsi que l'interaction entre les organismes et l'environnement urbain (2010). L'intérêt du monde scientifique pour l'écologie urbaine est assez récent. Les premières études sur la dynamique de la flore urbaine datent de la seconde guerre mondiale (Salisbury, 1943). L'écologie urbaine a pris son essor ces dernières décennies en particulier face à une augmentation de l'urbanisation (Encadré 1 p. 116). Elle est devenue une problématique de recherche importante (Pickett *et al.*, 2010; Niemelä, 2011; Richter & Weiland, 2011). Le milieu urbain est un environnement complexe et très perturbé, créé par les activités humaines, dont la variation

structurale crée un assemblage d'habitats et de micro-habitats soumis à des contraintes environnementales plus ou moins fortes et diverses (2010; Pickett *et al.*, 2010).

La plupart des études sur la biodiversité du milieu urbain sont soit des descriptions du milieu urbain ou des différents habitats (Godefroid & Koedam, 2003; Thompson *et al.*, 2004; Muratet *et al.*, 2007), soit une évaluation des processus qui opèrent sur l'ensemble du milieu urbain, c'est-à-dire dans sa globalité, sans distinguer les différents habitats (Muratet *et al.*, 2008; Werner & Zahner, 2010). Ce n'est que récemment que les différents habitats ont été considérés de manière indépendante (Lososová *et al.*, 2012). L'étude de Lososová *et al.* (2012) a évalué l'effet des espèces exotiques dans le processus d'homogénéisation taxonomique dans différents habitats et a montré des résultats différents selon le niveau de perturbation de l'habitat; les espèces exotiques induisent une faible différenciation dans les habitats fortement perturbés (squares urbains, boulevards) et une forte différenciation dans les habitats modérément perturbés (parcs urbains, zones résidentielles). De plus, quand les auteurs ont distingué les espèces néophytes des espèces archéophytes, ils ont observé que les archéophytes induisaient de la différenciation dans les zones résidentielles et de l'homogénéisation dans les squares urbains et dans les milieux au stade des premières successions végétales. Les variations de composition spécifique des communautés s'expliquent notamment par les théories des filtres et de la hiérarchie (Díaz *et al.*, 1999; Lortie *et al.*, 2004). Selon ces théories, la composition d'une communauté est la résultante d'une série de filtres opérant à différentes échelles (Bestelmeyer *et al.*, 2003; Lortie *et al.*, 2004)(Figure 2):

- le filtre historique/stochastique agit à une échelle spatio-temporelle large. Des processus aléatoires déterminent la présence d'espèces, les changements qui opèrent à ces échelles sont abordés dans les disciplines telles que la paléoécologie et la biogéographie.

- le filtre abiotique/ environnemental : les espèces qui passent ce filtre sont des espèces capables de tolérer l'environnement local. Ces filtres agissent à l'échelle régionale ou locale.

- le filtre biotique correspond aux interactions entre les organismes à l'échelle locale: compétition, facilitation, prédation, parasitisme...

Le modèle de Williams *et al.* (2009) précise les filtres environnementaux qui vont être associés au milieu urbain et mis en cause dans la modification de la flore par le milieu urbain : la transformation de l'habitat, la fragmentation de l'habitat, les effets de l'environnement urbain et les préférences anthropiques. Le schéma de synthèse de Vallet (2009) permet de rendre compte des liens entre ces filtres environnementaux sur les filtres classiquement observés dans les modèles plus généralistes et de leurs implications pour les communautés des bois urbains (Figure 2). Ce schéma réalisé pour les communautés forestières urbaines est transposable aux communautés végétales des jardins privés ; comme les bois, les jardins sont des lieux d'introduction d'espèces et sont soumis à des pratiques de gestion qui peuvent influencer la composition des communautés végétales.

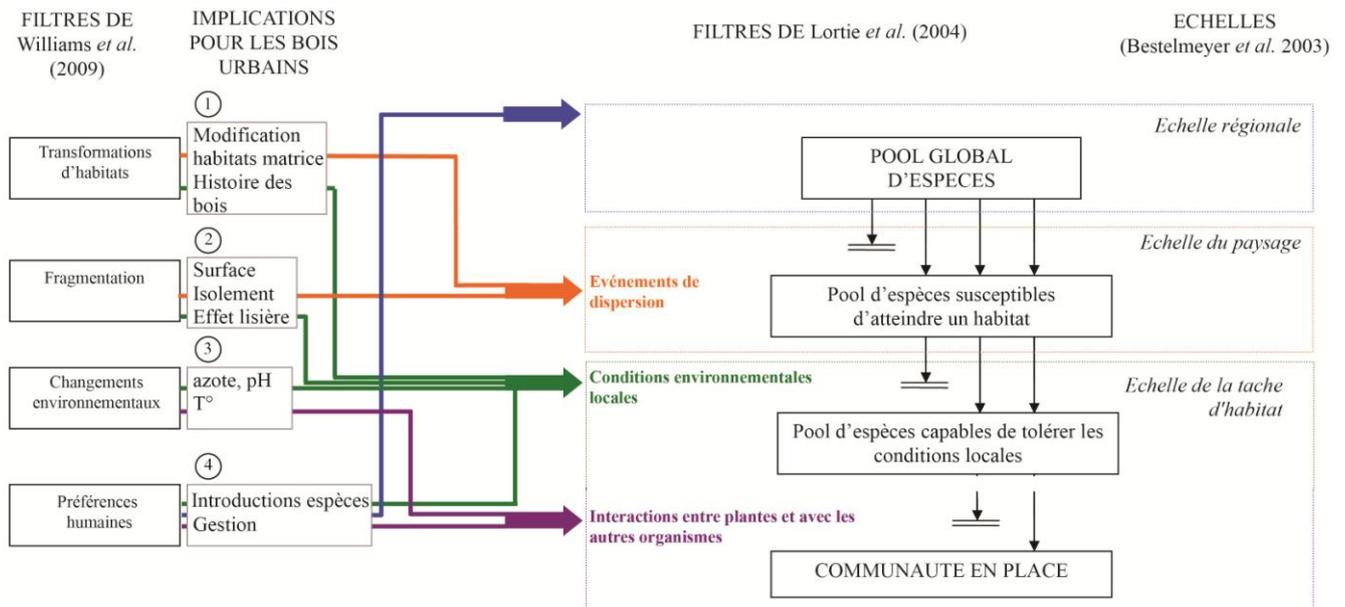


Figure 2. Schéma synthétique des liens entre les filtres du modèle de Williams *et al.* (2009) présentant les causes de modifications de la flore par le milieu urbain et un modèle hiérarchique de composition des communautés végétales (Lortie *et al.* 2004) ainsi que les implications pour les bois urbains (Vallet 2009).

Ce travail de thèse porte sur la flore spontanée d'un habitat de l'environnement urbain: le jardin privatif. Le jardin privatif est en terme de surface qu'il occupe dans les villes un élément important du milieu urbain (Encadré 2 p.18) et ayant un potentiel important d'un point de vue de la conservation (source de biodiversité, corridors). A l'image de l'environnement urbain, le jardin privatif est soumis à des contraintes environnementales (pollution, sol riche en nitrate,...) importantes, mais aussi aux contraintes liées aux pratiques de jardinage (tonte, désherbage) (Politi Bertoncini *et al.*, 2012). Cet habitat est relativement peu étudié en partie pour sa difficulté d'accès (Mathieu *et al.*, 2007; Lososová *et al.*, 2012), et les études qui ont porté sur les jardins privatifs ont décrit leur biodiversité, et l'influence de différents facteurs sur la biodiversité (Thompson *et al.*, 2004; Smith *et al.*, 2005, 2006; Marco *et al.*, 2008).

Ce travail de thèse va approfondir les connaissances sur les jardins privatifs et explorer le rôle de la flore spontanée dans le fonctionnement de l'écosystème urbain via entre autres l'étude des traits biologiques. Un trait est défini comme « toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau d'un individu, de la cellule à l'organisme entier, sans qu'il soit fait référence à aucun autre niveau d'organisation ni à aucun facteur du milieu » (Violle *et al.*, 2007). On appelle « attribut », la valeur ou la modalité prise par un trait en un lieu et un instant donnés. Un trait peut avoir différents attributs pour une espèce donnée selon les conditions de milieu et le moment de la mesure (Figure 3), c'est la variabilité intra-spécifique. Au niveau de la population,

l'attribut est souvent mesuré, en faisant la moyenne des attributs d'une collection d'individus évoluant dans des conditions environnementales (milieu, période) variable (Violle *et al.*, 2007).

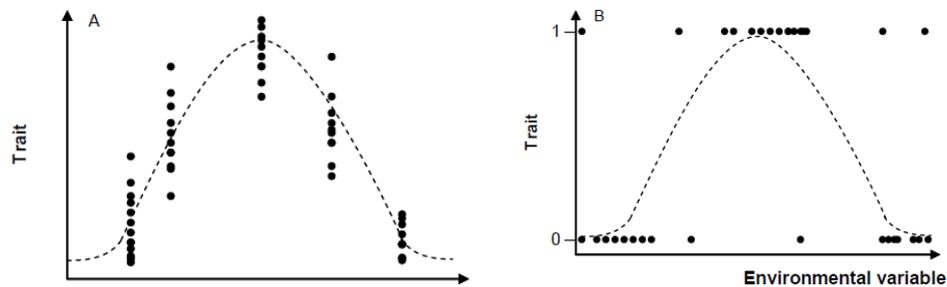


Figure 3. Exemple théorique de la variabilité intra-spécifique d'un trait (A. Continu ou B. Catégorique) en réponse à un changement environnementale. Chaque point correspond à un attribut pris par un individu pour un point du gradient environnemental. La ligne en pointillée représente les exemples de fonctions. (Violle *et al.*, 2007)

L'étude des traits au niveau des communautés va s'intéresser à la variabilité inter-spécifique, qui est supposée être plus grande que la variabilité intra-spécifique (McGill *et al.*, 2006). Les traits biologiques traduisent la réponse des communautés ou des espèces à leur environnement (Cornwell *et al.*, 2014). La composition fonctionnelle des communautés en milieu urbain, a beaucoup été abordée pour la faune et en particulier les oiseaux (Crocchi *et al.*, 2008; Devictor *et al.*, 2008; Leveau, 2013). Mais peu d'études se sont intéressées à la flore (Vallet *et al.*, 2010; Duncan *et al.*, 2011; Herben *et al.*, 2013; McKechnie & Sargent, 2013; Mouillot *et al.*, 2013) et à notre connaissance, très peu portent sur les communautés présentes dans l'espace jardin (Knapp *et al.*, 2012). Pourtant, le jardin, de par les pratiques de jardinages sélectionne certaines espèces (Politi Bertoncini *et al.*, 2012). Comprendre comment se structure la diversité fonctionnelle dans les jardins selon différents niveaux d'urbanisation permettra d'alimenter les connaissances sur la dynamique des espèces en milieux urbains. En effet, la présence d'une espèce dans un habitat est la conjonction de deux facteurs : la capacité de l'espèce à se disperser jusqu'à cet habitat et les conditions environnementales qui lui permettent de se développer et de se maintenir. L'étude de la diversité fonctionnelle permettra d'évaluer les traits favorisés dans les jardins et qui permettent aux espèces de se disperser et de se maintenir au sein du milieu urbain à travers les jardins.

Un concept, **l'homogénéisation biotique** apparaît comme un des mécanismes clés de l'écologie des milieux urbains et donc dans l'étude de la flore des jardins privés. L'homogénéisation biotique est définie comme un processus de simplification de la biodiversité au cours du temps, elle peut être abordée selon les différentes composantes de la biodiversité : taxonomique, fonctionnelle, génétique (Olden *et al.*, 2004; Olden & Rooney, 2006) ou phylogénétique (Winter *et al.*, 2009). Elle se traduit par une augmentation de la similarité entre deux sites de la variable biologique étudiée au cours du temps.

Etudiée depuis une dizaine d'année, l'homogénéisation biotique a initialement été abordée au niveau taxonomique. Ce processus est souvent abordé à l'échelle globale (comparaison de régions, de villes (McKinney, 2005; Kühn & Klotz, 2006; Qian & Ricklefs, 2006). Il a déjà été montré que l'urbanisation favorise l'homogénéisation taxonomique, se traduisant par la présence d'un pool d'espèces communes à différentes villes bien que ces dernières soient distantes de plusieurs milliers de kilomètres (McKinney, 2004). Cependant, plusieurs études ont montré que la similarité est dépendante de l'échelle d'étude et de la finesse du grain de l'étude (Mac Nally *et al.*, 2004; Barton *et al.*, 2013). Les études à l'échelle globale portent essentiellement sur des listes d'espèces ou des bases de données alors que les études à l'échelle locale permettent d'augmenter la finesse du grain d'analyse. Cette augmentation de l'effort d'échantillonnage permet ainsi d'observer des espèces peu fréquentes. L'étude des processus à l'échelle locale, selon un grain fin et dans un habitat spécifique, le jardin, devrait apporter de nouvelles informations et confirmer ou infirmer la tendance globale, qui révèle une homogénéisation de la flore urbaine. Par ailleurs des études à l'échelle locale sont essentielles d'un point de vue de la conservation de la biodiversité, car c'est à cette échelle que s'opèrent les décisions d'aménagement qui peuvent influencer les processus. Les moteurs de l'homogénéisation taxonomique sont la perte d'espèces natives et l'augmentation d'espèces exotiques. Les jardins privés sont une source importante d'espèces non-natives. Les espèces non-natives observées dans la flore spontanée des jardins vont-elles favoriser l'homogénéisation des communautés végétales?

Le milieu urbain, de par son hétérogénéité spatiale, est un environnement qui nécessite une approche paysagère. **L'écologie du paysage** s'intéresse aux interactions existant entre la structure de l'espace et les processus écologiques, eux-mêmes responsables de la structure des communautés (Turner, 1989). L'écologie du paysage est une discipline récente qui est liée à l'anthropisation des paysages. En particulier, les changements importants des usages des sols qui se sont opérés dans les années 1960 lors de l'intensification de l'agriculture (destruction des haies, agrandissement des parcelles), ont fait l'objet des premières études en écologie du paysage en Europe (Agger & Brandt, 1988). Dans ces études, l'environnement est considéré comme une mosaïque d'éléments paysagers. Cette mosaïque paysagère est composée de tâches d'habitats (entités utilisées par une espèce pour effectuer son cycle de vie) reliés par des corridors (éléments linéaires favorisant le mouvement d'une ou plusieurs espèces) entourés d'une matrice (élément dominant du paysage plus ou moins perméable aux mouvements d'espèces) (Burel and Baudry, 1999, Figure 4).

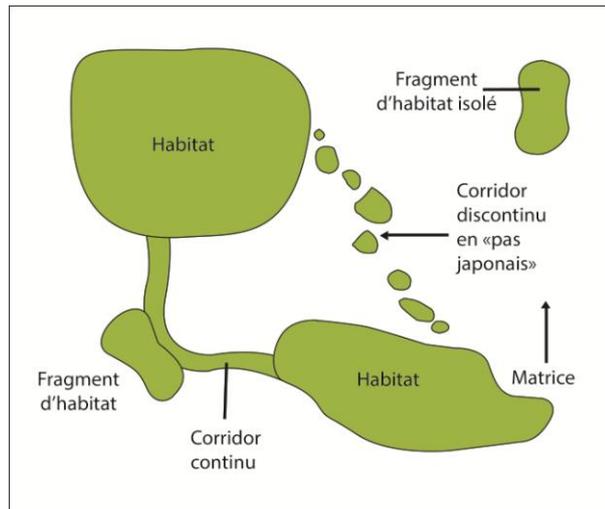


Figure 4. Eléments d'une structure paysagère (d'après Clergeau & Blanc, 2013)

L'écologie du paysage a initialement beaucoup été appliquée aux territoires agricoles et naturels pour comprendre les conséquences des changements d'utilisation des sols sur les populations animales et végétales (Baudry, 1984; Burel, 1989). Le paysage urbain est aussi une entité spatialement hétérogène (Sukopp, 2004). Mais l'application de l'écologie du paysage au milieu urbain est assez récente (Godefroid & Koedam, 2007; Lizée *et al.*, 2012). Ces études ont mis en relation les communautés d'espèces animales ou végétales avec les variables descriptives du paysage urbain ou catégorie d'utilisation des sols. Ces relations ont permis de mettre en avant un effet du paysage sur les communautés étudiées et donc l'importance de la prise en compte du paysage.

La mise en relation de l'effet du paysage sur les communautés repose sur le concept **des métacommunautés**. Une métacommunauté est définie comme un réseau de communautés locales, reliées par la dispersion de multiples espèces en interaction (Wilson, 1992). On considère l'importance des processus de dispersion sur la constitution des assemblages locaux en plus des contraintes environnementales et interspécifique. L'étude des métacommunautés interrogent donc l'influence relative des facteurs locaux (contraintes environnementales, interactions interspécifiques) et les facteurs régionaux (dispersion et facteurs influençant cette dispersion) sur la variabilité de la composition en espèces et la variabilité des diversités α et β (Mouquet & Loreau, 2003). Quatre paradigmes ont été distingués en fonction de l'importance de ces différents facteurs (Leibold *et al.*, 2004) :

- Modèle « Patch dynamics » ; la qualité de l'habitat est considérée comme constante entre les patches, et la dominance des espèces est inversement reliée à leur capacité de dispersion. La composition d'une communauté est la résultante d'un compromis entre capacité de dispersion et aptitudes compétitrices.

- Modèle « Species-sorting » ; la qualité des patches est variable d'un point de vue des conditions environnementales et l'on considère que les espèces sont étroitement adaptées à des conditions environnementales particulières. Les espèces peuvent a priori atteindre tous les patches. Les différences en termes de tolérance environnementale des espèces leur permettent de coexister régionalement.

- Modèle « Mass effect » ; la qualité des patches est variable comme pour le modèle « species-sorting », cependant, la capacité de dispersion des organismes surpasse l'effet filtre de l'habitat. L'abondance locale des différentes espèces est principalement déterminée par l'immigration (système source-puits, Mouquet & Loreau (2003)).

- Modèle neutre ; les communautés sont considérés comme des assemblages ouverts continuellement changeants et dans un état de non-équilibre. Les espèces sont présentes pour des raisons historiques ou de dispersion aléatoire (Hubbell, 2001).

Cependant l'étude des métacommunautés reste essentiellement théorique, manquant d'approche empirique (Logue *et al.*, 2011). En réalité, il est difficile d'attribuer un modèle aux patrons observés, les assemblages pouvant s'inscrire dans différents paradigmes.

Ce travail de thèse utilisera les concepts issus de l'écologie du paysage et de la théorie des métacommunautés en prenant en compte les éléments paysagers dans l'analyse des communautés au niveau spécifique et fonctionnel, afin d'expliquer les patrons observés à partir des éléments paysagers.

Par ailleurs la configuration du paysage n'est pas un élément figé au cours du temps et l'hétérogénéité paysagère change en fonction de la perte ou du changement de configuration des habitats. Ces deux modifications sont souvent liées à des processus de fragmentation (Fahrig, 2003). La sensibilité d'une espèce à la fragmentation dépend de sa capacité à se déplacer (Burel & Baudry, 1999). La capacité de déplacement d'une espèce dans un paysage hétérogène et fragmenté est aussi appelée connectivité fonctionnelle. La connectivité fonctionnelle doit se distinguer de la connectivité structurale. La connectivité structurale ignore la réponse comportementale des organismes à la structure du paysage et décrit uniquement les relations physiques qu'il existe entre les différents composantes au sein de ce paysage (Taylor *et al.*, 2006). La connectivité structurale se mesure à partir de variables paysagères issues d'analyse spatiale de carte ou de système d'information géographique (SIG). La connectivité fonctionnelle, est la réponse des organismes au paysage, elle correspond au degré de mouvement ou de flux des individus au sein du paysage (Taylor *et al.*, 1993). La connectivité du paysage est l'intégration des deux types de connectivité. Différentes méthodes existent pour quantifier la connectivité fonctionnelle : la modélisation, les études empiriques de

suivi des mouvements des espèces mobiles (capture-recapture, radiotracking), et l'étude des flux de gènes (Tischendorf & Fahrig, 2000).

L'étude des flux de gènes fait appel à la **génétique des populations**. La génétique des populations est l'étude de la variation des fréquences alléliques dans le temps. Plusieurs forces peuvent influencer la fréquence allélique : la sélection naturelle, la dérive génétique, les mutations, et les migrations (Hartl, 1994). En milieu urbain, l'étude des flux de gènes est assez récente (Holderegger *et al.*, 2010). Les études en contexte urbain, ont initialement été conduites sur les espèces animales et dans le contexte de la génétique du paysage dont l'un des objectifs est de comprendre comment le paysage impacte les flux de gènes (Manel *et al.*, 2003). Ces études ont montré que la fragmentation d'un habitat causée par l'urbanisation ne crée pas des barrières infranchissables mais réduit la connectivité entre les habitats (Ruell *et al.*, 2012; Sackett *et al.*, 2012; Blanchong *et al.*, 2013). Une réduction de la connectivité entre les populations peut entraîner une diminution de la variabilité génétique (dû à un nombre d'individus limité) et dans certains cas un effondrement de la taille de la population (Carroll & Fox, 2008). Cependant une étude a mis en évidence que le milieu urbain ne se comporte pas toujours en termes de puits (au sens métapopulation) et certains habitats qui le constituent peuvent être un milieu source (Björklund *et al.*, 2010). L'étude de Björklund *et al.* (2010) sur les mésanges charbonnières dans les parcs publics à Barcelone a montré que la diversité génétique étaient plus importante pour les populations des parcs urbains que dans le milieu forestier et que certains parcs se comportaient comme des milieux sources.

Chez les plantes, les flux de gènes proviennent des flux de pollens et de graines. D'une manière générale, les flux de gènes des plantes sont moins étudiés que les flux de gènes chez les animaux (Storfer *et al.*, 2010), et c'est d'autant plus vrai pour le milieu urbain, où les études sont assez rares (Culley *et al.*, 2007; Van Rossum, 2009; Ren *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2010; Dornier & Cheptou, 2012). De récentes études ont montré que le milieu urbain ne limitait pas la dispersion du pollen, bien que dans ces études, le pollen soit dispersé sur des distances courtes (Culley *et al.*, 2007; Van Rossum, 2009). Cependant, ce résultat peut être contrasté par d'autres études qui observent une limitation du flux de gènes qui serait liée à une pollinisation par les insectes et à la taille de la population des plantes (une population avec peu d'individus est moins bien pollinisée (Andrieu *et al.*, 2009)). Jusqu'à maintenant, la plupart des études se sont concentrées sur des espèces entomogames et anémochores pour lesquelles la pollinisation est fonction des populations d'insectes et la dispersion des graines s'effectue par le vent. On connaît peu de choses sur la dispersion des espèces anémogames, dont le pollen est dispersé par le vent qui sont pourtant des espèces assez fréquentes dans les milieux urbains (Benvenuti, 2004). Nous nous intéresserons donc à une espèce anémogame

Parietaria judaica L. qui, ne dépendant pas d'un vecteur animal, pourrait avoir une réponse différente au milieu urbain. *P. judaica* est une espèce rudérale favorisée par le milieu urbain, elle est présente dans l'habitat jardin mais aussi dans les interstices de la matrice urbaine. Nous sortirons donc pour ce volet de l'étude, des cas de figure habituels où les espèces étudiées sont présentes uniquement dans un habitat du milieu urbain (dans les parcs urbains (Björklund *et al.*, 2010), végétations au pied des arbres (Dornier & Cheptou, 2013)) et nous observerons la structure génétique d'une espèce urbanophile.

Matériels et méthodes



Légende (de haut en bas, de gauche à droite) : Jardin du centre villageois de Lauris (Vaucluse, France, 2011) ; Jardin de la zone de faible densité de bâti à Lauris (Vaucluse, France, 2011) ; Friche post-culturelle, Marseille (Bouches-du-Rhône, France, 2012) ; Jardin pavillonnaire à Lauris (Vaucluse, France, 2011)

1. Présentation des sites d'études.

1.1 Situation géographique et climat

L'étude de la flore des jardins privés s'est portée sur deux communes du Sud-est de la France, une grande agglomération Marseille (Bouches-du-Rhône) et un village de l'arrière-pays, Lauris (Vaucluse). L'étude génétique de l'espèce végétale *Parietaria judaica* L., présentée dans la troisième partie de ces travaux, s'est focalisée sur ces deux communes ainsi que la ville d'Aix-en-Provence. Les trois communes se situent dans la région méditerranéenne (Figure 5) plus précisément, à l'étage méso-méditerranéen (Girerd & Roux, 2011).

Cet étage est caractérisé par une période sèche estivale marquée, des pics de précipitations en automne, des températures élevées (moyennes annuelles de 12 à 16 °) et des hivers doux avec très peu de gelées (moyenne des minima du mois le plus froid de 3 à 0°C). Une légère différence de climat existe entre le littoral et l'intérieur des terres. Les précipitations moyennes annuelles sont inférieures à 600mm sur le littoral et plus élevées à l'intérieur des terres, tandis que la température est plus élevée sur littoral de quelques degrés.



Figure 5 Localisation des sites d'étude

La commune de Marseille (43.296346°N, 5.369889°E) avec une superficie de 240,6 km² est une des communes les plus grandes de France. Cependant, seule une superficie de 138 km² est constructible, à cause des massifs environnants qui l'entourent. En effet, Marseille est encerclée par

le massif de la Nerthe au Nord Ouest, de l'Etoile au Nord, du Garlaban au Nord-Est, de Saint-Cyr au Sud-Est et de Marseilleveyre au Sud.

La commune de Lauris (43.747778°N, 5.313611°E) est un petit village du Luberon. Le territoire communal d'une superficie de 21,8 km² s'étend de la rivière de la Durance au Sud au massif du petit Luberon au nord. Le village repose à la fois sur la plaine alluviale et le massif calcaire.

Aix-en-Provence (43.531111°N, 5.453888°E) est une commune intermédiaire entre Marseille et Lauris, d'un point de vue de sa taille avec une superficie de 186 km², mais aussi par sa situation, distante de 26 km des deux autres communes. Elle est entourée par le massif de la Sainte-Victoire à l'est et la chaîne de la Trévaresse à l'ouest.

1.2 Urbanisation et changements des modes d'occupation et d'utilisation des sols au cours du temps

L'urbanisation en région PACA s'est initialement concentrée sur le littoral et le long des grands axes de transports (EEA *et al.*, 2006; Besson & Biau, 2012). Depuis les années 80, on observe une urbanisation de l'arrière-pays (Figure 6). Jusque dans les années 90, la région PACA était l'une des régions les plus attractives de France, mais les coûts prohibitifs de l'immobilier ont ralenti cette attractivité. La croissance de la population reste tout de même supérieure à la moyenne nationale. Actuellement, on observe une rurbanisation dans l'arrière-pays, c'est-à-dire que les territoires agricoles abandonnés lors de la déprise agricole sont urbanisés (Besson & Biau, 2012).

Typologie des communes rurales, périurbaines et urbaines à faible densité de population selon les dynamiques démographiques et d'occupation des sols

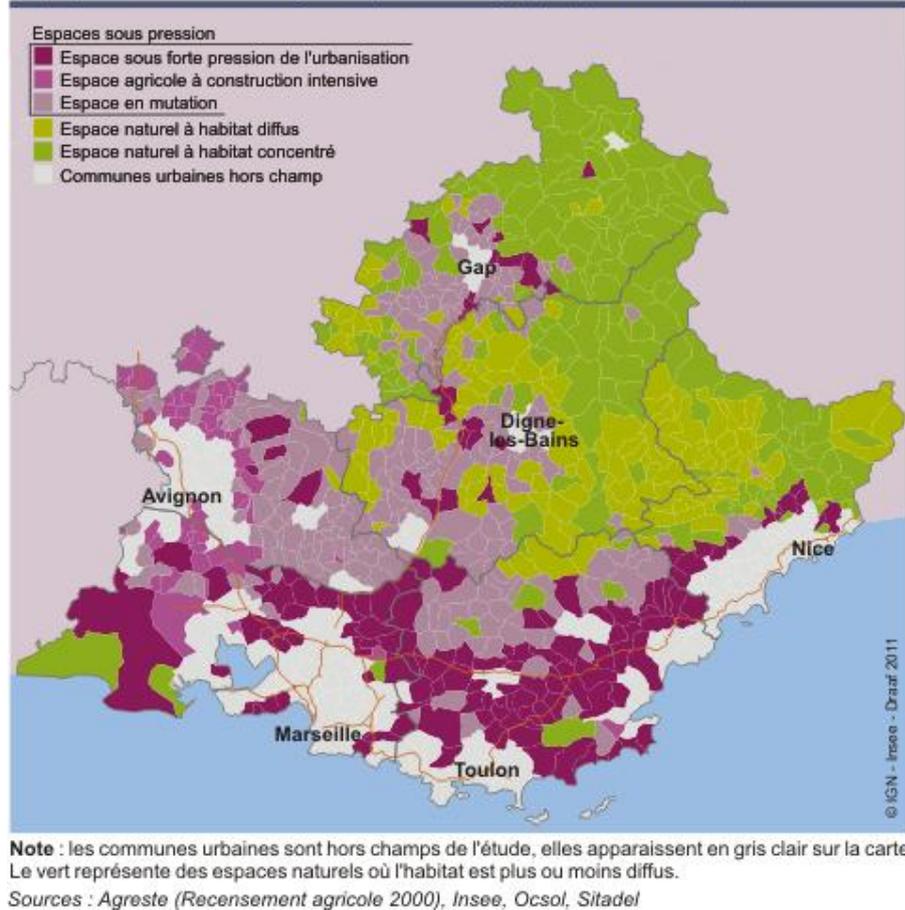


Figure 6. Urbanisation en région PACA (INSEE, 2011)

Cette rurbanisation des territoires de l'arrière-pays est promue par les nouveaux réseaux de transports, et les coûts immobiliers importants des grands centres, mais aussi par l'aspiration des citadins à un meilleur cadre de vie, les obligeant à faire des mouvements pendulaires vers les grands centres. Ainsi, 30% des salariés résidant dans la région de Pertuis/Manosque travaillent dans la Métropole de Marseille/Aix (Picon *et al.*, 2008).

Afin de bien comprendre l'urbanisation actuelle dans les communes de Marseille et de Lauris, nous allons faire un petit rappel de leur histoire d'occupation du sol. L'histoire d'occupation du sol est en effet un élément important à prendre en compte lors de l'étude de la végétation car la composition de la flore actuelle est le reflet de l'occupation du sol passée et présente (Dupouey *et al.*, 2002).

Initialement constituées d'un centre ville/villageois entouré de terres agricoles, l'urbanisation des communes de Marseille au XII^{ème} siècle et de Lauris au XVI^{ème} siècle s'est faite dans un premier temps par une extension à partir de ce centre (Encadré 3 et Encadré 4 pour plus d'informations). Dans un second temps, parallèlement à cette extension de front, des domaines bastidiaires se sont

développés dans la couronne agricole au XVIIIème siècle. A Marseille, ces bastides sont depuis les années 1950 peu à peu transformées en lotissements (

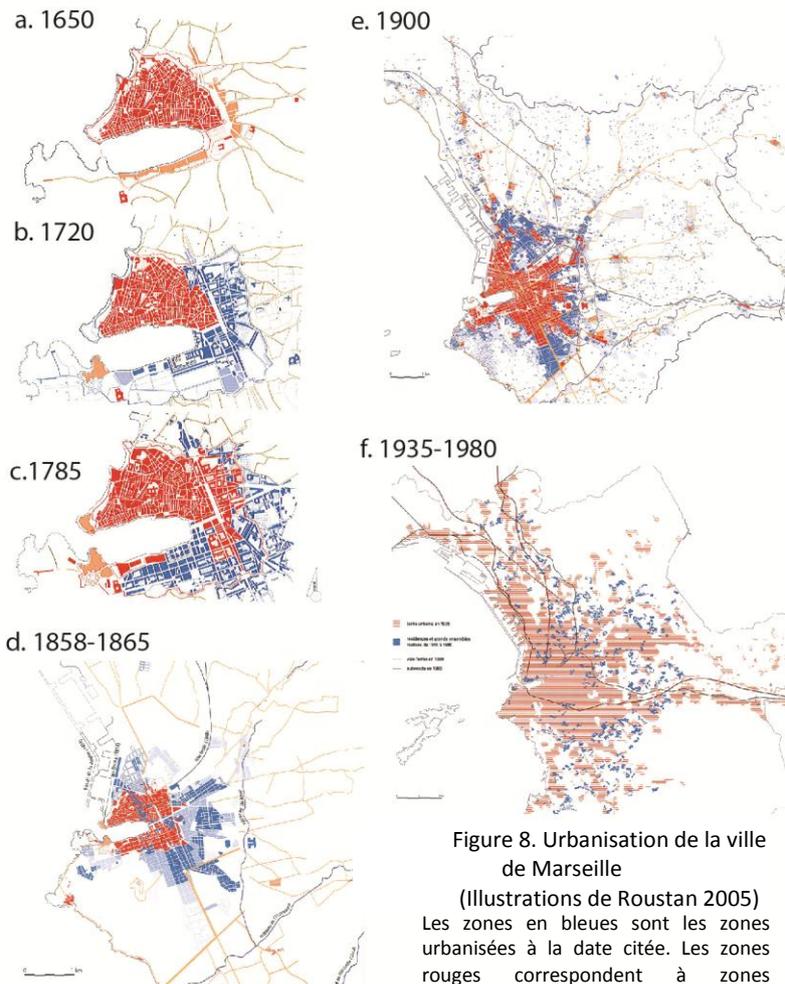
Figure 7).



Figure 7. Urbanisation des zones agricoles et d'un domaine bastidaire entre 2002 et 2012, Les Mourrets, XIIIème arrondissement, Marseille, France (Images GoogleEarth)

L'extension auréolaire autour d'un centre urbain dense fait que les communes de Marseille et de Lauris ont une trajectoire d'urbanisation comparable. Cependant, à Marseille, l'étalement urbain s'est superposé à l'intégration des noyaux villageois périphériques (Encadré 3 pour plus d'informations), on parle alors d'une urbanisation polycentrique à Marseille.

Encadré 3. Urbanisation et changement d'occupation du sol à Marseille



Marseille est l'une des plus vieilles villes de France, fondée 600 av J.C par les grecs, la ville est depuis longtemps un port de commerce. Jusqu'au XIIème siècle, la cité phocéenne a occupé la même superficie, à savoir ce qui correspond à l'actuel quartier du panier (Figure 8 a., Roustan, 2005). A la fin du XVème siècle, Marseille a commencé à s'étendre avec d'un côté la ville portuaire (Figure 8 b. et c.) et de l'autre les domaines bastidiars, qui se sont développés au cours des XVIIème et XVIIIème siècles. Au début du XIXème siècle (Figure 8.d.),

la démolition de l'enceinte a permis l'extension de la ville via la création de nouveaux quartiers constitués de grands logements organisés en cœurs d'îlots le long de promenade et chemins ruraux (comme le quartier Longchamp). La ville s'est étalée dans la seconde moitié du XIXème siècle (Figure 8 e.) via de modestes lotissements d'habitations identiques (exemple : Chartreux) et l'urbanisation du littoral (quartiers de Bompard et Roucas-blanc). A cette même époque, le territoire s'industrialise : les villages alentours s'industrialisent (Saint-Marcel, Mazargues) et sont créés des hameaux ouvriers. La ville endettée au début du XXème siècle a laissé place à l'urbanisation libérale entraînant une urbanisation des zones interstitielles dans les quartiers contigus au centre-ville. Dans les années 1950 afin d'accueillir les immigrés d'Afrique du Nord, des grands ensembles sont construits sur les domaines bastidiars (Figure 8 f.). Alors qu'une grande partie de l'industrie a quitté la ville, l'extension urbaine laisse place à la densification urbaine. Actuellement, les derniers domaines bastidiars et zones agricoles relictuelles deviennent des zones résidentielles sous forme de petits pavillons ou de petites copropriétés (

Figure 7). De nos jours, la ville de 850 635 habitants apparait comme un tissu urbain plus ou moins dense constitué de noyaux polycentriques, résultants des villages périphériques agrégés à la ville.

Encadré 4. Urbanisation et changements d'occupation du sol à Lauris

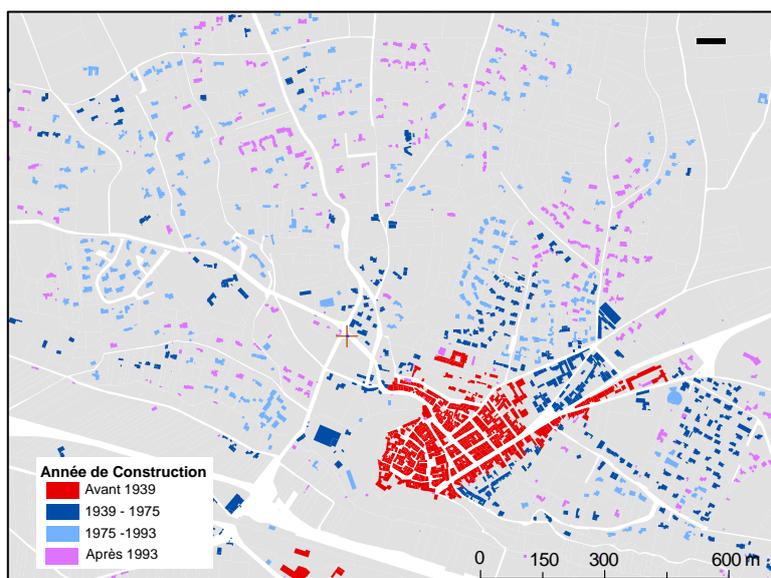


Figure 9. Urbanisation de la commune de Lauris
(Carte réalisée à partir de prise de vue aérienne IGN ancienne)

Le village de Lauris date du IX^{ème} siècle. Cité médiévale, la commune va s'agrandir au-delà de ses remparts, au XVI^{ème} (Colon, 2007). Au XVIII^{ème} siècle la commune était très agricole, la forêt correspondait uniquement aux boisements se situant sur le massif du Luberon, et à cette même époque, des bastides se sont construites en dehors du

village à l'instar de la ville de Marseille et d'Aix. A la fin du XVIII^{ème}- début XIX^{ème} siècle, le village a doublé sa superficie, avec la construction de petits lotissements aux portes du vieux village. Le village de Lauris est au début du XX^{ème} siècle un village agricole. L'apogée de l'agriculture maraîchère est atteinte avant la seconde guerre mondiale, à cette époque, le village exportait des asperges, des cerises et des melons. Après la seconde guerre mondiale, l'agriculture étant moins compétitive face à l'agriculture intensive, les petites exploitations ont disparu. Dans les années 60, les terres agricoles commencent à être bâties sous forme de lotissements ou de pavillons individuels (Figure 9), c'est ce que l'on appelle le mitage agricole. Situé dans le parc naturel régional du Luberon, la commune fait partie des territoires de l'arrière pays dont la démographie augmente aussi rapidement que dans les zones périphériques des grandes agglomérations (+1.6% par an en moyenne entre 1999 et 2007, (Pailler *et al.*, 2011). A l'heure actuelle, la commune de 3 709 âmes est considérée comme un territoire en mutation.

2. Acquisition des données - Relevés floristiques

Les campagnes d'échantillonnage de la flore spontanée ont été conduites en 2010 dans les jardins privatifs de Lauris et de Marseille. Trois zones d'urbanisation ont été définies dans chaque site selon le type d'urbanisation :

- une zone de forte densité de bâti, appelée "zone urbaine" dont le pourcentage d'occupation du sol par le bâti est supérieur à 20%. Elle est caractérisée par des maisons ou des logements collectifs mitoyens avec des jardins de devanture (Figure 10. a.) et/ou d'arrière-cours (Figure 10.b.) d'une superficie inférieure à 200 m².

- une zone de moyenne densité de bâti; appelée "zone d'extension urbaine" dont le pourcentage d'occupation du sol par le bâti est compris entre 10 et 20%. Elle est caractérisée par des habitations pavillonnaires construites pour la plupart dans les années 70-80 (Figure 10.c), avec des jardins de superficie moyenne de 600m².

- une zone de faible densité de bâti; appelée "zone périurbaine" dont le pourcentage d'occupation du sol par le bâti est inférieur à 10%. Elle est composée de villas construites sur d'anciennes terres agricoles (Figure 10.d.), avec des jardins de grandes superficies entre 1000 et 7000 m².

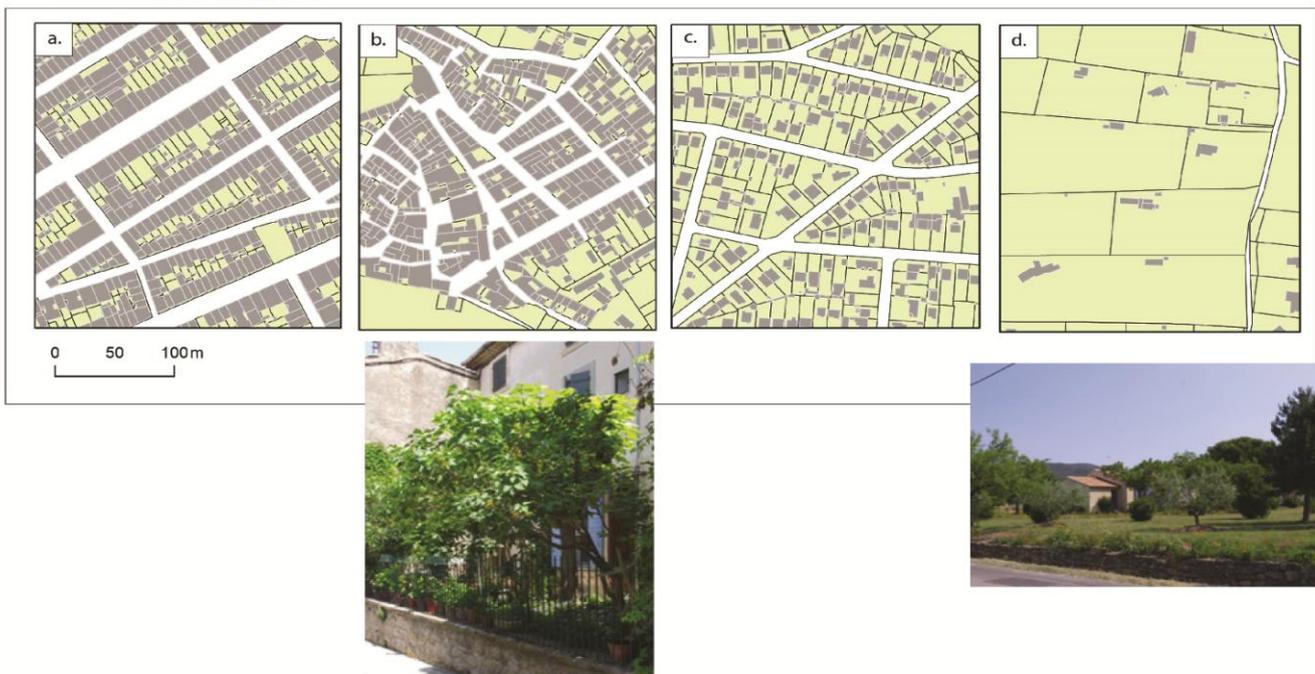


Figure 10. Formes d'urbanisation et jardins selon trois densités de bâti caractéristiques des différentes zones de densité de bâti.

(a.) Forte densité de bâti, jardin d'arrière-cour à Marseille, (b.) Forte densité de bâti à Lauris, jardin de devanture, (c.) Moyenne densité de bâti en zone d'extension urbaine (d.) Faible densité de bâti en zone périurbaine.

Dans chacune de ces zones au sein de chaque commune, 20 jardins ont été échantillonnés (Figure 11 et Figure 12). Au sein de chaque jardin, la flore spontanée a été relevée dans deux habitats : la pelouse et les plates-bandes. Dans la pelouse, un relevé spécifique des coefficients d'abondance/dominance a été réalisé dans deux quadrats de 2 x 2m (4m²). Dans les plates-bandes, seule la présence de l'espèce a été relevée.

Figure 11. Localisation des jardins privés et des friches post-culturelles étudiées à Marseille (Bouches-du-Rhône) le long d'un gradient de densité de bâti

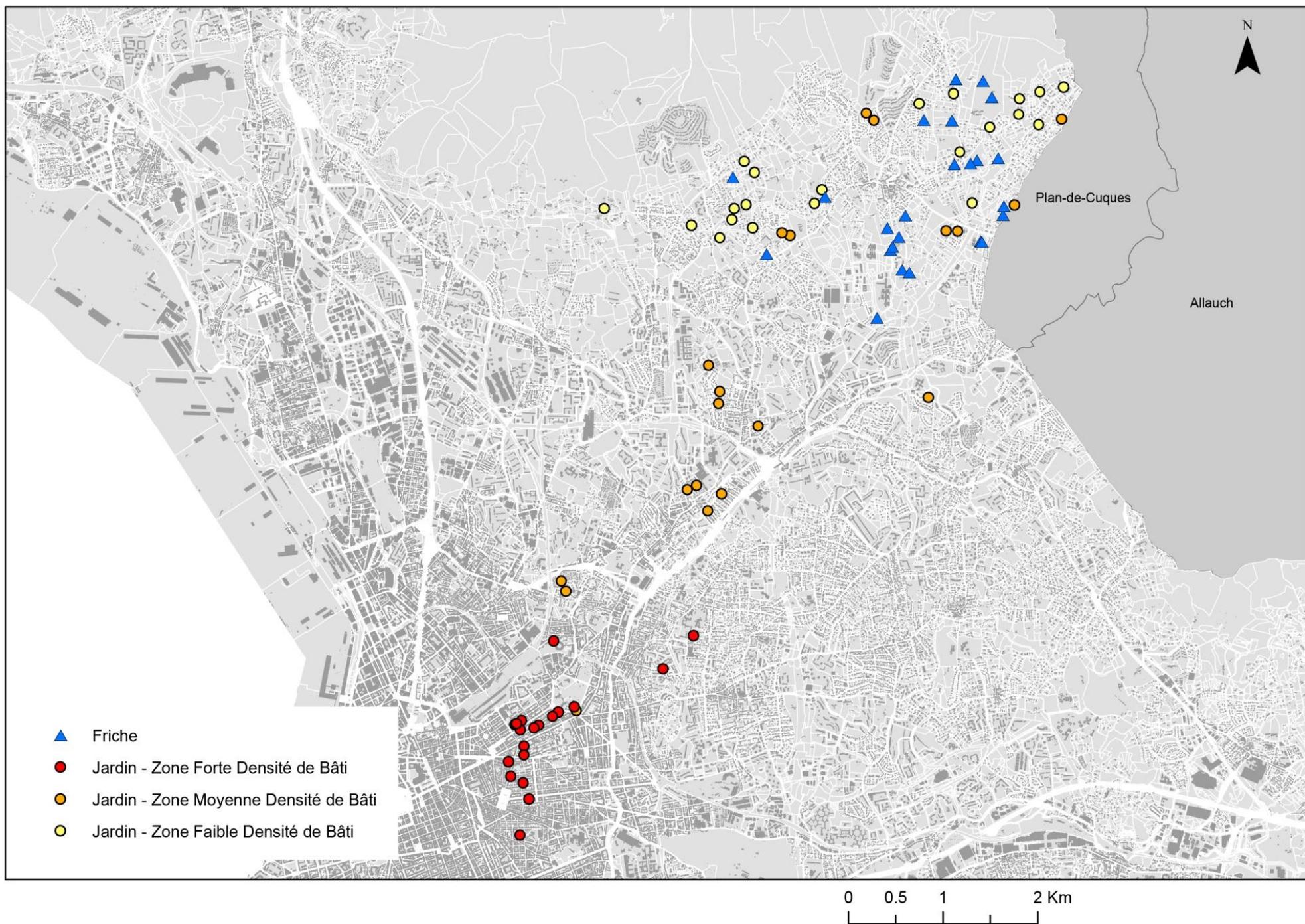
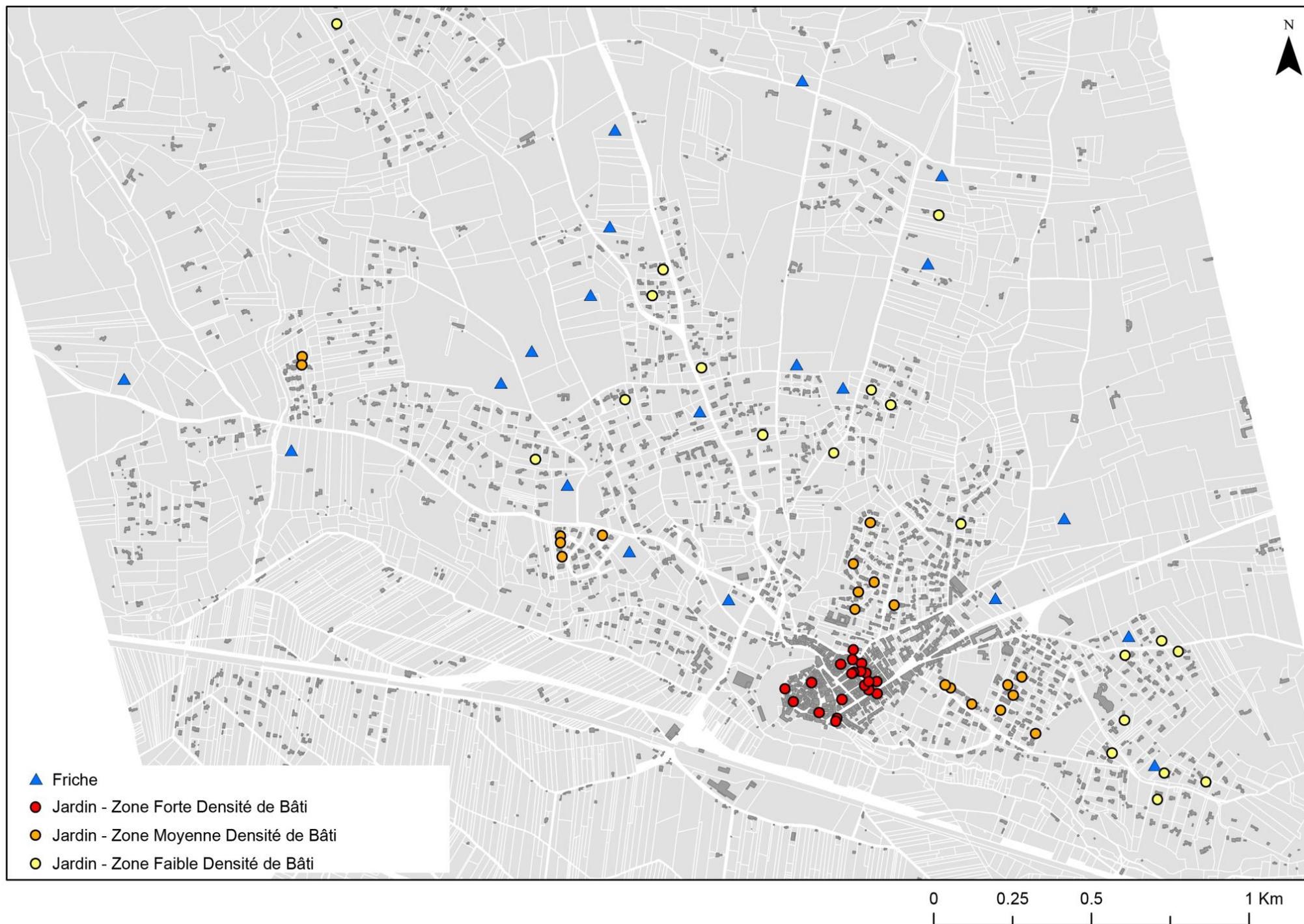


Figure 12. Localisation des jardins privés et des friches post-culturelles étudiées à Lauris (Vaucluse) en fonction de la densité de bâti



En l'absence de stade avancé du développement phénologique ou de la dégradation de l'appareil végétatif ou reproducteur (tonte, piétinement, sécheresse), le végétal a été défini sous le terme « Indéterminée » quand l'espèce n'a pas pu être identifiée ou sous son nom de genre « Genre sp. » quand l'identification a pu être menée jusqu'au nom de genre.

Dans cette étude, la flore d'un autre milieu a aussi été étudiée : la flore des friches post-culturelles. Les communes étudiées étaient dans le passé entourées d'une ceinture agricole. La déprise agricole et l'expansion urbaine transforment directement ces ceintures agricoles en zones bâties dont une majorité de quartiers résidentiels (Roustan, 2005, Figure 13).



Figure 13. Projet de construction d'une copropriété sur une zone agricole en 2012 (à gauche). Construction 3 ans plus tard, cours de finition 2015 avec un nouveau projet immobilier pour la parcelle adjacente (à droite) (Marseille, Château-Gombert).

La flore des friches représente donc pour les jardins des zones de moyenne et de faible densité de bâti un témoin de la flore pré-urbanisation. En 2012, 20 friches post-culturelles dans les zones périphériques des communes de Lauris et de Marseille ont été inventoriées (Figure 11 et Figure 12). Les communautés végétales des friches post-culturelles ont été inventoriées via des relevés de Braun-Banquet dans 3 quadrats de 2m x 2m pour chaque friche. Les friches inventoriées ont été choisies de manière à appréhender l'hétérogénéité des friches post-culturelles en fonction de leur âge et des types de cultures passées.

Partie 1. L'homogénéisation taxonomique



Légende (de haut en bas, de gauche à droite) : *Papaver rhoeas* L., *Piptatherum miliaceum* (L.) Coss., *Parietaria judaica* L., *Oxalis corniculata* L.

1. Introduction

1.1 Etat de l'art

L'homogénéisation taxonomique a été définie comme une augmentation de la similarité des communautés végétales ou animales entre deux sites au cours du temps (Olden & Rooney, 2006). Le processus inverse est appelé différenciation. L'homogénéisation est favorisée par les changements environnementaux qui engendrent une diminution de l'hétérogénéité et une augmentation de la ressemblance des habitats (Mc Kinney & Lockwood, 2001). Deux phénomènes contribuent à l'homogénéisation taxonomique : les extinctions d'espèces natives et l'introduction d'espèces. Comme l'illustre la Figure 14 de Olden & Poff (2003), deux communautés partageant 50% des espèces, peuvent, si les espèces introduites sont les mêmes dans les deux communautés ou si elles sont différentes, et selon s'il y a des extinctions d'espèces, similaires ou pas, devenir plus ou moins similaires qu'initialement. Dans ces scénarios, on observe des augmentations de la similarité au cours du temps traduisant des homogénéisations des communautés (Scénario E2, E4, IE2, IE4) ou des diminutions de la similarité traduisant des différenciations (Scénario E1, E3, IE5, IE8, IE7 et IE3).

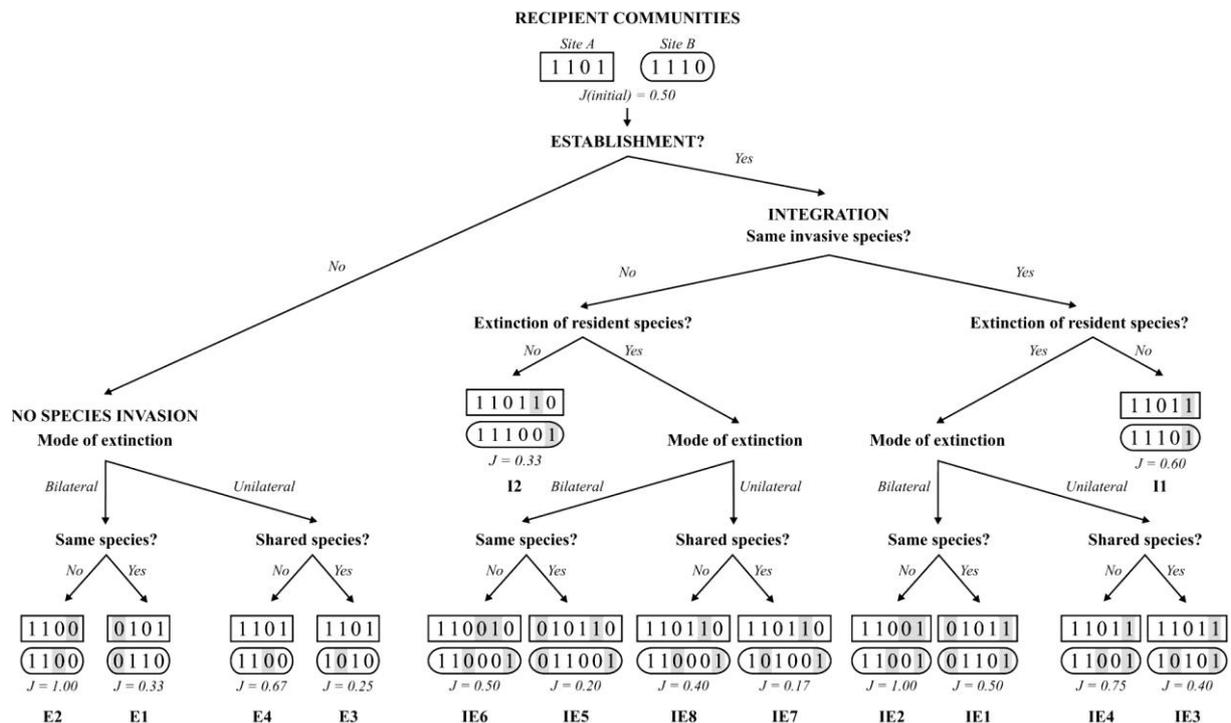


Figure 14. Présentation des différents scénarios conduisant à de l'homogénéisation ou de la différenciation (Olden & Poff, 2003)

Mais l'homogénéisation taxonomique ne peut se réduire à l'étude factuelle des introductions et des extinctions d'espèces (Olden & Poff, 2004), il est nécessaire pour parler d'homogénéisation

d'analyser les variations de similarité des communautés dans le temps et l'espace pour identifier le ou les mécanisme(s) qui conduit(s) à cet état.

Plusieurs méthodes permettent de mesurer cette variation temporelle : des relevés réalisés à deux périodes différentes sur un même site ou l'utilisation de données historiques (Olden, 2006). D'autres études ont comparé une région perturbée avec une région non perturbée, pour mettre en avant l'effet de la perturbation sur les communautés, par exemple l'urbanisation (McKinney, 2002). Certaines études ne prennent pas en compte la composante temporelle dans l'estimation de l'homogénéisation taxonomique : certaines ont évalué uniquement l'effet des espèces exotiques sur la similarité β (Kühn and Klotz, 2006; Lambdon *et al.*, 2008; McKinney, 2004; Pino *et al.*, 2009; Qian *et al.*, 2008, Table 1). Ces études ne peuvent pas conclure sur l'existence d'un processus d'homogénéisation biotique car elles évaluent seulement l'effet des espèces exotiques sur la similarité β et ne prennent pas en compte les extinctions d'espèces natives. Les auteurs surestiment le processus d'homogénéisation comme le signalent certains auteurs (Schwartz *et al.*, 2006).

Table 1. Synthèse non exhaustive des études portant sur l'évaluation du processus d'homogénéisation des communautés végétales.
La présence de (*) signifie l'absence de prise en compte de l'effet temporel.

Référence	Type de données	Méthode	Echelle d'étude		Résultats
			Etendue	Grain	
Bühler & Roth 2011	Inventaires floristiques	Comparaison d'inventaires effectués à 5 ans d'écart	Pays (Suisse)	Parcelle de 10m ²	Augmentation de la similarité entre les communautés au cours du temps liée à l'augmentation des aires de répartition des espèces natives généralistes
Castro & Jaksic 2008	Liste d'espèces	Comparaison flore ancienne et actuelle	Pays (Chili) ou Région administrative	Région administrative	Pas d'évolution de la similarité
Knapp & Wittig 2012	Inventaires floristiques	Comparaison d'inventaires effectués à 20 ans d'écart	Régionale (Rhénanie-du-Nord-Westphalie, Allemagne)	Commune	Augmentation de la similarité des communautés végétales entre les villages étudiés. Mais la flore exotique moins similaire à cause des introductions récentes.
Kühn & Klotz 2006*	Base de données	Comparaison de la similarité entre cellules de différents niveaux d'urbanisation pour les espèces exotiques pré et post 1500 et natives	Pays (Allemagne)	Cellule de 130km ²	L'urbanisation entraîne de l'homogénéisation pour les espèces natives et exotiques <u>néophytes</u>
Lambdon <i>et al.</i> 2008 *	Liste d'espèces	Comparaison de la similarité des espèces exotiques et natives	Régionale (Bassin méditerranéen)	Iles ou habitats au sein des îles	Pas de différence de similarité selon le modèle étudié d'espèces natives ou exotiques.
McKinney 2004*	Liste d'espèces dans villes	Comparaison de la similarité des espèces exotiques et natives	Continent (Etats-Unis)	Ville	Les espèces exotiques augmentent la similarité entre les villes : Homogénéisation
Qian <i>et al.</i> 2008*	Liste d'espèces des comtés	Comparaison de la similarité totale avec la similarité des espèces natives	Régionale (Californie et Floride, Etats-Unis)	Comté	Les espèces exotiques ont un effet de différenciation entre les comtés de Floride et aussi bien de la différenciation et de l'homogénéisation entre les comtés Californiens.
Pino <i>et al.</i> 2009*	Base de données	Etude de la similarité pour les espèces natives, natives rudérales et exotiques	Régionale (Catalogne, Espagne)	Cellule de 10x10 km	Potentiel d'homogénéisation plus important pour les espèces exotiques et natives rudérales.
Pyšek <i>et al.</i> 2004	Inventaires floristiques	Etude de la richesse spécifique à différentes dates	Ville (Plzen, République Tchèque)	Parcelle de 1 à 25m ²	Diminution de la diversité au cours du temps indiquant selon les auteurs une homogénéisation biotique à large échelle => Pas d'évaluation de la similarité.
Trentanovi <i>et al.</i> 2013	Inventaires floristiques	Comparaison de forêts dominées par espèces native ou exotique en fonction de la densité de bâti. Etude synchronique	Ville (Berlin, Allemagne)	Parcelle 10x10m ² dans fragments forestier	Processus d'homogénéisation mitigé à l'échelle locale. L'urbanisation homogénéise la flore native mais pas celle des forêts dominées par une essence exotique.
Wittig & Becker 2010	Inventaires floristiques	Comparaison de la similarité de la végétation des pieds d'arbres et de forêt	Inter-continentale (Amérique du Nord et Europe de l'Ouest)	Végétation aux pieds des arbres	Similarité entre la végétation des pieds d'arbres des villes plus importante que celle des forêts à proximité de ces villes : Homogénéisation

L'absence de données temporelles ou historiques dans notre étude, ne nous permettra pas de confirmer la présence d'une homogénéisation effective (*sensu* Olden & Rooney 2006). Mais l'évaluation de la similarité floristique que nous avons mise en place est une étape préliminaire à la mise en évidence d'un processus d'homogénéisation. De plus, la comparaison de la similarité entre les friches et les jardins nous permettra d'émettre des hypothèses en termes d'homogénéisation biotique. Les jardins privés des zones de moyenne et de faible densité de bâti étant bâties sur des friches post-culturelles, la comparaison de la similarité entre les jardins avec celle des friches post-culturelles nous permet d'avoir une approche synchronique de l'homogénéisation dans ces deux zones d'urbanisation.

Le second facteur à bien définir lors de l'étude de l'homogénéisation biotique est l'échelle d'étude. Elle est définie par l'étendue et la taille du grain de l'étude (Figure 15), deux paramètres qui peuvent influencer le résultat.

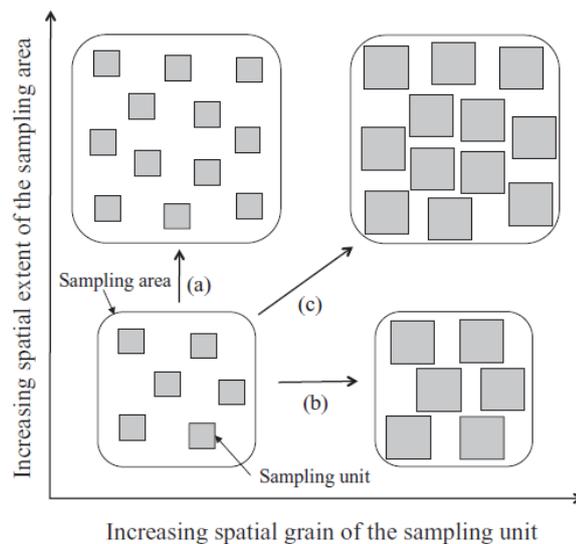


Figure 15. Schéma des différentes modifications des paramètres d'une étude: taille du grain et étendue (Barton *et al.*, 2013)

En effet, la diversité β diminuerait avec l'augmentation de la taille du grain de l'étude (Keil *et al.*, 2012). Plus récemment, une approche théorique de Barton *et al.* (2013) qui fait varier l'étendue spatiale et/ou la taille du grain de l'étude (Figure 15) montre la dépendance de la diversité β à l'échelle d'étude. Lors de l'augmentation de la taille du grain size (Figure 15 (b)), ils ont observé une diminution de la similarité β , et une augmentation de la similarité lors de l'augmentation de l'étendue de l'étude (Figure 15 (a)).

Les premiers travaux portant sur l'homogénéisation taxonomique ont été réalisés à une échelle globale. Ces études ont montré une homogénéisation des flores dans les milieux anthropisés

due aux espèces exotiques incluses dans la communauté (Table 1). Les études effectuées à l'échelle régionale donnent des résultats plus contrastés. L'homogénéisation serait due aux espèces exotiques, mais aussi aux espèces natives rudérales (Table 1, McKinney 2005; Pino *et al.* 2009). Dans d'autres études, des processus de différenciation induits par les espèces exotiques sont observés. Les espèces exotiques qui n'ont pas atteint leur aire d'expansion maximum, peuvent être absentes à certains endroits potentiellement colonisables dans le futur, entraînant actuellement de l'homogénéisation à l'échelle globale et de la différenciation à l'échelle locale. L'expansion de leur aire au cours du temps conduira à l'observation de l'homogénéisation à l'échelle locale. La taille du grain de l'étude permet d'expliquer cette variation de résultats (Table 1, Qian *et al.* 2008).

Afin d'avoir une vision plus fine du processus d'homogénéisation, notre étude sera réalisée à l'échelle locale, une échelle encore peu abordée.

1.2 Rappel des questions de recherche et des hypothèses

Afin d'approfondir les connaissances sur l'homogénéisation taxonomique, nous nous sommes intéressés à la flore spontanée des jardins privatifs en milieu méditerranéen. **Comment les jardins privatifs contribuent-ils à l'homogénéisation floristique des milieux urbains?**

Pour répondre à cette question, nous avons d'abord étudié la similarité floristique entre les jardins situés dans différentes zones de densité de bâti. Cette méthode permet de prendre en compte les formes d'urbanisation dans l'analyse.

Les contraintes liées au milieu urbain ont tendance à sélectionner les mêmes espèces, ce qui peut conduire à une similarité forte entre les flores urbaines. Il a été montré que l'urbanisation entraîne une homogénéisation des flores urbaines à l'échelle globale (McKinney, 2008). Si cette tendance se confirme à l'échelle locale, **on devrait observer que les jardins situés dans des zones très urbanisées devraient être plus similaires que les jardins des zones moins urbanisées** (moyenne et faible densité de bâti).

Cependant plusieurs facteurs peuvent influencer ce résultat :

- Notre étude porte sur le jardin privatif, ce dernier, en raison de son aménagement peut être très hétérogène. Cette diversité en habitats fait de lui un réservoir potentiel de biodiversité (Owen, 2010). De plus, les pratiques de jardinages influencent la composition spécifique des jardins (Politi Bertoncini *et al.*, 2012) et les pratiques de plantations favorisent l'introduction d'espèces exotiques (espèces horticoles naturalisées) et/ou l'élimination d'espèces spontanées présentes localement.

- L'étude est réalisée à une échelle locale et très fine, or les changements d'échelle ont déjà montré des différences de résultats dues à la répartition hétérogène des espèces dans l'espace (Qian *et al.*, 2008; Barton *et al.*, 2013).

L'étude de l'homogénéisation taxonomique de la flore des jardins sera abordée à partir de trois sous questions :

- **Est-ce que la similarité floristique entre les jardins varie en fonction de la densité de bâti ?**
- **Comment les espèces exotiques impactent-elles la similarité floristique entre les jardins ?**
- **Quelle est l'influence de la structure du paysage urbain entourant les jardins et de leurs caractéristiques sur la similarité de la flore spontanée entre les jardins ?**

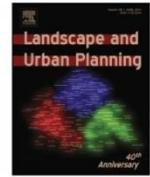
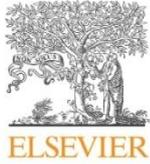
Comme nous n'avons pas de données historiques à l'échelle du jardin privatif, la similarité floristique sera évaluée entre les jardins et comparée à la similarité des friches post-culturelles (témoins des jardins des zones de moyenne et de faible densité de bâti). Pour les jardins des zones de forte densité de bâti, nous n'avons pas de point de comparaison historique, par conséquent nous ne parlerons pas d'homogénéisation dans ces jardins, mais uniquement de similarité.

L'étude portera aussi sur l'effet des espèces exotiques dans la flore des jardins, un des moteurs de l'homogénéisation taxonomique. L'étude de l'effet des espèces exotiques se fera à travers une comparaison de la similarité totale avec la similarité des espèces natives. Les résultats seront mis en relation avec des variables caractérisant la structure du paysage, et plus particulièrement le bâti.

2. Article 1: Effects of built landscape on taxonomic homogenization: Two case studies of private gardens in the French Mediterranean.

Les résultats de cette analyse ont fait l'objet de l'article publié dans la revue internationale « *Landscape and Urban Planning*. » présenté ci-après :

Bossu, A., Marco, A., Manel, S., & Bertaudière-Montes, V. (2014). Effects of built landscape on taxonomic homogenization: Two case studies of private gardens in the French Mediterranean. *Landscape and Urban Planning*, 129, 12–21. <http://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.05.002>



Research Paper

Effects of built landscape on taxonomic homogenization: Two case studies of private gardens in the French Mediterranean

Angèle Bossu^{a,*}, Audrey Marco^b, Stéphanie Manel^{a,c}, Valérie Bertaudière-Montes^a^a LPED "Laboratoire Population Environnement, Développement" Aix Marseille University, IRD, UMR.D151, case 10, 3 place Victor Hugo, 1331 Marseille Cedex, France^b LAREP, Ecole Nationale Supérieure du Paysage (ENSP), France^c CIRAD, UMR AMAP, TA A51/PS2 34398 Montpellier Cedex 5, France

HIGHLIGHTS

- Landscape metrics influenced floristic similarity.
- Built-up density reduced floristic similarity between gardens.
- The effect of exotic species on floristic similarity depended of built-up density.
- Homogenization changed over time, due to historical soil seed bank and exotic species.

ARTICLE INFO

Article history:

Received 28 January 2014

Received in revised form 13 May 2014

Accepted 14 May 2014

Keywords:

Exotic species

Floristic similarity

Jaccard index

ABSTRACT

Urbanization can promote the replacement of native species by exotic species resulting in an increase in community's similarity over time. This process is called biotic homogenization, which is usually studied at large scale from species lists. Our paper addresses the effects of urbanization on plant community at local scale in areas where urban policies are implemented. We focus on private gardens as they are the most common components of green spaces in European urbanized areas. They are also a place where exotic species are introduced. Observations were made on spontaneous flora sampled from gardens in two study sites of the French Mediterranean: a large city and a village located in an urbanizing rural area. We evaluated how urban landscape influences floristic similarity and how exotic species affect homogenization. We divided each study site in three built-up density zones. As the urbanization process of both sites did not take place at the same time, we were able to assess the effect of time on floristic similarity. Results indicate that floristic similarity is less important in high dense built-up areas than in low dense ones. Exotic species tend to reduce floristic similarity in city centers and increase floristic similarity in low dense built-up areas in both sites. Landscape metrics calculated in built-up areas surrounding the gardens influence floristic similarity. Lastly, we found that urban planning in terms of built-up density affects biodiversity distribution and that private gardens can provide landscape connectivity within urban areas.

© 2014 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

More than half of the world's population live in cities (Gaston, 2011; Veron, 2007) and this proportion is expected to rise up to 70% by 2050 (UN, 2012). This urban growth has led to urban sprawl,

which is encroaching into rural areas on the fringes of large cities (Baccaïni & Semecurbe, 2009). The global urban area almost covered 0.5% of the world's total land area in 2000 and is expected to expand more than 12-fold between 2000 and 2050 (Angel, Parent, Civco, Blei, & Potere, 2011). With Spain and Portugal, South-East France (more precisely the Provence-Alpes Côte d'Azur region) is one of the most urbanized areas in Europe (EEA, 2006; Veron, 2007). The conversion of agricultural and semi-natural ecosystems into urban areas, especially for residential urban and suburban use, has represented the greatest human-driven source of landscape change during the 20th century. Urbanization in the French Mediterranean region has first spread along coastlines before expanding more

* Corresponding author at: LPED, Aix Marseille University, IRD, UMR.D151, case 10, 3 place Victor Hugo, 1331 Marseille Cedex, France. Tel.: +33 4 13 55 07 98.

E-mail addresses: angele.bossu@etu.univ-amu.fr (A. Bossu), a.marco@ecole-paysage.fr (A. Marco), stephanie.manel@univ-amu.fr (S. Manel), valerie.montes@univ-amu.fr (V. Bertaudière-Montes).

recently through the hinterland, leading to a diffuse urban matrix made of individual or grouped houses scattered in the landscape (Daligaux, 2003). Small towns located in the hinterland (urbanizing rural areas) tend to reproduce the same urbanization patterns as the ones developed in urban large areas that are typically centered around a historical and dense downtown core and include a suburban residential area, detached houses built on former fields and a surrounding natural environment. In the last decade, an increasing housing density has been observed in urban fringe areas (Charmes, 2010). These drastic changes in land use confront us with issues on biodiversity change in urban areas.

One of these changes induced by urbanization is biotic homogenization (McKinney, 2006). It describes the process by which taxonomic similarity of biotas increases between sites (i.e. a decrease of β diversity) over time (Rahel, 2000). The change in taxonomic similarity is often due to an increase in exotic species and a decrease in native species. As highlighted by McKinney and Lockwood (1999), there is an increase in generalist species. This results in a community functional homogenization with a loss of specialist species (Olden, Poff, Douglas, Douglas, & Fausch, 2004).

The urban environment creates conditions that promote the adaptation of a great number of different species, particularly non-native ones (Kowarik, 2008; Shochat, Warren, Faeth, McIntyre, & Hope, 2006). Moreover, human settlements import non-native species for several reasons, ranging from the accidental importation by traffic associated with centers of commerce to the intentional importation of species for cultivation, pets, and other human uses (Mack & Lonsdale, 2001).

If the pool of non-native species that colonize cities is different between cities, then an opposite process can occur: biological differentiation (McKinney, 2004; Olden & Poff, 2003). In this case, the introduction of different species in different places will reduce similarity among communities over time (Olden et al., 2004; Qian, McKinney, & Kühn, 2008).

Given that homogenization is a process that occurs across time, historical data should be used to study the historical trends of similarity (Olden & Rooney, 2006). But these data are not available for our study. As a result, the effects of local extinctions will not be taken into account. By focusing on total flora, we can analyze current floristic similarity in order to not misuse the concept of homogenization. However, if we look at the effect of exotic flora on total similarity, it becomes possible to assess homogenization due to the role of exotic species.

Studies on homogenization have compared different sites or regions characterized by varying degrees of urbanization (Blair, 2001; Kuhn & Klotz, 2006; Schwartz, Thorne, & Viers, 2006) but have rarely been carried out at local scale although species replacement occurs at this scale. In general, the proportion of non-native species varies from less than a few percent in rural areas to over 50% in the urban core (McKinney, 2002). Given that urban habitat varies considerably in terms of the number of alien species it sustains and in its location along the rural–urban gradient (Chytrý et al., 2008; Lososová et al., 2012), the degree of biotic homogenization also differs (Lososová et al., 2012). We still have very little understanding of biotic homogenization across different built-up densities.

Several studies on landscape connectivity in urban areas have shown that the urban matrix affects the biodiversity and permeability found within the urban landscape (Caryl, Thomson, & van der Ree, 2013; Lizée et al., 2011; Werner, 2011). This landscape is made up of a multitude of habitat patches that are more or less isolated within an inhospitable matrix (Clergeau, Croci, Jokimaki, Kaisanlahti-Jokimaki, & Dinetti, 2006); this promotes the isolation of species. Buildings can play an important role in the dispersal of species in the urban landscape and their height and shape can generate important barriers (Fig. 1). Although landscape structure is known to impact processes like species connectivity (Taylor, Fahrig,

& With, 2006), there still has never been any accurate description of landscape structures (aggregation index, fractal dimension, patch density, etc.) that further examines, for example, different types of residential urban areas to better understand local taxonomic similarity and therefore homogenization processes. Nevertheless, the similarity of communities can be affected not only by site conditions but also by movements of species, and therefore by the connectivity between areas.

Our interest is focused on floristic similarity of the entire spontaneous flora between private gardens to understand how it varies across the type of housing density and whether exotic species homogenize or differentiate floristic communities.

Private gardens are particularly appropriate for the study of floristic similarity and taxonomic homogenization because they are associated with spontaneous flora that can indicate land-use changes and gardening practices; they also remain a privileged place where exotic species are introduced (Bigirimana, Bogaert, De Cannière, Bigendako, & Parmentier, 2012; Marco et al., 2008; Pyšek, Jarošík, & Pergl, 2011; Smith, Thompson, Hodgson, Warren, & Gaston, 2006). Private gardens are widespread across European urbanized areas and contribute between 16 and 36% of the total urban area (Goddard, Dougill, & Benton, 2010); they can shed light on floristic similarity and homogenization from a spatial perspective. They can be found in different built-up density zones, thus providing a gradual approach to urbanization (habitat). Moreover, several studies have highlighted the need to study private gardens for their conservation potential (Goddard et al., 2010).

In this study, we compared the floristic similarity in private gardens located in different levels of built-up density along an urban gradient. Two sites were compared: an urban large area (850,000 inhabitants, surface area: 240 km²) and a small town—an urbanizing rural area—(3700 inhabitants, surface area: 21 km²). Both the urban large area and the small town are located in the same biogeographic context and have developed on calcareous soils and under the Mediterranean climate (Girerd & Roux, 2011). The two study sites have also experienced a similar urbanization relative to the expansion of individual housing but not at the same period. The delay observed in the urbanization process between the two study sites will be used to understand the effects of urbanization over time using a synchronic approach. We also analyzed the landscape factors that are likely to explain floristic similarity between private gardens. More specifically, we aim to address the following questions:

- (i) Does floristic similarity between gardens change according to the urbanization gradient?
- (ii) How do exotic species tend to change floristic similarity and induce homogenization?
- (iii) How do landscape structure and garden characteristics explain similarities of spontaneous flora between private gardens?

2. Materials and methods

2.1. Study sites

This study was carried out in two sites: a small town (Lauris) and an urban large area (Marseille) located in south-eastern France, in the Mediterranean region. This area is characterized by a climate with summer drought, erratic rainfall throughout the year and mild winters (average minimum temperatures between 0 and 3 °C) (Joffre, Rambal, & Damesin, 2007).

Lauris (43°44'N, 5°18'E) is a village located within a regional natural park in the south of France. The village extends from the Petit Luberon massif to the Durance River within an area of 21 km². Like many other rural towns in the hinterland, Lauris has been



Fig. 1. Different building shapes in three varying density built-up areas. Examples of Marseille and Lauris: (a) high density in Marseille; (b) high density in Lauris; for both study areas: (c) medium density, (d) low density.

subjected to the influence of two large urban centers since the mid-70s: Aix-en-Provence and Marseille. In less than thirty years, the population of Lauris doubled and rose from 1620 inhabitants in 1975 to 3611 in 2011. From a landscape point of view, residential areas and detached houses in former fields were built around the village's historical core (Fig. 3A).

Marseille (43°17'N, 5°22'E) covers a very large area (240 km²) and is the second most populous city in France with an estimated population of 851,420 in 2008 (INSEE, 2008). The city is surrounded to the east and south by limestone massifs and to the west by the Mediterranean Sea. The layout of the built environment follows a concentric pattern in which former peripheral villages are included, thus creating some heterogeneity in a growing urbanized area (Fig. 3B). Private gardens represent more than 50% of natural areas in Marseille (Deschamps-Cottin et al., 2013). Due to topographical constraints, Marseille is undergoing a densification of its outlying areas today.

In each study site, three housing density areas were defined according to built-up density and housing structure (Fig. 1):

- The "high-density built-up area" (built-up area >20%) is characterized by small attached houses or housing units (Fig. 1a and b).
- The "medium-density built-up area" (built-up area ranging from 10 to 20%) is characterized by residential areas including houses surrounded by gardens (Fig. 1c).
- The "low-density built-up area" (built-up area <10%) is made up of detached houses scattered in former fields (Fig. 1d).

The different urbanization stages relative to the expansion of individual houses in Lauris and Marseille are shown in Fig. 1. The urbanization process relative to the medium-density built-up area (residential areas also built in former fields) did not follow the same timing for the two study sites (Fig. 2). This allows us to analyze how floristic similarity has varied across time on the basis of a synchronic approach.

2.2. Data sample

The surveys were carried out in 2008 for Lauris and 2010 for Marseille. Vegetation dynamics—in the absence of disturbances—are not a fast process at community level and the year effect could appear more in terms of specific quantity than specific composition (Bazzaz, 1968). Some twenty gardens were randomly selected in each built-up density area for each study site

comprising a sample of 60 gardens for each study site (Fig. 3). In each garden, all native and alien spontaneous plants were recorded in flowerbeds and in two 4-m² lawn quadrats (when there were some lawns). "Spontaneous plants" were defined here as species that grow and reproduce without human help. Uncultivated native species and naturalized exotic species were considered as spontaneous plants. We also used former fields as control plots for no urbanization. The vegetation of three 4-m² quadrats in 20 former fields was inventoried in each study site in 2012 (from April to June). These inventoried former fields were located in low-density built-up areas and were selected according to different age-groups for a greater representation of heterogeneity.

Each species was allocated to exotic (i.e. non-native or alien) or native categories on the basis of several databases: BASECO database (Gachet, Véla, & Taton, 2005), MedCheck list (Greuter, Burdet, & Long, 2008) and Baseflor (Julve, 1998). The frequency value for each species was calculated for each site (60 gardens = 100% frequency).

To describe the built-up area in the surrounding landscape, landscape metrics were calculated in 200-m buffer areas around each of the 120 gardens. This buffer area's size was chosen because it corresponds to the maximum dispersion distance for an anemochorous plant (Dauer, Mortensen, & Vangessel, 2006; Hensen & Müller, 1997) and to the best-suited radius for detecting the influence of urban activity on floristic diversity (Muratet et al., 2008). Built-up patches were automatically defined using the 'eight-neighbor' clumping method of the FRAGSTATS software (McGarigal, 2012), which is based on the assumption that the eight cells around a cell of interest are connected to the cell of interest. This method is the one usually used in urban landscape ecology (Lizée, Manel, Mauffrey, Taton, & Deschamps-Cottin, 2012). To characterize the structure of built-up areas in the landscape surrounding each garden, five landscape metrics were calculated at class-level (Cushman, McGarigal, & Neel, 2008): proportion of building landscape (i.e. built-up density), largest building patch index, building patch density (fragmentation), area-weighted mean built patch fractal dimension (patch shape complexity) and aggregation index (structural connectivity) (see Table 1 for detailed description of indices).

The age of gardens (i.e. date of end of house construction (DATE)) for houses built in former fields can explain the floristic similarity especially found for lawns, due to seed bank persistence (Albrecht, Eder, Langbehn, & Tschiersch, 2011). Consequently, we considered garden age as an explanatory variable to explain floristic similarity. In Lauris, buildings located in the old village center were included in a same category because they were built before 1800, although

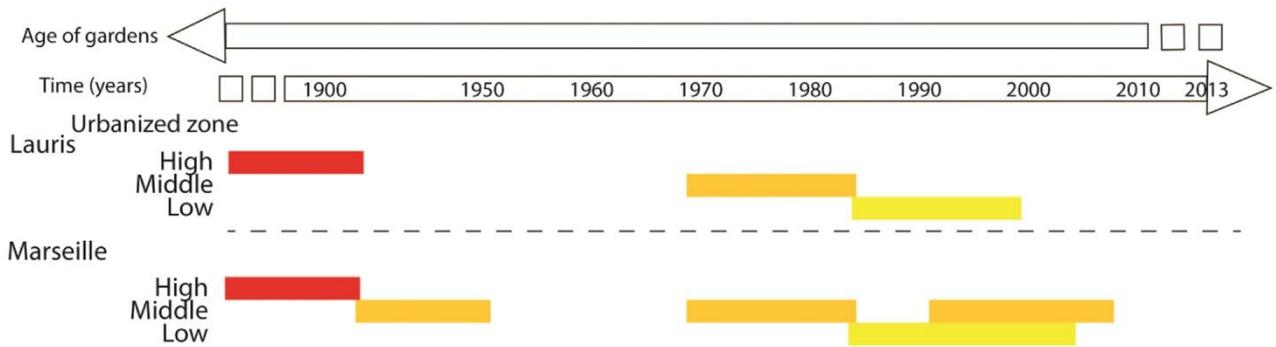


Fig. 2. Different urbanization stages relative to the expansion of individual houses for the three dense built-up areas in the towns of Lauris and Marseille.

the exact date is unknown. We also added the garden area (AREA) as another potential explanatory variable.

2.3. Data analysis

To infer that floristic similarity has changed as a result of urbanization, we compared the Jaccard similarity for built-up plots (gardens in built-up density areas) with the Jaccard similarity for

plots with no constructions (former fields). The Jaccard similarity (J) was calculated between pairs of gardens within a same built-up density area and between pairs of former fields in each site. When comparing species lists from both sites, the Jaccard similarity index (J) is determined as: $J = a / (a + b + c)$ (Jaccard, 1912; Koleff, Gaston, & Lennon, 2003) where 'a' is the total number of common species in both sites, 'b' the total number of species exclusively present in one site and 'c' the total number of species exclusively present in the

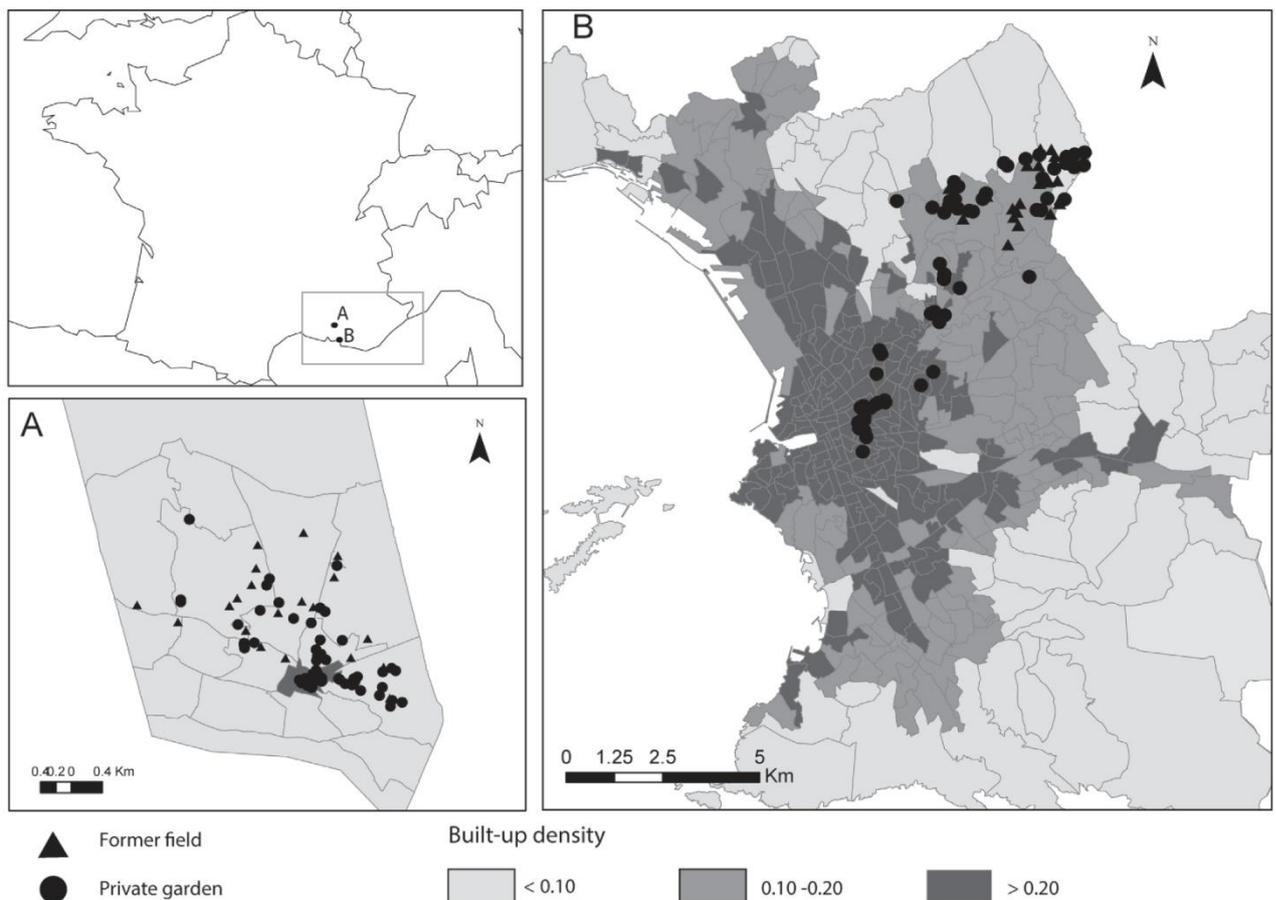


Fig. 3. The study areas include the village of Lauris (A) and the city of Marseille (B). Gray scaled legend represents the different built-up densities in Lauris and Marseille. Black circles represent gardens. Black triangles represent wasteland in each site.

Table 1
Pattern metrics from McGarigal (2012).

PLAND	Proportion of building landscape	PLAND equals the sum of the areas (m ²) of all patches of the building patch, divided by total landscape area (m ²), multiplied by 100 (to convert to a percentage).
LPI	Largest building patch index	The percentage of the landscape comprised by the largest building patch
PD	Building patch density	PD equals the number of building patches divided by total landscape area (m ²), multiplied by 10,000 and 100 (to convert to 100 ha)
FRAC_AM	Area-weighted mean building patch fractal dimension	FRAC equals 2 times the logarithm of patch perimeter (m) divided by the logarithm of patch area (m ²); the perimeter is adjusted to correct for the raster bias in perimeter. Next, index are area weighted
AI	Aggregation index	AI equals the number of like adjacencies involving the building, divided by the maximum possible number of like adjacencies involving the building, which is achieved when the class is maximally clumped into a single, compact patch; multiplied by 100 (to convert to a percentage).

other site. The *J* index ranges from 0 (no similarity) to 1 (100% of similarity). The *J* index was calculated between gardens separately for all species, native species and exotic species. The *ade4* package (Dray & Dufour, 2007) of the R Gui 2.15.0 software (R Core Team, 2012) was used to compute those indices. For each analysis (each built-up density area within each study site), box plot diagrams relative to the median *J* index were derived. Wilcoxon tests were also used to compare the median *J* index between each built-up density area and former fields.

We used non parametric tests because the tested data were not normally distributed. When necessary, we applied the Bonferroni corrections.

To assess how the flora varies along the built-up density gradient in relation to the legacy of past land use in garden communities, we calculated the *J* index between gardens within each built-up density and former fields.

Changes in floristic similarity between gardens are partly due to the introduction of exotic species. As mentioned previously, homogenization assessment should require historical data to examine changes in floristic similarity across time. In this study, native species were used to determine the similarity that existed in the past, and the potential role of exotic species on floristic similarity was investigated (i.e., observation of taxonomic homogenization at local scale). However, this method underestimated the effect of exotic species on homogenization because extirpated species were ignored. We quantified homogenization resulting from exotic species with homogenization indices ($H = J_{\text{total}} - J_{\text{native}}$) (Qian et al., 2008; Rahel, 2000). If *H* is found positive, then exotic species have led to an increase in floristic similarity, and if *H* is found negative, then exotic species have led to a decrease in floristic similarity. The median *H* and proportions of $H > 0$, $H < 0$ and $H = 0$ were also calculated.

The correlations between different landscape variables and garden characteristics (garden age and area) were tested using a paired Pearson test. On the basis of Mantel tests, we tested the correlations between distances calculated between each landscape metric or garden characteristic and the Jaccard distance (1 – the Jaccard similarity index for total, native and exotic species, respectively). The tests were implemented with the *Ecodist* package of the R software (Goslee & Urban, 2007).

3. Results

A total of 216 and 208 spontaneous species were recorded in lawns and flowerbeds in Lauris and Marseille, respectively. In Lauris, *Catapodium rigidum* (L.) C.E. Hubb. ($F = 56\%$ of gardens), *Veronica arvensis* L. ($F = 55\%$), *Conyza sumatrensis* (Retz.) E. Walker ($F = 53\%$), *Convolvulus arvensis* L. ($F = 53\%$), *Crepis foetida* L. ($F = 53\%$), *Crepis bursifolia* L. ($F = 51\%$), *Oxalis corniculata* L. ($F = 50\%$), and *Medicago minima* (L.) L. ($F = 50\%$) were the most common species. In Marseille, the most common species were the following: *O. corniculata* L. ($F = 75\%$), *Polycarpon tetraphyllum* L. ($F = 71\%$), *C. sumatrensis* ($F = 63\%$), *Piptaterum miliaceum* (L.) Coss ($F = 55\%$), *C. arvensis* L. ($F = 55\%$), *Hordeum murinum* L. ($F = 51\%$), *Hedera helix* L. ($F = 51\%$) and *Parietaria judaica* L. ($F = 50\%$). The frequency was low (less than 10% of gardens) for most of the recorded species (132 (61%) and 137 (65%) species for Lauris and Marseille, respectively)

3.1. Floristic similarity along the urbanization gradient

Similarities between gardens were smaller in high-density built-up areas than in low-density ones (Fig. 4.). For both Lauris and Marseille, the median *J* index increased when the built-up density decreased and thus varied along the urbanization gradient. In both study sites, the median *J* index for high-density built-up areas was smaller than for medium- and low-density built-up areas (Paired Wilcoxon tests, p -values < 0.05). Floras of gardens among high-density built-up areas were more diversified than floras of gardens among medium- and low-density built-up areas. In Marseille, the median *J* index in the medium-density built-up area was significantly smaller than the median *J* index in the low-density built-up area (Paired Wilcoxon tests p -value = 5.9×10^{-6}). These findings also demonstrate the decrease in floristic similarity along the urbanization gradient. The *J* index between gardens in low-density built-up areas was not different from the median *J* index in former fields (Paired Wilcoxon tests p -value = 0.824). Conversely, no differences were found between the garden flora communities in medium-density built-up areas and those in low-density built-up areas in Lauris (Paired Wilcoxon tests p -value = 1). But the flora was more similar in gardens of medium and low density built-up areas than in former fields (Paired Wilcoxon tests, p -value = 0.0041, p -value = 2.6×10^{-5} , respectively). In this case, an increase in floristic similarity occurred between gardens in these two areas compared to former fields.

In Lauris and Marseille, the *J* index calculated between gardens for a same built-up density area and former fields decreased when the built-up density increased (Fig. 5.) (Kruskal–Wallis test $\chi^2 = 785$, p -value $< 2.2 \times 10^{-16}$ and $\chi^2 = 599$, p -value $< 2.2 \times 10^{-16}$ for Lauris and Marseille, respectively). Gardens in low-density built-up areas were more similar to former fields than to gardens in high-density built-up areas.

3.2. Effects of exotic species on floristic similarity

Among the total recorded species in Lauris (216 species) and Marseille (208 species), we found respectively 13% and 10% exotics species. In high-density built-up areas for both study sites, most of the exotic species were found at low frequency in gardens, such as *Euphorbia prostata* Aiton (occurring in 5% of gardens in Lauris and Marseille), *Veronica persica* Poir. (5% of gardens in Lauris and Marseille). Whereas in low-density built-up areas, some exotic species had high frequency such as *C. sumatrensis* (Retz.) E. Walker (65% of gardens in Lauris and 85% of gardens in Marseille).

Out of the 190 pairs of gardens in high-density built-up areas, 31% and 69% had negative *H*-index values and 7% and 14% had positive *H*-index values in Lauris and Marseille, respectively; this indicates that exotic species had more often promoted a decrease in

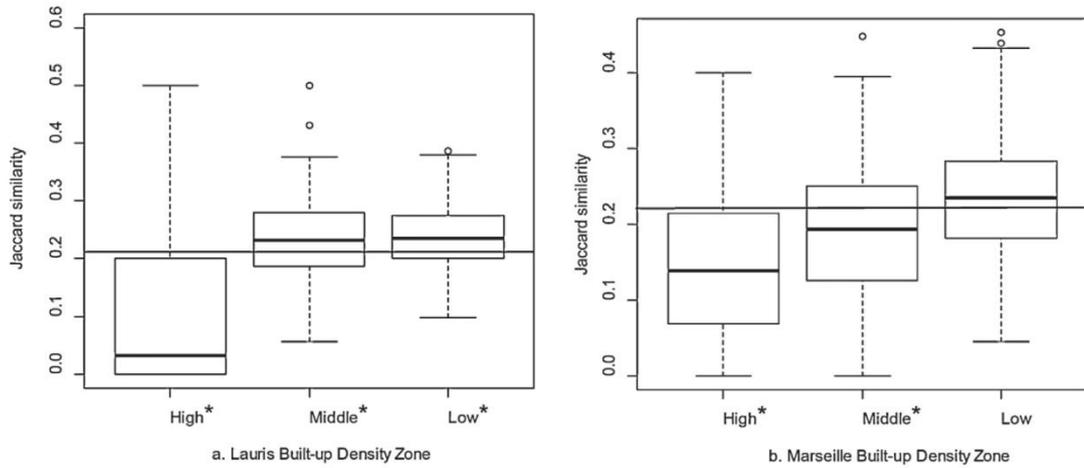


Fig. 4. Median J calculated between all the gardens within each different density built-up area in Lauris (a) and Marseille (b). The horizontal line is the median J index calculated between all former fields. *** indicates a significant ($p < 0.05$) difference between gardens and former fields; Circles indicate extremes values.

Table 2

r_{Mantel} and p -value of the Mantel test (10,000 permutations) between landscape metrics/garden's characteristics and Jaccard distance.

	Lauris		Marseille	
	r_{Mantel}	p -value	r_{Mantel}	p -value
Geographic distance	-0.092	0.927	0.429	1×10^{-4}
Percent of landscape	0.692	1×10^{-4}	0.556	1×10^{-4}
Patch density	0.019	0.326	-0.049	0.769
Largest patch index	0.671	1×10^{-4}	0.611	1×10^{-5}
Aggregation index	0.702	1×10^{-4}	0.474	1×10^{-5}
Fractal dimension Area	0.620	1×10^{-4}	0.519	1×10^{-5}
Garden age	0.717	1×10^{-4}	0.298	1×10^{-5}
Garden area	0.059	0.183	0.016	0.377

Bold values indicates a significant correlation.

floristic similarity than an increase (Table 2). In low-density built-up areas, we found the same patterns in Lauris and Marseille: 43.2% and 37% pairs of gardens had negative H -index values and 56.3% and 61%, positive H -index values, respectively; this shows that exotic species had more often led to an increase in floristic similarity than a decrease. Among medium-density built-up areas, there

were different patterns in Lauris and Marseille. In Lauris, 32% pairs of gardens had negative H -index values compared to 67% of positive H -index values, indicating that exotic species had promoted floristic similarity in this case. In Marseille, most pairs of gardens (50%) had negative H -index values compared to 38% of positive H -index values. These results demonstrate that the introduction of exotic species had more often led to a decrease in floristic similarity.

3.3. Effects of urban landscape on floristic similarity

For Lauris, 19 of the 21 pairwise correlations between variables were statistically significant (Fig. 6, p -value < 0.001), except for PD that was not correlated with AI and DATE (p -value > 0.001 , Fig. 6). The variables PLAND, LPI, FRAC_AM and AI were positively correlated with a high coefficient ($r > 0.8$, p -value < 0.001). For Marseille, we observed the same pattern, apart from PD, which was not correlated with other variables. These variables had a high negative correlation with AREA and DATE (Fig. 6).

These findings show that high-density built-up areas were dominated by buildings that covered larger areas, were more spatially

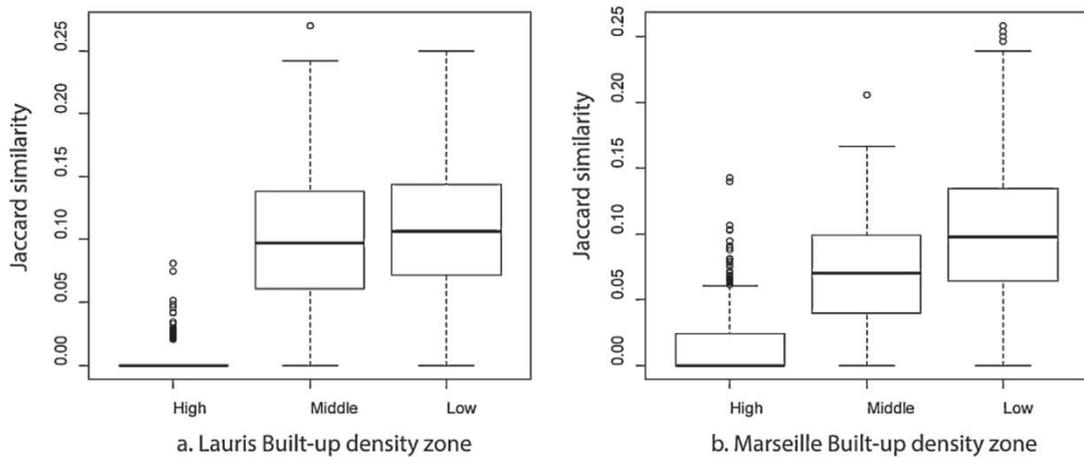


Fig. 5. Boxplot of J between gardens from the different density built-up areas and former fields in Lauris (a) and Marseille (b).

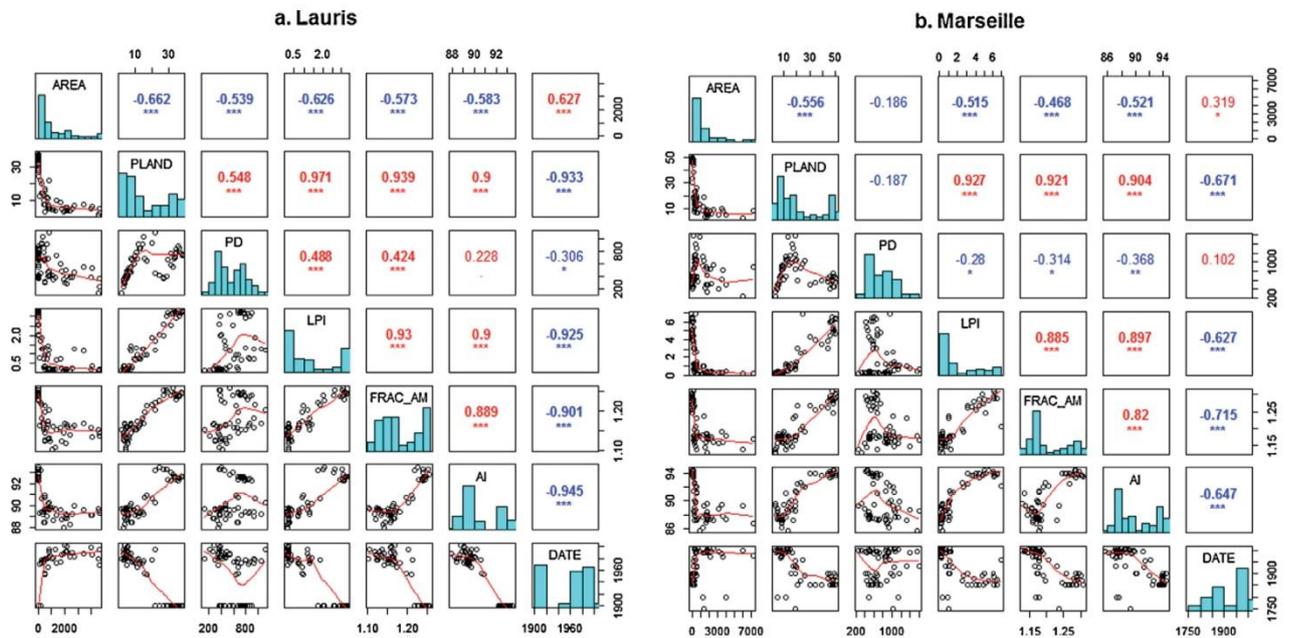


Fig. 6. Correlation of landscape metrics for Lauris (a) and Marseille (b) AREA: Garden area, PLAND: percent of landscape (built-up density), PD: patch density, LPI: large patch index, FRAC_AM: fractal dimension area weighted, AI: aggregation index, DATE: Date of the built house (garden age). The top of the panel refers to the correlation coefficients and their significance (p -value < 0.1, * p -value < 0.05, ** p -value < 0.01, *** p -value < 0.001). The bottom part of the panel refers to the graphs and the diagonal line refers to the histograms of variable distributions.

aggregated and had more complex shapes than in low-density built-up areas where buildings covered smaller areas and were less aggregated. Given the high correlations that existed between all the variables, independent Mantel tests were performed for each variable.

The Mantel tests showed that the variables 'built-up density', 'the largest patch index', 'fractal dimension', 'aggregation index' and 'garden age' were correlated with the Jaccard distances in Lauris and Marseille (Table 3). Built-up density was highly correlated with similarity between garden floristic communities ($r_{\text{mantel}}=0.69$, p -value = 1×10^{-4} and $r_{\text{mantel}}=0.55$, p -value = 1×10^{-4} for Lauris and Marseille, respectively). These results highlight that gardens that were surrounded by the same type of built-up density were more similar than gardens that were surrounded by different types of built-up densities.

In Lauris, geographical distances between gardens were not correlated with the Jaccard distance (Mantel test: $r_{\text{mantel}} = -0.09$, p -value = 0.927). In Marseille, we observed a correlation (Mantel test $r_{\text{mantel}} = 0.42$; p -value = 1×10^{-4}) meaning that close gardens had more similar flora than distant gardens. Moreover, garden age was more correlated with the Jaccard distance in Lauris than in Marseille, which demonstrates that age difference between gardens had a lower impact on the garden floristic similarity in Marseille than in Lauris.

4. Discussion

4.1. Floristic similarity in gardens according to built-up density

Our analysis was conducted in two study sites characterized by a spatial and temporal urbanization gradient (i.e. the urbanization level decreases from the center (old buildings) to the periphery (recent buildings)). This urbanization pattern has consequences on spontaneous floristic similarity (beta diversity) in gardens. Flora similarity was higher in the periphery (low- and medium-density built-up areas) than in downtown (high-density built-up area). Species similarity was highly correlated with building structures. In contrast with observations from previous studies on entire floristic communities in gardens (cultivated and spontaneous flora) (Thompson et al., 2003), floristic similarity of spontaneous flora has decreased in Marseille as geographical distance between gardens increases. The increase in the geographical distance between gardens can suggest a decrease in landscape connectivity between gardens. In Lauris, the lack of correlation between species similarity and geographical distance can be explained, however, by small geographical distances between gardens (max 2 km compared with 9.7 km for Marseille).

The lowest similarity observed between gardens in high-density built-up areas is not really confirmed by the previous studies

Table 3

Median Homogenization indices and percentage calculated in the different dense built-up areas in Marseille and Lauris.

Built-up density	Lauris				Marseille			
	Median index	Percent of indices			Median index	Percent of indices		
		H	H < 0	H > 0		H < 0	H	H > 0
High	$H_{JL1} = -0.02$	31%	7%	62%	$H_{JM1} = -0.024$	69%	14%	17%
Medium	$H_{JL2} = 0.006$	32%	67%	1%	$H_{JM2} = 0$	50%	38%	12%
Low	$H_{JL3} = 0.002$	43.2%	56.3%	0.5%	$H_{JM3} = 0.004$	37%	61%	2%

carried out on spontaneous flora at community scale; these have detected highest similarity in medium-density built-up areas and lowest similarity in low-density built-up areas (Trentanovi et al., 2013). This difference can be due to the type of habitat considered in our study: in high-density built-up areas, gardens are surrounded by high buildings and appear as “encapsulated green patches” with various site conditions. Actually, private gardens in urban areas constitute habitats that are subject to a large number of different micro-local conditions due to various plans (Owen & Royal Horticultural Society, 2010). The diversity of these micro-local conditions promotes species richness in urban gardens and may explain the observed process of flora differentiation. Lawns and flowerbeds within gardens host species that have different ecological requirements: shade-tolerant species (*H. helix* L.) or heliophilous species (*Papaver rhoeas* L., *O. corniculata* L.).

In the low-density built-up area of Lauris, we observed an increase in floristic similarity when compared to former fields. This floristic homogenization observed in private gardens in this urban area of Lauris is in line with previous studies that showed homogenization of flora in cities (Chocholoušková & Pyšek, 2003; Pyšek et al., 2004). In Marseille, the lack of significant differences in floristic similarity between gardens within the low-density built-up area and former fields can be explained by the persistence of former field species. When we calculated the *J* index between gardens in each built-up density area and former fields, we observed a greater floristic similarity in low-density built-up areas. This is due to the presence of several frequent species, such as *Avena barbata* Pott ex Link, *Bromus madritensis* L., *Medicago orbicularis* L. Bartal *M. polymorpha* L., and *P. rhoeas* L. that are typical of Mediterranean fields. This set of species had a low frequency in gardens located in high- and medium-density built-up areas. The floristic similarity between private gardens in low-density built-up areas can stem from the legacy of past land use owing to favorable site conditions.

4.2. Effects of exotic species on floristic similarity and homogenization

The main cause of homogenization is the replacement of native and often endemic species by exotic species (Olden & Rooney, 2006). This has mainly been described at global scale. At local scale, our results show that the introduction of several exotic species has led to an increase in floristic similarity of gardens in the medium-density built-up area in Lauris and in low-density built-up areas in both study sites. The presence of an invasive species like *C. sumatrensis* (Retz.) E. Walker that has high frequency in this low- and medium-density built-up area can explain the increase in similarity between gardens. Conversely, in high-density built-up areas, we can find recent invasive species that have lower frequency. This may result from a lower dispersion rate due to the effect of built-up areas. This is evidenced by the correlations between landscape metrics (built-up density, largest patch index, fractal dimension and aggregation index) and the similarity for exotic species.

The way gardens are designed or cared for can also contribute to explaining how different processes took place in high- and low-density built-up areas. In Marseille, only 35% of gardens had a lawn in high-density built-up areas compared to 70% and 100% in medium- and low-density built-up areas, respectively. In gardens without any lawn, gardening practices such as the ones that destroy plants or prevent them from growing (uprooting, chemical weed control, mulching) could put pressure on flowers beds. This high gardening pressure can contribute to limiting the dispersal or establishment of some species. Exotic species with low frequency were observed in gardens in high-density built-up areas.

Residence time is a third factor that can explain the distribution of exotic species, and therefore the observed homogenization. Lososová et al. (2012) estimated that it takes at least 150 years for a

species to reach its maximum range. Exotic species that have been introduced recently have not reached their maximum range yet and will extend furthermore.

To sum up, this study suggested that three factors could explain the distribution of exotic species: the built-up area (density, shape), gardeners' practices, and residence time.

4.3. Urbanization effects on floristic similarity through time

The same pattern of floristic similarity was observed in both Lauris and Marseille except for the medium-density built-up area where the urbanization process did not take place at the same time in both sites. When we compare the medium- with low-density built-up areas, we observed no changes in floristic similarity in Lauris, whereas we found a decrease in floristic similarity in Marseille. This difference can be due to urbanization history and the age of gardens. The spatial concentric urbanization pattern observed in Lauris around the village's core reflects a temporal linear urbanization gradient. In Marseille, urbanization is less linear, and is characterized by an old downtown, a recent low-density and a medium-density built-up area. In this latter area, urbanization occurred according to three phases: a first phase during the first half of the nineteenth century, a second phase in the 1970s and a last phase between the 1990s and the early 2000s, a period characterized by urban densification. In the case of Lauris, the medium-density built-up area was urbanized in the 1970s. Even when old gardens were excluded from the Marseille data, no changes were observed in the floristic similarity between the gardens located in the medium-density built-up areas and those in the low-density ones as it is the case for Lauris. This suggests that urbanization first led to an increase in floristic similarity followed by a decrease.

This study has focused on floristic similarity in two study sites and examined some explaining factors: the presence of exotics species and various built-up density areas. These two sites were interesting to compare as they experienced a similar urbanization history relative to the expansion of individual houses, though not at the same time. These data can help us provide assumptions on how floristic similarity changed across time. First we observed an increase in floristic similarity of gardens (in medium- and low-density built-up areas) where some introduced exotics species have high frequency. Over time (in old medium- and high-density built-up areas), the presence of exotic species have tended to decrease floristic similarity as several of these species have a low frequency in the community; this can be explained by the diversity of gardening practices and/or by an impeded dispersal in a highly fragmented environment.

5. Conclusion

Many studies have shown that urbanization causes homogenization at global scale. At a local scale, we found that it gives rise to an increase in floristic similarity for different housing densities, except for high-density built-up areas where differentiation is starting. Exotic species have promoted floristic similarity, caused homogenization in low-density built-up zones and decreased floristic similarity (i.e. differentiation) in high-density built-up areas. This observed pattern has changed over time as flora communities are dynamic and undergo different processes such as the loss of species left from past land-use or the establishment of exotic species.

The distribution of exotic species, which varies through time, can explain this pattern and can also be influenced by urban landscape and local gardening planning.

This study highlighted the relationships between urban landscape and floristic similarity. The flora community is determined by urban structure that is modulated by building density, building shape and level of building aggregation. Urban development can create isolated areas through distance, which can affect the dispersal of exotic species. More studies need to focus on gardening practices and planning whose impacts on the floristic similarity of private gardens are misunderstood. Understanding the relationships between garden planning and flora in gardens is critical for biodiversity conservation incentive policies aimed at garden owners. This study thus highlights the importance of fine-scale urban planning policies and the impacts of human-made habitats on biodiversity dynamics.

Acknowledgements

This research was carried out as part of a Ph.D. thesis (PACA regional research grant no. 2011–019) and financially supported by the Agence nationale de la recherche (ANR, in English: the National Agency for Research). This research is a contribution to the *Trame Verte Urbaine* (TVU, NVD08.321105) program entitled “Assessment of urban green corridors and development of a reference frame: an infrastructure between aesthetic and ecology for a new urbanity”. Stephanie Manel was supported by the Institut Universitaire de France. The authors are sincerely grateful to all the people and institutions from the towns of Lauris and Marseille that participated in this study. We want to express our gratitude to Marie-Hélène Lizée, Elsa Bonnaud, Natacha Philippe and Daniel Pavon for their significant contribution to data collection. The authors would like to thank the two anonymous reviewers for their helpful and constructive comments. We would like to thank Florence Waitzenegger for proofreading and editing this research paper.

References

- Albrecht, H., Eder, E., Langbehn, T., & Tschiersch, C. (2011). The soil seed bank and its relationship to the established vegetation in urban wastelands. *Landscape and Urban Planning*, 100(1–2), 87–97. <http://dx.doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.11.011>
- Angel, S., Parent, J., Civco, D. L., Blei, A., & Potere, D. (2011). The dimensions of global urban expansion: Estimates and projections for all countries, 2000–2050. *Progress in Planning*, 75(2), 53–107. <http://dx.doi.org/10.1016/j.progress.2011.04.001>
- Baccaini, B., & Semecurbe, F. (2009). La croissance périurbaine depuis 45 ans ([Suburban growth for 45 years]. INSEE Première (p. 1240). Retrieved from: <http://www.insee.fr/fr/ffc/ipweb/ip1240/ip1240.pdf>
- Bazzaz, F. A. (1968). Succession on abandoned fields in the Shawnee Hills, Southern Illinois. *Ecology*, 49(5), 924–936. <http://dx.doi.org/10.2307/1936544>
- Bigirimana, J., Bogaert, J., De Cannière, C., Bigendako, M.-J., & Parmentier, I. (2012). Domestic garden plant diversity in Bujumbura, Burundi: Role of the socio-economical status of the neighborhood and alien species invasion risk. *Landscape and Urban Planning*, 107(2), 118–126. <http://dx.doi.org/10.1016/j.landurbplan.2012.05.008>
- Blair, R. B. (2001). Birds and butterflies along urban gradients in two ecoregions of the United States: Is urbanization creating a homogeneous fauna? In J. L. Lockwood, & M. L. McKinney (Eds.), *Biotic homogenization* (pp. 33–56). New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- Caryl, F. M., Thomson, K., & van der Ree, R. (2013). Permeability of the urban matrix to arboreal gliding mammals: Sugar gliders in Melbourne, Australia. *Austral Ecology*, 38(6), 609–616. <http://dx.doi.org/10.1111/aec.12006>
- Charmes, E. (2010). Effet de mode ou solution durable? La densification en débat [Fad or sustainable solution? Discussion on densification]. *Etudes foncières*, 145, 19–38.
- Chochołoušková, Z., & Pyšek, P. (2003). Changes in composition and structure of urban flora over 120 years: A case study of the city of Plzeň. Flora – Morphology, Distribution. *Functional Ecology of Plants*, 198(5), 366–376. <http://dx.doi.org/10.1078/0367-2530-00109>
- Chytrý, M., Jarošík, V., Pyšek, P., Hájek, O., Knollová, I., Tichý, L., & Danihelka, J. (2008). Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. *Ecology*, 89(6), 1541–1553. <http://dx.doi.org/10.1890/07-0682.1>
- Clergeau, P., Croci, S., Jokimäki, J., Kaisanlahti-Jokimäki, M. L., & Dinetti, M. (2006). Avifauna homogenisation by urbanisation: Analysis at different European latitudes. *Biological Conservation*, 127(3), 336–344. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.035>
- Cushman, S. A., McGarigal, K., & Neel, M. C. (2008). Parsimony in landscape metrics: Strength, universality, and consistency. *Ecological Indicators*, 8(5), 691–703. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2007.12.002>
- Daligaux, J. (2003). Urbanisation et environnement sur les littoraux: une analyse spatiale [Costal urbanization and environment: A spatial analysis]. *Rives méditerranéennes*, 15, 11–20.
- Dauer, J. T., Mortensen, D. A., & Vangessel, M. J. (2006). Temporal and spatial dynamics of long-distance *Coryza canadensis* seed dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 44(1), 105–114. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01256.x>
- Deschamps-Cottin, M., Barthélémy, C., Bertaudière-Montes, V., Blight, O., Bossu, A., Consalès, J.-N., & Marco, A. (2013). In P. Clergeau, & N. Blanc (Eds.), *Natures urbaines à Marseille: quels possibles pour une trame verte? Trames vertes: pratique des trames vertes en milieu urbain* (Urban natures in Marseille: Which ways for a green network? Green networks: From scientific research to urban project) (pp. 47–74). Paris: Moniteur.
- Dray, S., & Dufour, A.-B. (2007). The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1–20.
- EEA, E. E. A. (2006). Urban sprawl in Europe: The ignored challenge (EEA Report No 10/2006). Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. Retrieved from: http://www.eea.europa.eu/publications/eea_report_2006_10/eea_report_10_2006.pdf
- Gachet, S., Vêla, E., & Taton, T. (2005). BASECO: A floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiversity and Conservation*, 14(4), 1023–1034. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-004-8411-5>
- Gaston, K. J. (2011). Urbanisation. In K. Gaston (Ed.), *Urban ecology* (pp. 10–34). New York: Cambridge University Press.
- Girerd, B., & Roux, J. P. (2011). *Flora du Vaucluse: troisième inventaire, descriptif, écologique et chorologique* [Vaucluse Flora: Third inventory, description, ecology and chorology]. Mèze: Biotope.
- Goddard, M. A., Dougill, A. J., & Benton, T. G. (2010). Scaling up from gardens: Biodiversity conservation in urban environments. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(2), 90–98. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.016>
- Goslee, S. C., & Urban, D. L. (2007). The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software*, 22(7), 1–19.
- Greuter, W., Burdet, H., & Long, G. (2008). Med-Checlist: A critical inventory of vascular plants of the circum-Mediterranean countries. Berlin-Dahlem: Botanic Garden and Botanical Museum. Retrieved August 15, 2013 from: <http://www2.bgbm.org/mcl/home.asp>
- Hensen, I., & Müller, C. (1997). Experimental and structural investigations of anemochorous dispersal. *Plant Ecology*, 133(2), 169–180. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1009744518223>
- Jaccard, P. (1912). The distribution of the flora in the Alpine Zone. I. *New Phytologist*, 11(2), 37–50. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1912.tb05611.x>
- Joffre, R., Rambal, S., & Damesin, C. (2007). Functional attributes in Mediterranean-type ecosystems. In F. Pugnaire, & F. Valladares (Eds.), *Handbook of functional plant ecology* (pp. 285–312). New York: CRC Press.
- Julve, P. (1998). *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France* [Baseflor. Botanical, Ecological and Chorologic Index Flora of France]. Retrieved August 15, 2012 from: <http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm>
- Koleff, P., Gaston, K., & Lennon, J. J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *British Ecological Society*, 72(3), 367–382. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x>
- Kowarik, I. (2008). On the role of alien species in urban flora and vegetation. In J. M. Marzluff, E. Shulenberger, W. Endlicher, M. Alberti, G. Bradley, C. Ryan, S. Ute, & C. ZumBrunnen (Eds.), *Urban ecology* (pp. 321–338). New York: Springer US.
- Kuhn, I., & Klotz, S. (2006). Urbanization and homogenization – Comparing the floristic of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation*, 127(3), 292–300. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.033>
- Lizée, M.-H., Bonardo, R., Mauffrey, J.-F., Bertaudière-Montes, V., Taton, T., & Deschamps-Cottin, M. (2011). Relative importance of habitat and landscape scales on butterfly communities of urbanizing areas. *Comptes Rendus Biologies*, 334(1), 74–84. <http://dx.doi.org/10.1016/j.crvi.2010.11.001>
- Lizée, M.-H., Manel, S., Mauffrey, J.-F., Taton, T., & Deschamps-Cottin, M. (2012). Matrix configuration and patch isolation influences override the species-area relationship for urban butterfly communities. *Landscape Ecology*, 27(2), 159–169. <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-011-9651-x>
- Lososová, Z., Chytrý, M., Tichý, L., Danihelka, J., Fajmon, K., Hájek, O., & Řehořek, V. (2012). Biotic homogenization of Central European urban floras depends on residence time of alien species and habitat types. *Biological Conservation*, 145(1), 179–184. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.003>
- Mack, R. N., & Lonsdale, W. M. (2001). Humans as global plant dispersers: Getting more than we bargained for. *BioScience*, 51(2), 95. [http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0095:HAGPDG2.0.CO;2\]](http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0095:HAGPDG2.0.CO;2])
- Marco, A., Dutoit, T., Deschamps-Cottin, M., Mauffrey, J. F., Vennetier, M., & Bertaudière-Montes, V. (2008). Gardens in urbanizing rural areas reveal an unexpected floral diversity related to housing density. *Comptes Rendus Biologies*, 331(6), 452–465. <http://dx.doi.org/10.1016/j.crvi.2008.03.007>
- McGarigal, K. (2012). *Landscape Pattern Metrics*. doi:10.1002/9780470057339.va1006.
- McKinney, M. L. (2002). Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience*, 52(10), 883–890. [http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0883:UBAC2.0.CO;2\]](http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC2.0.CO;2])
- McKinney, M. L. (2004). Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 13(1), 47–53. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00059.x>

- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127(3), 247–260. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>
- McKinney, M. L., & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), 450–453. [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01679-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01679-1)
- Muratet, A., Porcher, E., Devictor, V., Arnal, G., Moret, J., Wright, S., & Machon, N. (2008). Evaluation of floristic diversity in urban areas as a basis for habitat management. *Applied Vegetation Science*, 11(4), 451–460. <http://dx.doi.org/10.3170/2008-7-18530>
- Olden, J. D., LeRoy Poff, N., Douglas, M. R., Douglas, M. E., & Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(1), 18–24. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.010>
- Olden, J. D., & Poff, N. L. (2003). Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, 162(4), 442–460. <http://dx.doi.org/10.1086/378212>
- Olden, J. D., & Rooney, T. P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15(2), 113–120. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-822x.2006.00214.x>
- Owen, J., & Royal Horticultural Society (Great Britain). (2010). *Wildlife of a garden: A thirty-year study*. London: Royal Horticultural Society.
- Pyšek, P., Chocholouskova, Z., Pyšek, A., Jarošík, V., Chytrý, M., & Tichý, L. (2004). Trends in species diversity and composition of urban vegetation over three decades. *Journal of Vegetation Science*, 15(6), 781–788. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02321.x>
- Pyšek, P., Jarošík, V., & Pergl, J. (2011). Alien plants introduced by different pathways differ in invasion success: Unintentional introductions as a threat to natural areas. *PLoS ONE*, 6(9), e24890. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0024890>
- Qian, H., McKinney, M. L., & Kühn, I. (2008). Effects of introduced species on floristic similarity: Comparing two US states. *Basic and Applied Ecology*, 9(6), 617–625. <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2007.11.004>
- R Core Team. (2012). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from: <http://www.r-project.org/>
- Rahel, F. J. (2000). Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288(5467), 854–856. <http://dx.doi.org/10.1126/science.288.5467.854>
- Schwartz, M. W., Thorne, J. H., & Viers, J. H. (2006). Biotic homogenization of California flora in urban and urbanizing regions. *Biological Conservation*, 127, 282–291. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.017>
- Shochat, E., Warren, P. S., Faeth, S. H., McIntyre, N. E., & Hope, D. (2006). From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 186–191. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2005.11.019>
- Smith, R. M., Thompson, K., Hodgson, J. G., Warren, P. H., & Gaston, K. J. (2006). Urban domestic gardens (IX): Composition and richness of the vascular plant flora, and implications for native biodiversity. *Biological Conservation*, 129(3), 312–322. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.045>
- Taylor, P. D., Fahrig, L., & With, K. A. (2006). Landscape connectivity: A return to the basics. In K. R. Crooks, & M. Sanjayan (Eds.), *Connectivity conservation* (pp. 29–43). Cambridge: Cambridge University Press.
- Thompson, K., Austin, K. C., Smith, R. M., Warren, P. H., Angold, P. G., & Gaston, K. J. (2003). Urban domestic gardens (I): Putting small-scale plant diversity in context. *Journal of Vegetation Science*, 14(1), 71–78.
- Trentanovi, G., von der Lippe, M., Sitzia, T., Ziechmann, U., Kowarik, I., & Cierjacks, A. (2013). Biotic homogenization at the community scale: Disentangling the roles of urbanization and plant invasion. *Diversity and Distributions*, 1–11. <http://dx.doi.org/10.1111/ddi.12028>
- United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division. (2012). World Urbanization Prospects, the 2011 Revision. (Final Report with Annex Tables). New York. Retrieved from: <http://esa.un.org/unup/Documentation/final-report.htm>
- Veron, J. (2007). La moitié de la population mondiale vit en ville [Half the world's population lives in cities]. *Populations et société* (p. 435). Retrieved from: <http://esa.un.org/unup/Documentation/final-report.htm>
- Werner, P. (2011). The ecology of urban areas and their functions for species diversity. *Landscape and Ecological Engineering*, 7(2), 231–240. <http://dx.doi.org/10.1007/s11355-011-0153-4>

3. Principaux résultats et conclusion.

3.1 Principaux résultats

Les principaux résultats mis en avant par cette étude en réponse aux différentes questions sont :

- Est-ce que la similarité floristique entre les jardins varie en fonction de la densité de bâti ?

Nous avons observé que dans les deux sites étudiés (Marseille ou Lauris), la similarité floristique entre les jardins privatifs est plus forte dans les zones de moyenne et de faible densité de bâti que dans les zones de forte densité de bâti.

La similarité floristique varierait donc en fonction de la densité de bâti. La faible similarité observée entre les jardins peut s'expliquer par la structure des jardins et les pratiques de jardinage. De plus, en centre-urbain, les jardins privatifs sont entourés de bâti et peuvent présenter des expositions diverses créant différentes conditions microstationnelles.

La comparaison de la similarité des jardins privatifs avec les friches, montre que dans les zones de moyenne et de faible densité de bâti, la similarité est plus importante dans les jardins. **Dans ces espaces construits sur les friches, on observerait une homogénéisation de la flore spontanée des jardins.**

- Comment les espèces exotiques impactent-elles la similarité floristique entre les jardins ?

Les espèces exotiques augmentent la similarité entre les jardins dans les zones de moyenne et de faible densité de bâti. A l'inverse, elles entraînent une diminution de la similarité entre les jardins des zones de forte densité de bâti. Ces résultats sont dus à un petit nombre d'espèces dont la répartition change le long du gradient de densité de bâti. Les espèces exotiques qui étaient fréquentes dans les jardins des zones de moyenne et de faible densité de bâti sont peu fréquentes dans les jardins des zones de forte densité de bâti. Cette disparité peut être expliquée par la densité du bâti qui peut être une barrière à la dispersion de ces espèces, par les pratiques de jardinages et d'aménagement, ou par le temps de résidence des espèces exotiques (introductions récentes). **L'effet des espèces exotiques varie donc en fonction de la localisation du jardin dans les différentes zones de densité de bâti.**

- Quelle est l'influence de la structure du paysage urbain entourant les jardins et de leurs caractéristiques sur la similarité de la flore spontanée entre les jardins ?

L'analyse paysagère a permis de caractériser les zones résidentielles selon la densité de bâti. Les jardins situés dans les zones de forte densité de bâti sont les plus anciens et présentent les superficies les plus petites. Dans les zones de forte densité de bâti, le bâti couvre de grandes

surfaces, il est plus agrégé et sa forme est plus complexe que dans les zones de plus faible densité de bâti. Nos résultats ont montré **une corrélation entre la similarité entre les jardins et les caractéristiques paysagères. Les jardins ayant un environnement semblable tendront à être plus similaires en termes de composition floristique.**

3.2 Conclusion

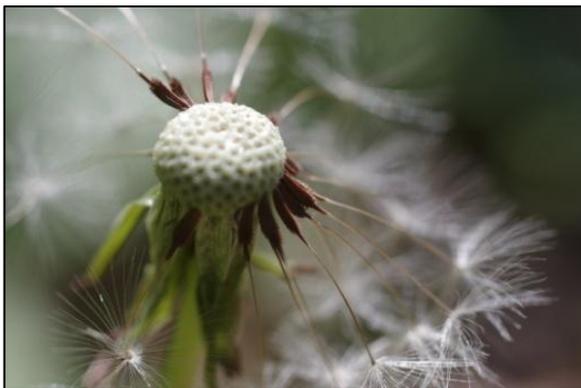
Comment les jardins privés contribuent-ils à l'homogénéisation floristique des milieux urbains?

Bien que nous ayons observé **un processus d'homogénéisation de la flore spontanée dans les zones périphériques, les jardins des zones de forte densité de bâti ont une flore moins similaire qu'en périphérie.** Cette faible similarité des jardins dans les zones de forte densité de bâti est contraire aux résultats observés dans les études précédentes, où l'urbanisation conduit à une homogénéisation de la flore (McKinney, 2004; Kühn & Klotz, 2006). Les jardins privés des centres villes sont moins riches en termes de richesse spécifique, mais favorisent la diversité taxonomique, du fait de leurs expositions, aménagements et pratiques.

Cette analyse à l'échelle locale a permis d'observer les variations fines de la composition spécifique des communautés floristiques des jardins privés en fonction de la densité de bâti et soulèvent des questions d'un point de vue du fonctionnement des communautés. Nous avons vu que les espèces exotiques n'ont pas la même fréquence le long du gradient de densité de bâti. Cette observation a permis d'avancer l'idée selon laquelle le bâti peut représenter une barrière à la dispersion, hypothèse que nous chercherons à tester dans la troisième partie de ce travail.

Pour apporter des éléments de réponse à la compréhension des dynamiques de la flore spontanée des jardins, nous allons nous intéresser dans la prochaine partie de ce travail de thèse à la composition fonctionnelle des communautés végétales des jardins privés.

Partie 2. Composition fonctionnelle de la flore spontanée des jardins privés



Légende : *Celtis australis* L., *Crepis* sp., *Urospermum dalechampii* (L.) Scop. ex F.W.Schmidt, *Cymbalaria muralis* P.Gaertn., B.Mey. & Scherb.

1. Introduction

1.1 Etat de l'art

1.1.1 Intérêt de l'étude de la diversité fonctionnelle

L'étude des traits fonctionnels est nécessaire pour la compréhension des dynamiques des communautés (McGill *et al.*, 2006). En effet, les assemblages d'espèces offrent une combinaison de traits dont certains sont uniques et essentiels pour le fonctionnement des écosystèmes, et d'autres redondants (Walker *et al.*, 1999; Fonseca & Ganade, 2001). La redondance fonctionnelle associée à la richesse fonctionnelle améliore la résilience de la communauté face aux changements environnementaux (Pillar *et al.*, 2013). Ainsi, une forte diversité fonctionnelle augmente la résilience et l'efficacité d'utilisation des ressources de l'écosystème, et aussi la résistance contre les invasions d'espèces exotiques (Levine & Antonio, 1999; Lambdon *et al.*, 2008). Plusieurs études ont montré que la diversité taxonomique ne permet pas d'évaluer la diversité fonctionnelle, car il n'y a pas de corrélation entre ces dernières (Ernst *et al.*, 2006; Schweiger *et al.*, 2007; Flynn *et al.*, 2009). La richesse spécifique peut ne pas varier alors que l'on observe une variation de la diversité fonctionnelle (Ernst *et al.*, 2006; Schweiger *et al.*, 2007).

1.1.2 Méthodes d'étude de la diversité fonctionnelle

L'évaluation de la diversité fonctionnelle se fait couramment via des indices de diversité calculés à partir des traits biologiques (Petchey & Gaston, 2006; Mason *et al.*, 2013). La diversité fonctionnelle s'évalue à partir de ses 3 composantes (Figure 16): la richesse fonctionnelle, la divergence fonctionnelle et l'équitabilité (Mason *et al.*, 2005). La richesse fonctionnelle correspond à la portion de l'axe occupée par les attributs de traits observés dans la communauté. L'équitabilité mesure l'uniformité de cette distribution. La divergence fonctionnelle mesure l'inégalité de distribution des valeurs de traits (Garnier *et al.*, 2013).

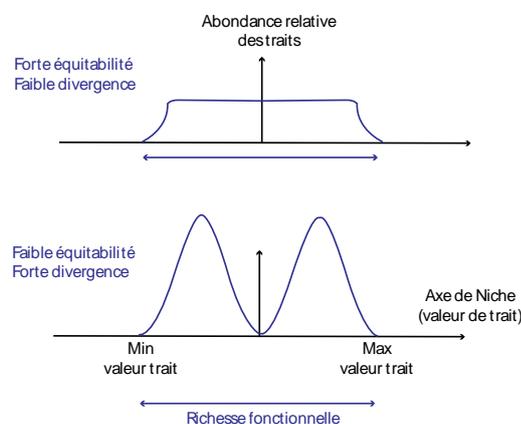


Figure 16. Les trois composantes de la diversité fonctionnelle définies par Mason *et al.* (2005) le long d'un axe de valeur de trait (d'après Garnier *et al.* 2013)

L'utilisation d'indices de diversité permet de quantifier la diversité fonctionnelle, cependant, la qualification de cette diversité fonctionnelle passe par une approche descriptive qui peut se faire à partir d'analyses multivariées. Ces approches descriptives de la composition fonctionnelle constituent souvent les premières étapes de l'étude d'un milieu et permettent de décrire par exemple la relation entre la distribution des traits et des variables paysagères (Kleyer *et al.*, 2012). Parmi les différents types d'analyses qui existent pour lier les traits aux variables paysagères dans les communautés (voir Kleyer *et al.* (2012) pour une synthèse), nous utiliserons l'analyse RLQ (Dolédec *et al.*, 1996).

1.1.3 Diversité fonctionnelle en milieu urbain.

Les premières études de la diversité fonctionnelle en milieu urbain ont été réalisées via des descriptions des traits de la flore urbaine. L'étude de Chocholoušková & Pyšek (2003) a porté sur des relevés floristiques effectués à différentes dates dans et autour de la ville de Plzen (République tchèque). Les auteurs ont montré que la flore observée en ville présente plus d'espèces annuelles et plus d'espèces compétitrices (Stratégie C) que la flore des zones suburbaines. Le fait que la majorité des espèces observées en milieu urbain soit des espèces compétitrices a été confirmé par d'autres études (Lososová *et al.*, 2006; Knapp *et al.*, 2008; Thompson & McCarthy, 2008). Dans l'étude de Lososová *et al.* (2006), en plus de la grande proportion d'espèces compétitrices, les auteurs ont observé une majorité d'espèces pérennes en milieu urbain. En complément de l'étude du cycle de vie et de la stratégie de vie des espèces végétales, Lososová *et al.* (2006) se sont aussi intéressés entre autre, au type de reproduction, au mode de pollinisation et de dissémination. Ils ont observé que la majorité des espèces en milieu urbain présentent deux modes de reproduction : végétative et sexuée. Lorsque les espèces utilisent la pollinisation croisée, elles sont de préférence anémogames et les graines sont dispersées par le vent et par les hommes selon Lososová *et al.* (2006). Alors que l'anémogamie est aussi observée dans l'étude de Knapp *et al.* (2008), les auteurs observent plus d'espèces disséminées par zoochorie, anthropochorie et hydrochorie en milieu urbain. Toutes ces études ont été réalisées dans des régions au climat tempéré océanique ou continental, et seule la synthèse de Benvenuti (2004) porte sur la flore urbaine méditerranéenne. Cette étude a mis en avant les dynamiques de végétation en milieu urbain. Les auteurs ont observé, comme dans les études dans les régions sous climat tempéré océanique ou continental, que le caractère compétitif des espèces est fréquent chez les espèces présentes en milieu urbain. Les espèces annuelles sont les espèces pionnières, les premières à coloniser une zone très perturbée. Les espèces pérennes sont des espèces qui ont la capacité de se reproduire végétativement, donc des capacités à se maintenir

dans le temps (Benvenuti, 2004). Concernant le mode de dissémination, Benvenuti (2004) observe dans les milieux urbains en région méditerranéenne que la dispersion par le vent est le mode de dissémination prédominant en milieu urbain, mais la dissémination par les oiseaux via endozoochorie ou par l'homme via épizoochorie est aussi observée.

La plupart de ces études de la diversité fonctionnelle en milieu urbain ont considéré le milieu urbain comme une unité homogène et n'ont pas tenu compte de la variabilité des éléments qui le composent (Alberti *et al.*, 2003). La prise en compte de l'hétérogénéité du paysage sur les observations est importante, dans la mesure où il a déjà été observé qu'un élément du paysage, par exemple le bâti, influence la composition spécifique des communautés végétales (Godefroid & Koedam, 2007). Le paysage et son hétérogénéité peuvent donc influencer la composition fonctionnelle des communautés.

Certaines études récentes se sont intéressées à différents éléments du paysage urbain (Fragments forestiers (Vallet *et al.*, 2010), Jardins privés (Knapp *et al.*, 2012)), mais seul, Vallet *et al.* (2010) ont pris en compte l'environnement paysager. Notre étude va se focaliser sur l'effet des éléments paysagers sur la composition fonctionnelle de la flore spontanée du jardin privé.

1.1.4 Diversité fonctionnelle dans les jardins privés

L'étude fonctionnelle de la flore des jardins privés a été peu abordée, or le jardin privé en raison de sa fréquence (cf. Encadré 2 p.18) peut représenter un élément important dans les continuités écologiques en milieu urbain (Rudd *et al.*, 2002). A notre connaissance, seule l'étude de Knapp *et al.* (2012) aborde les traits des communautés végétales des jardins privés en les comparant à ceux observés dans un parc naturel proche. Les traits relatifs à la dispersion, la phénologie, la photosynthèse, la compétition, la pollinisation, la persistance, la régénération et la reproduction ont pris en compte. Les proportions de ces traits dans les jardins privés ont été comparées aux proportions de traits observés dans le milieu naturel proche (Réserve de Cedar Creek). L'analyse fonctionnelle ne prend pas en compte le gradient de densité de bâti, mais a permis de montrer l'effet de l'urbanisation sur les communautés végétales. Les auteurs ont montré que les espèces végétales spontanées des jardins privés en milieu urbain sont le plus souvent des espèces à cycle de vie court, auto-fécondes et ont une plus grande surface foliaire en comparaison des communautés végétales des espaces naturels.

1.2 Questionnement lié à la diversité fonctionnelle et hypothèses

- **La composition fonctionnelle des jardins privés varie-t-elle selon le contexte d'urbanisation? Si oui, comment ?**

Pour répondre à cette question, nous avons utilisé une analyse multivariée de la composition fonctionnelle des communautés végétales des jardins privés le long du gradient de densité de bâti. N'ayant pas les données d'abondance des espèces végétales dans les jardins privés, nous parlerons de composition fonctionnelle et non de diversité fonctionnelle (qui tient compte de l'abondance des espèces) dans la suite de ce travail.

En amont de l'étude de la composition fonctionnelle, nous nous sommes intéressés à la composition taxonomique de la flore des jardins privés. La composition taxonomique des communautés végétales en milieu urbain varie le long du gradient de densité (Godefroid & Koedam, 2007). Nous avons montré dans le premier chapitre une variation de la similarité de la flore spontanée entre les jardins et les friches le long du gradient de densité de bâti. Cela sous-tend donc des variations de la composition taxonomique de cette flore au sein du jardin privé. Nous allons donc voir dans quelle mesure le gradient d'urbanisation va induire un changement de la flore spontanée des jardins privés.

Puis nous nous sommes intéressés à la variation de la composition fonctionnelle des communautés végétales des jardins privés. La variation de la composition taxonomique le long du gradient de densité de bâti n'implique pas obligatoirement une variation de la composition fonctionnelle. En effet, plusieurs études ont montré qu'une diminution de la diversité taxonomique n'entraîne pas nécessairement une diminution de la diversité fonctionnelle, en raison de la redondance fonctionnelle (cf. 1.1.1 Intérêt de l'étude de la diversité fonctionnelle p.67). Le milieu urbain est un milieu soumis à diverses contraintes environnementales (cf. 1.2 Le biotope urbain. p.16). Ces contraintes environnementales diminuent avec l'éloignement du centre. Il a déjà été observé que le milieu urbain favorise certains traits fonctionnels, tout comme les pratiques de jardinage. **Nous devrions observer une variation de la composition fonctionnelle le long du gradient de densité de bâti, avec dans les jardins privés des zones de forte densité de bâti une plus forte fréquence des traits déjà observés dans ce milieu (anémogamie, anémochorie, un peu de zoochorie, stratégie C, Benvenuti, 2004).**

Ces variations de composition taxonomique et fonctionnelle seront mises en relation avec des variables paysagères. Jusqu'à maintenant peu d'études ont mis en relation la composition des communautés et des variables paysagères, pourtant un effet de la configuration du paysage sur des communautés animales en milieu urbain a déjà été mis en évidence (Lizée *et al.*, 2011). Quelques études se sont intéressées aux changements des communautés végétales dans différents habitats

et ont observé un changement de la composition spécifique et fonctionnelle (Godefroid & Koedam, 2007; Vallet *et al.*, 2010).

2. Matériel et Méthodes

L'analyse de la composition taxonomique et fonctionnelle des jardins a été réalisée à partir des inventaires effectués dans les 120 jardins et les 20 friches de Marseille et Lauris (cf. 2. Acquisition des données p.40).

2.1 Choix des traits

L'analyse de la composition fonctionnelle a été faite en ne prenant en compte que les espèces présentes dans au minimum 5% des jardins ou friches, ce qui correspond à 227 espèces (Figure 17).

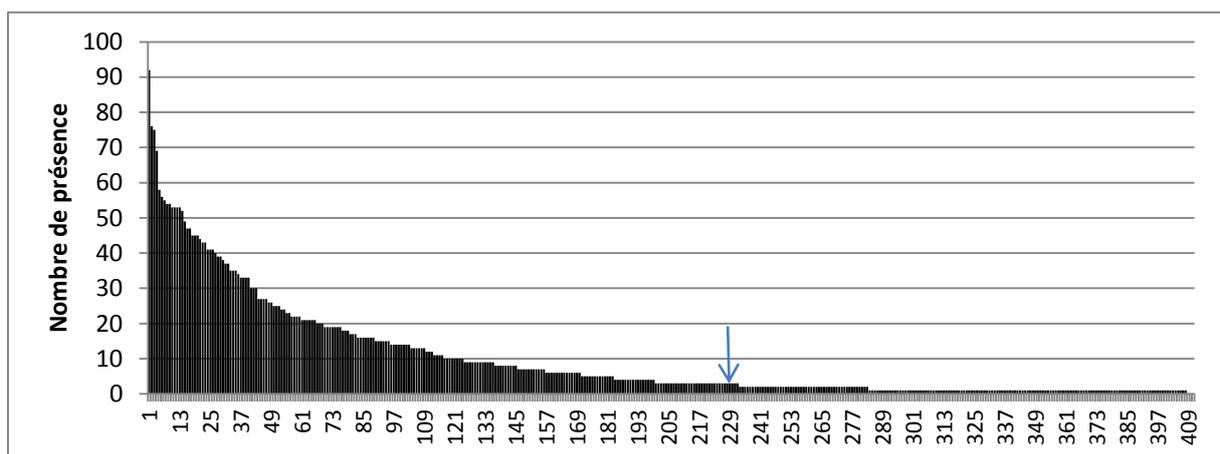


Figure 17. Fréquence de chaque espèce sur l'ensemble du jeu de données.
La flèche représente la limite à partir de laquelle les espèces n'ont pas été prises en compte.

Les espèces déterminées seulement jusqu'au nom de genre n'ont pas été prises en compte car il n'est pas possible de leur attribuer des valeurs de traits (par espèce). Une base de traits a été renseignée à partir d'une recherche bibliographique. Initialement dix traits ont été renseignés pour couvrir tous les traits de reproduction, de dispersion et de survie potentiellement influencés par le paysage urbain (Table 2).

On distingue différents types de traits en fonction des mécanismes mis en jeu (Table 2). Ainsi, l'étude des traits liés à la dispersion permettra d'enrichir les connaissances sur la dynamique de la biodiversité végétale des jardins privés mais aussi d'émettre des hypothèses sur la connectivité entre les jardins privés ou entre les jardins et la matrice urbaine. L'étude des traits liés à la persistance permettra de comprendre l'effet de perturbations liées aux jardins sur la dynamique de

végétation. Les traits liés à la reproduction apporteront des connaissances aussi bien sur la connectivité que sur la dynamique de végétation.

Table 2. Description des traits étudiés, de leurs attributs (Abréviations entre parenthèses), pourcentage de données manquantes.

Traits	Type de données	Description	% Na
Traits liés à la reproduction			
Autogamie	Qualitative	Autopollinisation ou pollinisation croisée	49 %
Mode de reproduction	Qualitative	Reproduction végétative (v) ou par les grains (s) avec des niveaux intermédiaires (vs, vvs, vss)	39 %
Traits liés à la dispersion			
Mode de pollinisation	Qualitative Choix multiple	Agents de dispersion du pollen : le vent (Anémogame), les insectes (Entomogame) ou seul (Autogame)	1 %
Mode de dispersion	Qualitative	Agent de dispersion des graines: le vent (Anémochore léger Aleg, Anémochore lourd Alou, Anémochore projetant Apro), seul (Autochore Auto), la gravité (Barochore Baro), l'eau (Hydrochore Hydr), les animaux (<u>Epizoochore</u> Zepi, Endozoochore Zendo et <u>Zoochorie à élaeosome</u> Zele)	1 %
Poids des graines	Quantitative	Poids moyen des graines	34 %
Vitesse de chute d'une graine « Terminal Velocity »	Quantitative	Vitesse de chute d'une graine dans l'air (m/s)	57 %
Traits liés à la persistance			
Stratégie CRS	Qualitative Choix multiple	Stratégie CRS selon Grime (1974) (C,R,S,CR/RC,CS/SC,RS/SR,CRS)	13 %
<u>Type végétatif</u>	Qualitative	Durée du cycle de vie : <u>Annuelle</u> , <u>Biannuelle</u> , <u>Pérenne</u> , <u>Sempervirent</u> , <u>Caducue</u> .	3 %
Type biologique	Qualitative Choix multiple	<u>Type biologique de Raunkier 1934</u> <u>Chamaephyte</u> , <u>Geophyte</u> , <u>Hemicryptophyte</u> , <u>Phanerophyte</u> , <u>Therophyte</u>	2 %
Hauteur de végétation	Quantitative	Hauteur moyenne de l'espèce (en m)	6 %

Les traits présentant un pourcentage de données manquantes supérieur à 40% n'ont pas été pris en compte dans la suite de l'étude, à savoir l'autogamie et la vitesse de chute d'une graine.

2.2 Variables paysagères

Les bases de données d'occupation disponible (CORINE Land Cover 2006, Urban Atlas) n'étaient pas assez précises. Dans la base CORINE Land Cover 2006, la surface de la plus petite unité cartographiée est de 25 ha. Dans les deux bases de données, il n'y a pas de description fine de l'utilisation du sol, les zones urbaines sont décrites comme du tissu urbain continu ou discontinu. A partir des parcelles cadastrales, la description de l'occupation du sol a donc été réalisée

manuellement à partir d'Orthophoto2012 IGN (résolution à 50 cm) au sein de buffer de 200m autour des jardins et friches avec le logiciel ArcGIS. Cette taille de buffer a été choisie car elle correspond à la distance maximale de dispersion d'une plante anémochore (Hensen & Müller, 1997; Dauer *et al.*, 2006) et permet de détecter un effet de l'environnement urbain sur la diversité floristique (Muratet *et al.*, 2008). Neuf types d'occupation du sol ont été attribués aux différentes parcelles (Table 3). Dans les grandes copropriétés, les zones végétalisées ont été distinguées de l'occupation « COLLECTIF ».

Table 3. Différents types d'occupation du sol.

Type d'occupation du sol	Description
ACTIVITE	Entreprise, parcelle administrative, parking
AGRICOLE	Zone agricole : Oliveraie, Vignes, Terres arables
COLLECTIF	Petit et Grand collectif
FORET	Forêt
FRICHE	Zone post culturale
JARDIN	Parcelle possédant une habitation
VOIRIE	Voirie
VERT (à Marseille)	Grandes zones végétalisées des copropriétés, Parc public

Les différents types d'occupation du sol ont été simplifiés. Les zones « ACTIVITE », « COLLECTIF », « VOIRIE » et la couche de bâti ont été classées dans « SURFACE IMPERMEABLE » et les zones « FRICHE » et « VERT » ont été classées comme « VERT ».

L'occupation du sol de chaque buffer a été extraite et traitée via FRAGSTATS (McGarigal, 2012). Neuf variables ont été générées pour chaque buffer (Table 4) : cinq décrivant l'occupation du sol et quatre décrivant la configuration des tâches de jardins.

Table 4. Description des variables paysagères.

Variable	Description	Unité
PLAND_Agri	Pourcentage du paysage occupé par des zones agricoles	%
PLAND_Forest	Pourcentage du paysage occupé par des zones forestières	%
PLAND_Green	Pourcentage du paysage occupé par du vert (zone herbacée, friches,...)	%
PLAND_Imper	Pourcentage du paysage occupé par des surfaces imperméables (bâti, parking, zones d'activités, voiries...)	%
PLAND_Garden	Pourcentage du paysage occupé par des jardins privés	%
PD_Garden	Densité de patchs de jardins	Patchs /100 ha
FRAC_AM_Garden	Indice de dimension fractale des jardins corrigé par l'aire des patchs (traduit la complexité de la forme des jardins)	-
ENN_MN_Garden	Distance euclidienne moyenne la plus courte entre deux tâches de jardins	m

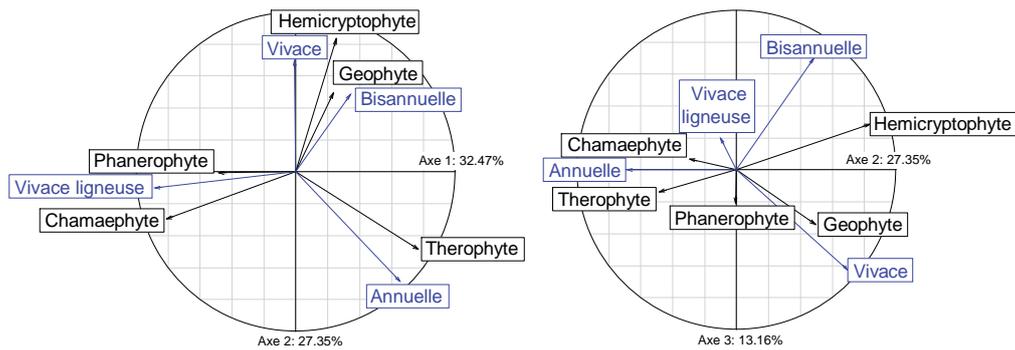
2.3 Analyses préliminaires

Des analyses préliminaires ont été réalisées sur les traits restants pour éviter une redondance d'information. Les traits quantitatifs (hauteur de canopée et poids des graines) ont été transformés en variable qualitative via des classes, puis des matrices contenant le pourcentage d'occurrence de chaque attribut des traits étudiés (%) dans les jardins/friches ont été générées à partir de la table de relevés et de la base de trait. Pour un trait étudié, par exemple, le mode de pollinisation, le jardin ou la friche est décrit par le pourcentage d'occurrence d' « Anémogame », le pourcentage d'occurrence d' « Entomogame » et le pourcentage d'occurrence d'« Entomogame/ Autogame ». A partir de ces matrices Traits x Jardins nous avons réalisé des analyses en composantes principales (ACP) et étudié le cercle de corrélation pour rechercher les corrélations entre les traits. Ces analyses ont été réalisées avec le package ade4 du logiciel R (Dray & Dufour, 2007). Nous avons testé la redondance entre : le type biologique, le type végétatif et la hauteur de la végétation ainsi qu'entre le mode de dissémination et le poids des graines.

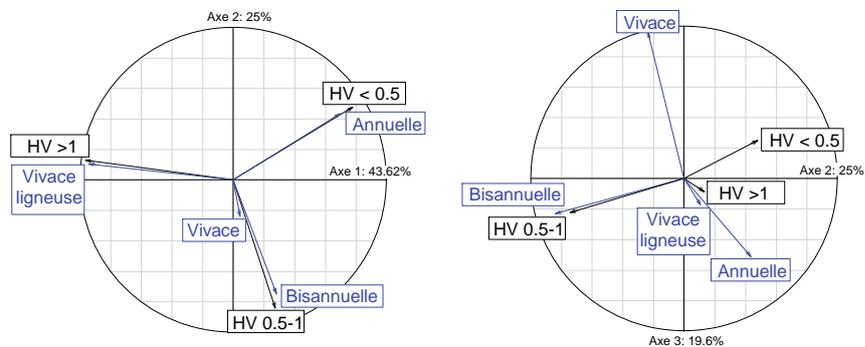
Sur la Figure 18 A. qui représente le cercle de corrélation d'une ACP qui prend en compte le type biologique et le type végétatif, plus de 59% de la variance est expliquée par les 2 premiers axes. Les attributs de trait « Annuelle » et « Therophyte » sont corrélés positivement avec l'axe 1 (respectivement 0.65 et 0.76) et négativement avec l'axe 2 (-0.68 et -0.48 respectivement). Les attributs de trait « Chamaephyte », et « Vivace ligneuse » sont fortement corrélés négativement avec l'axe 1 (respectivement -0.80 et -0.88) et un peu moins pour l'attribut « Phanerophyte » (-0.48). Enfin, les attributs de trait « vivace » et « Hemicryptophyte » sont fortement corrélés positivement avec l'axe 2 (respectivement 0.69 et 0.83).

Sur la Figure 18 B. qui représente le cercle de corrélation d'une ACP qui prend en compte le type végétatif et la hauteur de végétation, 68% de la variance est expliquée par les 2 premiers axes. L'axe 1 est corrélé positivement avec l'attribut de trait « Annuelle » et « Hauteur végétation inférieure à 0.5m (HV<0.5) » (respectivement 0.69 et 0.77) et fortement corrélé négativement avec les attributs de trait « Vivace ligneuse » et « Hauteur de végétation supérieure à 1m (HV>1) » (respectivement -0.94 et -0.96). L'axe 2 de l'ACP est fortement négativement corrélé avec les attributs « Bisannuelle » et « Hauteur de végétation comprise entre 0.5 et 1m (HV 0.5-1)» (respectivement -0.74 et -0.83)

A. Type biologique x Type végétatif



B. Type végétatif x Hauteur de végétation



C. Type biologique x Hauteur de végétation

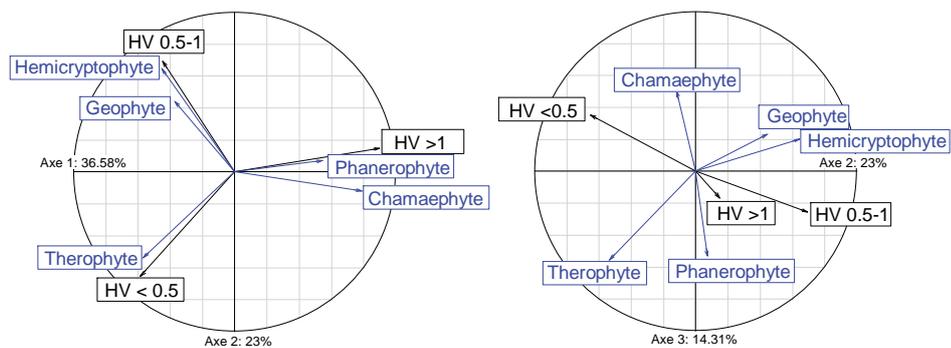


Figure 18. Cercle de corrélation des ACP réalisées sur les fréquences d'occurrence de traits. A. Type biologique x Type végétatif B. Type végétatif x Hauteur de végétation C. Type biologique x Hauteur de végétation.

Les variables ont été représentées selon les axes 1 et 2 puis 2 et 3. La couleur utilisée permet de différencier chaque type de trait. HV : Hauteur de végétation (en m)

Sur la Figure 18 C. qui représente le cercle de corrélation d'une ACP qui prend en compte le type biologique et la hauteur de végétation, 58% de la variance est expliquée par les 2 premiers axes. Sur le premier axe, les attributs de traits « Chamaephyte », « Phanerophyte » et « Hauteur de

végétation supérieure à 1m (HV>1) » sont positivement corrélés avec ce dernier (respectivement 0.78, 0.54 et 0.89) tandis que les variables « Therophyte » et « Hauteur de végétation inférieure à 0.5m (HV<0.5) » sont négativement corrélées (respectivement -0.56 et -0.58). Sur l'axe 2, les attributs de traits « Hemicryptophyte » et « Hauteur de végétation comprise entre 0.5 et 1 m (HV 0.5-1) » sont positivement corrélés avec ce dernier (respectivement 0.64 et 0.69)

Ces ACP ont permis de mettre en évidence que le trait « Hauteur de végétation » est corrélé avec le « type biologique » et le « type végétatif » et n'apporte donc pas d'informations supplémentaires. Le trait « Hauteur de végétation » ne sera donc pas pris en compte dans la suite de l'analyse. Le type biologique est plus précis que le type végétatif en distinguant plusieurs catégories de vivace, nous avons donc retenu uniquement le type biologique pour la suite de l'étude.

Nous avons aussi analysé les liaisons entre les traits « Poids des graines » et « Mode de dissémination ». Sur la Figure 19 les attributs de traits « Poids d'une graine compris entre 1 et 5mg (SM 1-5) », « Anémochore lourd », « Epizoochore », « Poids d'une graine compris entre 0.5 et 1mg (SM 1-5) », « Hydrochore » sont corrélés positivement avec l'axe 1 (respectivement 0.86, 0.76, 0.73, 0.66, 0.64). Hormis ces corrélations les autres attributs de traits ne montrent pas de corrélation entre eux. Les deux traits, mode de dissémination et poids des graines ont été retenus pour la suite de l'analyse.

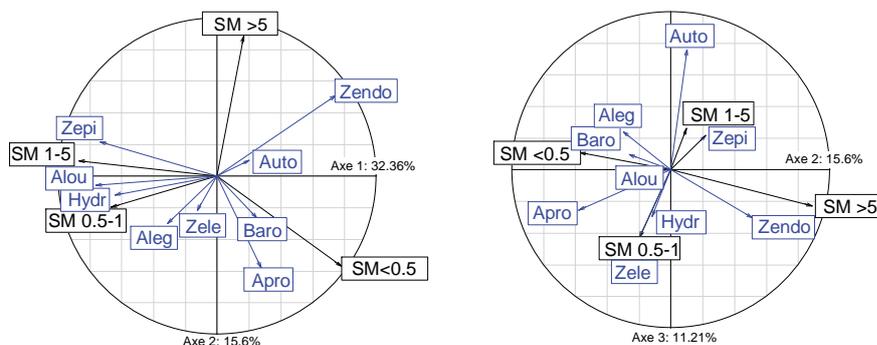


Figure 19. Cercle de corrélation des ACP réalisées en tenant compte des traits « mode de dissémination » et « poids des graines ».

2.4 Analyse RLQ

L'étude des traits fonctionnels a été faite via une analyse RLQ (Dolédec *et al.*, 1996). Cette analyse permet de mettre en relation une matrice de traits (Q : Espèce x Trait) avec une matrice de variables paysagères (R : Variable paysagère x Jardin) à partir d'une matrice de relevés (L : Espèce x Jardin) qui constitue un lien (Figure 20).

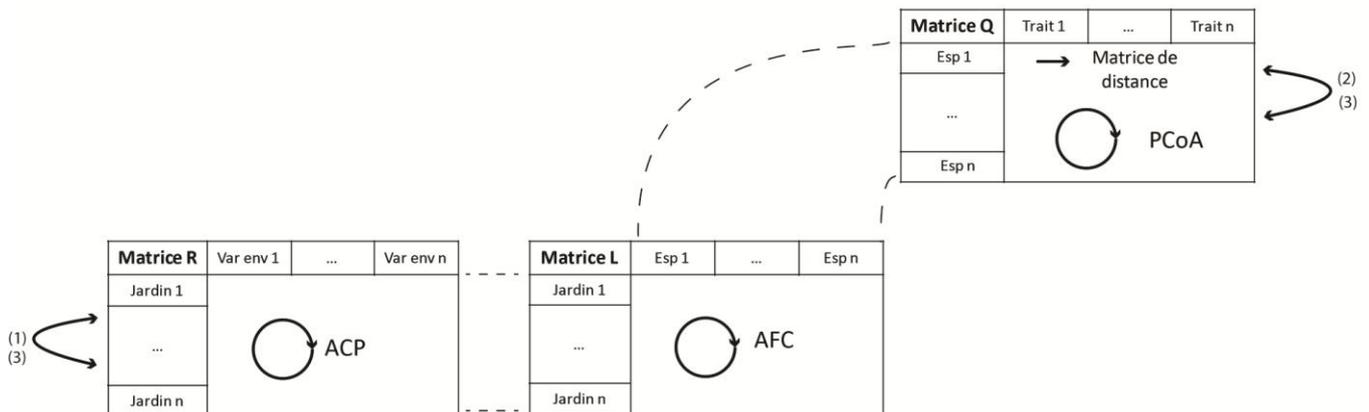


Figure 20. Représentation schématique de l'analyse RLQ.
Var env : Variable environnementale Esp : Espèce

En amont de l'analyse RLQ, selon le protocole de l'analyse, des analyses préliminaires ont été réalisées sur les matrices : une Analyse en Composante Principale (ACP) sur la matrice paysagère (R), une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) sur la matrice de relevés (L) et une PCoA sur la matrice de traits (Q). Afin de prendre en compte des différents type de traits (quantitatif et qualitatif) nous avons transformé la matrice de traits en une matrice de distance de Gower (Pavoine *et al.*, 2009) sur laquelle est appliquée une Analyse Principale de Coordonnées (PCoA). Afin de tester la significativité de la RLQ, des tests de permutations ont été réalisés (Figure 20):

- (1) Permutation des sites dans la matrice R (matrice paysagère)
- (2) Permutation des espèces dans la matrice Q (matrice de traits)
- (3) Permutation des espèces et sites dans les matrices R et Q

3. Article 2: Effects of urbanization on functional composition of spontaneous flora of mediterranean private gardens

Les résultats de cette analyse font l'objet de l'article qui sera soumis à la revue « Applied Vegetation Science » présenté ci-après :

Bossu, A., Manel, S, Carrere, M., Marco, A., & Bertaudière-Montes, V. (xxxx). **Effects of urbanization on functional composition of spontaneous flora of mediterranean private gardens.**

Abstract:

In a landscape where urbanized surface rising, we focused on a vegetal space frequently observed in a urban area : private garden. Private gardens may be interesting concerning biodiversity conservation of urban biodiversity. But, this patch is under studied, especially according spontaneous flora. After a study on taxonomic composition of private garden flora, we are interested in functional composition. The functional composition has been studied through a urbanization gradient describe by landscape metrics.

We observed a high turnover of taxonomic composition according urbanization gradient. In high built-up density, species characteristic of different conditions suggest heterogeneity of conditions between gardens.

The functional composition also varied along urbanization gradient, with two traits life span and dissemination mode which presented specific attributes to high urbanization level: community contains more phanerophyte and species disseminated by endozoochory. This observation suggest barrier to dispersal in high urbanization level. Futhermore the presence of entomogamous species in communities of private gardens along urban gradient suggests that private gardens may be contributed to the maintenance of urban wildlife has source of food or habitat.

Keywords: Spontaneous flora, private gardens, RLQ analysis, functional composition.

Introduction

In 2008, for the first time of the history, 50% of world population live in urban area (UN, 2014), and it is expected that this figure will reach 70% in 2050 (UN, 2014). The consequence of this urban migration is the increase of urban areas; urban sprawl increases twice faster than the increase in population (Angel *et al.*, 2011). It is characterized by the presence of artificial structures and impervious surfaces. Urbanization modifies physical parameters as the climate (urban heat island and flow cycles) and the physico-chemical properties of soils. Urban soils become more alkaline and hydrophobic (Pickett *et al.*, 2010; Forman, 2014b). These physical changes by mitigating climate amplitudes and seasons influence the phenology of vegetal species. In urban environment, lifting dormancy is in advance of 1 to 23 days in cities compared to surrounding environments (Forman, 2014a). This also affects animal behaviour since the availability of foods increases over time (Forman, 2014a). Moreover, the urban landscape is made up of a multitude tasks of habitats more or less isolated into an inhospitable matrix (Clergeau, 2007; Werner, 2011). Urbanization creates filters like habitat transformation, fragmentation, urban environments, and human preferences (Williams *et al.*, 2009). The main consequence of urbanization is an increase of species abundance which overcome these environmental filters, especially exotic species (Shochat *et al.*, 2006)Shochat *et al.* (2006).

In this urban landscape, vegetal diversity has been commonly evaluated for a long time through the taxonomic description of vegetal communities (i.e. alpha and beta diversity) (Pyšek, 1998; Kent *et al.*, 1999; Godefroid, 2001; Celesti-Grapow *et al.*, 2006; Stesevic *et al.*, 2009; Cervelli *et al.*, 2013). Yet, evaluating functional diversity will help to understand urban ecosystem functioning (Naeem, 2002; Mason *et al.*, 2012). Studies have assessed functional diversity from the analysis of plant traits in urban area (Chocholoušková & Pyšek, 2003; Benvenuti, 2004; Lososová *et al.*, 2006; Thompson & McCarthy, 2008). According to Lososová *et al.* (2006), species in urban environment were more often biennials or perennials, C strategists, wind pollinated, reproducing both by seeds and vegetatively and dispersed by wind or humans. These studies described urban traits (Chocholoušková & Pyšek, 2003) or compared urban with rural area (Lososová *et al.*, 2006), considering urban area as an homogeneous landscape. Godefroid & Koedam (2007) showed that considering urban area as a homogenous environment has some limits. Specifically, this view cannot integrate man-environment interactions in plant diversity analysis since many of these interactions occur at a finer scale. Analysis along an urbanization gradient or using landscape based description will help to integrate finer landscape functioning and, then, to better understand processes at the origin of vegetal biodiversity in urban landscape. The originality of our study is to focus on functional composition changes along urban gradient described by landscape urban variables as density of urbanization or percentage of the different land use.

Vegetation of the Cities can be found in different habitats (park, gardens, allotments, road verges, etc. (Gaston, 2010). Private gardens are one of the most common habitat of vegetal biodiversity in urbanized areas, ranging from 16% to 36% of cities' surface area (Goddard *et al.*, 2010). Private gardens are characterized by flora reflecting land use changes and gardening practices. But, they have been understudied mainly because their private access makes them more difficult to study (Mathieu *et al.*, 2007).

Previous studies on flora in private gardens focused mainly on taxonomic diversity, and often mixed cultivated and spontaneous flora (Thompson *et al.*, 2004; Smith *et al.*, 2006; Loram *et al.*, 2008a). At a our knowledge, few studies have been interested in functional diversity of spontaneous flora in private gardens (except Knapp *et al.* 2012), and no one in Mediterranean region. However, Mediterranean region is a hotspot of biodiversity (Médail & Quézel, 1999) but threatened by land use change (Sala, 2000). In this region, urban flora is different from flora of temperate climate (Celesti-Grapow *et al.*, 2006).

Our study focuses on the influence of landscape urban variables on the functional composition of spontaneous flora in private gardens. It is known that urbanization promotes traits: perennial species with wind pollination and dispersal (Benvenuti, 2004). We wanted to address the following question: Which biological traits can explain the distribution of spontaneous flora in private garden along an urban gradient?

To address this question, we evaluated the functional composition in private gardens according an urban gradient described by landscape metrics. In Mediterranean climate, vegetal species are more submitted to water-stress conditions than in temperate climate. In Mediterranean gardens, only 25% of cultivated species are adapted to these extreme conditions (Marco *et al.*, 2008). This assumes that gardens management allows the presence of species no adapted to Mediterranean climate. Also, due to these practices, spontaneous species in gardens may be promoted by favor conditions compared to urban environment. Opposite, gardens practices like mowing, trampling,... may promote others traits (Politi Bertoncini *et al.*, 2012).

Materiel and Methods

Study sites

The study was carried out in two sites: an urban area (Marseille) and an urbanizing rural area (Lauris) located in south-eastern France, in the Mediterranean region (Fig 1.). The Mediterranean region is characterized by a climate with summer drought, erratic rainfall during the year and mild winters (average minimum temperature between 0 and 3 ° C) (Joffre *et al.*, 2007; Blondel *et al.*, 2010). The comparison of these two sites allows us to assess the effect of urbanization on functional

composition of community in a large city and a small town of the countryside. This small town is representative of the small towns of the countryside which are today submitted to urbanization due to proximity of large urban area.

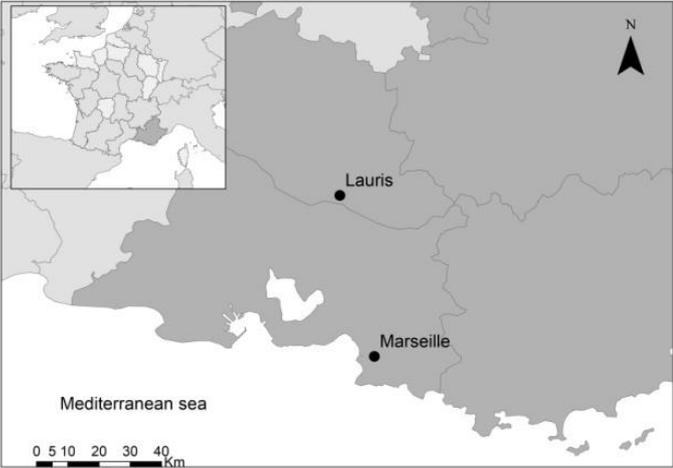


Fig 1. Location of study sites; a large urban area Marseille and a village ongoing urbanization Lauris

Lauris (43 ° 44'N, 5 ° 18'E) is a village located within a regional natural park in the south of France. The village extends from the Petit Luberon massif to the Durance River within an area of 21 km². Since the mid-70s, Lauris, like many other rural towns of the hinterland, is influenced by two large urban centers: Aix-en-Provence and Marseille. In less than thirty years the population of Lauris has doubled and rose from 1,620 inhabitants in 1975 to 3,611 in 2011 (INSEE, 2012a). From a landscape point of view, residential areas and detached houses in former fields were built around the village’s historical core (Fig 2. a.).



Fig 2. Different building shapes of residential area in the three built-up density areas. (a.) High density in Marseille; (b) High density in Lauris; for both study areas: (c) Medium density, (d) low density.

Marseille (43 ° 17 'N, 5 ° 22' E) covers a very large area (240 km²) and had a population of 851,420 inhabitants in 2008 (INSEE, 2012b). Marseille is the second largest city of France in terms of population. The city is surrounded to the east and south by limestone massifs and to the west by the Mediterranean Sea. The built-up part of the city is organized on a concentric pattern along with some heterogeneity due to the incorporation of former peripheral villages in a growing urbanized area (Fig 2. b.). Private gardens represent more than 50% of natural areas in Marseille (Deschamps-Cottin *et al.*, 2013). Due to topographical constraints, Marseille is undergoing a densification of its outlying areas today.

Data sample

The surveys were carried out between 2008 and 2012. Twenty gardens were randomly selected in three built-up density zone of each study site (Fig 2.), a high built-up density zone which corresponds to old village of Lauris and the historic downtown (Fig 2.a and b.), a middle built-up density zone which corresponds to residential area (Fig 2.c.), and a low built-up density zone which correspond to “mitage”. Across the 3 built-up density zones, 60 gardens were surveyed in each study site. In each garden, all native and alien spontaneous plants were recorded in flowerbeds and in two 4-m² lawn quadrats. We also sampled in former fields, used as control plot for no urbanization. The vegetation of three 4-m² quadrats in the 20 former fields was inventoried in each study site in 2012 (from April to June). Those inventoried formers fields are located in low built-up density areas and were selected according to different age to guarantee a better representativeness of diversity of former fields. We calculated the frequency of each species (60 gardens = 100% frequency on one study site). A few plants determined only at the genus level were not considered. All species with frequency lower than 5% in the private garden or former fields were deleted in order to eliminate noise. This procedure yielded a list of 241 species

We selected seven functional traits from four database (Table 1.): Baseco (Gachet *et al.*, 2005), Bioflor (Klotz *et al.*, 2003), Baseflor (Julve, 1998) and LEDA (Kleyer *et al.*, 2008)

Table 1. Presentation of the biological traits used in the analyses with statistical nature, the description of each traits and the percentage of missing data.

Traits	Statistical type	Description	Percentage of missing data
Reproduction			
Reproduction type	Nominal	Type of reproduction (vegetative, seed)	39 %
Dispersion			
Pollination mode	Multichoice	Agency of pollen dispersal (Wind pollination, Insect pollination or Self pollination)	1 %
Dispersal mode	Nominal	Agency of seed dispersal (Wind, Autochorus, Barochorus, Water, Animals) with subcategories (see Gachet <i>et al.</i> 2005)	1 %
Seed mass	Nominal	Mean seed mass	34 %
Persistence			
CSR Strategy	Multichoice	Life strategies of Grime (C,R,S,CR/RC,CS/SC,RS/SR,CRS)	13 %
Life Form	Multichoice	Raunkiær plant life-form (Raunkier, 1934)	2 %
Canopy height (m)	Nominal	Mean canopy height	6 %

One trait was associated to species reproduction, three to species dispersion and three to species persistence (Table 1.).

To describe the surrounding landscape, height landscape metrics were calculated in 200-meter buffer zones around each of the 120 gardens. We choose a 200-meter buffer zone because it is the best suited radius for detecting the influence of urban activity on floristic diversity (Muratet *et al.*, 2008). Landscape metrics were automatically defined using the ‘eight-neighbor’ method of the FRAGSTATS software (McGarigal, 2012). The eight landscape metrics were calculated at class-level Cushman *et al.*, 2008) : proportion of landscape of each type of land use (Agriculture, Forest, Green patch, Impervious surfaces, Private gardens abbreviated PLAND_Agri, PLAND_Forest, PLAND_Green, PLAND_Imper and PLAND_Garden, respectively). Patch density of private gardens reflects the fragmentation of garden habitat (PD_Garden), area-weighted mean patch fractal dimension of private gardens traduced patch shape complexity (FRAC_AM_Garden) and Mean Euclidean Nearest-Neighbor Distance between garden patch for aggregated patch (ENN_MN_Garden) (see McGarigal, 2012 for a complete description of each metric).

Data analysis

We used a RLQ analysis to investigate the relationship between traits and environmental variables from the analysis of three tables: L (species distribution across samples), R (environmental

characteristics of samples), and Q (species traits)(Dolédec *et al.*, 1996). This RQL analysis requires first to analyze each dataset separately (L: site x species matrix, Q: traits x species matrix and R: site x environmental variables).

The species matrix (L) contains data of flora recording presence/absence in garden and former field. We used a correspondence analysis (CA) to investigate the change of species composition in gardens across urbanization gradient.

To investigate the correlation among the environmental variables, we apply a Principal Component Analysis (PCA) to the environmental (R) matrix (Legendre & Legendre, 1998). On the 140 recording (private gardens and former fields), we removed two recording from the analysis because they deformed the ACP representation on landscape variables.

The traits matrix (Q) was transformed in a distances matrix between species (Pavoine *et al.*, 2009). These distances is based on a generalization of Gower's distance and allows to compute distances in variables of different natures (qualitative and quantitative). One distance per trait is computed excluding traits with missing values (Vallet *et al.* (2010). The final distance between two species is the average distance over all available traits. Details can be found in Pavoine *et al.* (2009). We calculated the contribution of each trait to the global distances according to Pavoine *et al.* (2009). The resulting distance matrix was analyzed by principal coordinate analysis (PCoA) as a preliminary analysis to use in the RLQ analysis.

The RLQ analysis jointed the three previous matrices obtained from the multivariate analysis (CA on species matrix, PCA on environmental variables matrix and PCoA on traits matrix transformed into distances). The RLQ analysis is based on a double inertia analysis of the two arrays R and Q linked by the contingency table L. The rows of L correspond to the rows of R and the columns of Q correspond to the rows of Q. Flora recorded in gardens/former fields (L matrix) allow to link the other matrices: matrix of environmental variables (R matrix) and pairwise distance matrix of traits between species (Q matrix). The significance of the associations between traits and environmental variables in the RLQ was tested by permutation tests with 999 permutations as indicated in Dolédec *et al.* (1996). A first permutation test permutes species and sites in the R and Q matrices (call null model 5 in Dray & Legendre (2008). We also performed tests based on null model 2 (permutations of sites in the R matrix) and 4 (permutations of species in the Q matrix) as recommended in Dray & Legendre (2008).

We tested the correlation between each landscape variables and the first axis of the RLQ analysis. Then, to assess the correlation between trait and the first axe of RLQ, we used Pearson correlation for quantitative trait variables, and Kruskal & Wallis tests with pairwise Wilcoxon tests for a nominal trait variable.

Results

Specific composition of spontaneous flora of gardens and former field.

To compare species assemblage among both site and the different built-up density zone, we applied a correspondence analysis on the matrix species x gardens/former fields which contains species occurrence in each gardens/former fields. The first and the second axis accounted for 6.5% and 4.5% of the variance, respectively. Keeping the third axis accounted for 4.2 % of supplementary variance, but we do not present the results. The first axis of the analysis matches with an urbanization gradient since different built-up density zone were distributed along the axis (Fig 3.) suggesting a hidden variable. No difference was observed between garden's floras of high built-up density zone of the two study sites. Conversely, garden's flora of middle and low built-up density zone and former field differ between the two study sites. Within each study site, floras of garden in middle and low built-up density zone were similar.

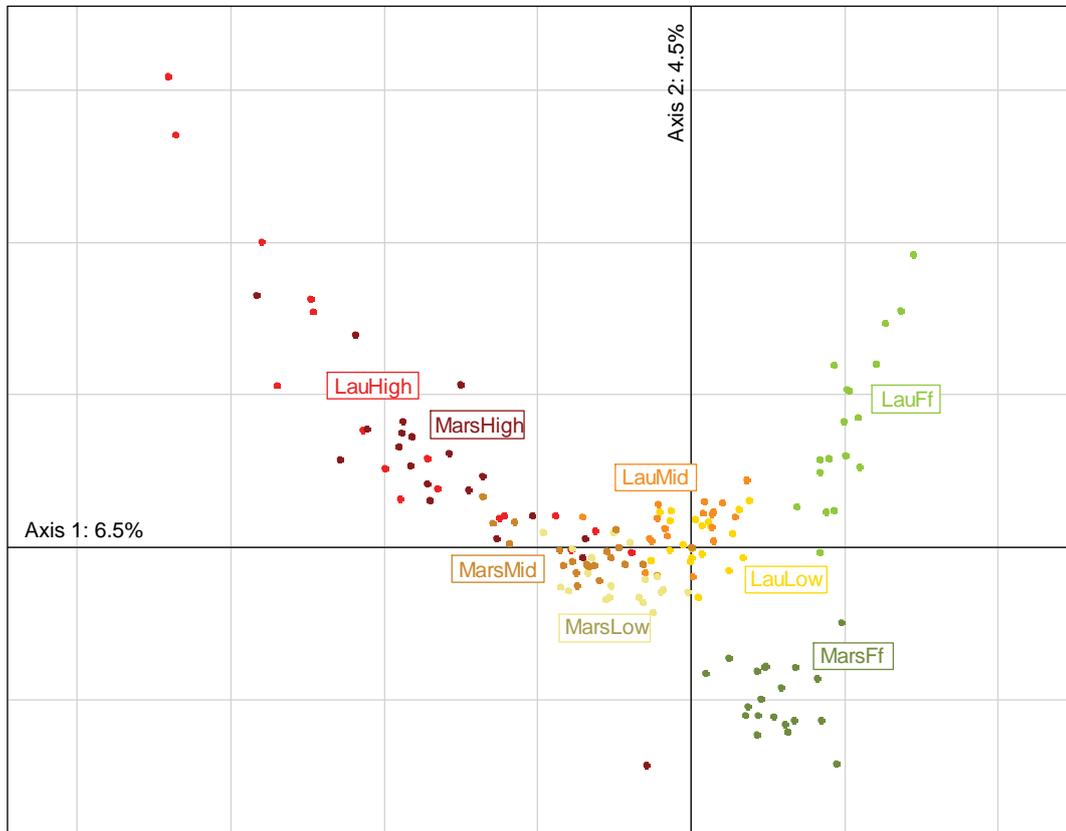


Fig 3. Correspondence analysis on the floristic table. Position of private gardens/ former fields with the distinction of different built-up density and study sites. Colours and labelling were applied after the analysis to help the interpretation. Lau= Lauris, Mars= Marseille, High= Garden in high built-up density zone, Mid = garden in middle built-up density zone, Low = garden in low built-up density zone, Ff = Former field

The spontaneous flora of garden showed a similar composition in both sites. Two species were highly frequent in high built-up density area: *Parietaria judaica* L. occurred in 50 % and 75% of gardens in Lauris and Marseille respectively, and *Oxalis corniculata* L. found in 40% of gardens in Lauris and 75% of gardens in Marseille. Other common species were observed but in a lower frequency *Cymbalaria muralis* G.Gaertn., B. Mey. & Scherb. (less than 25% of gardens in Lauris and Marseille) and *Hedera helix* L. (25% in garden of Lauris and 45% in Marseille). In the middle and the low built-up density zone, different floras were observed in Lauris and Marseille. At Lauris, we observed species linked to the agricultural past use land (Tison *et al.*, 2014): *Rostraria cristata* (L.) Tzvelev, *Urospermum dalechampii* (L.) Scop.ex F.W. Schmidt and *Veronica arvensis* L.. At Marseille, in middle and low built-up density zone we observed ruderal species: *Polycarpon tetraphyllum* (L.) L. and *Hordeum murinum* L.

In former fields in the two studied sites, we observed *Avena barbata* Pott ex Link found in 95% and 75% of former fields in Marseille and Lauris respectively, *Convolvulus arvensis* L. (found in 75% and 60% in Marseille and Lauris, respectively), and in Marseille, species linked to human settlement like *Malva sylvestris* L. (found in 75% of former fields in Marseille).

Functional composition according to landscape variables.

To investigate the relation between landscape variables and functional composition of gardens, we computed a RLQ analysis. The permutation test used to test the correlation between the environmental variables and the biological traits indicate that the relationship was highly significant (null model 2: p-value= 0.001; null model 4: p-value= 0.001; null model 5: p-value =0.001). The first axis of the RLQ analysis on landscape variables represented 42% of the variance.

We assessed the relation between landscape variables and the first axis of the RLQ analysis. The first axis of the RLQ analysis was positively correlated with the percentage of impervious surfaces (i.e. built-up density, $r=0.86$) and patch density of gardens ($r=0.64$) and negatively with the percentage of forest ($r=-0.64$) and the habitat variable ($r=-0.71$)(Table 2). The percentage of private gardens was weakly correlated with the first axis of the RLQ ($r=-0.19$). It can be explained by the fact that in low built-up density, private gardens and former field are simultaneously occurring in the data. Former fields are not always surrounded by gardens whereas gardens are often distributed in residential area, and so surrounded by others gardens. Because the first axis was also correlated with built-up density, we can better understand how private gardens in residential area are planned along urbanization gradient: in high built-up density zone, private gardens were represented by numerous patches, and in lower built-up density zone fewer garden patches.

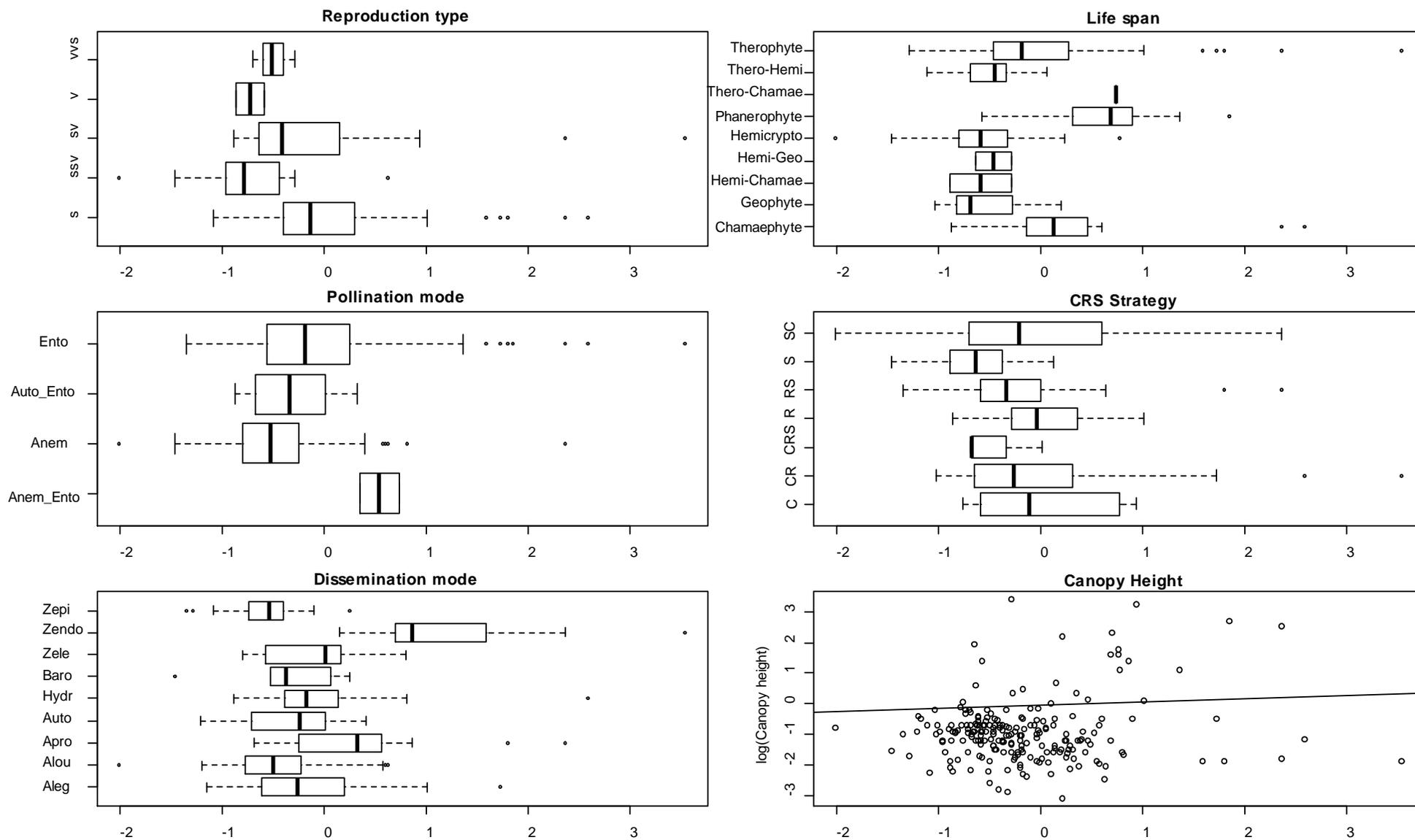
Table 2. Correlations between landscape variables and the first axe of RLQ analysis

Variable	p-value	cor
PLAND_Garden	0.01238	-0.1985
PLAND_Imper	<2.2E-16	0.8655
PLAND_Agri	1.16E-13	-0.546
PLAND_Forest	<2.2E-16	-0.6426
PLAND_Green	1.20E-08	-0.4341
PD_Garden	<2.2E-16	0.6401
FRAC_AM_Garden	0.001959	0.2445
ENN_MN_Garden	4.06E-09	-0.4466
Habitat	<2.2E-16	-0.7171

Then, we tested for each trait the correlation between the different traits and the first axis of RLQ. According to results of correlation between landscape variables and the first axis, the positive value of the first axis of RLQ corresponds to high built-up density. Positions of each trait along the first axis of the RLQ showed again the distribution of traits along the urbanization gradient (Fig. 4). We observed an effect of urbanization on the distribution of all traits except for seed mass. However, only two traits « Life span » and « Dispersal mode » had attributes specific to high urban density, others traits have their attributes distributed along urban gradient with overlap. In gardens located in high built-up density zone, species were preferentially phanerophyte and disseminated by endozoochorie. In low built-up density zone, species were preferentially hemicryptophyte whereas in high built-up density zone. Therophytes were found in garden along building gradient but more in high built up density than hemicryptophyte. The mode of pollination did not change clearly along urbanization gradient. Major species were entomogamous along the urbanization gradient and anemogamous species were preferentially in lower level of urbanization. In gardens of higher building density, more species were competitive whereas they were more ruderal in lower building density.

Fig 4. Correlations between traits and the first axis of the RLQ analysis.

Abbreviations: s: reproduction by seed, v: reproduction vegetative, Ento: entomogame, Auto: autogame, Anem: anemogame, Zepi: epizoochory, Zendo: endozoochory, Zele: zoochory with elaiosome, Baro: barochory, Hydr: hydrochory, Auto: autochory, Apro: projected anemochory, Alou: heavy anemochory, Aleg: light anemochory, Thero: therophyte, Hemi: hemicryptophyte, Geo: geophyte, Chamae: chamaephyte.



Discussion

Specific composition of spontaneous flora of gardens and former field

As expected, our analysis highlighted a variation in the composition of the spontaneous flora in private gardens according to urbanization gradient. Between the two studied sites we observed a high similarity of vegetal composition gardens in high built-up density zone. Differences of vegetal composition were found in gardens of lower built-up density zone and former fields between the two sites.

In high built-up density, species were species rupicolous, like *P. judaica*, *C. muralis* and *H. Helix*. *P. judaica* and *C. muralis* are species already found in Mediterranean urban environment because they can live in conditions of high drought and alkalinity (Benvenuti, 2004). In gardens of high built-up density zone, species were also heliophilous (like *O. corniculata*) or sciaphilous (like *H. helix*) (Gachet *et al.*, 2005). The presence of sciaphilous and heliophilous species fits to the variety of conditions presented by the gardens located in the high built-up density zone and confirms the assumptions made by Bossu *et al.* (2014) that gardens practises and local environmental conditions lead to very different communities between gardens.

Concerning the differences of communities' composition in others built-up density zones between the two studied sites, species were more linked to agricultural environment at Lauris than at Marseille. As we expected, species observed in the village center of Lauris were not found in lower built-up density zone. At Marseille, frequency of species found in city center decreased in lower built-up density zone. These differences between distribution of species highlight the different urban context and confirms the idea that urban environment filters species and especially at local scale (Politi Bertoncini *et al.*, 2012)

Species found in former fields were ruderal species (Girerd & Roux, 2011), but with species more nitrophilous in Marseille (like *Malva sylvestris* L.). These differences between the two studied sites were due to different environmental conditions and use. At Marseille, former fields were located in urban matrix ongoing densification; they receive perturbations linked to urban environment (pollution), and are places of use for city dwellers such as dog walks, waste deposits, places of passage (Lizet, 2010).

Shift of plant traits according to landscape variables

The distribution of functional traits changed along an urbanization gradient. Our study showed that some traits have specific to high level of urbanization (with high percentage of

impervious surface) as well as traits of reproduction than persistence. We did not observe traits specific to former fields.

First, vegetal communities of high level of urbanization tend to promote entomogamous. However, previous studies on spontaneous flora of urban environment have observed that majority of species are anemogamous species (Benvenuti, 2004; Lososová *et al.*, 2006) due to the lack of habitats which tend to reduce diversity of insects (Cheptou & Avendaño V, 2006). However, this result could be explained by high frequency of cultivated species in private gardens and especially in high built-up density area where ornamental species represents more than 70% of the global flora in Marseille (Deschamps-Cottin *et al.*, 2013). This very floriferous vegetation can have an attractive effect for pollinators (Molina-Montenegro *et al.*, 2008) and the spontaneous flora could benefit from these "guests" pollinators by ornamental species.

Concerning trait related to reproduction, species of gardens use two types of reproduction, by seed and vegetatively along urbanization gradient. This observation confirms previous study (Lososová *et al.*, 2006).

Secondly, the main result of traits related to dispersion is the presence of a mode of dissemination specific to the high level of urbanization: the endozoochory. Usually, anemochory is the predominant mode of dissemination observed in spontaneous flora in urban areas (Benvenuti, 2004; Knapp *et al.*, 2008), but this mode can be limited depending on the configuration of building (Knapp *et al.*, 2012). In Lauris, the urban centre consists of narrow streets lined by village houses, gardens generally being in front of the houses or land-locked backyard. In high built-up density zones of Marseille, gardens are surrounded by tall Haussmann buildings. Buildings can be a barrier to dispersal for species dispersed by anemochory in this case. Dissemination by endozoochory mainly by birds appears to be more advantageous to overcome this barrier.

Conversely, the resources provided by garden plant species contribute to the maintenance of urban wildlife (Owen, 2010). Especially as several horticultural species with fleshy fruits are source of food for animals like *Pyracantha sp.* or *Ligustrum* frequently found in garden as scrubs (Debussche & Isenmann, 1994; Marco, 2008).

Concerning traits related to persistence, our results showed that species found in communities of high level of urbanization were tall, these species were phanerophyte. This observation confirms our assumption of barrier induced by tall buildings; tall species have higher flowers that may promote seeds dispersion above buildings. Presence of tall species in high built-up density can be surprising, because currently, herbaceous species were observed. In our case, phanerophyte observed were species cultivated like *Celtis australis* L. or *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. We supposed that these species are kept in garden for aesthetic function or utility (provide shade in summer). In gardens located in lower built-up density, we observed hemicryptophyte

species, therophyte species are found all over the urbanization gradient. In oceanic and continental temperate climate, Knapp *et al.* (2012) observed a high proportion of annual species, self dispersers and self pollinated in private gardens, the same traits as in urban environments (Chocholoušková & Pyšek, 2003). This assemblage of perennial and annual species has been observed in gardens of Sheffield in United Kingdom (Smith *et al.*, 2006). The short life cycle of therophyte makes it possible to resist to environmental stress on form of seeds (Knapp *et al.*, 2012). The ability of hemicryptophyte to develop buds close to the ground allow them to withstand gardening practices (mowing, trampling) (Chocholoušková & Pyšek, 2003; Thompson & McCarthy, 2008), which explains their majority presence in the gardens with lawn (medium and low built-up density zone).

Vegetal communities in garden located in high level of urbanization were composed of competitor species, with a strong capacity to mobilize resources. Due to high levels of soil nitrate (Pickett *et al.*, 2010), this strategy has already been observed in urban areas where species are usually competitors (Chocholoušková & Pyšek, 2003; Pellissier *et al.*, 2010). Ruderal species were observed in garden situated in lower level of urbanization, where lawns are always observed. This supports study on the impact of gardening practices on lawns communities. Indeed, Politi Bertoncini *et al.* (2012) found mainly tolerant species to mowing and trampling.

Conclusion

This study highlights a change of taxonomic and functional composition of spontaneous community along urban gradient with in high built-up density species characteristic of different conditions suggesting heterogeneity of conditions between gardens.

However, life span and dissemination mode presented traits specific to high urbanization level: community contains more phanerophytes and species disseminated by endozoochory. This observation suggest barrier to dispersal in high urbanization level. The others traits studied, presented the same patterns that community already observed in urban environment.

Our results show the interest of private garden in urban area. The presence of entomogamous species in communities of private gardens along urban gradient suggests that private gardens may be contributed to the maintenance of urban wildlife has source of food or habitat.

References

- Angel S., Parent J., Civco D.L., Blei A., Potere D. (2011) The dimensions of global urban expansion: Estimates and projections for all countries, 2000–2050. *Progress in Planning* **75**:53–107.
- Benvenuti S. (2004) Weed dynamics in the Mediterranean urban ecosystem: ecology, biodiversity and management. *Weed Research* **44**:341–354.

- Blondel J., Aronson J., Bodiou J.-Y., Boeuf G. (2010) *The Mediterranean region biological diversity in space and time*, 2nd edn. Oxford University Press, New York. [online] URL: <http://public.eblib.com/EBLPublic/PublicView.do?ptilID=497631> (accessed 31 March 2014).
- Bossu A., Marco A., Manel S., Bertaudière-Montes V. (2014) Effects of built landscape on taxonomic homogenization: Two case studies of private gardens in the French Mediterranean. *Landscape and Urban Planning* **129**:12–21.
- Celesti-Grapow L., Pyšek P., Jarošík V., Blasi C. (2006) Determinants of native and alien species richness in the urban flora of Rome. *Diversity and Distributions* **12**:490–501.
- Cervelli E.W., Lundholm J.T., Du X. (2013) Spontaneous urban vegetation and habitat heterogeneity in Xi'an, China. *Landscape and Urban Planning* **120**:25–33.
- Cheptou P.-O., Avendaño V L.G. (2006) Pollination processes and the Allee effect in highly fragmented populations: consequences for the mating system in urban environments. *New Phytologist* **172**:774–783.
- Chocholoušková Z., Pyšek P. (2003) Changes in composition and structure of urban flora over 120 years: a case study of the city of Plzeň. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **198**:366–376.
- Clergeau P. (2007) *Une écologie du paysage urbain*. Editions Apogée, Rennes.
- Cushman S.A., McGarigal K., Neel M.C. (2008) Parsimony in landscape metrics: Strength, universality, and consistency. *Ecological Indicators* **8**:691–703.
- Debussche M., Isenmann P. (1994) Bird-Dispersed Seed Rain and Seedling Establishment in Patchy Mediterranean Vegetation. *Oikos* **69**:414–426.
- Deschamps-Cottin M., Barthélémy C., Bertaudière-Montes V., Blight O., Bossu A., Consalès J.-N., Lizée M.-H., Marco A. (2013) Natures urbaines à Marseille : quels possibles pour une trame verte ? In: *Trames vertes: pratique des trames vertes en milieu urbain*, Moniteur. Moniteur, Paris, pp 47–74.
- Dolédec S., Chessel D., Braak C.J.F. ter, Champely S. (1996) Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* **3**:143–166.
- Dray S., Legendre P. (2008) Testing the species traits–environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* **89**:3400–3412.
- Forman R.T.T. (2014a) Urban soil and chemicals. In: *Urban Ecology: Science of Cities*. Cambridge University Press, New York, pp 91–124.
- Forman R.T.T. (2014b) *Urban Ecology: Science of Cities*. Cambridge University Press, New York.
- Gachet S., Véla E., Taton T. (2005) BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiversity and Conservation* **14**:1023–1034.
- Gaston K.J. (2010) Urbanisation. In: *Urban ecology*. Cambridge University Press, New York, pp 10–34.
- Girerd B., Vaucluse, Conseil général, Biotopie (2011) *Flore du Vaucluse: troisième inventaire, descriptif, écologique et chorologique*. Biotopie, Mèze.
- Goddard M.A., Dougill A.J., Benton T.G. (2010) Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments. *Trends in Ecology & Evolution* **25**:90–98.
- Godefroid S. (2001) Temporal analysis of the Brussels flora as indicator for changing environmental quality. *Landscape and Urban Planning* **52**:203–224.
- Godefroid S., Koedam N. (2007) Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecology* **22**:1227–1239.
- INSEE (2012a) INSEE - Commune de Lauris (84065). [online] URL: http://www.insee.fr/fr/themes/dossier_complet.asp?codegeo=COM-84065 (accessed 2 July 2015).

- INSEE (2012b) INSEE - Commune de Marseille (13055). [online] URL: <http://www.insee.fr/fr/themes/comparateur.asp?codgeo=com-13055> (accessed 2 July 2015).
- Joffre R., Rambal S., Damesin C. (2007) Functional attributes in Mediterranean type ecosystems. In: *Functional Plant Ecology*, 2nd edn. CRC Press, pp 285–312.
- Julve P. (1998) *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*. Version 15/08/2012. [online] URL: <http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm> (accessed 2 August 2013).
- Kent M., Stevens R.A., Zhang L. (1999) Urban plant ecology patterns and processes: a case study of the flora of the City of Plymouth, Devon, U. K. *Journal of Biogeography* **26**:1281–1298.
- Kleyer M., Bekker R. m., Knevel I. c., Bakker J. p., Thompson K., Sonnenschein M., Poschlod P., Van Groenendael J. m., Klimeš L., Klimešová J., Klotz S., Rusch G. m., Hermy M., Adriaens D., Boedeltje G., Bossuyt B., Dannemann A., Endels P., Götzenberger L., Hodgson J. g., Jackel A.-K., Kühn I., Kunzmann D., Ozinga W. a., Römermann C., Stadler M., Schlegelmilch J., Steendam H. j., Tackenberg O., Wilmann B., Cornelissen J. h. c., Eriksson O., Garnier E., Peco B. (2008) The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* **96**:1266–1274.
- Klotz S., Kühn I., Durka W., Naturschutz B. für (2003) *BIOLFLORE - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland*, Auflage: 1., Aufl. Landwirtschaftsvlg Münster, Bonn.
- Knapp S., Dinsmore L., Fissore C., Hobbie S.E., Jakobsdottir I., Kattge J., King J.Y., Klotz S., McFadden J.P., Cavender-Bares J. (2012) Phylogenetic and functional characteristics of household yard floras and their changes along an urbanization gradient. *Ecology* **93**:S83–S98.
- Knapp S., Kühn I., Wittig R., Ozinga W.A., Poschlod P., Klotz S. (2008) Urbanization causes shifts in species' trait state frequencies. *Preslia* **80**:375–388.
- Legendre P., Legendre L. (1998) *Numerical Ecology*, 2nd Edition. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Lizet B. (2010) Du terrain vague à la friche paysagée. *Ethnologie française* **Vol. 40**:597–608.
- Loram A., Thompson K., Warren P.H., Gaston K.J. (2008) Urban domestic gardens (XII): the richness and composition of the flora in five UK cities. *Journal of vegetation science* **19**:321–330.
- Lososová Z., Chytrý M., Kühn I., Hájek O., Horáková V., Pyšek P., Tichý L. (2006) Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **8**:69–81.
- Marco A. (2008) *Patrons d'espèces végétales introduites et déterminisme de leur variabilité dans les territoires urbanisés : étude de la flore cultivée des jardins et échappée dans les friches post-culturelles de l'arrière-pays méditerranéen français*. Provence Aix -Marseille 1, Marseille
- Marco A., Dutoit T., Deschamps-Cottin M., Mauffrey J.F., Vennetier M., Bertaudiere-Montes V. (2008) Gardens in urbanizing rural areas reveal an unexpected floral diversity related to housing density. *Comptes Rendus Biologies* **331**:452–465.
- Mason N.W.H., Richardson S.J., Peltzer D.A., de Bello F., Wardle D.A., Allen R.B. (2012) Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. *Journal of Ecology* **100**:678–689.
- Mathieu R., Freeman C., Aryal J. (2007) Mapping private gardens in urban areas using object-oriented techniques and very high-resolution satellite imagery. *Landscape and Urban Planning* **81**:179–192.
- McGarigal K. (2012) *Landscape Pattern Metrics*. [online] URL: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9780470057339.val006/abstract> (accessed 23 February 2012).
- Médail F., Quézel P. (1999) Biodiversity hotspots in the Mediterranean basin: setting global conservation priorities. *Conservation Biology* **13**:1510–1513.
- Molina-Montenegro M.A., Badano E.I., Cavieres L.A. (2008) Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the “magnet species” concept with invasive species. *Oikos* **117**:1833–1839.

- Muratet A., Porcher E., Devictor V., Arnal G., Moret J., Wright S., Machon N. (2008) Evaluation of floristic diversity in urban areas as a basis for habitat management. *Applied Vegetation Science* **11**:451–460.
- Naeem S. (2002) Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology* **83**:2925–2935.
- Owen J., Royal Horticultural Society (Great Britain) (2010) *Wildlife of a garden: a thirty-year study*. Royal Horticultural Society, London.
- Pavoine S., Vallet J., Dufour A.-B., Gachet S., Daniel H. (2009) On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* **118**:391–402.
- Pellissier V., Rozé F., Clergeau P. (2010) Constraints of urbanization on vegetation dynamics in a growing city: A chronological framework in Rennes (France). In: *Urban biodiversity and design*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK; Hoboken, NJ, pp 206–226.
- Pickett S.T.A., Cadenasso M.L., Grove J.M., Boone C.G., Groffman P.M., Irwin E., Kaushal S.S., Marshall V., McGrath B.P., Nilon C.H. (2010) Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental Management*
- Politi Bertoncini A., Machon N., Pavoine S., Muratet A. (2012) Local gardening practices shape urban lawn floristic communities. *Landscape and Urban Planning* **105**:53–61.
- Pysek P. (1998) Alien and Native Species in Central European Urban Floras: A Quantitative Comparison. *Journal of biogeography* **25**:155–163.
- Sala O.E. (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* **287**:1770–1774.
- Shochat E., Warren P.S., Faeth S.H., McIntyre N.E., Hope D. (2006) From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:186–191.
- Smith R.M., Thompson K., Hodgson J.G., Warren P.H., Gaston K.J. (2006) Urban domestic gardens (IX): Composition and richness of the vascular plant flora, and implications for native biodiversity. *Biological Conservation* **129**:312–322.
- Stesevic D., Jovanovic S., Scepanovic S. (2009) Flora of the city of Podgorica, Montenegro: Chorologic structure and comparison with the floras of Rome, Patras, and Salonika. *Archives of Biological Sciences* **61**:307–315.
- Thompson K., Hodgson J.G., Smith R.M., Warren P.H., Gaston K.J. (2004) Urban domestic gardens (III): composition and diversity of lawn floras. *Journal of Vegetation Science* **15**:373–378.
- Thompson K., McCarthy M.A. (2008) Traits of British alien and native urban plants. *Journal of Ecology* **96**:853–859.
- Tison J.-M., Jauzein P., Michaud H. (2014) *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia Publ, Turriers.
- UN (2014) *World urbanization prospects - The 2014 Revision*. United Nations.
- Vallet J., Daniel H., Beaujouan V., Rozé F., Pavoine S. (2010) Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science* **13**:412–424.
- Werner P. (2011) The ecology of urban areas and their functions for species diversity. *Landscape and Ecological Engineering* **7**:231–240.
- Williams N.S.G., Schwartz M.W., Vesik P.A., McCarthy M.A., Hahs A.K., Clemants S.E., Corlett R.T., Duncan R.P., Norton B.A., Thompson K., McDonnell M.J. (2009) A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology* **97**:4–9.

4. Principaux résultats et conclusion

D'un point de vue spécifique, l'étude a mis en avant un changement des communautés végétales des jardins privés le long du gradient. Nous avons aussi observé des flores similaires entre les deux sites étudiés dans les zones de forte densité de bâti, et divergentes dans les autres zones.

Les communautés végétales des jardins des zones de forte densité de bâti étaient composées d'espèces caractéristiques d'expositions différentes (héliophile et sciaphile) supposant que les jardins privés situés dans la zone de forte densité de bâti peuvent être très différents d'un point de vue de leurs conditions stationnelles. Cette observation complète les résultats de la partie 1 de ce travail de thèse où, pour expliquer la faible similarité entre ces jardins, nous avons émis l'hypothèse de la diversité des conditions stationnelles.

Dans les friches, les communautés végétales observées étaient différentes entre Lauris et Marseille, avec à Marseille des espèces plus nitrophiles, traduisant la différence de contexte paysager et d'usage de milieu.

Ce chapitre a permis de répondre à la question: **La composition fonctionnelle des jardins privés varie-t-elle selon le contexte d'urbanisation ? Si oui, comment ?**

Nous avons observé **un changement de la composition fonctionnelle le long du gradient d'urbanisation. La plupart des traits étudiés dans les communautés des jardins ont montré des traits déjà observés en milieu urbain.** Cependant, nous avons observé que **les zones de forte densité de bâti filtrent les traits correspondant au mode de dissémination et au type biologique.**

Nous avons observé que les espèces végétales spontanées des jardins des zones de forte densité de bâti se disséminent préférentiellement par endozoochorie. Les jardins sont entourés de bâtiments de grande taille qui peuvent former des barrières à la dispersion, nous supposons que ce mode de dissémination permet de franchir ces barrières.

D'un point de vue de leur type biologique, les communautés végétales des jardins situés dans les zones de forte densité de bâti sont constituées d'espèces phanérophyles qui sont souvent des espèces cultivées naturalisées. La présence d'espèces phanérophyles de grande taille, corrobore l'hypothèse émise à partir du mode de dissémination ; le bâti entourant les jardins des zones de forte densité de bâti doit jouer un rôle de barrière à la dispersion. La grande taille de ces espèces phanérophyles, doit leur permettre la dissémination des graines au dessus du bâti. Les espèces phanérophyles ne sont pas souvent observés en milieu urbain contrairement aux espèces herbacées (Benvenuti, 2004), nous supposons que leur qualité esthétique ou l'ombrage qu'elles apportent explique leur présence dans les jardins privés. Dans les jardins des zones où la densité de bâti est

plus faible, nous avons observé des hémicryptophytes et thérophytes. Leur présence est principalement due à la présence de l'habitat pelouse, peu fréquent dans les zones de forte densité de bâti. Cet assemblage thérophyte/hémicryptophyte a déjà été observé dans la matrice urbaine au sein d'autres villes (Lososová *et al.*, 2006). Lors de l'évaluation des changements de la flore urbaine au cours du temps, les auteurs ont observé des successions végétatives, majoritairement composées d'espèces annuelles dans les premiers stades et d'espèces pérennes dans les stades post-pionniers (Pyšek *et al.*, 2004). Ces successions végétatives doivent donc aussi se produire dans les jardins privés auxquelles vont s'ajouter les filtres liées aux pratiques. Comme l'ont montré Politi Bertoncini *et al.* (2012) dans leur étude sur les pelouses, les pratiques de jardinage et d'usage vont favoriser certains traits : une pelouse souvent soumise au piétinement aura plus d'espèces pérennes qu'une pelouse peu soumise au piétinement. Les communautés végétales des jardins privés devrait dépendre du stade de succession mais aussi des pratiques de jardinage et d'usage.

Concernant la reproduction, les espèces inventoriées dans les jardins situés dans les zones de forte densité de bâti sont pollinisées par des insectes. L'entomogamie est pourtant un mode de pollinisation peu favorisé en milieu urbain (Benvenuti, 2004; Lososová *et al.*, 2006), car les insectes sont peu fréquents dans ce milieu (Forman, 2014d). Le jardin privé, du fait de la diversité en habitats qu'il peut présenter (Loram *et al.*, 2008b), peut être bénéfique pour les communautés d'insectes. Le bénéfice vient aussi bien des ressources alimentaires que des lieux de reproduction qu'il peut fournir (Matteson *et al.*, 2013), de nombreuses espèces plantées nectarifères sont retrouvés dans les jardins privés ; *Lavandula angustifolia* Mill., *Rosmarinus officinalis* L., *Campsis grandiflora* (Thunb.) K.Schum. (Marco, 2008). Ces éléments permettent d'expliquer que l'entomogamie est fréquemment rencontrée dans les communautés végétales des jardins du centre-ville.

Les résultats majeurs de cette partie sont la présence de traits «spécifiques » aux zones de forte densité de bâti : une dissémination par endozoochie et des espèces phanérophytes. Ces traits laissent supposer que la hauteur des bâtiments peut constituer des barrières fortes à la dispersion. Pour tester cette hypothèse, nous avons effectué une étude génétique sur une espèce fréquente en milieu urbain afin d'étudier la structure génétique et les flux de gènes de cette espèce. Si le bâti est une barrière à la dispersion, nous devrions observer un isolement des populations situées dans les zones de forte densité de bâti par rapport aux populations situées dans les autres zones de densité de bâti.

Partie 3. Connectivité en milieu urbain



Pariétaire du Judée annotée sur un concept de Frédérique Soulard dans le cadre de ses promenades "Belle de Bitume", Nantes, 2015

1. Introduction

1.1 Etat de l'art

La dispersion se définit comme tout mouvement d'un organisme ou de propagules avec des conséquences sur les flux de gènes (Ronce, 2007). Dans les environnements fragmentés, la dispersion des individus entre les sous populations est importante pour le maintien de populations sous forme de métapopulation (Baguette *et al.*, 2013). La dispersion est donc un mécanisme clé pour la persistance des populations (Clobert, 2001). Dans le contexte des paysages fragmentés, a été introduite la notion de connectivité du paysage qui permet de prendre en compte l'hétérogénéité du paysage entre deux îlots d'habitats.

La connectivité du paysage se définit comme le degré avec lequel le paysage va faciliter ou empêcher le mouvement des organismes entre les habitats (Merriam, 1984; Taylor *et al.*, 1993). La notion de connectivité du paysage englobe, au-delà des mouvements des organismes, les mouvements de gènes sur plusieurs générations (Baudry & Merriam, 1988). La connectivité du paysage a deux composants : la connectivité structurale et la connectivité fonctionnelle (Taylor *et al.*, 1993, 2006). La connectivité structurale correspond à la forme, la taille et à l'agencement spatial des éléments du paysage. La connectivité fonctionnelle correspond à la réponse des individus à la structure du paysage. Elle se traduit par le flux de gènes qui résulte de cette réponse.

L'estimation de la connectivité structurale est un sujet qui a déjà été abordés dans de nombreuses synthèses bibliographiques et nous n'allons pas traiter cet aspect dans ce chapitre (e.g. Calabrese & Fagan 2004). Leurs évaluations reposent sur l'estimation de résistance ou la facilitation du paysage aux mouvements des organismes à partir de matrice de résistance (voir synthèse dans Spear *et al.* 2010).

L'estimation de la connectivité fonctionnelle peut être faite de manière directe ou indirecte. Les méthodes directes de l'évaluation de la connectivité fonctionnelle peuvent être génétiques ou non et comprennent : - les observations visuelles des déplacements d'individus (Magle *et al.*, 2010), - des méthodes de capture-recapture (Cousens *et al.*, 2008), - le radiotracking, - de marquage chimique (Mayer *et al.*, 2012), mais aussi des méthodes génétiques comme les analyses de parenté (Oddou-Muratorio *et al.*, 2011). L'analyse de parenté consiste à relier les parents aux individus de la nouvelle génération à partir de l'analyse de leur génotype multilocus. Ce type d'analyse nécessite un échantillonnage exhaustif de la zone d'étude, mais permet d'avoir une estimation très précise des

flux de gènes récents car elle détermine le lien de parenté entre les individus (Oddou-Muratorio *et al.*, 2011). Ces analyses nécessitent également dans l'idéal de connaître le sexe et l'âge des individus.

Cependant, en raison du grand nombre d'échantillons qu'elles requièrent, ces méthodes d'analyses sont lourdes à mettre en œuvre et ne peuvent se faire que pour des études à l'échelle très locale. De plus, l'étude de la connectivité des espèces végétales est plus complexe que pour les animaux (Holderegger *et al.*, 2010). Les végétaux étant des organismes sessiles, leurs « mouvements » se font par les flux de pollens ou de graines, et, sont dépendants de vecteurs environnementaux (comme le vent) ou animaux (comme les insectes, souvent importants pour la pollinisation). Ainsi certaines de ses approches d'étude comme celle s'intéressant aux flux de pollen en marquant le pollen (Mayer *et al.*, 2012) ne donne pas une vision complète de la connectivité fonctionnelle, la dispersion des graines n'étant pas évaluée. Les méthodes dites « indirectes » d'évaluation de la connectivité fonctionnelle par l'étude des flux de gènes sont donc intéressantes pour l'étude de ces organismes (Ruell *et al.*, 2012), et plus généralement sur tous les organismes (Baguette *et al.*, 2013). Ces analyses se basent sur les modèles de génétique des populations.

Les auteurs utilisent le plus souvent des méthodes d'assignation (Manel *et al.*, 2005). Les méthodes d'assignation permettent de regrouper des génotypes selon leurs compositions alléliques. Ces regroupements sont assimilés à des populations. L'étude de la structure de ces populations en fonction des éléments paysagers et/ou environnementaux permet de comprendre leur structuration (Manel *et al.*, 2003). Ces méthodes donnent des estimations récentes de mesure intra-générationnelle de la migration, d'autres méthodes en estimant les taux effectifs de dispersion, fournissent une estimation à l'équilibre et sur le long terme. Parmi ces méthodes, l'indice de différenciation génétique F_{ST} est la plus utilisée, elle est un proxy des flux de gènes (Wright, 1931). Cette méthode repose sur des hypothèses restrictives, avec entre autres des flux de gènes symétriques et des populations de même taille (Wright, 1931; Whitlock & McCauley, 1999). Ces hypothèses, rarement réalisées dans les populations naturelles rendent difficile la distinction entre les flux de gènes et la dérive génétique. Pour pallier à ce biais, on utilise des méthodes fondées sur des mesures de coalescence. Le modèle d'isolement par la migration permet d'estimer de manière combinée les tailles effectives des populations, les temps de divergence et les flux de gènes, et offre la possibilité de flux de gènes asymétriques (Hey & Nielsen, 2004, 2007).

Les études pour quantifier la connectivité du paysage se sont répandues avec la prise de conscience de la nécessité d'intégrer l'hétérogénéité du paysage dans les études de dispersion (Lindenmayer *et al.*, 2007). L'étude des milieux urbains est assez récente dans ce domaine. Le milieu urbain est constitué d'une multitude de fragments d'habitats insérés dans une matrice inhospitalière (Clergeau *et al.*, 2006; Pickett *et al.*, 2010). Plusieurs études ayant porté sur la connectivité en milieu urbain ont été réalisées sur des espèces animales. Ces études ont montré que la fragmentation

urbaine réduit la connectivité fonctionnelle et la diversité génétique mais ne crée pas de barrières infranchissables (Tigas *et al.*, 2002; Ruell *et al.*, 2012; Sackett *et al.*, 2012; Blanchong *et al.*, 2013). Nous avons recensé peu d'études qui portaient sur la connectivité des espèces végétales en milieu urbain, et aucune ne portait sur les communautés végétales des jardins privés en milieu urbain.

Table 5. Récapitulatif des études génétiques sur les espèces végétales en milieu urbain.

Espèces étudiées	Objectif de l'étude	Mode pollinisation et de dissémination	Echelle d'étude	Effort d'échantillonnage/ Méthode	Résultats principaux	Références
<i>Crepis sancta</i> (L.) Bornm.	Estimation de la dispersion du pollen et des graines dans un paysage urbain	Entomogame - Anémochore	Etude des pieds d'arbres dans les rues de la ville de Montpellier (France)	2 réseaux de 96 et 81 tâches. 1278 individus échantillonnés. 7 microsattellites	L'importation de propagules issues d'une population externe est importante dans la dynamique spatio-temporelle de cette espèce en milieu fragmenté	Dornier & Cheptou 2013
<i>Crepis sancta</i> (L.) Bornm.	Processus d'extinction des populations fortement fragmentées dans un habitat urbain soumis à un fort renouvellement d'individus.	Entomogame - Anémochore	Etude des pieds d'arbres dans les rues de la ville de Montpellier (France)	Suivie démographique et génotypage microsattellite	Faible structure génétique et absence de consanguinité. La taille de la population locale est le principal facteur d'extinction.	Dornier & Cheptou, 2012
<i>Viola pubescens</i> Ait.	Test de l'effet de l'urbanisation sur la structure génétique	Entomogame - Barochore et Myrmemochore	Grand Cincinnati Ohio USA	6 populations étudiées, 39-49 individus par population. 3 primers ISSR	Forte variabilité génétique/ La fragmentation urbaine n'empêche pas les flux de gènes.	Culley <i>et al.</i> , 2007
<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) E. Walker	Estimation des patrons de diversité génétique pour comprendre l'origine des individus et estimer les patrons de dispersion.	Entomogame - Anémochore et Hydrochore Autoféconde	Barrage des 3 gorges et zone suburbaine des villes proches des principales rivières. Chine	17 populations étudiées, 20-30 individus par population. 15 primers ISSR	Forte variabilité génétique. Les populations sont génétiquement liées à leur voisin le plus proche. La longue dispersion par graines et le pollen peut expliquer la faible structure génétique.	Ren <i>et al.</i> , 2010
<i>Pinus tabulaeformis</i> Carr.	Test de l'hypothèse que la taille des tâches et l'isolation influence les patrons de pollinisation et la production de grains dans forêt.	Anémogame	Taches d'arbres plantés autour de Pékin, Chine	28 tâches (entre 1 to 2000 arbres par tâches). Etude du nombre de graines et de leur viabilité. Etude de 7 microsattellites chloroplastiques	La taille des tâches est le meilleur prédicteur des taux d'autofécondation et d'immigration: les patchs les plus petits ont les taux d'autofécondation et immigrations les plus fort.	Wang <i>et al.</i> , 2010
<i>Lychnis flos-cuculi</i> (L.) Clairv.	Etude de la variation génétique, la structure et la <u>fitness</u> au sein des populations	Entomogame	Zone humide en milieu urbain, Bruxelles, Belgique.	8 zones échantillonnées (5 à 36 individus par zone). Etude de 12 allozymes	Pas d'effet de la taille de la population sur la variabilité génétique et faible différenciation génétique inter-population.	Van Rossum, 2009
<i>Stellaria holostea</i> L.	Etude de l'organisation de la diversité génétique au sein de tâches de forêts urbaines, comparaison avec des forêts non urbaines.	Entomogame	Forêt intra et extra urbaine, ville de Warsaw, Pologne	Environ 61 individus échantillonnés par population. Etude des 12 allozymes	Limitation des flux de gènes entre les populations	Wodkiewicz & Gruszczynska, 2014

Parmi les études génétiques qui ont été réalisées en milieu urbain sur les plantes, on observe une grande diversité dans les résultats (Table 5). Une étude portant sur *Primula elatior* (L.) Hill basée sur un suivi de la dispersion du pollen par coloration fluorescente dans les taches de forêts urbaines, a montré une absence d'échange de pollen hormis entre les taches forestières connectées par des éléments linéaires (Van Rossum & Triest, 2012). Une autre étude sur *Viola pubescens* Ait observée dans les parcs urbains montre la présence de flux de gènes entre les populations (Culley *et al.*, 2007). Cette variabilité des résultats peut s'expliquer par des différences entre les études sur la taille de l'échantillon, le contexte paysager (Pellissier *et al.*, 2012), l'échelle spatiale considérée, mais aussi et surtout par les modes de pollinisation et de dispersion des plantes (Culley *et al.*, 2007). La diversité des modes de pollinisateurs et des systèmes de dispersion rend difficile la généralisation de l'effet de la fragmentation du paysage urbain sur la connectivité des plantes (Culley *et al.*, 2007) ou de la fragmentation du paysage de manière plus générale. Ces études sur les espèces en milieux urbains ont cherché à montrer l'effet de la fragmentation paysagère induite par le milieu urbain sur les espèces étudiées, car ces dernières sont spécifiques à certains types d'habitats (forêts, zones humides). Cependant, il existe en milieu urbain, des espèces très fréquentes observées dans différents micro-habitats (murs, fissures de trottoirs, pieds d'arbres, Cervelli *et al.* 2013). Hormis les études sur *Crepis sancta* (L.) Bornm., espèce présente dans les communautés végétales aux pieds des arbres (Dornier & Cheptou, 2012), les espèces capables de coloniser plusieurs micro-habitats n'ont jamais fait l'objet d'étude génétique, on ne sait donc pas comment sont structurées génétiquement ces espèces : sont-elles des populations fragmentées ou pas ?

1.2 Rappel des questions de recherche et des hypothèses

Ce chapitre sur l'étude des flux de gènes a pour objectif d'étudier à partir d'un cas d'étude les flux de gènes en milieu urbain, en tenant compte de la structure fine de ce milieu. Les résultats des précédents chapitres nous amènent à faire l'hypothèse que le milieu urbain pouvait créer des barrières à la dispersion des graines, notamment dans la zone de forte densité de bâti où la hauteur du bâti entourant les jardins est assez importante. Nous nous attendons donc à observer un isolement des individus échantillonnés dans les zones de forte densité de bâti. L'isolement des individus échantillonnés dans les zones de forte densité de bâti contribuerait à expliquer la faible similarité de la flore spontanée des jardins privés. Les zones de moyenne et de faible densité de bâti sont des paysages plus ouverts que celles de forte densité de bâti, les barrières à la dispersion (bâti et haies végétales) sont de faibles hauteurs, nous nous attendons à trouver des individus moins isolés.

2. Matériel et Méthodes

2.1 Choix de l'espèce

Afin d'étudier les flux de gènes entre les jardins privés en milieu urbain, nous avons sélectionné une espèce fréquemment observée dans les jardins privés, et présente le long du gradient de densité de bâti. L'espèce sélectionnée devait aussi être présente dans le milieu interstitiel au sein de la matrice urbaine (trottoirs, gouttières, murs,...), permettant d'observer la présence de flux de gènes entre les jardins privés et ce milieu interstitiel. A partir des relevés floristiques effectués dans les jardins privés, les espèces les plus fréquentes ont été sélectionnées. Les espèces absentes dans plusieurs zones d'urbanisation ont été éliminées. Ces premières données ont été croisées avec des observations effectuées au sein de la matrice urbaine par les botanistes de Telabotanica, Erol Vella (MCF, AMU) ou les écologues du LPED (UMR 151 AMU-IRD) (Table 6).

Table 6. Fréquence des espèces dans les jardins privés et dans les interstices du milieu urbain à Lauris et Marseille (France).
R : rare, AR : assez rare, AC : assez commune, C : commune, CC : très commune, CCC : très très commune

		Jardin Lauris			Jardin Marseille			Observations dans les interstices du milieu urbain			
		Fort	Moyen	Faible	Fort	Moyen	Faible	Indice de présence Télabotanica	E.Vella	Fréq moy LPED (%)	Indice de présence LPED
<i>Oxalis corniculata</i>	N	40%	60%	50%	75%	85%	65%	1	R	8.3	1
<i>Conyza sumatrensis</i>	E	15%	80%	65%	35%	70%	85%	2	CC	6.3	1
<i>Convolvulus arvensis</i>	N	0%	80%	80%	10%	75%	80%			2.1	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	N	10%	40%	5%	55%	75%	85%				
<i>Crepis bursifolia</i>	N	5%	65%	85%	0%	45%	65%	1	AR	12.5	2
<i>Catapodium rigidum</i>	N	0%	85%	85%	10%	40%	35%			6.3	1
<i>Rostraria cristata</i>	N	5%	75%	50%	15%	50%	45%				
<i>Hedera helix</i>	N	25%	30%	25%	45%	55%	55%	1		2.1	0
<i>Crepis foetida</i>	N	0%	80%	80%	10%	25%	35%			2.1	0
<i>Euphorbia peplus</i>	N	10%	35%	30%	45%	60%	45%	2	C	2.1	0
<i>Hordeum murinum</i>	N	0%	30%	30%	20%	75%	60%			34.8	2
<i>Sonchus oleraceus</i>	N	15%	60%	40%	0%	45%	55%	2	AC	12.3	2
<i>Cynodon dactylon</i>	N	0%	45%	25%	10%	50%	75%				
<i>Parietaria judaica</i>	N	50%	5%	0%	75%	45%	30%	2	CCC	22.3	2
<i>Medicago rigidula</i>	N	0%	50%	75%	5%	20%	40%			2.1	0
<i>Poa annua</i>	N	5%	40%	35%	20%	45%	45%	1	R	36.9	2
<i>Veronica arvensis</i>	N	0%	70%	95%	0%	0%	20%			8.3	1
<i>Picris hieracioides</i>	N	0%	55%	75%	0%	30%	20%				
<i>Veronica persica</i>	N	5%	35%	60%	5%	45%	30%	1	vu 1 fois	12.5	2

Parmi les espèces qui répondaient à ces critères, nous avons finalement choisi d'étudier la structure génétique de *Parietaria judaica* L. Cette espèce est très fréquente en milieu urbain et est aussi souvent observée dans les jardins privés. *P. judaica* est une espèce anémogame. Les espèces anémogames ont été peu étudiées jusqu'à présent (Table 5 p.104), pourtant les études portant sur la diversité fonctionnelle de la végétation spontanée des milieux urbains ont montré que les espèces anémophiles sont favorisées dans ce milieu (Benvenuti, 2004; Lososová *et al.*, 2006; Knapp *et al.*, 2008). Les courants aériens en ville peuvent créer des turbulences, permettant aux espèces anémophiles de franchir les barrières physiques constituées par le bâti, de plus, ces espèces ont la particularité de produire de grandes quantités de pollen et de graines (Grime, 2006).

2.2 Développement des microsatellites.

La description du développement des marqueurs a fait l'objet d'un article publié dans *Applications in Plant Sciences* (Bossu *et al.*, 2014a). En résumé, 11 marqueurs microsatellites ont été développés à partir de 20 individus de *P. judaica*. Les loci ont été testés sur 166 individus échantillonnés sur différents sites. Le nombre d'allèles varie de deux à 19, la majorité des loci ne sont pas à l'équilibre de Hardy-Weinberg probablement à cause de la fragmentation paysagère.



Microsatellite Primers in *Parietaria judaica* (Urticaceae) to Assess Genetic Diversity and Structure in Urban Landscapes

Author(s): Angèle Bossu, Valérie Bertaudière-Montès, Vincent Dubut, and Stéphanie Manel

Source: *Applications in Plant Sciences*, 2(9) 2014.

Published By: Botanical Society of America

URL: <http://www.bioone.org/doi/full/10.3732/apps.1400036>

BioOne (www.bioone.org) is a nonprofit, online aggregation of core research in the biological, ecological, and environmental sciences. BioOne provides a sustainable online platform for over 170 journals and books published by nonprofit societies, associations, museums, institutions, and presses.

Your use of this PDF, the BioOne Web site, and all posted and associated content indicates your acceptance of BioOne's Terms of Use, available at www.bioone.org/page/terms_of_use.

Usage of BioOne content is strictly limited to personal, educational, and non-commercial use. Commercial inquiries or rights and permissions requests should be directed to the individual publisher as copyright holder.

MICROSATELLITE PRIMERS IN *PARIETARIA JUDAICA* (URTICACEAE) TO ASSESS GENETIC DIVERSITY AND STRUCTURE IN URBAN LANDSCAPES¹

ANGÈLE BOSSU^{2,5}, VALÉRIE BERTAUDIÈRE-MONTÈS², VINCENT DUBUT³, AND STÉPHANIE MANEL^{2,4}

²Aix Marseille Université, Institut de recherche pour le développement (IRD), Laboratoire Population Environnement Développement (LPED) UMR_D151, 13331 Marseille, France; ³Aix Marseille Université, Centre national de la recherche scientifique (CNRS), IRD, Univ. Avignon, IMBE—UMR7263, 13331 Marseille CEDEX 3, France; and ⁴Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD), UMR AMAP, TA A51/PS2, 34398 Montpellier CEDEX 5, France

- *Premise of the study:* Urbanization is one of the main factors contributing to loss of genetic diversity, as the resulting landscape fragmentation and habitat loss induce species isolation. However, studies of genetic structure and diversity in urbanized landscapes are still rare. We characterized microsatellite primers for *Parietaria judaica* to study this environment.
- *Methods and Results:* Eleven microsatellite loci from *P. judaica*, an urban plant, were isolated using shotgun pyrosequencing, and the simple sequence repeat (SSR) markers were screened in 20 individuals of *P. judaica*. The loci were tested on 166 individuals from three populations in different cities. The number of alleles ranged from two to 19, and expected and observed heterozygosity values ranged from 0.019 to 0.912 and 0.019 to 0.448, respectively.
- *Conclusions:* The markers amplified well in the species and will be useful for examining genetic diversity and population genetic structure in this urban plant.

Key words: microsatellites; *Parietaria judaica*; urban area; Urticaceae.

Parietaria judaica L. is a perennial herb, with individual plants consisting of many shoots emerging from a common rootstock. The plant is a wind-pollinated species of the Urticaceae family that grows in urban Mediterranean areas (Fotiou et al., 2011) and is very common on urban walls. This wide occurrence will facilitate studies of genetic diversity and genetic structure in urban environments. While urbanization is one of the main factors contributing to loss of genetic biodiversity, genetic patterns in urban areas have been understudied (Manel and Holderegger, 2013). In the current study, we have developed and characterized 11 microsatellite markers for *P. judaica* that will be used for further studies to examine genetic diversity of plants in urban environments.

METHODS AND RESULTS

Twenty individuals of *P. judaica* were collected in Marseilles, France (43.296346°N, 5.369889°E; voucher specimen available at the Herbarium of

¹Manuscript received 18 April 2014; revision accepted 18 June 2014.

This research was carried out as part of a Ph.D. thesis (PACA regional research grant no. 2011-019) and financially supported by the Agence Nationale de la Recherche (ANR). This research is a contribution to the “Trame Verte Urbaine” (TVU, N VD08_321105) program entitled “Assessment of urban green corridors and development of a reference frame: An infrastructure between aesthetic and ecology for a new urbanity.” S.M. was supported by the Institut Universitaire de France.

⁵Author for correspondence: angele.bossu@etu.univ-amu.fr

doi:10.3732/apps.1400036

Muséum d’Histoire Naturelle d’Aix-en-Provence [AIX], barcode number AIX036092). Samples were sent to Genoscreen (Lille, France) to develop and characterize microsatellites. Total genomic DNA was isolated from individuals’ leaf tissues using NucleoSpin Plant II (Macherey-Nagel, Duren, Germany). A total of 1 µg of DNA was used for the development of microsatellite libraries through 454 GS FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries as described in Malausa et al. (2011). Total DNA was enriched for TG, TC, AAC, AAG, AGG, ACG, ACAT, and ACTC repeat motifs and subsequently amplified. PCR products were purified, quantified, and GS FLX libraries were then constructed following the manufacturer’s protocols (Roche Diagnostics, Meylan, France) and sequenced on a GS FLX PicoTiterPlate Kit (Roche Diagnostics). Sequences with a minimum of five repeats were selected. The bioinformatics program QDD version 1 with default parameters (Meglécé et al., 2010) was used to filter for redundancy, resulting in a final set of sequences from which it was possible to design primers. Finally, for a total of 43.9 Mbp read in the run, 10,895 sequences comprised microsatellite motifs with an average length of 304 bp. A total of 1114 primer sets were designed with QDD using BLAST, ClustalW, and Primer3 (Altschul et al., 1990; Larkin et al., 2007; Rozen and Skaletsky, 2000). A subgroup of 47 primer pairs was then tested for amplification. Primer sets were discarded if they failed to amplify or led to multiple fragments.

Each primer pair was assessed in eight individuals of *P. judaica*. Microsatellite loci were amplified in 25-µL reactions containing 20 ng of template DNA, 1 unit of *Taq* polymerase (FastStart *Taq* DNA polymerase, Roche Diagnostics), 0.6 mM of dNTPs, 3.75 mM of MgCl₂, and 0.1 µM of each forward and reverse primer. The amplification profiles included initial denaturation at 95°C for 10 min; followed by 40 cycles of denaturation at 95°C for 30 s, annealing at 55°C for 30 s, and extension at 72°C for 1 min; followed by a final extension at 72°C for 10 min. For each PCR, a negative control was included. A total of 2 µL of PCR product was separated on 2% agarose gel. Primer pairs that amplified in at least five individuals were validated. Among 47 primer pairs tested, 26 pairs were validated on a subset of eight individuals from Marseilles, France. Polymorphism of 24 microsatellite loci was tested on the same subset of individuals

Applications in Plant Sciences 2014 2(9): 1400036; <http://www.bioone.org/loi/apps> © 2014 Bossu et al. Published by the Botanical Society of America.
This work is licensed under a Creative Commons Attribution License (CC-BY-NC-SA).

TABLE 1. Characteristics of the microsatellite loci designed for *Parietaria judaica*.

Locus	Primer sequences (5'–3')	T_a (°C)	Repeat motif	Fluorescent dye	Allele size (bp)	GenBank accession no.
ParJ_20	F: AGTTCAGTTGGGTTTGGCAG	56	(AG) ₁₁	PET	146	KJ747956
	R: TATGGGTGTGAGTGGCTACG	56				
ParJ_26	F: CCTCCAATCGTTGAGAGGAA	54	(GAA) ₈	PET	157	KJ747957
	R: CCGCCATTGTCTGTCTAGC	56				
ParJ_27	F: TCCGATTATCCTCTTCGCAT	53	(TTC) ₁₂	6-FAM	159	KJ789106
	R: GCAGAGAAATGAAAGAGAGTCCG	53				
ParJ_31	F: CTTCACGCCACGACTACAAC	56	(GTAT) ₅	PET	184	KJ789103
	R: TCAAAATCGAGATTGGCTCA	52				
ParJ_33	F: AGCCGTTAAGGTCCCAAAGT	57	(TTC) ₁₈	VIC	190	KJ872579
	R: GGGACATGCGAAAGAAAAGA	53				
ParJ_34	F: AACGGAAATTCATTCTCCGA	52	(TGA) ₁₀	NED	190	KJ872580
	R: TTGATCTCCAAACACAACG	51				
ParJ_37 ^a	F: GAAGCCTCGTTCGAACCACT	57	(TC) ₉	6-FAM	201	
	R: CGACACCTTCACCAACAAGA	55				
ParJ_42	F: CGTATTTTGGGGAAAGCTA	53	(CT) ₁₀	6-FAM	235	KJ789107
	R: CCCATTCTGTAAGTTGGTAGA	54				
ParJ_43	F: GTGGCTCTCGACTCGGAC	58	(CTT) ₁₄	VIC	240	KJ789105
	R: AACTCGAGAGCTTCATCGTTTC	55				
ParJ_44	F: GACAGTGTCCCTATTGAGCG	56	(CTT) ₁₁	NED	243	KJ789108
	R: TCGGGAGTTGGAACATATCA	53				
ParJ_45	F: GTAGGAAAAGGGTTTGTCCG	53	(CT) ₁₀	PET	245	KJ789104
	R: TTTCTCTGATGTGGAAGCCC	55				

Note: T_a = annealing temperature.

^aNo GenBank accession number is available for locus ParJ_37 because the region between the primer and the repeat region has too many undetermined nucleotides.

that was used for amplification tests. PCR cycles and mixture were the same as those mentioned previously except that we used 10 pmol of each forward and reverse primer (instead of 1 pmol). One microliter of each PCR product was run in an ABI 3730xl DNA Analyzer (Applied Biosystems, Waltham, Massachusetts, USA). Results were analyzed with GeneMapper 4.0 (Applied Biosystems).

Eleven markers were selected, and amplifications were tested for individuals sampled from three different cities: 85 individuals in Marseilles (43.296346°N, 5.369889°E), 29 individuals in Lauris (43.747778°N, 5.313611°E), and 52 individuals in Aix-en-Provence (43.531127°N, 5.454025°E).

The characteristics of the 11 novel microsatellite loci in *P. judaica* are summarized in Table 1. We calculated the expected heterozygosity using an R package (adegenet version 1.3-9.2; Jombart and Ahmed, 2011). The number of alleles per locus ranged from two to 13 in Lauris, two to 15 in Aix-en-Provence, and three to 16 in Marseilles (Table 2). Expected heterozygosity ranged from 0.128 to 0.874, 0.019 to 0.882, and 0.240 to 0.912 in Lauris, Aix-en-Provence, and Marseilles, respectively. Observed heterozygosity ranged from 0.068 to 0.448, 0.019 to 0.231, and 0.059 to 0.423 in

Lauris, Aix-en-Provence, and Marseilles, respectively. All loci showed significant linkage disequilibrium (except loci ParJ_31 in the Lauris population and ParJ_37 in the Lauris and Aix-en-Provence populations).

CONCLUSIONS

The molecular markers described here are the first microsatellite loci isolated for *P. judaica*. Most markers showed median levels of polymorphism, while ParJ_33 and ParJ_43 showed high levels of polymorphism. Most loci were at Hardy–Weinberg disequilibrium potentially due to genetic drift caused by landscape fragmentation. The set of microsatellite markers will be useful for studying population genetics of *P. judaica* in urban environments.

TABLE 2. Polymorphism in 11 microsatellite loci developed for three populations of *Parietaria judaica*.^a

Locus	Total		Lauris (N = 29)			Aix-en-Provence (N = 52)			Marseilles (N = 84)		
	N	A	A	H_e	H_o	A	H_e	H_o	A	H_e	H_o
ParJ_20	166	8	5	0.610 ^b	0.345	6	0.712 ^b	0.212	7	0.636 ^b	0.294
ParJ_26	166	7	3	0.324 ^b	0.069	4	0.627 ^b	0.173	7	0.654 ^b	0.317
ParJ_27	166	7	4	0.509 ^b	0.310	4	0.620 ^b	0.180	7	0.636 ^b	0.321
ParJ_31	166	4	2	0.328	0.207	2	0.158 ^b	0.019	4	0.628 ^b	0.282
ParJ_33	166	19	13	0.874 ^b	0.448	15	0.868 ^b	0.212	16	0.912 ^b	0.423
ParJ_34	166	11	6	0.561 ^b	0.310	6	0.592 ^b	0.173	9	0.551 ^b	0.294
ParJ_37	166	3	2	0.128	0.068	2	0.019	0.019	3	0.315 ^b	0.072
ParJ_42	166	6	4	0.604 ^b	0.138	4	0.580 ^b	0.137	6	0.661 ^b	0.256
ParJ_43	166	19	9	0.815 ^b	0.345	15	0.882 ^b	0.231	15	0.695 ^b	0.289
ParJ_44	166	10	4	0.329 ^b	0.138	7	0.633 ^b	0.154	8	0.650 ^b	0.376
ParJ_45	166	4	3	0.558 ^b	0.172	2	0.464 ^b	0.115	4	0.240 ^b	0.059

Note: A = number of alleles; H_e = expected heterozygosity; H_o = observed heterozygosity; N = total number of samples analyzed.

^aGeographic coordinates of populations used in the study: Lauris (43.747778°N, 5.313611°E), Aix-en-Provence (43.531127°N, 5.454025°E), Marseilles (43.296346°N, 5.369889°E).

^bMarkers deviating from Hardy–Weinberg equilibrium after Bonferroni correction ($P < 0.004$).

LITERATURE CITED

- ALTSCHUL, S. F., W. GISH, W. MILLER, E. W. MYERS, AND D. J. LIPMAN. 1990. Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology* 215: 403–410.
- FOTIOU, C., A. DAMIALIS, N. KRIGAS, J. M. HALLEY, AND D. VOKOU. 2011. *Parietaria judaica* flowering phenology, pollen production, viability and atmospheric circulation, and expansive ability in the urban environment: Impacts of environmental factors. *International Journal of Biometeorology* 55: 35–50.
- JOMBART, T., AND I. AHMED. 2011. adegenet 1.3-1: New tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics (Oxford, England)* 27: 3070–3071.
- LARKIN, M. A., G. BLACKSHIELDS, N. P. BROWN, R. CHENNA, P. A. MCGETTIGAN, H. MCWILLIAM, F. VALENTIN, ET AL. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics (Oxford, England)* 23: 2947–2948.
- MALAUSA, T., A. GILLES, E. MEGLÉCZ, H. BLANQUART, S. DUTHOY, C. COSTEDOAT, V. DUBUT, ET AL. 2011. High-throughput microsatellite isolation through 454 GS-FLX Titanium pyrosequencing of enriched DNA libraries. *Molecular Ecology Resources* 11: 638–644.
- MANEL, S., AND R. HOLDEREGGER. 2013. Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 614–621.
- MEGLÉCZ, E., C. COSTEDOAT, V. DUBUT, A. GILLES, T. MALAUSA, N. PECH, AND J.-F. MARTIN. 2010. QDD: A user-friendly program to select microsatellite markers and design primers from large sequencing projects. *Bioinformatics (Oxford, England)* 26: 403–404.
- ROZEN, S., AND H. SKALETSKY. 2000. Primer3 on the WWW for general users and for biologist programmers. In S. Misener and S. A. Krawetz [eds.], *Methods in molecular biology*, vol. 132: *Bioinformatics methods and protocols*, 365–386. Humana Press, Totowa, New Jersey, USA.

2.3 Plan d'échantillonnage.

Nous nous sommes concentrés sur 3 sites d'étude (villes) : Marseille, Lauris et Aix-en-Provence. La commune d'Aix-en-Provence est une commune intermédiaire d'un point de vue de sa superficie, de la taille de sa population (Table 7), et de sa situation géographique (Figure 5 p. 35).

Table 7. Superficie et taille de la population des communes étudiées (INSEE).

	Superficie de la commune (en km²)	Population en 2011
Lauris	21.8	3 709
Aix-en-Provence	186.1	140 684
Marseille	240.6	850 636

L'étude de la structure génétique de la paroi a été réalisée à deux échelles spatiales : à l'échelle locale (au sein de chaque site) et à l'échelle régionale (entre les 3 sites). Plus précisément, l'étude à l'échelle locale correspond au sein d'un site à l'étude des zones aux différentes densités de bâti.

Afin d'échantillonner dans des zones de bâti présentant des formes caractéristiques des zones résidentielles étudiées, une typologie des zones résidentielles a été réalisée à partir des formes de bâti sur chacun des sites étudiés. A l'aide du logiciel ArcGis 10., des polygones entourant les différentes formes caractéristiques des différentes zones résidentielles ont été sélectionnés (Figure 21, Table 8).

Table 8. Nombre de polygone par zone de densité de bâti (Ddb).

	Zone de Forte Ddb	Zone de Moyenne Ddb	Zone de Faible Ddb
Lauris	1	6	2
Marseille	4	6	5

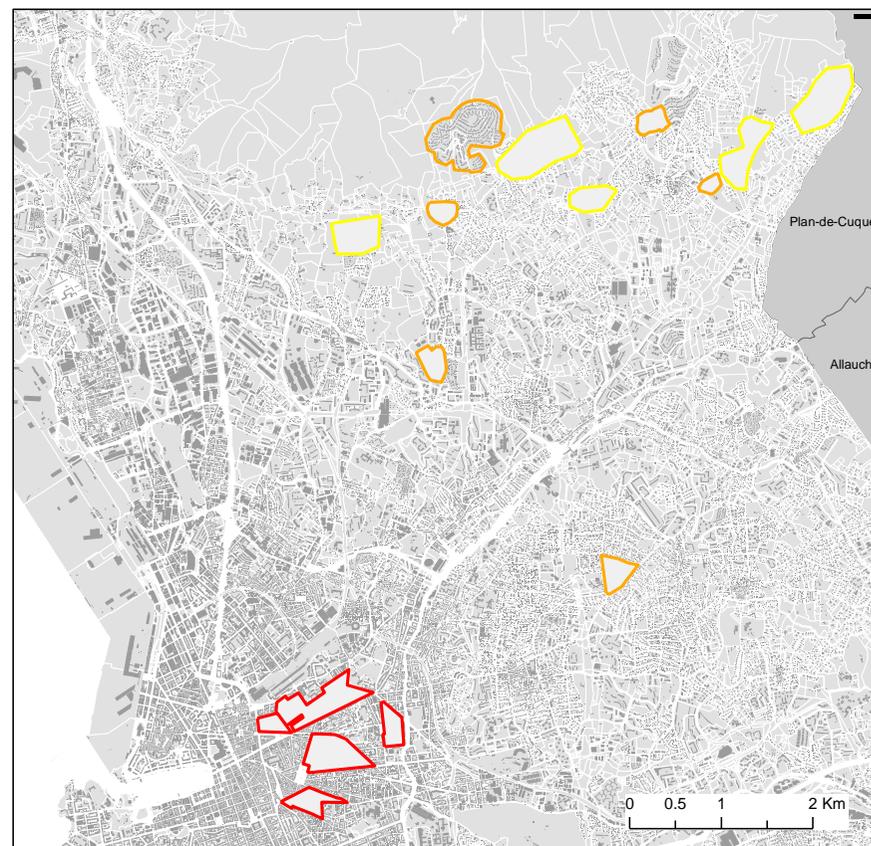
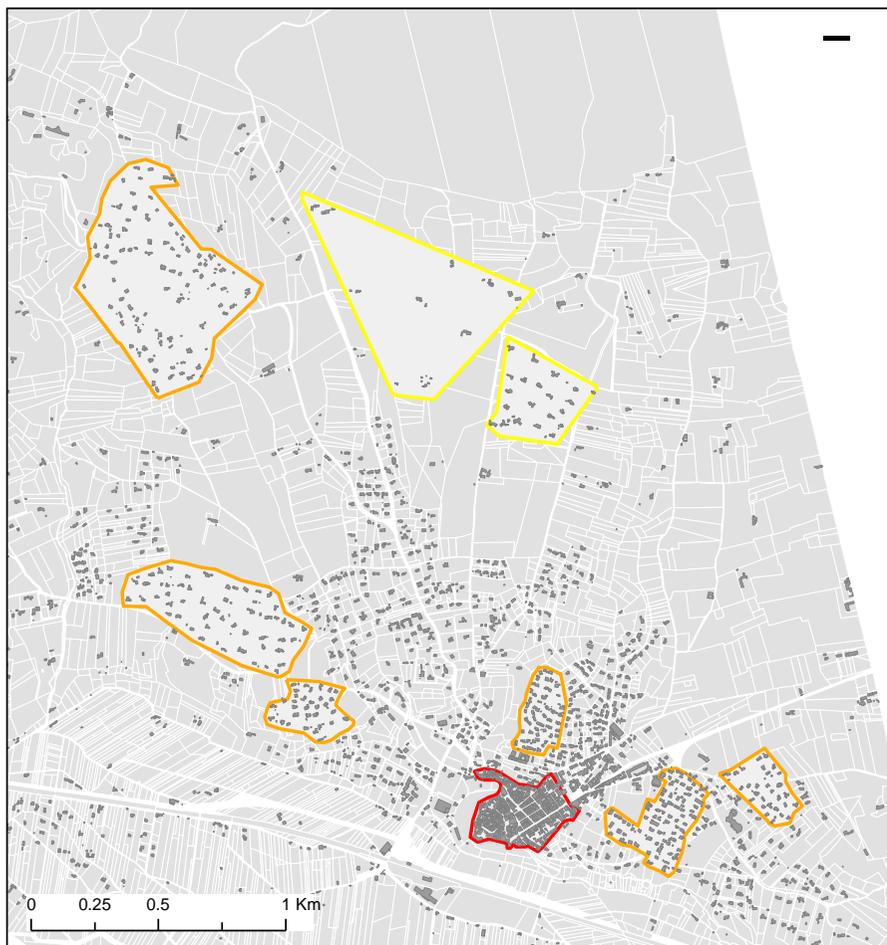


Figure 21. Spatialisation des polygones dans la commune de Lauris (à gauche) et de Marseille (à droite); en rouge, zone résidentielle caractéristique des zones de forte densité de bâti, en orange, zone de moyenne densité de bâti (zone pavillonnaire), et en jaune, zone de faible densité de bâti (zone lâche).

Les surfaces de bâti de ces polygones ont été extraites et analysées sous Fragstats (McGarigal, 2012). Fragstats est un logiciel permettant de caractériser le paysage à partir de plusieurs indices paysagers. Afin de caractériser l'agencement et la fragmentation des jardins privatifs dans les différentes zones de bâti, nous avons calculé 11 indices paysagers (Table 9).

Table 9. Indices paysagers calculés sur les extractions de bâti des différentes zones de densité de bâti.

Indices	Nom	Unité	Formule (d'après McGarigal 2012)
PLAND	Pourcentage de bâti	%	Surface de bâti/ Surface totale
PD	Densité de patch	Nb/ 100ha	Nb de patch/Surface totale
LPI	Indice du patch de bâti le plus grand	%	(Surface de bâti Max /Surface totale)*100
ED	Densité de contour de bâti	m/ha	Longueur totale de contour/Surface totale de bâti *10000
LSI	Indice de forme paysagère	-	$0.25 * (\text{longueur total des bordures}) / \sqrt{\text{Aire total du paysage}}$
AREA_MN	Surface de bâti moyenne	ha	
SHAPE_MN	Indice de forme moyen	-	$0.25 * \text{Périmètre} / \sqrt{\text{Aire}}$
FRAC_MN	Dimension fractale moyenne		$\text{Somme}(2 * \ln \text{perimetre} / \ln \text{area}) / \text{nb patch}$
PARA_MN	Ratio Périmètre/Aire	-	$\text{Périmètre} / \text{Aire}$
ENN_MN	« Nearest-neighbor Mean »	m	Distance moyenne la plus courte entre deux patch de bâti.

Parmi ces 11 indices, seuls deux varient significativement avec la zone de densité de bâti (Exemple Figure 2.), six autres varient partiellement (une zone de densité de bâti est différente des deux autres). Ces résultats nous ont permis de définir des intervalles de valeurs pour chaque zone de densité de bâti afin de sélectionner des zones à échantillonner en fonction de leur caractéristique paysagère.

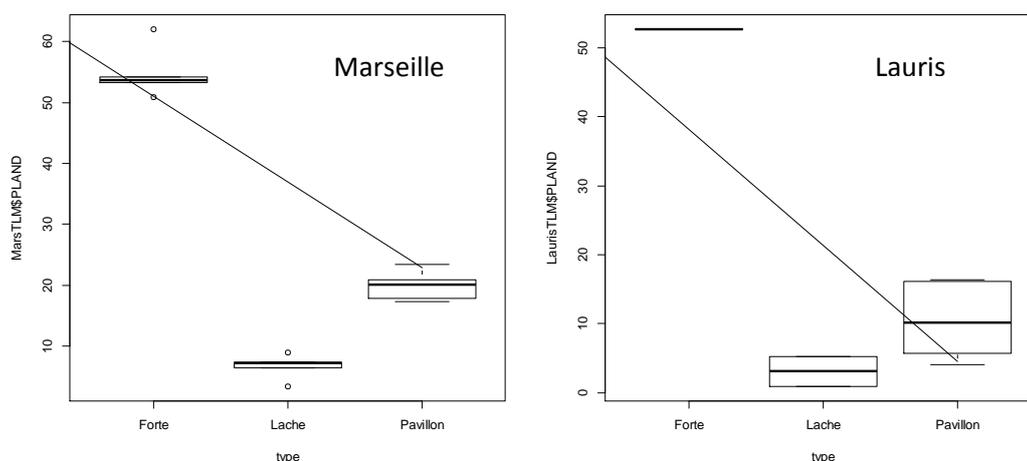


Figure 22. Variation du pourcentage de bâti dans les polygones caractéristiques des zones résidentielles des 3 zones de densité de bâti étudiées (Forte, Moyenne et Faible) au sein des sites de Lauris et de Marseille.

Pour chaque site étudié, nous avons réalisé des cartes de ces indices paysagers. Avec le logiciel ArcGis 10.0, pour chaque site, une grille de point distant de 200m a été créée, puis sur chacun des points des buffers de 200m de rayon ont été générés. Les indices paysagers ont été calculés à partir de ces buffers puis associé à chaque point. A partir de cette grille de points, pour chaque indice paysager, une extrapolation par krigeage a été réalisée afin d’obtenir une carte de la variation spatiale des différents indices (Exemple Figure 23).

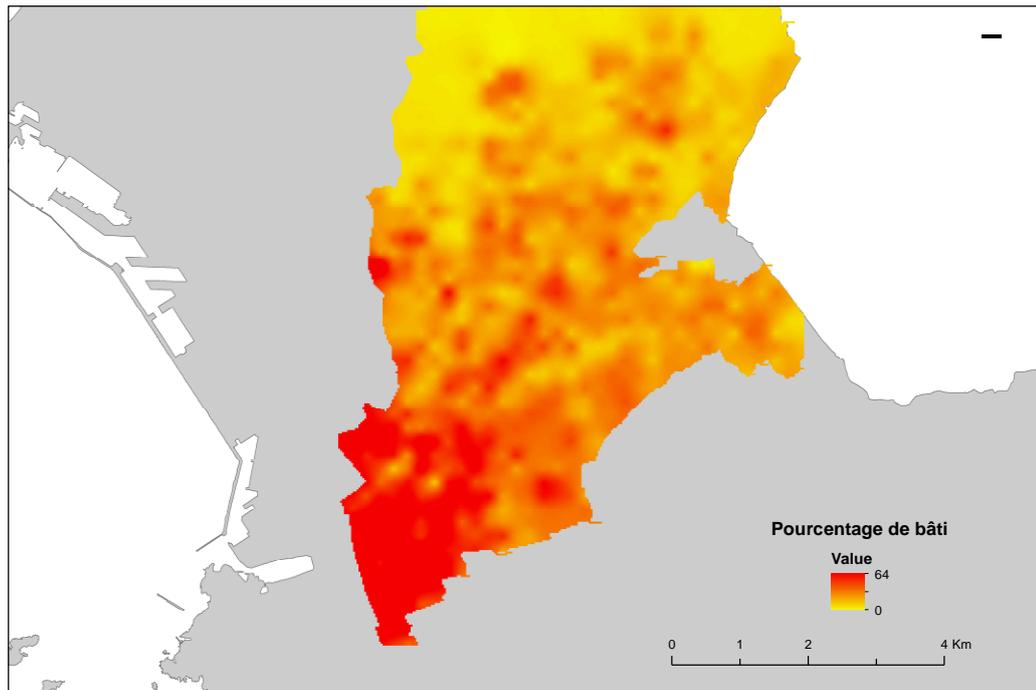


Figure 23. Exemple de Krigeage pour la variable pourcentage de densité de bâti à Marseille (dans la zone d’étude des jardins privés).

Les indices caractéristiques des zones résidentielles des différentes zones de densité de bâti ont permis d’extraire des zones à échantillonner. Pour chaque zone de densité de bâti, 25 individus de *P. judaica* ont été échantillonnés dans des jardins privés (sélectionnés aléatoirement par du porte à porte) et 8 individus ont été échantillonnés dans le milieu interstitiel (rue). En raison des limites de l’échantillonnage sur le terrain, il n’a pas été possible à Aix d’accéder aux jardins car les rez-de-chaussée étaient souvent occupés par des activités de services, à Lauris, dans la zone de forte densité de bâti, les contenants regroupés, parfois de grande taille, forment des jardins de devanture, ressemblant à une végétalisation de l’espace public (Figure 24). Dans ces deux communes, l’échantillonnage a consisté à échantillonner l’espace interstitiel (Figures 25, 26 et 27). Au final seul à Marseille, les jardins ont été échantillonnés selon le protocole (25 jardins et 8 en milieu interstitiel).



Figure 24. Pas de porte végétalisé, Zone de forte densité de bâti à Lauris (Vaucluse, France)

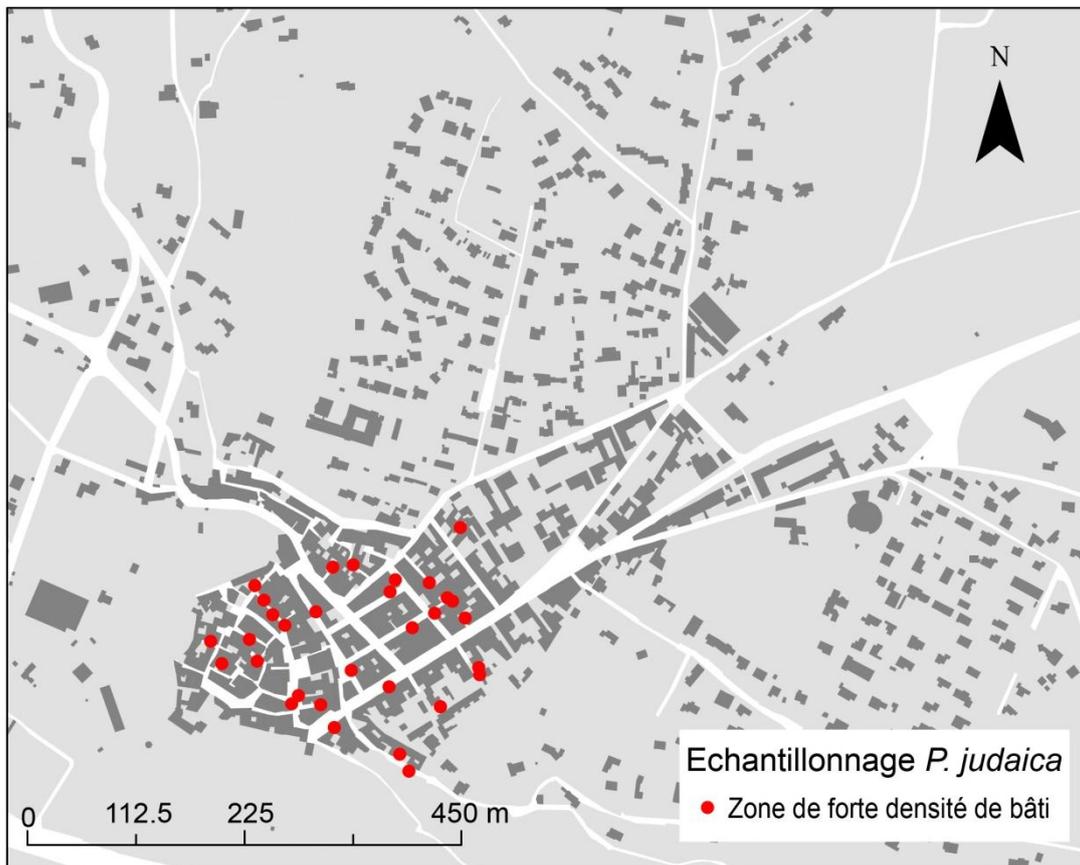


Figure 25. Localisation des individus de *P. judaica* échantillonnés dans la commune de Lauris (Vaucluse, France)

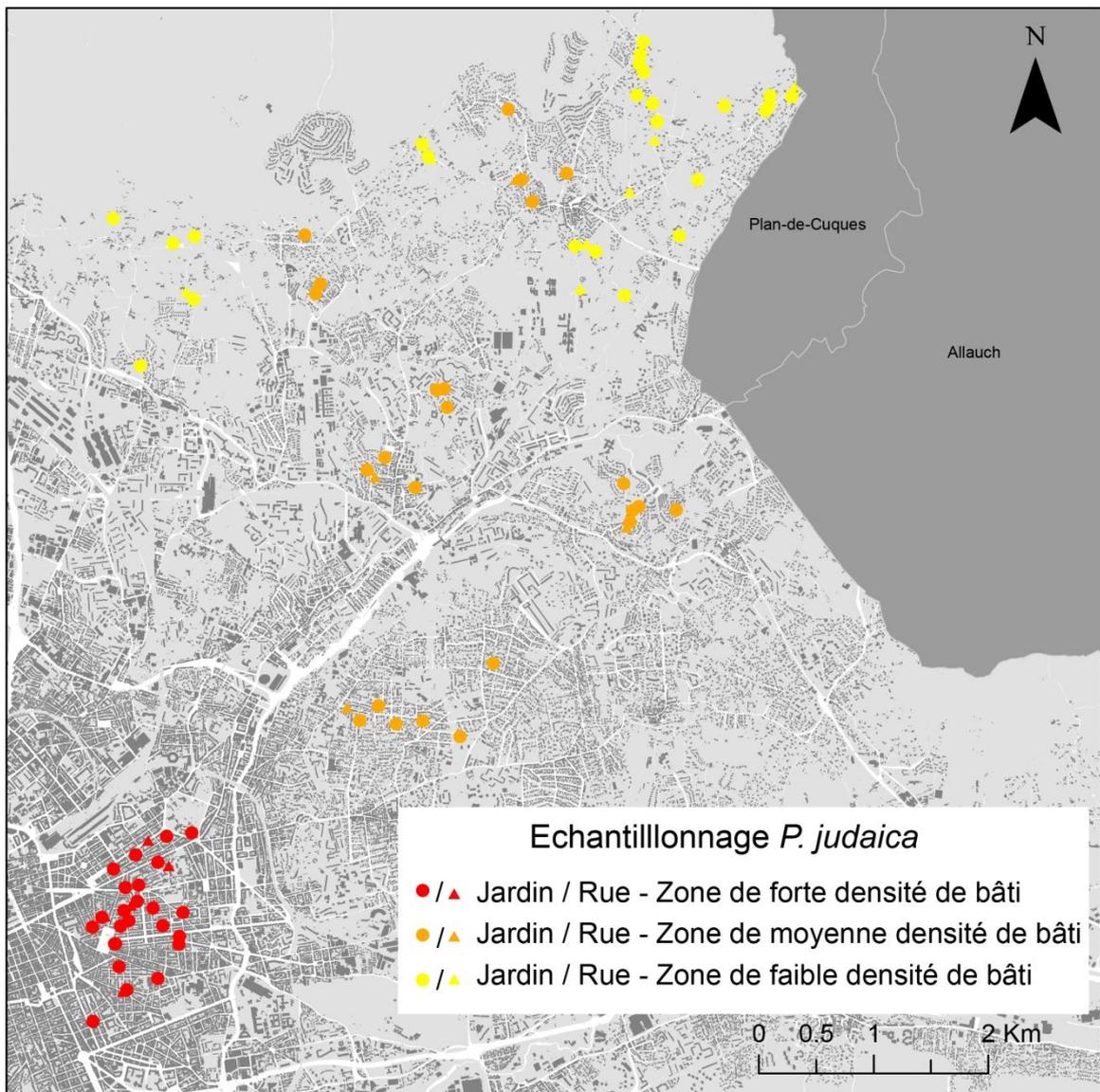


Figure 26. Localisation des individus de *P. judaica* échantillonnés dans la commune de Marseille (Bouches-du-Rhône, France)

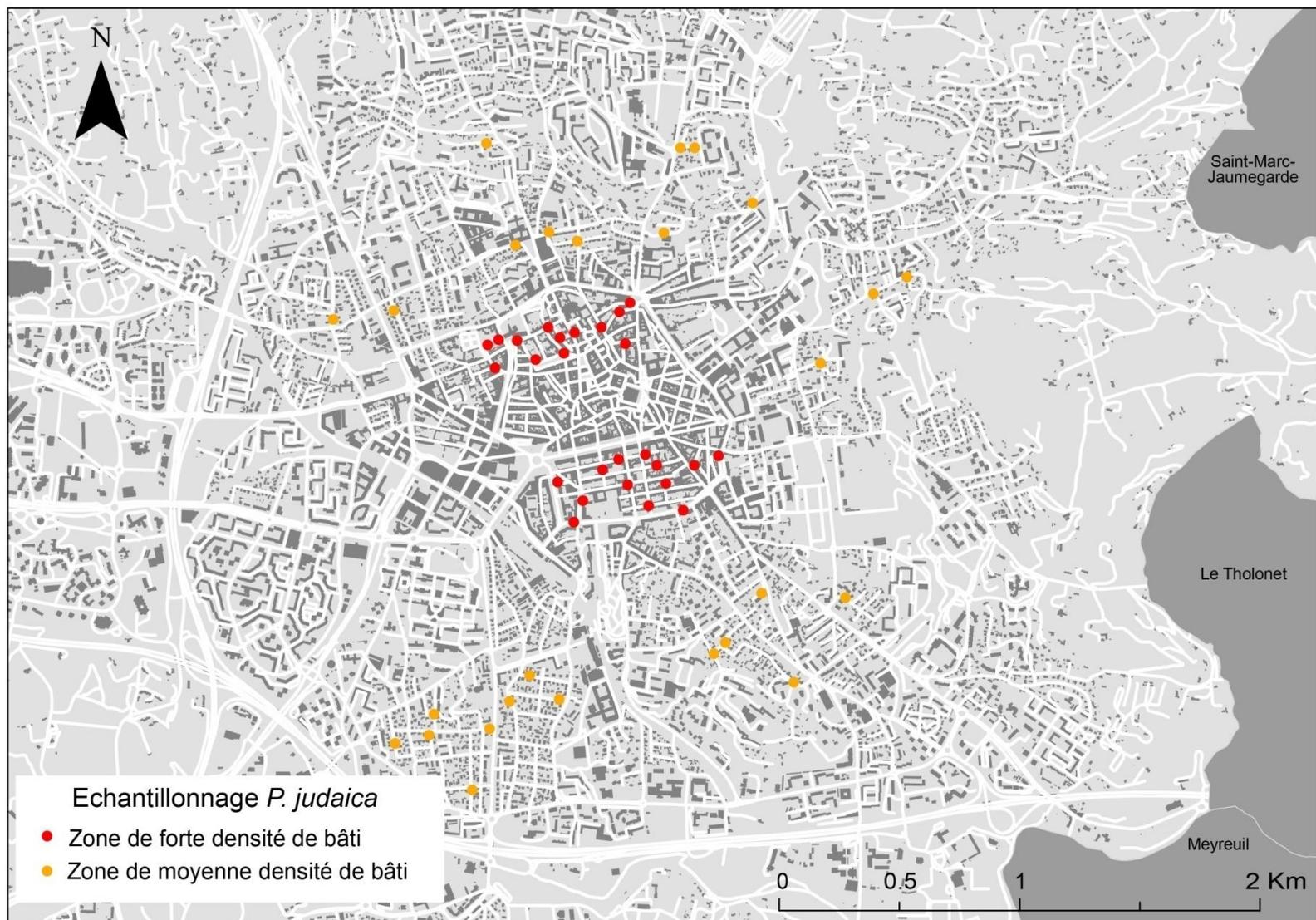


Figure 27. Localisation des individus de *P. judaica* échantillonnés dans la commune d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône, France)

3. Article 3: A mixed strategy of dispersal mechanisms influences the genetic structure of an urban plant

Les résultats de cette analyse ont fait l'objet d'un article soumis à la revue *Plant Biology* le 3/06/2015 et qui est en cours de review.

A mixed strategy of dispersal mechanisms influences the genetic structure of an urban plant

Angèle Bossu ¹, Valérie Bertaudière-Montès ¹ and Stéphanie Manel ²

¹ Aix Marseille Université, Institut de recherche pour le développement (IRD), Laboratoire Population Environnement Développement (LPED) UMR_D151, 13331 Marseille, France

² CEFE UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, laboratoire Biogéographie et écologie des vertébrés, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France

Corresponding author: Stéphanie Manel,

CEFE UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, laboratoire Biogéographie et écologie des vertébrés, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France;

E-mail: stephanie.manel@cefe.cnrs.fr

Tel.: +33 4 13 55 07 98 (ext. 123); Fax: +33 4 91 08 30 36.

Keywords: *Parietaria judaica* L., human mediated dispersal, microsatellite, recent gene flow

Abstract:

Urbanization induces strong habitat fragmentation, which can negatively impact plant dispersal and gene flow. In this study, we assessed whether a plant very frequent in urban areas, *Parietaria judaica* L., is influenced by habitat fragmentation. For that, we studied the genetic variation of this plant, both at regional and local scales, by genotyping 169 individuals for 11 microsatellites across three sampling sites, i.e. three cities. At local scale, within each city, we detected no isolation by distance and a lack of genetic structure. At regional scale, we detected two genetic clusters, one grouping two cities, the other city being differentiated in a second genetic cluster. Recent migrations were observed between the genetic clusters.

The high abundance and persistence of *P. judaica* in the city at small scale can be explained by high wind-dispersed pollen production, and high pollen viability in disturbed environments. The potential for mixed strategies of pollination and dispersal mode (wind, human) can influence gene flow at various scales. In addition human mediated seed dispersal is possible both at local and regional scale, allowing long dispersal distances, and potentially recent gene flow. This study highlights the necessity to develop more studies on urban environment to better understand gene flow in this fragmented landscape for plant species with various modes of pollination and dispersal.

Keywords: *Parietaria judaica* L., human mediated dispersal, microsatellite, recent gene flow

1. Introduction

Urbanization is a major threat to biodiversity (Czech *et al.*, 2000; Sala, 2000; McKinney, 2002, 2004; Vitousek *et al.*, 2008). One of the main consequences of urbanization is habitat fragmentation and destruction, local climate change (urban heat island), and alterations of properties of soils, which become more hydrophobic and alkaline (Pickett *et al.*, 2010; Adler & Tanner, 2013b). The impact of urban environmental changes on taxonomic and functional biodiversity has now been well studied (Benvenuti, 2004; Thompson & McCarthy, 2008; Vallet *et al.*, 2010). It has been shown that those strong environmental changes have led to the disappearance of a wide array of endemic species, while creating attractive habitat for relatively few species able to adapt to urban conditions (McKinney & Lockwood, 1999). Thus, only a few species with specific functional traits will be promoted (Duncan *et al.*, 2011). Finally, an increase of the genetic, taxonomic and functional similarity of species over time leading to biotic homogenization (McKinney & Lockwood, 1999) has been observed in urban areas.

The fragmentation of the urban landscape has reduced landscape connectivity and threatened the survival of populations through various processes (Frankham, 2006). Perhaps one of the main challenges facing urban species is to maintain viable, interconnected populations when suitable habitats are highly fragmented (Carreiro & Tripler, 2005; Schoville *et al.*, 2012). A preliminary and complementary approach for the assessment of species connectivity in such heterogeneous landscapes is the study of genetic structure and gene flow (Manel *et al.*, 2003). However, to date, the study of the patterns of genetic diversity and differentiation in urbanised landscape has been neglected (Storfer *et al.*, 2010; Manel & Holderegger, 2013), and has mainly focused on animals. Those studies observed that urban

fragmentation did not create impassable barriers, but reduced functional connectivity and genetic diversity (e.g. bobcats (Tigas *et al.*, 2002; Ruell *et al.*, 2012), prairie dog (Sackett *et al.*, 2012), white tailed deer (Blanchong *et al.*, 2013) and butterfly (Schoville *et al.*, 2013)).

For sessile organisms such as plants, only a few studies have been conducted in urban landscape (Culley *et al.*, 2007; Van Rossum, 2009; Ren *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2010; Dornier & Cheptou, 2012, 2013). A recent study on *Primula elatior* (L.) Hill in urban forest fragments founded that no pollen exchange was observed between populations except if populations were connected with linear landscape elements (Van Rossum & Triest, 2012). Another study, on *Viola pubescens* Ait in urban parks, detected that urban fragmentation does not appear to impede gene flow (Culley *et al.*, 2007). Those contradictory results regarding the impact of urbanisation on plant gene flow reflect the effect of different factors: the size of the population and of the habitat (impervious surface, green patch) (Pellissier *et al.*, 2012; Newman *et al.*, 2013; Verboven *et al.*, 2014), and above all the effect of the mode of pollination and dispersal (Culley *et al.*, 2007). Due to the diversity of pollinators and the dispersal system, it may be difficult to generalize the effect of urban fragmentation (Culley *et al.*, 2007) and habitat fragmentation (Aparicio *et al.*, 2012) on plant connectivity.

Finally, all those studies were interested in species specific to one type of landscape patch (urban forest, park, or patch around planted trees) in the context of the patch-matrix model (Fahrig & Merriam, 1994) where urban landscape patches are included in an inhospitable matrix (Clergeau *et al.*, 2006; Pickett *et al.*, 2010). They are related to the traditional patch matrix model.

More recent studies have encompassed this patch-matrix view (Driscoll *et al.*, 2013) since the urban matrix offers microhabitat useful for species. For example, Cervelli *et al.* (2013) studied the distribution of spontaneous flora in a large city in China (Xi'an) and found that some species such as *Coryza canadensis* (L.) Cronquist, *Setaria viridis* (L.) P.Beauv. and *Chenopodium glaucum* L. occurred in a variety of microhabitats in the city. All these species are capable of self-fertilization and wind-dispersal (Cervelli *et al.*, 2013). To our knowledge, no study has focused on this type of species, which are successful in highly disturbed habitats and occur in several urban habitats. A central question for the understanding of urban plant biodiversity is related to the knowledge of the genetic structure of those species: do they have a patchy genetic structure and low gene flow between patches? Or do they have high gene flow?

In urban landscape, we expect spatially structured populations, with neighborhood populations more genetically similar than distant ones. This is the definition of the isolation by distance pattern (IBD, (Wright, 1943)). This pattern is due to the fact that gene flow is more likely to occur at small spatial scales (Van Rossum, 2010). But other factors such as demography, history or selection can modify this expected pattern. In highly fragmented landscape, such as urban landscape, the relation between genetic structures with geographical distance can be questioned. Urban environment is a patchy disturbed landscape, and as a consequence, it is not easy to derive expectations regarding the resulting genetic pattern: i.e. genetic structure induces by isolation, by distance or no genetic structure due to the influence of a disturbed environment. In such landscapes, studies assessing the congruence or non-congruence between the spatial structure and the genetic structure will help to unravel the genetic structure of the plant studied, and the underlying processes (IBD, or no structure).

The aim of this study was to explore the genetic structure of a ruderal plant frequently occurring in urban areas. The genetic structure was observed at two different spatial scales: at small scale within sites, plants were sampled at different levels of urbanization (three housing density zones (Bossu *et al.*, 2014b) . At a regional scale, plants were sampled in three towns, a large metropolis, a city and a village separated by a mosaic of urban and agricultural patches (Figure 1).

We used complementary approaches to study the spatial genetic variation of the species in the study area. Firstly, we assessed the genetic diversity and structure of the three geographically distinct sampling sites. We tested isolation by distance within the large metropolis.

Then, we used an individual-based clustering approach to detect the genetic structure without a priori regarding the spatial structure, and we estimated migration rate using a Bayesian method implemented in BIMr (Faubet & Gaggiotti, 2008).

We addressed the following questions to test our expectations:

(i) At local scale, as buildings may act as a barrier to the dispersal of seeds or pollen (Evans, 2010), we expect that geographical distance and urbanization may influence the genetic structure.

Are genetic distances influenced by geographical distance or urbanization within our sampling site?

(ii) At regional scale, as the village (Lauris) is located closer to the city (Aix-en-Provence) than to the metropolis (Marseilles), it should be closer genetically to the city than the metropolis. Does the genetic structure fit to the spatial structure?

2. Material and Methods

2.1 Species studied

Parietaria judaica L. is a ruderal species of the Urticaceae family growing abundantly in places extensively disturbed by man throughout urban areas of the Mediterranean region. The species has a long flowering period, from February-March to November, with two peaks of pollen in May/June and September/October (Bass & Bass, 1990; Fotiou *et al.*, 2011) when the plant releases 700-800 pollen grains/m³ (amato *et al.*, 1992). The species is wind-pollinated.

P. judaica reproduces both vegetatively and by seeds (Guardia & Belmonte, 2004) and can produce 250 000 seeds/m² in stress-free zone with dense stands against 65 000seeds/m² under xeric and stressed conditions. Seeds are barochorus. In impervious surfaces, they are dispersed by runoff of water, while in walls where the plant is commonly observed, and was sampled in this study, seeds are dispersed by wind (Bass & Bass, 1990). The perianths and involucre are covered with sticky hairs that facilitate dispersal on clothing, hair and fur. Furthermore, *P. judaica* is also anthropochorous with dispersal by machinery and footwear.

2.2 Study area and sampling

Samples were recorded at three sites located in the south of France in a highly urbanized area (EEA *et al.*, 2006). The three sites are respectively a port metropolis Marseilles (43°17'47''N, 5°22'12''E), a smaller city, Aix-en-Provence (43°31'52''N, 5°26'44''E), and a village, Lauris (43°44'52''N , 5°18'49''E, subject to growing urbanization (Figure 1.).

Marseilles is a large city of 240 km² with 850 726 inhabitants. The downtown area is dense, with buildings around courtyards or private gardens. The downtown area is surrounded by former villages that are now integrated within the city due to the expansion of urbanization as

residential, industrial or commercial areas. Aix-en-Provence is situated on the highway that links the south east of France (Côte d'Azur) and Italy. This is the second most important city in the Bouches-du-Rhône *département* (local authority), with an area of 180km² for 141 438 inhabitants. The city is constituted of a historic city centre surrounded by residential and commercial areas.

Finally, Lauris is a small village of 3 655 inhabitants, the population of which has doubled in the last decades. This attractiveness is due to proximity to larger cities, ease of access and cheaper real estate market than in larger cities, offering a better quality of life. It is located at 26 km north-west of Aix-en-Provence and at 53 km from Marseilles (Figure 1.). Aix-en-Provence is closer than Lauris to Marseilles (Figure 1.).

For this study, a total of 169 individuals of *P. judaica* were collected in walls. In more details, 88 individuals were sampled in Marseilles in three zones according to a gradient of built-up density, 52 individuals in Aix-en-Provence (city centre and peripheral area), and 29 individuals in Lauris only in the village centre since the species was not detected outside the old village.

2.3 Individual genotyping

Samples (leaves) were stored in silicate-gel, and 20mg of dry leaves was sent to Genoscreen (Lille, France). Total genomic DNA was isolated from individuals' leaf tissues using NucleoSpin Plant II (Macherey-Nagel, Duren, Germany).

PCR was performed in 25µL reaction volumes with 2 µg of template DNA, 1U of Taq polymerase (FastStart - Roche Diagnostics), 0.6 mM of dNTPs, 3.75 mM of MgCl₂, 0.1µM of each forward and reverse primer. The amplification profiles included initial denaturation at 95°C for 10 min; followed by 40 cycles of denaturation at 95°C for 30 s, annealing at 55°C

for 30 s, and extension at 72°C for 1 min; then final extension at 72°C for 10 min. For each PCR, negative and positive controls were included.

1 µL of PCR products were analyzed on a 3730 XL sequencer (Applied Biosystems, Waltham, United States) and genotyped with GENEMAPPER v.4.0 software (Applied Biosystems).

2.4 Genetic diversity of the sampling sites

Genotypic disequilibrium between loci was tested with genotype randomizations over all samples between all pairs of loci (5 500 permutations) using the log-likelihood ratio G -statistic. The following descriptive genetic diversity measures were calculated for each sampling site: expected heterozygosity (H_e); observed heterozygosity (H_o); Allelic Richness (A). Hardy-Weinberg equilibriums were tested using exact Fisher tests based on 1000 random permutations of alleles between individuals. We used Fstats 2.9.3.2 software (Goudet, 2001) for all this previous measures. Bonferroni correction was used in all multiple tests with a nominal significance level of 0.05 (Dunn, 1959).

Genetic diversity (H_e , H_o and A) and test of Hardy-Weinberg equilibrium for each locus in each sampling site are available from (Bossu *et al.*, 2014a). We report a summary of these results in the Figure 1, adding the information of the number of private alleles for each sampling site.

We also estimated within-population inbreeding coefficient (F_{IS}) (Weir & Cockerham, 1984) and tested F_{IS} departure from Hardy–Weinberg using a randomization test (33000 random permutations).

2.5 Genetic structure using sampling sites as units

We estimated pairwise genetic differentiation (F_{ST}) between sampling sites (Weir & Cockerham, 1984) and tested the significance using randomization test (3000 random permutations).

A Mantel test (Mantel, 1967) was conducted using the R package *ade4* (Dray & Dufour, 2007) to test the relation between individual genetic and geographical pairwise distances within each sampling site. In Marseille, we also tested the relation within each level of urbanization. Significance of the test was assessed with 10000 permutations. Three individual genetic distances were calculated using the software SPAGeDI (Hardy & Vekemans, 2002): kinship coefficient (Loiselle *et al.*, 1995), a relationship coefficient (Lynch & Ritland, 1999) Lynch and Ritland (1999)(r coef), and the individual distance A_{ij} (Rousset, 2000).

2.6 Genetic structure using individuals as units

Structure 2.3.4 (Pritchard & Wen, 2003), was used to infer the existence of a genetic structure at individual level without any a priori on population. We conducted 20 independent runs using the admixture model, for each value of K (= number of clusters) varying from 1 to 6 (i.e. maximum number of expected clusters when considering an area of different urbanization density), with burn in of 10,000 and total chain length of 50,000. We determined K according to the variation of $LnD(P)$. We also used the method developed by Evanno *et al.* (2005) to check for the optimum number of clusters.

Once the number of clusters was estimated, each individual was assigned to one cluster according to the value of their ancestry coefficient.

2.7 Recent migration rates between genetic clusters

To determine the rates and the direction of recent migration and the environmental factors which potentially explain the observed gene flow patterns, we used a Bayesian method implemented in the software BIMr (Faubet & Gaggiotti, 2008). We consider as working populations the genetic clusters estimated in the previous step. BIMR analyzes multilocus genotypes to infer the proportion of the population that immigrated during the last generation by measuring gametic disequilibrium generated by migration (Faubet & Gaggiotti, 2008). BIMr allows departures from Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) within populations. We ran ten replicates with a total of 1 000 000 iterations each. For each of the ten replicates, we first ran each MCM for 20 short pilot runs of 1000 iterations each. We collected 20 000 samples from each of the ten replicates using a thinning interval of 50 iterations.

3. Results

3.1 Genetic diversity using sampling site as units

Testing for genotypic associations at all pairs of loci did not reveal any significant disequilibrium (all p-values > 0.0003; values after Bonferroni correction), suggesting that the loci could be considered as independent. Loci were not in Hardy-Weinberg equilibrium at each sampled site (all p-values < 0.0004, after Bonferroni correction).

Inbreeding coefficients were high and showed significant deficit of heterozygosity ($F_{IS\text{ Lauris}} = 0.56$, p-value = 0.0015; $F_{IS\text{ Marseilles}} = 0.55$, p-value = 0.0015), especially in Aix-en-Provence ($F_{IS} = 0.74$, p-value=0.0015).

3.2 Genetic structure using sampling site as units

Pairwise genetic differentiation (F_{ST}) were very low but significant (p -value <0.05 with Bonferroni correction), indicating little genetic differentiation between the 3 sample sites (Figure 1). The geographical distance between Marseilles and Lauris is greater than the other geographical distances, but the genetic differentiation coefficient between Lauris and Marseilles is lower ($F_{ST} = 0.057$) than the pairwise genetic differentiation between Marseilles and Aix ($F_{ST} = 0.085$, Figure 1). As expected from their geographical proximity, the genetic differentiation between Lauris and Aix-en-Provence and Marseilles is low ($F_{ST} = 0.037$, Figure 1).

Whatever the study site, we did not observe any correlation between geographical and genetic distances (Table 1). As for the different built-up density, no correlation was observed at Marseilles, between the kinship coefficient (Loiselle *et al.*, 1995) and geographical distance, either in the high built-up density zone $r_{Mantel} = -0.04$, p -value = 0.770, or in the intermediate built-up density zone $r_{Mantel} = -0.022$, p -value = 0.683 and or in the low built-up density zone $r_{Mantel} = 0.007$, p -value = 0.428.

3.3 Genetic structure using individuals as units

The Bayesian clustering approach, STRUCTURE, detected two as the most likely value of genetic clusters. This value of 2 was confirmed by Evanno's method. One of the clusters (referred to as cluster 1) contains only the sampled site of Marseilles and the second one (referred to as cluster 2) grouped Aix-en-Provence and Lauris in a single cluster (Figure 2).

We then assigned each individual to one of the two genetic clusters when its inferred ancestry coefficient was the highest (Rule of Bayes). This assignment of each individual to its population of origin enabled us to detect individual migrants (Manel *et al.*, 2005). Ninety-

three per cent of individuals from Lauris and 94% of individuals from Aix belonged to cluster 1, while 93 % of individuals from Marseilles belonged to cluster 2 (Figure 2). More specifically, these numbers varied according to built-up density. At Aix-en-Provence, in the city centre, 96% of individuals sampled were assigned to cluster 2, while only 92% in suburban area were assigned to cluster 2. At Marseille, in the city centre, 93% of individuals sampled were assigned to cluster 1, 89% for the intermediate built-up density zone, and 96% for the low density zone.

Those results provide a first picture of the recent gene flow between the two clusters. In order to better characterize pattern of dispersal, we inferred recent directional migrations.

3.4 Recent migration rates between genetic clusters

The migration rates were low and higher from cluster 1 (Marseilles) to cluster 2 (Aix-Lauris) (Migration rate = 0.035) than in the direction Aix-Lauris cluster to Marseilles (Migration rate = 0.026) (Figure 2 a.). Those results were confirmed by assignment test since few individuals located in one group were assigned to the other. We also estimated migration rates between the three sampled sites (Figure 2.b.). We observed very low migration rates between Marseilles and the other two sites, in agreement with the values of pairwise genetic differentiation.

4. Discussion

The main result of our study is the absence of spatial genetic structure at small scale, within Marseille, and high genetic differentiation at regional scale for *P. judaica*, an abundant species in urban environment. This indicates that patchy local urban habitat does not influence the genetic structure, and that this species has a potential for high gene flow between different types of urban habitats. *P. judaica* was structured by fragmentation at regional scale.

At local scale, we observed non-significant isolation by distance, in the three cities (i.e. sampling sites). This can be easily explained in Lauris, by the spatial scale investigated being too small because of the absence of individuals outside the village: pairwise geographical distances between samples ranged from 6 to 285 meters. It can be difficult to detect spatial genetic structure at so small a scale for a plant that is anemophilous. Its pollen can be wind dispersed (Franchi *et al.*, 2007). At this fine scale, gene flow through pollen dispersal is high. But in Aix-en-Provence and Marseilles, distances between pairs of individuals were greatest, ranging from 51 to 2868 meters and 7 to 10254 meters, respectively. As a consequence, we expected to detect isolation by distance caused by built-up density. Furthermore, the high level of inbreeding observed for this species in each city suggested the presence of a spatial genetic structure (Hardy *et al.*, 2006). But *P. judaica* is a species that produces two types of pollens, a partially hydrated pollen and a partially dehydrated pollen (Franchi *et al.*, 2007). Whereas the partially dehydrated pollen allows long distance dispersal, the viability of partially hydrated pollens depends on their relative hydration level. If pollens are weakly hydrated, their viability is low (Franchi *et al.*, 2007). Partially hydrated pollens can be involved in small distance dispersal, and could favour autogamy, while dehydrated pollens can allow longer distances dispersal and favour allogamy and gene flow among populations. So the spatial structure observed, high inbreeding but no isolation by distance, suggests that both types of reproduction are combined and that both play a role in the formation of inbreeding, but with high gene flow. In addition, the climatic conditions in this area contribute strongly to the dispersal of pollen. Those cities are exposed to a strong wind corridor caused by the Mistral. For example at Marseilles ([CSL STYLE ERROR: reference with no printed form.]), wind speed is higher than 57km/h ten days a month, and higher than 100km/h one day a month, on average. Wind can allow pollen dispersal in spite of physical barriers represented by buildings. Pollens of *P. judaica* are well adapted to wind dispersal (amato *et*

al., 1992) and those specific weather conditions can also explain the absence of isolation by distance at city scale. Plant species pollinated by insects were often more strongly impacted by urbanization, because pollinators prefer to visit large populations, which are more rarely found in these urbanized areas (Cheptou & Avendaño V, 2006; Hennig & Ghazoul, 2011). Finally, seed dispersal can also contribute to the lack of spatial genetic structure, suggesting high local gene flow. *P. judaica* seeds are barochorus, but different abiotic conditions such as the winds encountered here, (or runoff of water) can contribute to their dispersal over several meters. Moreover, seeds have sticky hairs that facilitate dispersal on clothing or animal fur.

At regional scale, the genetic structure detected from the analysis of individual multilocus genotypes indicated two well-differentiated genetic clusters with a clear separation between Lauris/Aix en Provence and Marseille.

The two genetic clusters are not fully separated since admixture has been detected by STRUCTURE between the clusters and BIMr detected some recent gene flows (Figure 2). This genetic pattern can be explained by pollen or seed flux. Pollen dispersal by wind at regional distance is probably low because pollen viability depends to temperature, water and U.V., and often the viability of pollen is less than their dispersal ability (Bohrerova *et al.*, 2009). Furthermore, gene flow is bidirectional while usually wind has a preferred direction. If wind was involved in gene flow, due to the presence of the Mistral (strong wind), gene flow would be unidirectional (toward the south). Consequently, seed dispersal plays an important role in gene flow at regional scale.

Human dispersal of seeds by involuntary transportation may have promoted this recent gene flow. The seed morphology of *P. judaica* is fully adapted to human-mediated dispersal. According to Ansong & Pickering (2014), traits which influence the attachment of seeds to clothing are seed number, position of seeds on the plants (ideally between 10 to 40 cm from

the ground) and morphology of seed. *P. judaica* fits to those requirements: it is abundant in urban environment, and now widespread in the world (Randall, 2012), able to produce a high number of seeds (up to 250 000 seeds/m² (Guardia & Belmonte, 2004)). In addition, urban walls are its ideal habitat. *P. judaica* stands 0.2-1m tall and the perianths and involucre are covered with sticky hairs (Bass & Bass, 1990). Moreover, *P. judaica* seeds have been observed on vehicles (Ansong & Pickering, 2013). The flux of vehicles between Marseilles and Aix-en-Provence is very high (139 000 vehicles per day between the two cities, (AGAM, 2012). Long distance migration events can be explained by human-mediated dispersal.

5. Conclusion

The genetic pattern detected in this study indicated a high inbreeding coefficient at local scale and high differentiated coefficient at regional scale. The high abundance and persistence of *P. judaica* in the city at small scale can be explained by high wind-dispersed pollen production, and an important potential of gene flow at various scales due to mixed strategy of pollination and dispersal mode (wind, human), and high pollen viability in disturbed environment. A previous study found that pollen viability of *P. judaica* is highest when it comes from plants collected in high traffic intensity areas, where they are exposed to high environmental pressures such as heavy metal (Fotiou *et al.*, 2011). In addition, human mediated seed dispersal is possible both at local and regional scale, allowing long dispersal distance.

However, these results cannot be generalized to other species, because plants have very different modes of pollination and dispersal (Culley *et al.*, 2007). And some plant species that are disseminated by animals may be impacted by anthropic modification. For example, roads are known to be a barrier to connectivity for animals species (Holderegger & Di Giulio, 2010), but they can be a dispersal vector for plants (Lippe & Kowarik, 2008). We observed

that plants have been insufficiently studied, although this is a frequent trait in urban environment (Lososová *et al.*, 2006). To our knowledge, some dispersal modes such as endozoochory have never been investigated in urban environment, whereas this trait is promoted in private gardens in high built-up density areas (Bossu *et al.* in prep). Further studies of genetic structure in urban environments on species with different pollination and dispersal modes are needed to better understand the dynamics of gene flow in urban environment.

Acknowledgments

This research was carried out as part of a Ph.D. thesis (PACA regional research grant no. 2011-019) and financially supported by the Agence Nationale de la Recherche (ANR, in English: the National Agency for Research). This research is a contribution to the TrameVerte Urbaine (TVU, N VD08 321105) program entitled “Assessment of urban green corridors and development of a reference frame: an infrastructure between aesthetic and ecology for a new urbanity”. The authors are sincerely grateful to Alex Baumel for his helpful and constructive comments which have significantly improved this paper.

References

- Adler F.R., Tanner C.J. (2013) Urban ecosystem processes. In: Urban ecosystems: ecological principles for the built environment. Cambridge University Press, New York, pp 74–138.
- AGAM (2012) Les déplacements dans l’espace métropolitain. Focus
- Ansong M., Pickering C. (2013) Are Weeds Hitchhiking a Ride on Your Car? A Systematic Review of Seed Dispersal on Cars. PLoS ONE **8**:e80275.
- Ansong M., Pickering C. (2014) Weed seeds on clothing: A global review. Journal of Environmental Management **144**:203–211.
- Aparicio A., Hampe A., Fernández-Carrillo L., Albaladejo R.G. (2012) Fragmentation and comparative genetic structure of four mediterranean woody species: complex interactions between life history traits and the landscape context. Diversity and Distributions **18**:226–235.

- Bass D.A., Bass D.J. (1990) *Parietaria judaica* L. A cause of allergic disease in Sydney. A study of habit and spread of the weed. *Review of Palaeobotany and Palynology* **64**:97–101.
- Benvenuti S. (2004) Weed dynamics in the Mediterranean urban ecosystem: ecology, biodiversity and management. *Weed Research* **44**:341–354.
- Blanchong J.A., Sorin A.B., Scribner K.T. (2013) Genetic diversity and population structure in urban white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management* **77**:855–862.
- Bohrerova Z., Bohrer G., Cho K.D., Bolch M.A., Linden K.G. (2009) Determining the viability response of pine pollen to atmospheric conditions during long-distance dispersal. *Ecological Applications* **19**:656–667.
- Bossu A., Bertaudière-Montès V., Dubut V., Manel S. (2014) Microsatellite Primers in *Parietaria judaica* (Urticaceae) to Assess Genetic Diversity and Structure in Urban Landscapes. *Applications in Plant Sciences* **2**:1400036.
- Bossu A., Marco A., Manel S., Bertaudière-Montes V. (2014) Effects of built landscape on taxonomic homogenization: Two case studies of private gardens in the French Mediterranean. *Landscape and Urban Planning* **129**:12–21.
- Carreiro M.M., Tripler C.E. (2005) Forest Remnants Along Urban-Rural Gradients: Examining Their Potential for Global Change Research. *Ecosystems* **8**:568–582.
- Cervelli E.W., Lundholm J.T., Du X. (2013) Spontaneous urban vegetation and habitat heterogeneity in Xi'an, China. *Landscape and Urban Planning* **120**:25–33.
- Cheptou P.-O., Avendaño V L.G. (2006) Pollination processes and the Allee effect in highly fragmented populations: consequences for the mating system in urban environments. *New Phytologist* **172**:774–783.
- Clergeau P., Croci S., Jokimaki J., Kaisanlahti-Jokimaki M.L., Dinetti M. (2006) Avifauna homogenisation by urbanisation: analysis at different European latitudes. *Biological Conservation* **127**:336–344.
- Culley T.M., Sbita S.J., Wick A. (2007) Population Genetic Effects of Urban Habitat Fragmentation in the Perennial Herb *Viola pubescens* (Violaceae) using ISSR Markers. *Annals of Botany* **100**:91–100.
- Czech B., Krausman P.R., Devers P.K. (2000) Economic Associations among Causes of Species Endangerment in the United States. *BioScience* **50**:593–601.
- D'amato G., Ruffilli A., Sacerdoti G., Bonini S. (1992) *Parietaria* pollinosis: a review. *Allergy* **47**:443–449.
- Dornier A., Cheptou P.-O. (2012) Determinants of extinction in fragmented plant populations: *Crepis sancta* (asteraceae) in urban environments. *Oecologia* **169**:703–712.
- Dornier A., Cheptou P.-O. (2013) Inferring contemporary dispersal processes in plant metapopulations: comparison of direct and indirect estimates of dispersal for the annual species *Crepis sancta*. *Heredity* **111**:1–7.
- Dray S., Dufour A.-B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software* **22**:1–20.
- Driscoll D.A., Banks S.C., Barton P.S., Lindenmayer D.B., Smith A.L. (2013) Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* **28**:605–613.
- Duncan R.P., Clemants S.E., Corlett R.T., Hahs A.K., McCarthy M.A., McDonnell M.J., Schwartz M.W., Thompson K., Vesik P.A., Williams N.S.G. (2011) Plant traits and extinction in urban areas: a meta-analysis of 11 cities. *Global Ecology and Biogeography* **20**:509–519.

- Dunn O.J. (1959) Estimation of the Medians for Dependent Variables. *The Annals of Mathematical Statistics* **30**:192–197.
- EEA, European Commission., Joint Research Centre. (2006) *Urban sprawl in Europe: the ignored challenge*. European Environment Agency ; Office for Official Publications of the European Communities, [distributor], Copenhagen, Denmark; Luxembourg.
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology* **14**:2611–2620.
- Evans K.L. (2010) Individual species and urbanisation. In: *Urban Ecology*, Cambridge university press. Kevin J. Gaston, New York, pp 53–87.
- Fahrig L., Merriam G. (1994) Conservation of Fragmented Populations. *Conservation Biology* **8**:50–59.
- Faubet P., Gaggiotti O.E. (2008) A New Bayesian Method to Identify the Environmental Factors That Influence Recent Migration. *Genetics* **178**:1491–1504.
- Fotiou C., Damialis A., Krigas N., Halley J.M., Vokou D. (2011) *Parietaria judaica* flowering phenology, pollen production, viability and atmospheric circulation, and expansive ability in the urban environment: impacts of environmental factors. *International Journal of Biometeorology* **55**:35–50.
- Franchi G.G., Nepi M., Matthews M.L., Pacini E. (2007) Anther opening, pollen biology and stigma receptivity in the long blooming species, *Parietaria judaica* L. (Urticaceae). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **202**:118–127.
- Frankham R. (2006) Genetics and landscape connectivity. In: *Connectivity conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 72–96.
- Goudet J. (2001) *FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9. 3)*.
- Guardia R., Belmonte J. (2004) Phenology and pollen production of *Parietaria judaica* L. in Catalonia (NE Spain). *Grana* **43**:57–64.
- Hardy O.J., Maggia L., Bandou E., Breyne P., Caron H., Chevallier M.-H., Doligez A., Dutech C., Kremer A., Latouche-Hallé C., Troispoux V., Veron V., Degen B. (2006) Fine-scale genetic structure and gene dispersal inferences in 10 Neotropical tree species. *Molecular Ecology* **15**:559–571.
- Hardy O.J., Vekemans X. (2002) spagedi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes* **2**:618–620.
- Hennig E.I., Ghazoul J. (2011) Plant–pollinator interactions within the urban environment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **13**:137–150.
- Holderegger R., Di Giulio M. (2010) The genetic effects of roads: A review of empirical evidence. *Basic and Applied Ecology* **11**:522–531.
- Von der Lippe M., Kowarik I. (2008) Do cities export biodiversity? Traffic as dispersal vector across urban-rural gradients. *Diversity and Distributions* **14**:18–25.
- Loiselle B.A., Sork V.L., Nason J., Graham C. (1995) Spatial Genetic Structure of a Tropical Understory Shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* **82**:1420.
- Lososová Z., Chytrý M., Kühn I., Hájek O., Horáková V., Pyšek P., Tichý L. (2006) Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **8**:69–81.
- Lynch M., Ritland K. (1999) Estimation of Pairwise Relatedness With Molecular Markers. *Genetics* **152**:1753–1766.

- Manel S., Gaggiotti O., Waples R. (2005) Assignment methods: matching biological questions with appropriate techniques. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:136–142.
- Manel S., Holderegger R. (2013) Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology & Evolution* **28**:614–621.
- Manel S., Schwartz M.K., Luikart G., Taberlet P. (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution* **18**:189–197.
- Mantel N. (1967) The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. *Cancer Research* **27**:209–220.
- McKinney M.L. (2002) Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience* **52**:883–890.
- McKinney M.L. (2004) Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Global Ecology and Biogeography* **13**:47–53.
- McKinney M.L., Lockwood J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* **14**:450–453.
- Newman B.J., Ladd P., Brundrett M., Dixon K.W. (2013) Effects of habitat fragmentation on plant reproductive success and population viability at the landscape and habitat scale. *Biological Conservation* **159**:16–23.
- Normales et records des stations météo de France - Infoclimat [online] URL: <http://www.infoclimat.fr/climatologie-07690-nice-cote-d-azur.html> (accessed 27 April 2015).
- Pellissier V., Muratet A., Verfaillie F., Machon N. (2012) Pollination success of *Lotus corniculatus* (L.) in an urban context. *Acta Oecologica* **39**:94–100.
- Pickett S.T.A., Cadenasso M.L., Grove J.M., Boone C.G., Groffman P.M., Irwin E., Kaushal S.S., Marshall V., McGrath B.P., Nilon C.H. (2010) Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental Management*
- Pritchard J.K., Wen W. (2003) Documentation for STRUCTURE software: Version 2. [online] URL: <http://pritch.bsd.uchicago.edu>
- Randall R.P. (2012) *A Global Compendium of Weeds 2nd Edition*, 2nd edn. Department of Agriculture and Food, Perth.
- Ren M.X., Li X.Q., Ding J.Q. (2010) Genetic variation and spread pattern of invasive *Conyza sumatrensis* around China's Three Gorges Dam. *Acta Oecologica* **36**:599–603.
- Ritland K. (1996) Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. *Genetics Research* **67**:175–185.
- Van Rossum F. (2009) Pollen dispersal and genetic variation in an early-successional forest herb in a peri-urban forest. *Plant Biology* **11**:725–737.
- Van Rossum F. (2010) Reproductive success and pollen dispersal in urban populations of an insect-pollinated hay-meadow herb. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **12**:21–29.
- Van Rossum F., Triest L. (2012) Stepping-stone populations in linear landscape elements increase pollen dispersal between urban forest fragments. *Plant Ecology and Evolution* **145**:332–340.
- Rousset (2000) Genetic differentiation between individuals. *Journal of Evolutionary Biology* **13**:58–62.
- Ruell E.W., Riley S.P.D., Douglas M.R., Antolin M.F., Pollinger J.R., Tracey J.A., Lyren L.M., Boydston E.E., Fisher R.N., Crooks K.R. (2012) Urban Habitat Fragmentation and Genetic Population

- Structure of Bobcats in Coastal Southern California. *The American Midland Naturalist* **168**:265–280.
- Sackett L.C., Cross T.B., Jones R.T., Johnson W.C., Ballare K., Ray C., Collinge S.K., Martin A.P. (2012) Connectivity of prairie dog colonies in an altered landscape: inferences from analysis of microsatellite DNA variation. *Conservation Genetics* **13**:407–418.
- Sala O.E. (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* **287**:1770–1774.
- Schoville S.D., Bonin A., François O., Lobreaux S., Melodelima C., Manel S. (2012) Adaptive Genetic Variation on the Landscape: Methods and Cases. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **43**:23–43.
- Schoville S.D., Widmer I., Deschamps-Cottin M., Manel S. (2013) Morphological Clines and Weak Drift along an Urbanization Gradient in the Butterfly, *Pieris rapae*. *PLoS ONE* **8**:e83095.
- Storfer A., Murphy M.A., Spear S.F., Holderegger R., Waits L.P. (2010) Landscape genetics: where are we now? *Molecular Ecology* **19**:3496–3514.
- Thompson K., McCarthy M.A. (2008) Traits of British alien and native urban plants. *Journal of Ecology* **96**:853–859.
- Tigas L.A., Van Vuren D.H., Sauvajot R.M. (2002) Behavioral responses of bobcats and coyotes to habitat fragmentation and corridors in an urban environment. *Biological Conservation* **108**:299–306.
- Vallet J., Daniel H., Beaujouan V., Rozé F., Pavoine S. (2010) Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science* **13**:412–424.
- Verboven H.A.F., Aertsen W., Brys R., Hermy M. (2014) Pollination and seed set of an obligatory outcrossing plant in an urban–peri-urban gradient. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **16**:121–131.
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J., Melillo J.M. (2008) Human Domination of Earth’s Ecosystems. In: Marzluff JM, Shulenberger E, Endlicher W, Alberti M, Bradley G, Ryan C, Simon U, ZumBrunnen C (eds) *Urban Ecology*. Springer US, pp 3–13.
- Wang H., Sork V.L., Wu J., Ge J. (2010) Effect of patch size and isolation on mating patterns and seed production in an urban population of Chinese pine (*Pinus tabulaeformis* Carr.). *Forest Ecology and Management* **260**:965–974.
- Weir B.S., Cockerham C.C. (1984) Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution* **38**:1358–1370.
- Wright S. (1943) Isolation by Distance. *Genetics* **28**:114–138.

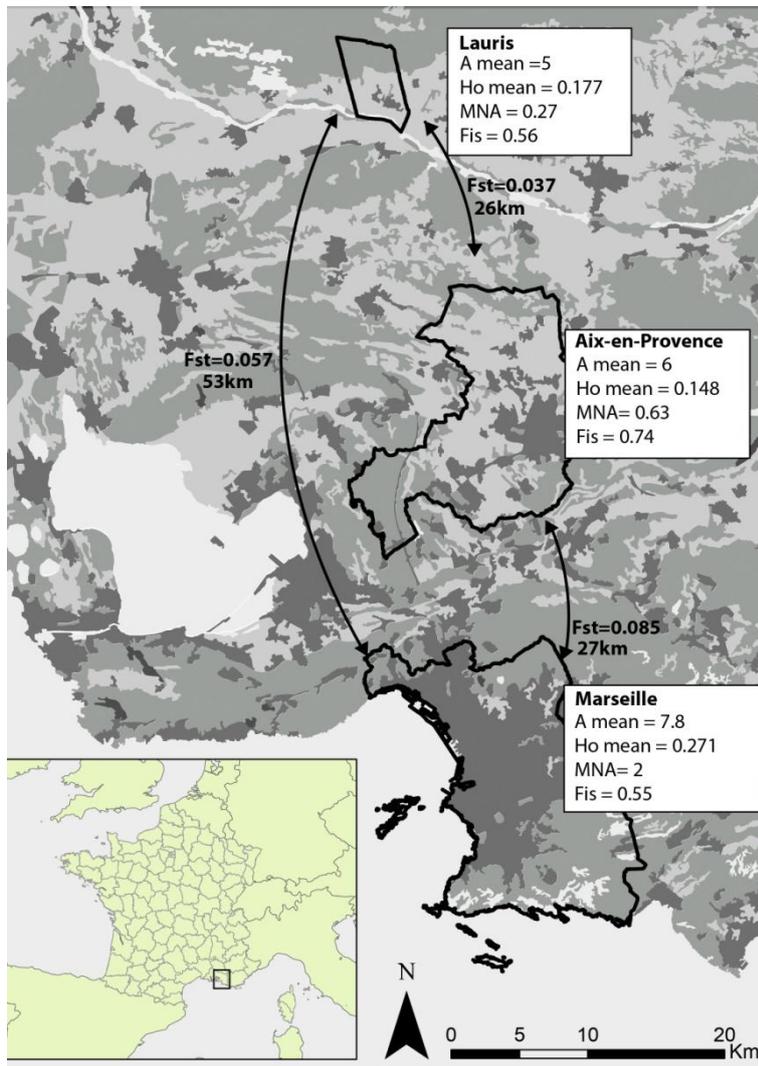
Tables

Table 1. Correlations between genetic and geographical distances.

	Kinship (Loiselle <i>et al.</i> , 1995)		Kinship (Ritland, 1996)		Rousset distance (Rousset, 2000)	
	mantelr	pval1	mantelr	pval1	mantelr	pval1
Marseille	0.005505964	0.37268	0.00374	0.41701	0.001243567	0.48235
Aix-en-Provence	-0.05020115	0.98025	-0.0518	0.97684	0.04497227	0.24824
Lauris	-0.01764833	0.66752	-0.036	0.78153	-0.12497719	0.95971

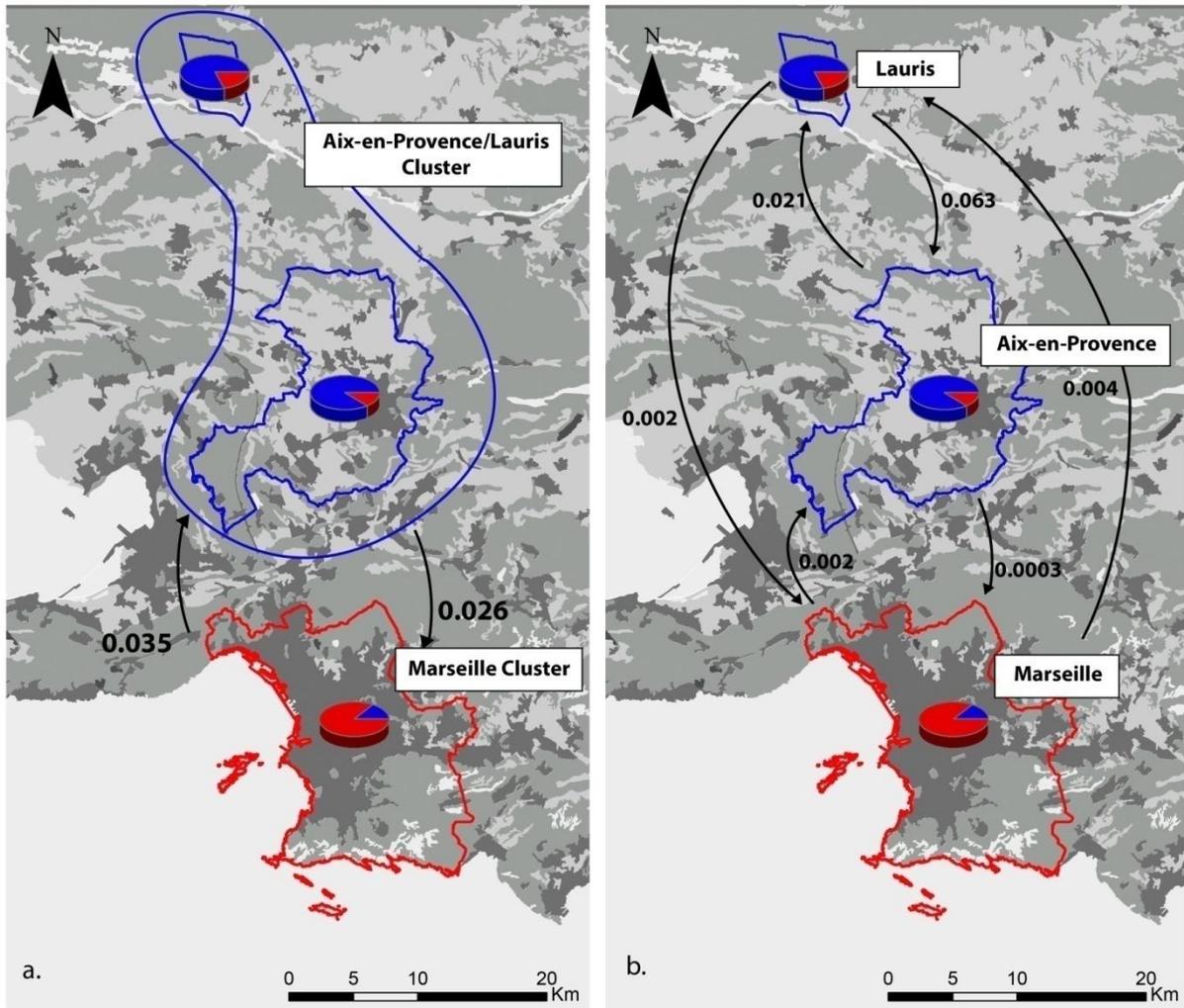
Figure Legends

Figure 1. Map of sampled sites in the South of France.



A mean: Mean allelic richness, Ho mean : Mean Heterozygosity observed , MNA: Mean number of private alleles, Fis : inbreeding coefficient, Fst: fixation index
Legend. Light grey : agricultural landscape, Grey : forest, Dark grey : urban area.

Figure 2. Average percentage of inferred ancestry of individuals in each town and migration rate calculated with BimR on genetic cluster (a.) or on sampled site (b.).



Red color: genetic cluster 1 from STRUCTURE ; blue color: genetic cluster 2.

4. Résultats et discussion

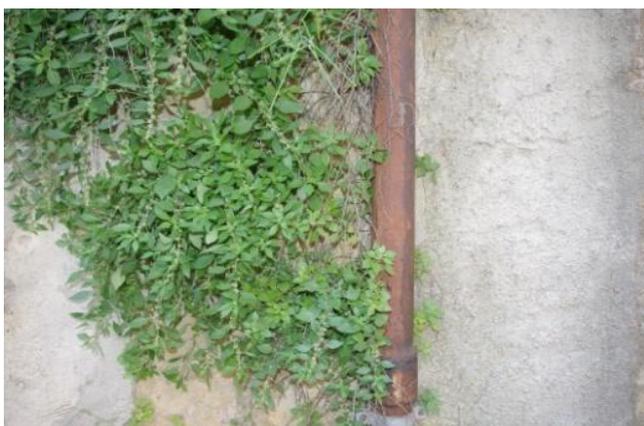
A l'échelle locale, au sein des trois sites étudiés, **les résultats ne montrent pas d'isolement par la distance**. D'après les résultats des parties précédentes (Partie 1 et 2), nous nous attendions à avoir un isolement par la distance, avec un isolement plus fort dans les zones de forte densité de bâti. Nous observons cependant un fort taux de consanguinité (ou indice de fixation) ($FIS= 0.55$ pour Marseille, $FIS= 0.76$ pour Aix et $FIS= 0.56$). Ces résultats peuvent s'expliquer par le mode de reproduction de *P. judaica*. Cette espèce, anémogame et autoféconde, est capable de produire deux types de pollens : un pollen partiellement hydraté pour la dispersion courte distance, et un pollen partiellement déshydraté pour la dispersion longue distance (Franchi *et al.*, 2007). Ces différents modes de pollinisation permettent à l'espèce de réaliser une pollinisation longue distance (important flux de gènes) en parallèle de l'autofécondation (fort taux de consanguinité). Ces résultats confirment que **l'anémogamie peut être un avantage pour les espèces végétales présentes en milieu urbain** étant donné que l'entomogamie est un mode de pollinisation moins performant dans ce milieu (Andrieu *et al.*, 2009). Par ailleurs, l'échantillonnage des individus de *P. judaica* avait été fait à Marseille dans les jardins privés et dans le milieu interstitiel. L'analyse de la structure de la population n'a pas montré une discrimination entre les individus observés dans les jardins privés et ceux observés dans le milieu urbain interstitiel (mur, fissure, trottoir,..).

A l'échelle régionale, nous avons observé une structure spatiale avec 2 populations génétiques : l'une correspond au site de Marseille et l'autre regroupe les sites Aix-en-Provence/Lauris. L'analyse des flux de gènes récents a montré que ces deux populations échangeaient des gènes, mais ce flux de gènes est faible. **Ces flux de gènes récents peuvent s'expliquer par son mode de dissémination secondaire : l'anthropochorie**. Les mouvements pendulaires entre les villes de Marseille et Aix-en-Provence sont très importants, et peuvent expliquer ces flux de gènes.

Le but de ces travaux était d'étudier la structuration génétique d'une espèce anémophile en milieu urbain. Ces résultats vont à l'encontre de nos hypothèses, pour cette espèce « adaptée » au milieu urbain. **A l'échelle locale, les flux de gènes au sein de milieu urbain sont importants, tandis qu'une structuration est observée au niveau régional**. Les habitats naturels qui entourent les zones urbaines, en ne présentant pas d'habitats colonisables par l'espèce, semblent agir comme des barrières à sa dispersion à l'échelle régionale. Cependant, étant donné l'existence d'une grande diversité de modes de pollinisation et de dissémination chez les végétaux, ces observations ne sont pas généralisables aux autres espèces végétales. Il serait donc intéressant d'étudier d'autres plantes avec le même mode de dissémination pour confirmer ces résultats, ou avec des modes de

dissémination pas encore étudiés, tel que l'endozoochorie, qui semble être un mode de dissémination favorisé par les espèces végétales des jardins privés des zones de forte densité de bâti (cf. Partie 2. Composition fonctionnelle de la flore spontanée des jardins privés p.65).

Synthèse générale



Légende (de haut en bas, de gauche à droite) : Jardin pavillonnaire à Lauris (Vaucluse, France, 2011) ; *Parietaria judaica* L. ; *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle ; Jardin en coeur d'îlot à Marseille (Bouches-du-Rhône, France, 2015)

L'urbanisation induit de nombreuses modifications abiotiques (Pickett *et al.*, 2010; Adler & Tanner, 2013b) qui, associées aux pertes d'habitats entraînent des changements de la faune et de la flore (McKinney, 2002). Alors que certaines espèces disparaissent à cause des conditions environnementales liées au milieu urbain, certaines espèces persistent, trouvant les conditions nécessaires à leur maintien dans ces zones urbaines (McKinney, 2002) et constituent la biodiversité urbaine. Cette biodiversité urbaine peut s'observer dans les fragments d'habitats naturels ou dans les nouveaux habitats aménagés par l'homme. Ces nouveaux habitats sont constitués notamment par des Espaces à Caractère Naturel (ECN). Parmi ces espaces, ce travail de thèse s'est focalisé sur un composant majoritaire des ECN en milieu urbain: le jardin privatif (Encadré 2 p.18). L'organisation de la vie végétale au sein du jardin privatif se fait par des pratiques de plantation et de gestion. Ces pratiques de plantation favorisent l'introduction d'espèces végétales cultivées qui constituent une composante majeure de la biodiversité végétale des jardins (Marco *et al.*, 2008). Ces espèces introduites volontairement dans les jardins, en se naturalisant, s'intègrent à la flore spontanée des jardins privatifs. Les pratiques de gestion, quant à elles, sélectionnent les espèces végétales spontanées à travers les types d'habitats qu'elles créent et en fonction des critères de choix individuels. Ce travail a permis d'évaluer le rôle des jardins privatifs dans la dynamique de végétation en milieu urbain à travers l'étude des différents niveaux de biodiversité de la flore spontanée : spécifique et fonctionnelle, mais aussi d'un point de vue dynamique à travers l'étude de la connectivité (Figure 28). Une des originalités de mon travail hormis le contexte d'étude repose sur l'étude de ces différents niveaux de biodiversité.

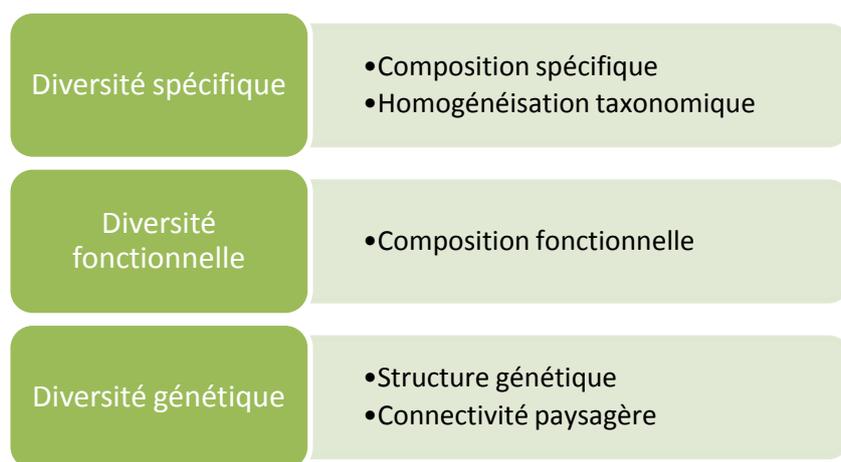


Figure 28. Les différents niveaux de biodiversité étudiés et les patrons et mécanismes qu'ils ont permis d'étudier.

L'étude de la composition spécifique des jardins met en évidence que la flore spontanée des jardins des zones de forte densité de bâti est similaire entre les deux sites étudiés (Lauris et Marseille). Nous y observons des espèces **rupicoles** telles que *Parietaria judaica* L. et *Cymbalaria*

muralis G.Gaertn., B.Mey. & Scherb. Ces espèces, qui peuvent être qualifiées d' « exploiters » (McKinney, 2002), ont déjà été rencontrées dans le milieu urbain en région méditerranéenne dans d'autres études (Benvenuti, 2004) car elles peuvent persister dans des conditions de forte sécheresse et de forte alcalinité. Nous avons aussi observé des espèces ombrophiles (comme *Hedera helix*) et héliophiles (comme *Oxalis coriculata*) (Girerd & Roux, 2011). Ces observations suggèrent la présence de conditions stationnelles différentes entre les jardins et confirment l'explication d'une plus faible similarité entre les jardins dans cette zone. Dans les jardins des zones de moyenne et de faible densité de bâti, ainsi que dans les friches, nous observons des communautés différentes entre les deux sites. A Lauris, les espèces observées comme *Rostraria cristata* (L.) Tzvelev, *Urospermum dalechampii* (L.) Scop. ex F.W. Schmidt et *Veronica arvensis* L. reflètent un passé agricole, alors qu'à Marseille, nous avons plutôt observé des espèces rudérales telles que *Polycarpon tetraphyllum* (L.) L. et *Hordeum murinum* L.

L'urbanisation est connue pour être l'une des causes principales de l'homogénéisation taxonomique des communautés. La première partie de ce travail de thèse s'est attachée à évaluer ce processus au sein des communautés végétales spontanées des jardins privés. La flore spontanée des jardins est en majeure partie constituée d'espèces exotiques (68% des espèces inventoriées lors d'un inventaire exhaustif des jardins (Bossu *et al.* 2011)). L'étude de l'homogénéisation taxonomique dans les jardins privés des zones de forte densité de bâti ne s'est faite que par des proxy de l'homogénéisation taxonomique via l'étude de la similarité floristique entre les jardins et l'effet des espèces exotiques sur cette similarité dû à l'absence de données temporelles dans les zones de forte densité de bâti. Les habitations des zones de forte densité de bâti datent du XIX^{ème} siècle, les jardins de ces zones ont souvent eu des apports extérieurs de terre ; il n'était donc pas possible de comparer la flore de ces jardins avec de milieux témoins avant urbanisation. La plupart des résidences pavillonnaires sont au contraire bâties sur des terrains anciennement agricoles. La composition taxonomique des friches post agricoles comparée avec celle des jardins privés a ainsi permis d'introduire une composante temporelle pour l'évaluation de l'homogénéisation taxonomique dans les zones périurbaines et d'extension urbaine.

L'étude de la similarité floristique entre les jardins a révélé un processus d'homogénéisation taxonomique dans les jardins de moyenne et de faible densité de bâti tandis que la flore spontanée des jardins privés des zones de forte densité de bâti est moins similaire qu'en périphérie. Les espèces exotiques ont confirmé ces résultats : alors que la présence de ces espèces diminuait la similarité entre les jardins du centre, elle augmentait la similarité des jardins des zones périphériques. Nos résultats nuancent par conséquent les observations couramment faites en milieu urbain (McKinney, 2006), où habituellement l'urbanisation est associée à l'homogénéisation

biotique lorsqu'elle est appréhendée à large échelle. Nous avons supposé que la plus faible similarité observée en centre urbain était due aux différentes conditions stationnelles mais aussi à la difficulté des espèces à se disperser dans cet environnement très fragmenté.

L'étude qualitative de la composition spécifique des jardins réalisée dans la deuxième partie de ce travail de thèse a permis de confirmer ces hypothèses.

Mon travail de thèse a également permis de renforcer les connaissances sur la composition fonctionnelle de la flore spontanée des jardins. En effet, nous avons mis en évidence que **la composition fonctionnelle variait le long du gradient de densité de bâti**. Les jardins situés dans les zones de forte densité de bâti sont constitués d'espèces phanérophytes, souvent des espèces cultivées naturalisées. Tandis que dans les zones de moyenne et de faible densité de bâti, on observe des assemblages hémicryptophytes/thérophytes principalement dus à la présence de l'habitat pelouse, peu fréquent dans les zones de forte densité de bâti. Cet assemblage se retrouve dans les études portant sur la matrice urbaine d'autres villes (Lososová *et al.*, 2006; Thompson & McCarthy, 2008). Des travaux ont également mis en évidence une dynamique de successions végétales en ville au cours du temps avec : majoritairement des espèces annuelles aux premiers stades, et des espèces pérennes dans les stades post-pionniers (Pysek *et al.* 2004). L'étude de ces successions végétales au sein des jardins privés aurait pu être réalisée de manière synchronique en connaissant « l'âge du jardin ». Cependant, « l'âge du jardin » est plus difficile à évaluer que l'« âge de friche ». L'âge d'une friche correspond à la durée depuis le moment où il y a eu un arrêt des activités anthropiques (agriculture, industrie) jusqu'à nos jours et peut être estimé par l'analyse d'images diachroniques. L'âge d'un jardin pourrait donc correspondre à la durée à partir de la fin de la construction de la maison jusqu'à maintenant, mais les aménagements (plantation d'un gazon, apport de terre, ...) peuvent conduire à des modifications de la communauté végétale. L'histoire du jardin serait donc à prendre en compte mais les changements de propriétaires rendent difficile cette prise en compte et nécessiterait un travail d'enquête approfondi. Les pratiques de jardinage sont également un élément important qu'il aurait fallu considérer, car comme l'a montré Politi Bertoncini *et al.* (2012), elles favorisent certains traits. Lors de la réalisation des inventaires en 2010, aucune enquête sur les pratiques n'a été réalisée. En effet, les premiers essais d'enquêtes sur les pratiques ont révélé qu'il était difficile pour les jardiniers d'indiquer précisément leurs pratiques en raison d'une absence de régularité (Marco, 2008). Les pratiques de jardinage sont des sujets d'études en sociologie (Frileux, 2010; Barrault, 2012). Une perspective de ce travail serait d'intégrer les sciences sociales dans l'étude du rôle des jardins privés dans la dynamique de la biodiversité afin de lier les pratiques à la composition des communautés à l'instar de Politi Bertoncini *et al.* (2012).

La composition fonctionnelle comparée entre la flore du jardin et la flore urbaine décrite dans la littérature est similaire pour les traits liés à la persistance de l'espèce mais cette composition diverge pour les traits liés à la dispersion.

Concernant les traits liés à la dispersion des espèces, les communautés végétales des jardins situées dans les zones de forte densité de bâti sont constituées d'espèces entomogames. Cependant, l'entomogamie est un mode de pollinisation peu favorisé en milieu urbain (Benvenuti, 2004; Lososová *et al.*, 2006), car les insectes sont moins abondants dans ce milieu (Forman, 2014d). Dans les jardins des zones de forte densité de bâti, nous avons aussi observé de la dissémination par endozoochorie. La hauteur des bâtis entourant les jardins des zones de forte densité de bâti peut constituer un obstacle aux flux de gènes. La dissémination par un vecteur animal (souvent avicole) représente un moyen de contourner ces barrières physiques.

La présence de modes de dispersion particuliers en centre urbain et l'absence de certaines espèces exotiques dans les zones de forte densité de bâti (comme *Conyza sumatrensis* très fréquent dans les jardins périphériques) nous a permis de conforter nos hypothèses sur les barrières à la dispersion que peuvent créer le bâti dans les zones urbaines.

La faible similarité des assemblages spécifiques (en particulier dans les zones fortement urbanisées) due à la diversité des conditions stationnelles suggérait initialement un fonctionnement type métacommunauté se rapprochant du modèle « species-sorting » où la qualité des patches (conditions environnementales) est le facteur majeur influençant la composition des communautés. Cependant, l'analyse fonctionnelle des communautés végétales a mis en avant la présence de fortes barrières à la dispersion dans le milieu urbain dense. La dispersion doit donc être un facteur prépondérant dans la composition des communautés, ce qui nous laisse penser que les patrons observés doivent donc plus se rapprocher d'un modèle « Mass effect » dans lequel l'effet de la dispersion des organismes surpasse l'effet de filtre joué par l'habitat. Pour vérifier cela, il faudrait prendre en compte l'abondance des espèces dans les jardins privés. Lors des inventaires floristiques, les abondances des espèces ont été estimées au niveau des pelouses via l'échelle de recouvrement de Braun-Blanquet. Cependant, pour les autres habitats échantillonnés dans les jardins (plate-bande, haies,..), il n'a pas été possible de positionner des quadrats ni de compter les individus un à un en ce qui concerne les espèces herbacées.

Afin d'appréhender la dispersion des espèces, nous avons étudié dans la dernière partie la structure génétique d'une espèce fréquente en milieu urbain, anémophile, barochore mais capable de se disséminer par épizoochorie.

La plupart des études génétiques en milieu urbain portent sur des espèces entomogames (Table 5 p.104), alors que l'anémogamie est un mode de pollinisation favorisé en milieu urbain (Lososová *et al.*, 2006). Nous avons observé des flux de gènes importants au sein du milieu urbain pour l'espèce anémogame étudiée. L'échantillonnage ayant été réalisé sur plusieurs sites, nous avons également étudié la structure génétique de cette espèce à l'échelle régionale: **une structuration génétique apparait au niveau régional où les habitats naturels, en ne présentant pas d'habitats colonisables par l'espèce, agissent comme des barrières aux flux de gènes. L'anthropochorie pourrait être un facteur important pour le maintien de la connectivité en milieu urbain aussi bien à l'échelle locale fine qu'à une plus large échelle. L'anthropochorie est un mode de dissémination secondaire qui semble jouer un rôle important dans un milieu anthropique (Auffret *et al.*, 2014) et qui pourtant reste encore relativement peu étudié.**

Etant donnée la diversité des modes de pollinisation et de dissémination des plantes, ces observations ne sont pas généralisables aux autres espèces végétales. Il serait donc intéressant d'étudier d'autres plantes avec le même mode de dissémination pour confirmer ces résultats, ou avec des modes de dissémination pas encore étudiés, tel que l'endozoochorie. Une prochaine étape de l'étude de la connectivité en milieu urbain serait d'utiliser un logiciel qui simule les flux de gènes dans les paysages hétérogènes comme le logiciel « cdpop » (Landguth & Cushman, 2010) pour les appliquer aux espèces végétales et de confronter les résultats aux résultats empiriques. Cependant une des difficultés avec le milieu urbain sera de prendre en compte les facteurs anthropiques qui peuvent influencer les flux de gènes.

Ce travail a ainsi permis de montrer que le jardin privatif est un élément paysager important qui ne doit plus être ignoré lors des évaluations de la biodiversité urbaine qui fait le plus souvent uniquement référence aux espaces publics. Nous avons aussi observé que l'étude d'un élément particulier du paysage peut montrer des variations avec l'étude du paysage de manière globale. Ce changement d'échelle correspond à un changement du grain de l'étude et permet d'observer l'hétérogénéité des processus à une échelle plus fine. A l'instar des approches classiques des effets de l'urbanisation sur la biodiversité (Blair, 2001; Kühn & Klotz, 2006; Godefroid & Koedam, 2007; Ranta & Viljanen, 2011), notre analyse s'est basée sur une analyse le long d'un gradient d'urbanisation. Bien que cette vision soit une simplification de la ville, en réalité beaucoup de villes et notamment Marseille sont polycentriques (Salat, 2011), l'analyse de l'occupation du sol et nos résultats révèlent une variabilité de nos variables environnementales et biologiques en fonction du gradient d'urbanisation. Malgré la présence de noyaux villageois ou de zones résidentielles dans les zones d'extension urbaine, nous observons une rupture forte entre le centre ville et la périphérie.

Nos travaux témoignent de la nécessité pour l'écologie urbaine de se baser sur les corpus théoriques de différentes disciplines (écologie du paysage, écologie des communautés, écologie fonctionnelle, génétique des populations) pour la compréhension des processus à l'œuvre dans les espaces urbanisés.

Nos résultats apportent de nouveaux éléments de réflexion pour aider à l'élaboration des politiques d'urbanisation au regard de la conservation de la biodiversité. Les études comparatives menées sur Lauris et Marseille depuis 2008 ont en effet montré l'importance des formes d'urbanisation sur la composition floristique taxonomique et fonctionnelle observée dans les jardins privés. L'évolution actuelle des modes d'utilisation et d'occupation des sols tend à reproduire dans les zones rurales qui s'urbanisent les mêmes patrons fonctionnels que ceux des zones urbaines denses. Il est donc important de s'interroger sur les nouveaux modes d'urbanisation associés non plus à l'étalement urbain comme les lotissements pavillonnaires, mais aussi à la densification du bâti.

La densification observée des espaces urbains périphériques entraîne par exemple aujourd'hui la construction privilégiée de petits collectifs résidentiels associés à la création d'espaces verts collectifs en copropriété et de rez-de-jardin privés mitoyens de petite taille (Figure 29). À l'opposé des jardins des zones de forte densité de bâti, ces nouveaux types de jardins ne sont pas entourés de bâti, mais orientés vers le milieu environnant dont ils sont séparés par une haie ou une clôture. En réponse à cette transformation du parcellaire, des travaux pourraient être conduits dans ces nouveaux types de jardins afin de voir dans quelle mesure la flore spontanée de ces jardins s'inscrit dans l'évolution décrite précédemment.

Connaître l'évolution de la dynamique de la végétation au regard de la trajectoire du territoire permettrait ainsi de mieux anticiper la conservation de la biodiversité ordinaire dans les milieux urbanisés.



Figure 29. Jardin de petits collectifs résidentiels, Marseille, 2015 ©Bertaudière-Montès.

Définition des mots soulignés lors de leur première apparition dans le texte. Sauf mentionné, ces définitions proviennent du dictionnaire encyclopédique des sciences de la nature et de la biodiversité. (Ramade, 2008)

Anémochore léger : diaspores (graines) de type planeur-léger emportées par le vent. Les diaspores présentent soit un faible poids (spores de Ptéridophytes, graines d'Orchidaceae), soit des aigrettes comme chez certaines Asteraceae (*Taraxacum*, *Picris*, *Crepis*, *Urospermum*, *Conyza*...), ou encore des poches d'air dans les tissus (Orobanchaceae...). (Gachet *et al.*, 2005)

Anémochore lourd : diaspores de type planeur-lourd emportées par le vent. Ce sont les diaspores (1) à aigrettes peu développées, (2) à organes plumeux, (3) à pilosité abondante, (4) à prolongements ailés (samares, certaines siliques...), (5) à pièces florales persistantes ou différenciées tout spécialement (calice vésiculeux). (Gachet *et al.*, 2005)

Anémochore projetant : diaspores de type "à tige projetante" emportées par le vent. Espèces dont la dissémination nécessite le balancement des tiges ou des pédoncules (devenus très rigides) qui supportent les diaspores (Papaveraceae, Caryophyllaceae, Cistaceae...). (Gachet *et al.*, 2005)

Barochore : Diaspores non directement adaptées à la dissémination, et pour lesquelles aucun agent de dispersion n'est connu : à maturité, sous l'effet de leur poids, les diaspores tombent au sol, entraînées par la pesanteur.

Bastide : En Provence, maison de campagne, généralement isolée. (Figure 30)



Figure 30. Bastide de la Magalone, Marseille (Bouches-du-Rhône, France, 2015)

Biodiversité : Variété des êtres vivants qui peuplent la biosphère, peut être approximé à partir de la richesse spécifique

Chamaephyte (Classification de Raunkiaer) Végétaux ligneux bas ou des herbacés vivaces dont la hauteur moyenne des bourgeons de rénovation est inférieure ou égale à 50 cm. (Gachet *et al.*, 2005)

Classification de Raunkier (Raunkiaer, 1934) : Classification établie pour distinguer les diverses formes adaptatives des végétaux à la survie à des conditions défavorables.

Endozoochorie : Diaspores ingérées volontairement ou non par les animaux qui en assurent ainsi la dissémination à plus ou moins longue distance. Les diaspores charnues (drupes, baies, arilles) s'avèrent tout particulièrement dispersées par ce moyen. (Gachet *et al.*, 2005)

Epizoochorie : Diaspores pourvues de dispositifs particuliers (épines, soies raides, crochets, substances visqueuses ou poils glanduleux) permettant leur transport par les animaux. Mais il convient également de mentionner l'épizoochorie passive qui consiste en la dispersion des diaspores à la faveur de boue collée aux pattes des vertébrés ; ce type de dissémination est fréquent dans les zones humides, avec un agent vecteur prépondérant : les oiseaux.

Espaces à caractère naturel (ECN) : Ensemble des tâches de végétation urbaine, depuis les parcs urbains jusqu'aux friches et délaissés.

Exotique : Une espèce exotique est une espèce non native, introduite. En Europe, selon la date de son introduction, nous pouvons distinguer deux catégories d'espèces exotiques : les espèces archéophytes, introduite avant 1500 (découverte de l'Amérique) et les espèces néophytes, introduites après 1500. (Kuhn *et al.*, 2004).

Fitness : terme désignant le degré d'adaptation d'une population d'une espèce donnée à sa niche écologique.

Geophyte : (Classification de Raunkiaer) végétaux herbacés vivaces dont les bourgeons de rénovation se situent dans le sol, à l'apex des organes souterrains de réserve (exemple : plantes à bulbes).

Hemicryptophyte : (Classification de Raunkiaer) végétaux herbacés vivaces dont les bourgeons de rénovation se trouvent à la surface du sol ou n'excèdent pas 10 cm de haut.

Hydrochorie : Diaspores nécessitant la présence d'eau, soit comme agent de transport, soit comme agent mécanique, quand les gouttes de pluie libèrent les diaspores.

Jardin de devanture : Très fréquent dans les pays anglo-saxons, le jardin de devanture est la partie du jardin ouvert sur la rue (Figure 31). Dans ces pays, le jardin de devanture s'oppose au jardin d'arrière cours, non visible depuis l'espace public. En France, les jardins de devanture, moins fréquents sont clôturés.



Figure 31. Jardin de devanture (à gauche) à Lauris (Vaucluse, France, 2011) et (à droite) Vancouver (Colombie Britannique, Canada, 2013)

Métapopulation : Population constituée par un ensemble de sous-populations, en équilibre métastable, qui résulte de propagules venant ou allant vers les sous-populations situées en périphérie de l'aire occupée par la métapopulation prise dans son ensemble. Cette émigration compense les éventuels échecs de reproduction d'une sous population qui bénéficie de cet afflux d'individus migrants.

Neophyte : (Espèce néophyte) Espèce exotique introduite après 1500 ap J.C.

Phanerophyte : (Classification de Raunkiaer) Végétaux ligneux, arbres ou arbustes, dont les bourgeons de rénovation se situent à plus de 50 cm du sol. Cette catégorie regroupe les microphanérophytes (2-8 m de haut) et les mésophanérophytes (8-30 m).(Gachet *et al.*, 2005)

Rudérale : (Espèce rudérale) Désigne des espèces végétales qui croient dans l'espace rural dans les friches ou au bord des chemins. S'applique de façon plus générale à toute entité propre à des sites habités ou très perturbés.

Spécialiste : (Espèce spécialiste) Organisme présentant un étroit intervalle de tolérance pour l'ensemble des facteurs écologiques propres à son habitat. De plus il est inféodé à un habitat particulier et/ou qui utilise un type bien défini de ressource alimentaire.

Therophyte : (Classification de Raunkiaer) Végétaux herbacés annuels qui passent la mauvaise saison sous forme de graines et qui réalisent leur cycle entier en une année au maximum. (Gachet *et al.*, 2005)

Urbanophile : (espèce urbanophile) Espèces adaptées au milieu urbain (Klotz & Kühn, 2010)

Zoochorie à élaeosome : Diaspores comportant une partie riche en corps gras (appelée élaeosome) qui attire les animaux ; ceux-ci peuvent transporter les semences, mais ne consommeront généralement que la graine. Même si les élaeosomes intéressent aussi certains gastéropodes, ce sont le plus souvent les fourmis qui assurent la dissémination de ce type de diaspore, de sorte que l'on peut assimiler ce mode de zoochorie, à la myrmécochorie. (Gachet *et al.*, 2005)

Bibliographie

- Adler F.R. & Tanner C.J. (2013a) *Urban ecosystems: ecological principles for the built environment*. Cambridge University Press, New York.
- Adler F.R. & Tanner C.J. (2013b) Urban ecosystem processes. *Urban ecosystems: ecological principles for the built environment* pp. 74–138. Cambridge University Press, New York.
- AGAM (2012) Les déplacements dans l'espace métropolitain. *Focus*, .
- Agger P. & Brandt J. (1988) Dynamics of small biotopes in Danish agricultural landscapes. *Landscape Ecology*, **1**, 227–240.
- Alberti M., Marzluff J.M., Shulenberger E., Bradley G., Ryan C., & Zumbrunnen C. (2003) Integrating Humans into Ecology: Opportunities and Challenges for Studying Urban Ecosystems. *BioScience*, **53**, 1169–1179.
- amato G. D', Ruffilli A., Sacerdoti G., & Bonini S. (1992) Parietaria pollinosis: a review. *Allergy*, **47**, 443–449.
- Andrieu E., Dornier A., Rouifed S., Schatz B., & Cheptou P.O. (2009) The town Crepis and the country Crepis: How does fragmentation affect a plant-pollinator interaction? *Acta oecologica*, **35**, 1–7.
- Angel S., Parent J., Civco D.L., Blei A., & Potere D. (2011) The dimensions of global urban expansion: Estimates and projections for all countries, 2000–2050. *Progress in Planning*, **75**, 53–107.
- Ansong M. & Pickering C. (2013) Are Weeds Hitchhiking a Ride on Your Car? A Systematic Review of Seed Dispersal on Cars. *PLoS ONE*, **8**, e80275.
- Ansong M. & Pickering C. (2014) Weed seeds on clothing: A global review. *Journal of Environmental Management*, **144**, 203–211.
- Aparicio A., Hampe A., Fernández-Carrillo L., & Albaladejo R.G. (2012) Fragmentation and comparative genetic structure of four mediterranean woody species: complex interactions between life history traits and the landscape context. *Diversity and Distributions*, **18**, 226–235.
- Auffret A.G., Berg J., & Cousins S.A.O. (2014) The geography of human-mediated dispersal. *Diversity and Distributions*, **20**, 1450–1456.
- Baguette M., Blanchet S., Legrand D., Stevens V.M., & Turlure C. (2013) Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews*, **88**, 310–326.
- Barrault J. (2012) *Les pratiques de jardinage face aux risques environnementaux et sanitaires des pesticides. Les approches différenciées de la France et du Québec*. Université Toulouse le Mirail - Toulouse II ; Université du Québec à Montréal,
- Barton P.S., Cunningham S.A., Manning A.D., Gibb H., Lindenmayer D.B., & Didham R.K. (2013) The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 639–647.

- Bass D.A. & Bass D.J. (1990) *Parietaria judaica* L. A cause of allergic disease in Sydney. A study of habit and spread of the weed. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **64**, 97–101.
- Baudry J. (1984) Effects of landscape structure on biological communities: the case of hedgerow network landscapes. *Methodology in landscape ecological research and planning: proceedings, 1st seminar, International Association of Landscape Ecology, Roskilde, Denmark, Oct 15-19, 1984 / eds. J. Brandt, P. Agger, .*
- Baudry J. & Merriam G. (1988) Connectivity and connectedness: functional versus structural patterns in landscapes. *Connectivity in Landscape Ecology. Proc.. 2nd IALE seminar.* pp. 23–28.
- Benvenuti S. (2004) Weed dynamics in the Mediterranean urban ecosystem: ecology, biodiversity and management. *Weed Research*, **44**, 341–354.
- Besson V. & Biau O. (2012) Portrait de la région Provence-Alpes_Côte d’Azur. *INSEE Etudes*, .
- Bestelmeyer B.T., Miller J.R., & Wiens J.A. (2003) Applying species diversity theory to land management. *Ecological Applications*, **13**, 1750–1761.
- Bigirimana J., Bogaert J., De Cannière C., Bigendako M.-J., & Parmentier I. (2012) Domestic garden plant diversity in Bujumbura, Burundi: Role of the socio-economical status of the neighborhood and alien species invasion risk. *Landscape and Urban Planning*, **107**, 118–126.
- Björklund M., Ruiz I., & SENAR J.C. (2010) Genetic differentiation in the urban habitat: the great tits (*Parus major*) of the parks of Barcelona city. *Biological Journal of the Linnean Society*, **99**, 9–19.
- Blair R.B. (2001) Birds and butterflies along urban gradients in two ecoregions of the United States: Is urbanization creating a homogeneous fauna? *Biotic Homogenization* pp. 289. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Blanchong J.A., Sorin A.B., & Scribner K.T. (2013) Genetic diversity and population structure in urban white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management*, **77**, 855–862.
- Blondel J., Aronson J., Bodiou J.-Y., & Boeuf G. (2010) *The Mediterranean region biological diversity in space and time*. Oxford University Press, New York.
- Bohrerova Z., Bohrer G., Cho K.D., Bolch M.A., & Linden K.G. (2009) Determining the viability response of pine pollen to atmospheric conditions during long-distance dispersal. *Ecological Applications*, **19**, 656–667.
- Bossu A., Bertaudière-Montès V., Dubut V., & Manel S. (2014a) Microsatellite Primers in *Parietaria judaica* (Urticaceae) to Assess Genetic Diversity and Structure in Urban Landscapes. *Applications in Plant Sciences*, **2**, 1400036.
- Bossu A., Bertaudière-Montes V., & Marco A. (2011) Evolution comparée de la flore des jardins privés d’un village du Luberon (Lauris, Vaucluse) et de Marseille (Bouches-du-rhône). *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon*, 74–91.
- Bossu A., Marco A., Manel S., & Bertaudière-Montes V. (2014b) Effects of built landscape on taxonomic homogenization: Two case studies of private gardens in the French Mediterranean. *Landscape and Urban Planning*, **129**, 12–21.

- Bühler C. & Roth T. (2011) Spread of common species results in local-scale floristic homogenization in grassland of Switzerland. *Diversity and Distributions*, **17**, 1089–1098.
- Burel F. (1989) Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in western France. *Landscape Ecology*, **2**, 215–226.
- Burel F. & Baudry J. (1999) *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*. Technique & Documentation, Paris.
- Butchart S.H.M., Walpole M., Collen B., van Strien A., Scharlemann J.P.W., Almond R.E.A., Baillie J.E.M., Bomhard B., Brown C., Bruno J., Carpenter K.E., Carr G.M., Chanson J., Chenery A.M., Csirke J., Davidson N.C., Dentener F., Foster M., Galli A., Galloway J.N., Genovesi P., Gregory R.D., Hockings M., Kapos V., Lamarque J.-F., Leverington F., Loh J., McGeoch M.A., McRae L., Minasyan A., Morcillo M.H., Oldfield T.E.E., Pauly D., Quader S., Revenga C., Sauer J.R., Skolnik B., Spear D., Stanwell-Smith D., Stuart S.N., Symes A., Tierney M., Tyrrell T.D., Vie J.-C., & Watson R. (2010) Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science*, **328**, 1164–1168.
- Calabrese J.M. & Fagan W.F. (2004) A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 529–536.
- Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D.U., Perrings C., Venail P., Narwani A., Mace G.M., Tilman D., Wardle D.A., Kinzig A.P., Daily G.C., Loreau M., Grace J.B., Larigauderie A., Srivastava D.S., & Naeem S. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**, 59–67.
- Carreiro M.M. & Tripler C.E. (2005) Forest Remnants Along Urban-Rural Gradients: Examining Their Potential for Global Change Research. *Ecosystems*, **8**, 568–582.
- Carroll S.P. & Fox C.W. (2008) *Conservation Biology: Evolution in Action*. Oxford University Press, USA,
- Castro S.A. & Jaksic F.M. (2008) How general are global trends in biotic homogenization? Floristic tracking in Chile, South America. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 524–531.
- Celesti-Grapow L., Pyšek P., Jarošík V., & Blasi C. (2006) Determinants of native and alien species richness in the urban flora of Rome. *Diversity and Distributions*, **12**, 490–501.
- Cervelli E.W., Lundholm J.T., & Du X. (2013) Spontaneous urban vegetation and habitat heterogeneity in Xi'an, China. *Landscape and Urban Planning*, **120**, 25–33.
- Cheptou P.-O. & Avendaño V L.G. (2006) Pollination processes and the Allee effect in highly fragmented populations: consequences for the mating system in urban environments. *New Phytologist*, **172**, 774–783.
- Chocholoušková Z. & Pyšek P. (2003) Changes in composition and structure of urban flora over 120 years: a case study of the city of Plzeň. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **198**, 366–376.
- Chronopoulos G. & Christodoulakis D. (2000) Analysis of the adventive flora of a Greek city: the example of Patras. *Botanica Helvetica*, **110**, 171–189.
- Cilliers S.S. & Siebert S. (2011) Urban flora and vegetation: patterns and processes. *Urban ecology patterns, processes, and applications* pp. 148–158. Oxford University Press, Oxford.

- Clergeau P. (2007) *Une écologie du paysage urbain*. Editions Apogée, Rennes.
- Clergeau P. & Blanc N. (2013) *Trames vertes urbaines: De la recherche scientifique au projet urbain*. Le Moniteur, Paris.
- Clergeau P., Croci S., Jokimaki J., Kaisanlahti-Jokimaki M.L., & Dinetti M. (2006) Avifauna homogenisation by urbanisation: analysis at different European latitudes. *Biological Conservation*, **127**, 336–344.
- Clobert J. (2001) *Dispersal*. Oxford University Press,
- Colon M. (2007) *Lauris autrefois, des origines à 1960: les belles années de l'agriculture*. M. Colon, Marseille.
- Cornwell W.K., Westoby M., Falster D.S., FitzJohn R.G., O'Meara B.C., Pennell M.W., McGlenn D.J., Eastman J.M., Moles A.T., Reich P.B., Tank D.C., Wright I.J., Aarssen L., Beaulieu J.M., Kooyman R.M., Leishman M.R., Miller E.T., Niinemets Ü., Oleksyn J., Ordóñez A., Royer D.L., Smith S.A., Stevens P.F., Warman L., Wilf P., & Zanne A.E. (2014) Functional distinctiveness of major plant lineages. *Journal of Ecology*, **102**, 345–356.
- Cousens R., Dytham C., & Law R. (2008) *Dispersal in Plants A Population Perspective*. Oxford University Press, New York.
- Croci S., Butet A., & Clergeau P. (2008) Does Urbanization Filter Birds on the Basis of Their Biological Traits. *The Condor*, **110**, 223–240.
- Culley T.M., Sbita S.J., & Wick A. (2007) Population Genetic Effects of Urban Habitat Fragmentation in the Perennial Herb *Viola pubescens* (Violaceae) using ISSR Markers. *Annals of Botany*, **100**, 91–100.
- Cushman S.A., McGarigal K., & Neel M.C. (2008) Parsimony in landscape metrics: Strength, universality, and consistency. *Ecological Indicators*, **8**, 691–703.
- Czech B., Krausman P.R., & Devers P.K. (2000) Economic Associations among Causes of Species Endangerment in the United States. *BioScience*, **50**, 593–601.
- Dallimer M., Irvine K.N., Skinner A.M.J., Davies Z.G., Rouquette J.R., Maltby L.L., Warren P.H., Armsworth P.R., & Gaston K.J. (2012) Biodiversity and the Feel-Good Factor: Understanding Associations between Self-Reported Human Well-Being and Species Richness. *BioScience*, **62**, 47–55.
- Dauer J.T., Mortensen D.A., & Humston R. (2006) Controlled experiments to predict horseweed (*Coryza canadensis*) dispersal distances. *Weed Science*, **54**, 484–489.
- Dearborn D.C. & Kark S. (2010) Motivations for conserving urban biodiversity. *Conservation Biology*, **24**, 432–440.
- Debussche M. & Isenmann P. (1994) Bird-Dispersed Seed Rain and Seedling Establishment in Patchy Mediterranean Vegetation. *Oikos*, **69**, 414–426.
- Deschamps-Cottin M., Barthélémy C., Bertaudière-Montes V., Blight O., Bossu A., Consalès J.-N., Lizée M.-H., & Marco A. (2013) Natures urbaines à Marseille : quels possibles pour une trame

- verte ? *Trames vertes: pratique des trames vertes en milieu urbain* pp. 47–74. Moniteur, Paris.
- Devictor V., Julliard R., & Jiguet F. (2008) Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, **117**, 507–514.
- Dewaelheyns V., Elsen A., Vandendriessche H., & Gulinck H. (2013) Garden management and soil fertility in Flemish domestic gardens. *Landscape and Urban Planning*, **116**, 25–35.
- Díaz S., Cabido M., & Casanoves F. (1999) Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats*. pp. 338–392. Cambridge, UK.
- Dolédec S., Chessel D., Braak C.J.F. ter, & Champely S. (1996) Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, **3**, 143–166.
- Dornier A. & Cheptou P.-O. (2012) Determinants of extinction in fragmented plant populations: *Crepis sancta* (asteraceae) in urban environments. *Oecologia*, **169**, 703–712.
- Dornier A. & Cheptou P.-O. (2013) Inferring contemporary dispersal processes in plant metapopulations: comparison of direct and indirect estimates of dispersal for the annual species *Crepis sancta*. *Heredity*, **111**, 1–7.
- Dray S. & Dufour A.-B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software*, **22**, 1–20.
- Dray S. & Legendre P. (2008) Testing the species traits–environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, **89**, 3400–3412.
- Driscoll D.A., Banks S.C., Barton P.S., Lindenmayer D.B., & Smith A.L. (2013) Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 605–613.
- Duncan R.P., Clemants S.E., Corlett R.T., Hahs A.K., McCarthy M.A., McDonnell M.J., Schwartz M.W., Thompson K., Vesk P.A., & Williams N.S.G. (2011) Plant traits and extinction in urban areas: a meta-analysis of 11 cities. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 509–519.
- Dunn O.J. (1959) Estimation of the Medians for Dependent Variables. *The Annals of Mathematical Statistics*, **30**, 192–197.
- Dupouey J.L., Dambrine E., Laffite J.D., & Moares C. (2002) Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, **83**, 2978–2984.
- EEA (2010) *The European environment - state and outlook 2010*. European Environment Agency, Copenhagen.
- EEA, European Commission., & Joint Research Centre. (2006) *Urban sprawl in Europe: the ignored challenge*. European Environment Agency ; Office for Official Publications of the European Communities, [distributor], Copenhagen, Denmark; Luxembourg.
- Ernst R., Linsenmair K.E., & Rödel M.-O. (2006) Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, **133**, 143–155.

- Evanno G., Regnaut S., & Goudet J. (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**, 2611–2620.
- Evans K.L. (2010) Individual species and urbanisation. *Urban Ecology* pp. 53–87. Kevin J. Gaston, New York.
- Evans K.L., Newson S.E., & Gaston K.J. (2009) Habitat influences on urban avian assemblages. *Ibis*, **151**, 19–39.
- Fahrig L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 487–515.
- Fahrig L. & Merriam G. (1994) Conservation of Fragmented Populations. *Conservation Biology*, **8**, 50–59.
- Faubet P. & Gaggiotti O.E. (2008) A New Bayesian Method to Identify the Environmental Factors That Influence Recent Migration. *Genetics*, **178**, 1491–1504.
- Flynn D.F.B., Gogol-Prokurat M., Nogeire T., Molinari N., Richers B.T., Lin B.B., Simpson N., Mayfield M.M., & DeClerck F. (2009) Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, **12**, 22–33.
- Fonseca C.R. & Ganade G. (2001) Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, **89**, 118–125.
- Forman R.T.T. (2014a) *Urban Ecology: Science of Cities*. Cambridge University Press, New York.
- Forman R.T.T. (2014b) Urban soil and chemicals. *Urban Ecology: Science of Cities* pp. 91–124. Cambridge University Press, New York.
- Forman R.T.T. (2014c) Urban habitat, vegetation, plants. *Urban Ecology: Science of Cities* pp. 205–240. Cambridge University Press, New York.
- Forman R.T.T. (2014d) Urban Wildlife. *Urban Ecology: Science of Cities* pp. 241–274. Cambridge University Press, New York.
- Fotiou C., Damialis A., Krigas N., Halley J.M., & Vokou D. (2011) *Parietaria judaica* flowering phenology, pollen production, viability and atmospheric circulation, and expansive ability in the urban environment: impacts of environmental factors. *International Journal of Biometeorology*, **55**, 35–50.
- Franchi G.G., Nepi M., Matthews M.L., & Pacini E. (2007) Anther opening, pollen biology and stigma receptivity in the long blooming species, *Parietaria judaica* L. (Urticaceae). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **202**, 118–127.
- Frankham R. (2006) Genetics and landscape connectivity. *Connectivity conservation* pp. 72–96. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frileux P. (2010) A l’abri de la haie dans le bocage pavillonnaire. *Ethnologie française*, **XL**, 639–648.
- Fuller R.A., Irvine K.N., Devine-Wright P., Warren P.H., & Gaston K.J. (2007) Psychological benefits of greenspace increase with biodiversity. *Biology Letters*, **3**, 390–394.

- Gachet S., Véla E., & Taton T. (2005) BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 1023–1034.
- Garnier É., Navas M.-L., & Lebreton J.-D. (2013) *Diversité fonctionnelle des plantes traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes*. De Boeck, Bruxelles.
- Gaston K.J. (2010) Urbanisation. *Urban ecology* pp. 10–34. Cambridge University Press, New York.
- Gaston K.J., Davies Z.G., & Edmondson J.L. (2010) Urban environments and ecosystem functions. *Urban Ecology* pp. 35–52. Cambridge University Press, New York.
- Gaston K.J., Warren P.H., Thompson K., & Smith R.M. (2005) Urban Domestic Gardens (IV): The Extent of the Resource and its Associated Features. *Biodiversity & Conservation*, **14**, 3327–3349.
- Gilbert O.L. (1989) The ecology of urban habitats. .
- Girerd B. & Roux J.P. (2011) *Flore du Vaucluse: troisième inventaire, descriptif, écologique et chorologique*. Biotope, Mèze.
- Goddard M.A., Dougill A.J., & Benton T.G. (2010) Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 90–98.
- Gödde M., Richarz N., & Walter B. (1995) Habitat conservation and development in the city of Düsseldorf, Germany. *Urban Ecology as the Basis for Urban Planning* pp. 163–171.
- Godefroid S. (2001) Temporal analysis of the Brussels flora as indicator for changing environmental quality. *Landscape and Urban Planning*, **52**, 203–224.
- Godefroid S. & Koedam N. (2003) Identifying indicator plant species of habitat quality and invasibility as a guide for peri-urban forest management. *Biodiversity & Conservation*, **12**, 1699–1713.
- Godefroid S. & Koedam N. (2007) Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecology*, **22**, 1227–1239.
- Goudet J. (2001) *FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3)*.
- Gregor T., Bönsel D., Starke-Ottich I., & Zizka G. (2012) Drivers of floristic change in large cities – A case study of Frankfurt/Main (Germany). *Landscape and Urban Planning*, **104**, 230–237.
- Grime J.P. (2006) *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. John Wiley & Sons,
- Guardia R. & Belmonte J. (2004) Phenology and pollen production of *Parietaria judaica* L. in Catalonia (NE Spain). *Grana*, **43**, 57–64.
- Hardy O.J., Maggia L., Bandou E., Breyne P., Caron H., Chevallier M.-H., Doligez A., Dutech C., Kremer A., Latouche-Hallé C., Troispoux V., Veron V., & Degen B. (2006) Fine-scale genetic structure and gene dispersal inferences in 10 Neotropical tree species. *Molecular Ecology*, **15**, 559–571.

- Hardy O.J. & Vekemans X. (2002) spagedi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes*, **2**, 618–620.
- Hartl D.L. (1994) *Génétique des populations*. Flammarion Médecine-Sciences, Paris.
- Hennig E.I. & Ghazoul J. (2011) Plant–pollinator interactions within the urban environment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **13**, 137–150.
- Hensen I. & Müller C. (1997) Experimental and structural investigations of anemochorous dispersal. *Plant Ecology*, **133**, 169–180.
- Herben T., Nováková Z., & Klimešová J. (2013) Comparing functional diversity in traits and demography of Central European vegetation. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 910–920.
- Hey J. & Nielsen R. (2004) Multilocus Methods for Estimating Population Sizes, Migration Rates and Divergence Time, With Applications to the Divergence of *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis*. *Genetics*, **167**, 747–760.
- Hey J. & Nielsen R. (2007) Integration within the Felsenstein equation for improved Markov chain Monte Carlo methods in population genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 2785–2790.
- Holderegger R., Buehler D., Gugerli F., & Manel S. (2010) Landscape genetics of plants. *Trends in Plant Science*, **15**, 675–683.
- Holderegger R. & Di Giulio M. (2010) The genetic effects of roads: A review of empirical evidence. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 522–531.
- Holway D.A. & Suarez A.V. (2006) Homogenization of ant communities in mediterranean California: the effects of urbanization and invasion. *Biological Conservation*, **127**, 319–326.
- Hubbell S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- INSEE (2012a) INSEE - Commune de Lauris (84065). .
- INSEE (2012b) INSEE - Commune de Marseille (13055). .
- Joffre R., Rambal S., & Damesin C. (2007) Functional attributes in Mediterranean type ecosystems. *Functional Plant Ecology* pp. 285–312. CRC Press,
- Julve P. (1998) Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version 15/08/2012. .
- Keane B., Collier M.H., & Rogstad S.H. (2005) Pollution and Genetic Structure of North American Populations of the Common Dandelion (*Taraxacum Officinale*). *Environmental Monitoring and Assessment*, **105**, 341–357.
- Keil P., Schweiger O., Kühn I., Kunin W.E., Kuussaari M., Settele J., Henle K., Brotons L., Pe'er G., Lengyel S., Moustakas A., Steinicke H., & Storch D. (2012) Patterns of beta diversity in Europe: the role of climate, land cover and distance across scales. *Journal of Biogeography*, **39**, 1473–1486.

- Kent M., Stevens R.A., & Zhang L. (1999) Urban plant ecology patterns and processes: a case study of the flora of the City of Plymouth, Devon, U. K. *Journal of Biogeography*, **26**, 1281–1298.
- Kirkpatrick J., Daniels G., & Zagorski T. (2007) Explaining variation in front gardens between suburbs of Hobart, Tasmania, Australia. *Landscape and urban planning*, **79**, 314–322.
- Kleyer M., Bekker R. m., Knevel I. c., Bakker J. p., Thompson K., Sonnenschein M., Poschlod P., Van Groenendael J. m., Klimeš L., Klimešová J., Klotz S., Rusch G. m., Hermy M., Adriaens D., Boedeltje G., Bossuyt B., Dannemann A., Endels P., Götzenberger L., Hodgson J. g., Jackel A.-K., Kühn I., Kunzmann D., Ozinga W. a., Römermann C., Stadler M., Schlegelmilch J., Steendam H. j., Tackenberg O., Wilmann B., Cornelissen J. h. c., Eriksson O., Garnier E., & Peco B. (2008) The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, **96**, 1266–1274.
- Kleyer M., Dray S., Bello F., Lepš J., Pakeman R.J., Strauss B., Thuiller W., & Lavorel S. (2012) Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science*, **23**, 805–821.
- Klotz S. & Kühn I. (2010) Urbanisation and alien invasion. *Urban ecology* pp. 120–133. Cambridge University Press, New York.
- Klotz S., Kühn I., Durka W., & Naturschutz B. für (2003) *BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland*. Landwirtschaftsvlg Münster, Bonn.
- Knapp S., Dinsmore L., Fissore C., Hobbie S.E., Jakobsdottir I., Kattge J., King J.Y., Klotz S., McFadden J.P., & Cavender-Bares J. (2012) Phylogenetic and functional characteristics of household yard floras and their changes along an urbanization gradient. *Ecology*, **93**, S83–S98.
- Knapp S., Kühn I., Wittig R., Ozinga W.A., Poschlod P., & Klotz S. (2008) Urbanization causes shifts in species' trait state frequencies. *Preslia*, **80**, 375–388.
- Knapp S. & Wittig R. (2012) An analysis of temporal homogenisation and differentiation in Central European village floras. *Basic and Applied Ecology*, **13**, 319–327.
- Kuhn I., Brandl R., & Klotz S. (2004) The flora of German cities is naturally species rich. *EVOLUTIONARY ECOLOGY RESEARCH.*, **6**, 749–764.
- Kühn I. & Klotz S. (2006) Urbanization and homogenization—comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation*, **127**, 292–300.
- Lambdon P.W., Lloret F., & Hulme P.E. (2008) Do non-native species invasions lead to biotic homogenization at small scales? The similarity and functional diversity of habitats compared for alien and native components of Mediterranean floras. *Diversity and Distributions*, **14**, 774–785.
- Landguth E.L. & Cushman S.A. (2010) cdpop: A spatially explicit cost distance population genetics program. *Molecular Ecology Resources*, **10**, 156–161.
- Legendre P. & Legendre L. (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M., & Gonzalez A. (2004) The metacommunity concept: a

- framework for multi-scale community ecology: The metacommunity concept. *Ecology Letters*, **7**, 601–613.
- Leveau L.M. (2013) Bird traits in urban–rural gradients: how many functional groups are there? *Journal of Ornithology*, **154**, 655–662.
- Levine J.M. & Antonio C.M. D' (1999) Elton Revisited: A Review of Evidence Linking Diversity and Invasibility. *Oikos*, **87**, 15–26.
- Lindenmayer D., Hobbs R.J., Montague-Drake R., Alexandra J., Bennett A., Burgman M., Cale P., Calhoun A., Cramer V., Cullen P., Driscoll D., Fahrig L., Fischer J., Franklin J., Haila Y., Hunter M., Gibbons P., Lake S., Luck G., MacGregor C., McIntyre S., Nally R.M., Manning A., Miller J., Mooney H., Noss R., Possingham H., Saunders D., Schmiegelow F., Scott M., Simberloff D., Sisk T., Tabor G., Walker B., Wiens J., Woinarski J., & Zavaleta E. (2007) A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters*, **0**, 071010211025003–???
- Lippe M. Von der & Kowarik I. (2008) Do cities export biodiversity? Traffic as dispersal vector across urban-rural gradients. *Diversity and Distributions*, **14**, 18–25.
- Liu Z., He C., Zhou Y., & Wu J. (2014) How much of the world's land has been urbanized, really? A hierarchical framework for avoiding confusion. *Landscape Ecology*, **29**, 763–771.
- Lizée M.-H., Manel S., Mauffrey J.-F., Tatoni T., & Deschamps-Cottin M. (2012) Matrix configuration and patch isolation influences override the species–area relationship for urban butterfly communities. *Landscape Ecology*, **27**, 159–169.
- Lizée M.-H., Mauffrey J.-F., Tatoni T., & Deschamps-Cottin M. (2011) Monitoring urban environments on the basis of biological traits. *Ecological Indicators*, **11**, 353–361.
- Lizet B. (2010) Du terrain vague à la friche paysagée. *Ethnologie française*, **Vol. 40**, 597–608.
- Logue J.B., Mouquet N., Peter H., & Hillebrand H. (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 482–491.
- Loiselle B.A., Sork V.L., Nason J., & Graham C. (1995) Spatial Genetic Structure of a Tropical Understory Shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany*, **82**, 1420.
- Loram A., Thompson K., Warren P.H., & Gaston K.J. (2008a) Urban domestic gardens (XII): the richness and composition of the flora in five UK cities. *Journal of vegetation science*, **19**, 321–330.
- Loram A., Tratalos J., Warren P.H., & Gaston K.J. (2007) Urban domestic gardens (X): the extent & structure of the resource in five major cities. *Landscape Ecology*, **22**, 601–615.
- Loram A., Warren P.H., & Gaston K.J. (2008b) Urban Domestic Gardens (XIV): The Characteristics of Gardens in Five Cities. *Environmental Management*, **42**, 361–376.
- Loram A., Warren P., Thompson K., & Gaston K. (2011) Urban Domestic Gardens: The Effects of Human Interventions on Garden Composition. *Environmental Management*, **48**, 808–824.
- Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F.I., & Callaway R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433–438.

- Lososová Z., Chytrý M., Kühn I., Hájek O., Horáková V., Pyšek P., & Tichý L. (2006) Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **8**, 69–81.
- Lososová Z., Chytrý M., Tichý L., Danihelka J., Fajmon K., Hájek O., Kintrová K., Láníková D., Otýpková Z., & Řehořek V. (2012) Biotic homogenization of Central European urban floras depends on residence time of alien species and habitat types. *Biological Conservation*, **145**, 179–184.
- Lynch M. & Ritland K. (1999) Estimation of Pairwise Relatedness With Molecular Markers. *Genetics*, **152**, 1753–1766.
- Magle S.B., Reyes P., Zhu J., & Crooks K.R. (2010) Extirpation, colonization, and habitat dynamics of a keystone species along an urban gradient. *Biological Conservation*, **143**, 2146–2155.
- Manel S., Gaggiotti O., & Waples R. (2005) Assignment methods: matching biological questions with appropriate techniques. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 136–142.
- Manel S. & Holderegger R. (2013) Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 614–621.
- Manel S., Schwartz M.K., Luikart G., & Taberlet P. (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 189–197.
- Mantel N. (1967) The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. *Cancer Research*, **27**, 209–220.
- Marco A. (2008) *Patrons d'espèces végétales introduites et déterminisme de leur variabilité dans les territoires urbanisés : étude de la flore cultivée des jardins et échappée dans les friches post-culturelles de l'arrière-pays méditerranéen français*. Provence Aix -Marseille 1, Marseille.
- Marco A., Barthelemy C., Dutoit T., & Bertaudière-Montes V. (2010a) Bridging Human and Natural Sciences for a Better Understanding of Urban Floral Patterns: the Role of Planting Practices in Mediterranean Gardens. *Ecology and Society*, **15**, 2.
- Marco A., Dutoit T., Deschamps-Cottin M., Mauffrey J.F., Vennetier M., & Bertaudiere-Montes V. (2008) Gardens in urbanizing rural areas reveal an unexpected floral diversity related to housing density. *Comptes Rendus Biologies*, **331**, 452–465.
- Marco A., Lavergne S., Dutoit T., & Bertaudiere-Montes V. (2010b) From the backyard to the backcountry: how ecological and biological traits explain the escape of garden plants into Mediterranean old fields. *Biological Invasions*, **12**, 761–779.
- Mason N.W.H., de Bello F., Mouillot D., Pavoine S., & Dray S. (2013) A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 794–806.
- Mason N.W.H., Mouillot D., Lee W.G., & Wilson J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, **111**, 112–118.
- Mason N.W.H., Richardson S.J., Peltzer D.A., de Bello F., Wardle D.A., & Allen R.B. (2012) Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. *Journal of Ecology*, **100**, 678–689.

- Mathieu R., Freeman C., & Aryal J. (2007) Mapping private gardens in urban areas using object-oriented techniques and very high-resolution satellite imagery. *Landscape and Urban Planning*, **81**, 179–192.
- Matteson K.C., Grace J.B., & Minor E.S. (2013) Direct and indirect effects of land use on floral resources and flower-visiting insects across an urban landscape. *Oikos*, **122**, 682–694.
- Mayer C., Van Rossum F., & Jacquemart A.-L. (2012) Evaluating pollen flow indicators for an insect-pollinated plant species. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 173–181.
- McGarigal K. (2012) Landscape Pattern Metrics. .
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., & Westoby M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178–185.
- McKechnie I.M. & Sargent R.D. (2013) Do plant traits influence a species' response to habitat disturbance? A meta-analysis. *Biological Conservation*, **168**, 69–77.
- McKinney M. (2008) Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosystems*, **11**, 161–176.
- McKinney M.L. (2002) Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience*, **52**, 883–890.
- McKinney M.L. (2004) Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 47–53.
- McKinney M.L. (2005) Species introduced from nearby sources have a more homogenizing effect than species from distant sources: evidence from plants and fishes in the USA. *Diversity and Distributions*, **11**, 367–374.
- McKinney M.L. (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, **127**, 247–260.
- McKinney M.L. & Lockwood J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 450–453.
- McKinney M. & Lockwood J.L. (2001) Biotic Homogenization: A sequential and selective process. *Biotic Homogenization* pp. 1–18. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Médail F. & Quézel P. (1999) Biodiversity hotspots in the Mediterranean basin: setting global conservation priorities. *Conservation Biology*, **13**, 1510–1513.
- Merriam G. (1984) Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. *Methodology in landscape ecological research and planning: proceedings, 1st seminar, International Association of Landscape Ecology, Roskilde, Denmark, Oct 15-19, 1984 / eds. J. Brandt, P. Agger, .*
- Mitchell R. & Popham F. (2008) Effect of exposure to natural environment on health inequalities: an observational population study. *The Lancet*, **372**, 1655–1660.
- Molina-Montenegro M.A., Badano E.I., & Cavieres L.A. (2008) Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the “magnet species” concept with invasive species. *Oikos*, **117**, 1833–1839.

- Mouillot D., Graham N.A.J., Villéger S., Mason N.W.H., & Bellwood D.R. (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 167–177.
- Mouquet N. & Loreau M. (2003) Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. *The American Naturalist*, **162**, 544–557.
- Muratet A., Machon N., Jiguet F., Moret J., & Porcher E. (2007) The Role of Urban Structures in the Distribution of Wasteland Flora in the Greater Paris Area, France. *Ecosystems*, **10**, 661–671.
- Muratet A., Porcher E., Devictor V., Arnal G., Moret J., Wright S., & Machon N. (2008) Evaluation of floristic diversity in urban areas as a basis for habitat management. *Applied Vegetation Science*, **11**, 451–460.
- Naeem S. (2002) Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology*, **83**, 2925–2935.
- Mac Nally R., Fleishman E., Bulluck L.P., & Betrus C.J. (2004) Comparative influence of spatial scale on beta diversity within regional assemblages of birds and butterflies. *Journal of Biogeography*, **31**, 917–929.
- Newman B.J., Ladd P., Brundrett M., & Dixon K.W. (2013) Effects of habitat fragmentation on plant reproductive success and population viability at the landscape and habitat scale. *Biological Conservation*, **159**, 16–23.
- Niemelä J. (2011) *Urban ecology patterns, processes, and applications*. Oxford University Press, New York.
- Oddou-Muratorio S., Klein E. K., Vendramin G.G., & Fady B. (2011) Spatial vs. temporal effects on demographic and genetic structures: the roles of dispersal, mating and differential mortality on patterns of recruitment in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology*, .
- Olden J.D. (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, **33**, 2027–2039.
- Olden J.D., LeRoy Poff N., Douglas M.R., Douglas M.E., & Fausch K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 18–24.
- Olden J.D. & Poff N.L. (2003) Toward a Mechanistic Understanding and Prediction of Biotic Homogenization. *The American Naturalist*, **162**, 442–460.
- Olden J.D. & Poff N.L. (2004) Ecological processes driving biotic homogenization: testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology*, **85**, 1867–1875.
- Olden J.D. & Rooney T.P. (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 113–120.
- Owen J. (1991) *The ecology of a garden: the first fifteen years*. Cambridge University Press,
- Owen J. (2010) *Wildlife of a Garden: A Thirty-year Study*. Royal Horticultural Society, London.
- Pailler P., Chauvot N., & Baccaïni B. (2011) Les terres agricoles face à la pression de l'urbanisation : une résistance et des enjeux différenciés. *INSEE Etudes*, .

- Pavoine S., Vallet J., Dufour A.-B., Gachet S., & Daniel H. (2009) On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, **118**, 391–402.
- Pellissier V., Muratet A., Verfaillie F., & Machon N. (2012) Pollination success of *Lotus corniculatus* (L.) in an urban context. *Acta Oecologica*, **39**, 94–100.
- Pellissier V., Rozé F., & Clergeau P. (2010) Constraints of urbanization on vegetation dynamics in a growing city: A chronological framework in Rennes (France). *Urban biodiversity and design* pp. 206–226. Wiley-Blackwell, Chichester, UK; Hoboken, NJ.
- Petchey O.L. & Gaston K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, **9**, 741–758.
- Pickett S.T.A., Cadenasso M.L., Grove J.M., Boone C.G., Groffman P.M., Irwin E., Kaushal S.S., Marshall V., McGrath B.P., & Nilon C.H. (2010) Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental Management*, .
- Picon J., Esponda M., Fayolle V., Verre L., & Davoult G. (2008) Déplacements domicile-travail : une interdépendance forte entre les territoires de la métropole provençale. *SUD INSEE l'essentiel*, .
- Pillar V.D., Blanco C.C., Müller S.C., Sosinski E.E., Joner F., & Duarte L.D.S. (2013) Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 963–974.
- Pino J., Font X., de Cáceres M., & Molowny-Horas R. (2009) Floristic homogenization by native ruderal and alien plants in north-east Spain: the effect of environmental differences on a regional scale. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 563–574.
- PNRL (2009) Charte "Objectif 2021." 160 p. + cartes et annexes.
- Politi Bertoncini A., Machon N., Pavoine S., & Muratet A. (2012) Local gardening practices shape urban lawn floristic communities. *Landscape and Urban Planning*, **105**, 53–61.
- Pritchard J.K. & Wen W. (2003) Documentation for STRUCTURE software: Version 2. .
- Pysek P. (1998) Alien and Native Species in Central European Urban Floras: A Quantitative Comparison. *Journal of biogeography*, **25**, 155–163.
- Pyšek P., Chocholouskova Z., Pyšek A., Jarošík V., Chytrý M., & Tichý L. (2004) Trends in species diversity and composition of urban vegetation over three decades. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 781–788.
- Qian H., McKinney M.L., & Kühn I. (2008) Effects of introduced species on floristic similarity: comparing two US states. *Basic and Applied Ecology*, **9**, 617–625.
- Qian H. & Ricklefs R.E. (2006) The role of exotic species in homogenizing the North American flora. *Ecology Letters*, **9**, 1293–1298.
- Ramade F. (2008) *Dictionnaire encyclopédique des sciences de la nature et de la biodiversité*. Dunod, Paris.

- Randall R.P. (2012) *A Global Compendium of Weeds 2nd Edition*. Department of Agriculture and Food, Perth.
- Ranta P. & Viljanen V. (2011) Vascular plants along an urban-rural gradient in the city of Tampere, Finland. *Urban Ecosystems*, **14**, 361–376.
- Raunkiaer C. (1934) *The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer*. xvi. + 632 pp.
- Ren M.X., Li X.Q., & Ding J.Q. (2010) Genetic variation and spread pattern of invasive *Conyza sumatrensis* around China's Three Gorges Dam. *Acta Oecologica*, **36**, 599–603.
- Richter M. & Weiland U. (2011) *Applied urban ecology a global framework*. Wiley-Blackwell, Chichester, West Sussex; Hoboken, N.J.
- Ritland K. (1996) Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. *Genetics Research*, **67**, 175–185.
- Ronce O. (2007) How Does It Feel to Be like a Rolling Stone? Ten Questions about Dispersal Evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**, 231–253.
- Van Rossum F. (2009) Pollen dispersal and genetic variation in an early-successional forest herb in a peri-urban forest. *Plant Biology*, **11**, 725–737.
- Van Rossum F. (2010) Reproductive success and pollen dispersal in urban populations of an insect-pollinated hay-meadow herb. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **12**, 21–29.
- Van Rossum F. & Triest L. (2012) Stepping-stone populations in linear landscape elements increase pollen dispersal between urban forest fragments. *Plant Ecology and Evolution*, **145**, 332–340.
- Rousset (2000) Genetic differentiation between individuals. *Journal of Evolutionary Biology*, **13**, 58–62.
- Roustan F. (2005) *Densité et formes urbaines dans la métropole marseillaise*. AGAM : Ed. Imbernon, Marseille.
- Rudd H., Vala J., & Schaefer V. (2002) Importance of backyard habitat in a comprehensive biodiversity conservation strategy: a connectivity analysis of urban green spaces. *Restoration Ecology*, **10**, 368–375.
- Ruell E.W., Riley S.P.D., Douglas M.R., Antolin M.F., Pollinger J.R., Tracey J.A., Lyren L.M., Boydston E.E., Fisher R.N., & Crooks K.R. (2012) Urban Habitat Fragmentation and Genetic Population Structure of Bobcats in Coastal Southern California. *The American Midland Naturalist*, **168**, 265–280.
- Sackett L.C., Cross T.B., Jones R.T., Johnson W.C., Ballare K., Ray C., Collinge S.K., & Martin A.P. (2012) Connectivity of prairie dog colonies in an altered landscape: inferences from analysis of microsatellite DNA variation. *Conservation Genetics*, **13**, 407–418.
- Sala O.E. (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.
- Salat S. (2011) *Les villes et les formes: sur l'urbanisme durable*. Hermann [u.a.], Paris.

- Salisbury E.J. (1943) The flora of bombed areas. *Nature*, 462–466.
- Sax D.F. & Gaines S.D. (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 561–566.
- Schoville S.D., Bonin A., François O., Lobreaux S., Melodelima C., & Manel S. (2012) Adaptive Genetic Variation on the Landscape: Methods and Cases. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **43**, 23–43.
- Schoville S.D., Widmer I., Deschamps-Cottin M., & Manel S. (2013) Morphological Clines and Weak Drift along an Urbanization Gradient in the Butterfly, *Pieris rapae*. *PLoS ONE*, **8**, e83095.
- Schwartz M.W., Thorne J.H., & Viers J.H. (2006) Biotic homogenization of California flora in urban and urbanizing regions. *Biological Conservation*, **127**, 282–291.
- Schweiger O., Musche M., Bailey D., Billeter R., Diekötter T., Hendrickx F., Herzog F., Liira J., Maelfait J.-P., Speelmans M., & Dziock F. (2007) Functional richness of local hoverfly communities (Diptera, Syrphidae) in response to land use across temperate Europe. *Oikos*, **116**, 461–472.
- Shochat E., Warren P.S., Faeth S.H., McIntyre N.E., & Hope D. (2006) From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 186–191.
- Shwartz A., Turbé A., Simon L., & Julliard R. (2014) Enhancing urban biodiversity and its influence on city-dwellers: An experiment. *Biological Conservation*, **171**, 82–90.
- Smith R.M., Gaston K.J., Warren P.H., & Thompson K. (2005) Urban domestic gardens (V): relationships between landcover composition, housing and landscape. *Landscape Ecology*, **20**, 235–253.
- Smith R.M., Thompson K., Hodgson J.G., Warren P.H., & Gaston K.J. (2006) Urban domestic gardens (IX): Composition and richness of the vascular plant flora, and implications for native biodiversity. *Biological Conservation*, **129**, 312–322.
- La Sorte F.A., McKinney M.L., & Pyšek P. (2007) Compositional similarity among urban floras within and across continents: biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange. *Global Change Biology*, **13**, 913–921.
- Spear S.F., Balkenhol N., Fortin M.-J., Mcrae B.H., & Scribner K. (2010) Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: considerations for parameterization and analysis: RESISTANCE SURFACES IN LANDSCAPE GENETICS. *Molecular Ecology*, **19**, 3576–3591.
- Stesevic D., Jovanovic S., & Scepanovic S. (2009) Flora of the city of Podgorica, Montenegro: Chorologic structure and comparison with the floras of Rome, Patras, and Salonika. *Archives of Biological Sciences*, **61**, 307–315.
- Storfer A., Murphy M.A., Spear S.F., Holderegger R., & Waits L.P. (2010) Landscape genetics: where are we now? *Molecular Ecology*, **19**, 3496–3514.
- Sukopp H. (2004) Human-caused impact on preserved vegetation. *Landscape and Urban Planning*, **68**, 347–355.
- Tait C.J., Daniels C.B., & Hill R.S. (2005) Changes in species assemblages within the Adelaide Metropolitan Area, Australia, 1836-2002. *Ecological Applications*, **15**, 346–359.

- Taylor P.D., Fahrig L., Henein K., & Merriam G. (1993) Connectivity is a vital elements of landscape structure. *OIKOS*, **68**, 571–573.
- Taylor P.D., Fahrig L., & With K.A. (2006) Landscape connectivity: a return to the basics. *Connectivity conservation* Cambridge University Press,
- Thompson K., Austin K.C., Smith R.M., Warren P.H., Angold P.G., & Gaston K.J. (2003) Urban domestic gardens (I): Putting small-scale plant diversity in context. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 71–78.
- Thompson K., Hodgson J.G., Smith R.M., Warren P.H., & Gaston K.J. (2004) Urban domestic gardens (III): composition and diversity of lawn floras. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 373–378.
- Thompson K. & McCarthy M.A. (2008) Traits of British alien and native urban plants. *Journal of Ecology*, **96**, 853–859.
- Tigas L.A., Van Vuren D.H., & Sauvajot R.M. (2002) Behavioral responses of bobcats and coyotes to habitat fragmentation and corridors in an urban environment. *Biological Conservation*, **108**, 299–306.
- Tischendorf L. & Fahrig L. (2000) On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, **90**, 7–19.
- Tison J.-M., Jauzein P., & Michaud H. (2014) *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia Publ, Turriers.
- Tran H., Uchihama D., Ochi S., & Yasuoka Y. (2006) Assessment with satellite data of the urban heat island effects in Asian mega cities. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, **8**, 34–48.
- Trentanovi G., Lippe M. von der, Sitzia T., Ziechmann U., Kowarik I., & Cierjacks A. (2013) Biotic homogenization at the community scale: disentangling the roles of urbanization and plant invasion. *Diversity and Distributions*, 1–11.
- Turner M.G. (1989) Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**, 171–197.
- UN (2014) World urbanization prospects - The 2014 Revision. .
- Vallet J. (2009) *Gradient d'urbanisation et communautés végétales d'espaces boisés. Approche à plusieurs échelles dans trois agglomérations du Massif armoricain*. Université d'Angers, Agrocampus Ouest - Centre d'Angers.
- Vallet J., Daniel H., Beaujouan V., Rozé F., & Pavoine S. (2010) Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science*, **13**, 412–424.
- Verbeek T., Pisman A., Leinfelder H., & Allaert G. (2011) For every house a garden... A morphological assessment of residential development in Fnaders' rural areas. *The powerful garden: emerging views on the garden complex* pp. 85–107. Garant, Antwerp; Apeldoorn.

- Verboven H.A.F., Aertsen W., Brys R., & Hermy M. (2014) Pollination and seed set of an obligatory outcrossing plant in an urban–peri-urban gradient. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **16**, 121–131.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., & Garnier E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J., & Melillo J.M. (2008) Human Domination of Earth's Ecosystems. *Urban Ecology* (ed. by J.M. Marzluff, E. Shulenberger, W. Endlicher, M. Alberti, G. Bradley, C. Ryan, U. Simon, and C. ZumBrunnen), pp. 3–13. Springer US,
- Walker B., Kinzig A., & Langridge J. (1999) Original Articles: Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems*, **2**, 95–113.
- Wang H., Sork V.L., Wu J., & Ge J. (2010) Effect of patch size and isolation on mating patterns and seed production in an urban population of Chinese pine (*Pinus tabulaeformis* Carr.). *Forest Ecology and Management*, **260**, 965–974.
- Wania A., Kühn I., & Klotz S. (2006) Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany—spatial gradients of species richness. *Landscape and Urban Planning*, **75**, 97–110.
- Weir B.S. & Cockerham C.C. (1984) Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution*, **38**, 1358–1370.
- Werner P. (2011) The ecology of urban areas and their functions for species diversity. *Landscape and Ecological Engineering*, **7**, 231–240.
- Werner P. & Zahner R. (2010) Urban patterns and biological diversity: A review. *Urban biodiversity and design* pp. 145–173. Chichester, UK; Hoboken, NJ.
- Whitlock M.C. & McCauley D.E. (1999) Indirect measures of gene flow and migration: $F_{ST} \approx 1/(4Nm+1)$. *Heredity*, **82**, 117–125.
- Williams N.S.G., Schwartz M.W., Vesik P.A., McCarthy M.A., Hahs A.K., Clemants S.E., Corlett R.T., Duncan R.P., Norton B.A., Thompson K., & McDonnell M.J. (2009) A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology*, **97**, 4–9.
- Williamson M. (1996) *Biological Invasions*. Springer Science & Business Media,
- Wilson D.S. (1992) Complex Interactions in Metacommunities, with Implications for Biodiversity and Higher Levels of Selection. *Ecology*, **73**, 1984–2000.
- Winter M., Schweiger O., Klotz S., Nentwig W., Andriopoulos P., & *et al.* (2009) Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 21721–21725.
- Wittig R. (2004) The origin and development of the urban flora of Central Europe. *Urban Ecosystems*, **7**, 323–329.

Wittig R. & Becker U. (2010) The spontaneous flora around street trees in cities—A striking example for the worldwide homogenization of the flora of urban habitats. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **205**, 704–709.

Wodkiewicz M. & Gruszczynska B. (2014) Genetic Diversity and Spatial Genetic Structure of *Stellaria Holostea* Populations from Urban Forest Islands. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, **56**, 42–53.

Wright S. (1931) Evolution in Mendelian Populations. *Genetics*, **16**, 97–159.

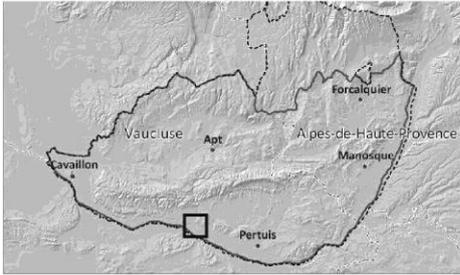
Wright S. (1943) Isolation by Distance. *Genetics*, **28**, 114–138.

Wu J. (2010) Urban sustainability: an inevitable goal of landscape research. *Landscape Ecology*, **25**, 1–4.

(2010) *Urban ecology*. Cambridge University Press, New York.

Available at: <http://www.infoclimat.fr/climatologie-07690-nice-cote-d-azur.html>.

**Annexe I : Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon
et de la Réserve de biosphère Luberon-Lure, n° 10-2011, p. 74-91.**



Convolvulus arvensis (L.)



Catapodium rigidum
(L.) C.E.Hubb. ex Dony



Conyza sumatrensis (Retz.) E.Walker



Oxalis corniculata (L.)



Ailanthus altissima (Mill.) Swingle

ÉVOLUTION COMPARÉE DE LA FLORE DES JARDINS PRIVATIFS D'UN VILLAGE DU LUBERON (LAURIS, VAUCLUSE) ET DE MARSEILLE (BOUCHES-DU-RHÔNE)

Angèle BOSSU*, Valérie BERTAUDIÈRE-MONTES* & Audrey MARCO**

RÉSUMÉ :

Durant les trente dernières années, l'attractivité de la région Provence-Alpes-Côte-d'Azur a conduit à une forte urbanisation du littoral et récemment des communes de l'arrière-pays. Or l'urbanisation est une des causes majeures de l'homogénéisation biotique, processus de remplacement au cours du temps des espèces natives par des espèces exotiques. Ces changements de communautés amènent à se questionner sur l'évolution de la biodiversité dans les territoires urbanisés. À travers l'étude de deux sites aux histoires d'urbanisation similaires, Lauris (Vaucluse) et Marseille (Bouches-du-Rhône), nous avons évalué le processus d'homogénéisation taxonomique de la flore spontanée des jardins privatifs entre les sites et au sein de chaque site, selon un gradient d'urbanisation. Cette évaluation s'est basée sur l'utilisation d'indices d'homogénéisation intégrant la flore spontanée native et exotique. Si on observe à l'échelle régionale un processus de différenciation entre les jardins de Lauris et de Marseille, l'analyse selon le gradient met en évidence une homogénéisation de la flore spontanée des jardins dans les zones périurbaines et un processus de différenciation de la flore en centre urbain. À l'échelle locale, la flore spontanée des jardins de Marseille est dans un processus de différenciation plus avancé le long du gradient d'urbanisation par rapport à celle de Lauris. Les perturbations urbaines plus anciennes et plus fortes à Marseille pourraient expliquer en partie ce résultat. Par ailleurs, la similarité de la flore cultivée a été quantifiée afin de discuter de son éventuel impact sur les communautés végétales. Les espèces cultivées créent une similarité entre les jardins plus forte que la flore spontanée à l'échelle régionale participant ainsi à une standardisation visuelle de la flore des jardins des milieux urbains.

Mots-clés : flore spontanée, Flore cultivée, Homogénéisation biotique, Gradient d'urbanisation, Méditerranée.

ABSTRACT :

Comparative evolution between private gardens' flora of a Luberon village (Lauris, Vaucluse) and Marseille (Bouches-du-Rhône)

During last 30 years, PACA (Provence-Alpes-Côte-d'Azur) region attractiveness induce high coastal urbanization and recently in hinterland region. But urbanization is one of major cause of biotic homogenization, a process where native species are replaced through time by exotic species. These communities changes led to question the evolution in urban areas. The study of spontaneous garden flora in two sites under similar urbanization history, Lauris (Vaucluse) and Marseille (Bouches-du-Rhône), allowed us to assess homogenization taxonomic process that occur between and within two sites along an urbanization gradient. This evaluation based on homogenization index integrate exotic and native flora. At regional scale, differentiation process process was observed between gardens of Lauris and Marseille. Analysis along urbanization gradient highlights spontaneous flora homogenization in suburban area, and differentiation process in urban center. At local scale, spontaneous flora of Marseille 's gardens was in differentiation process more advance along urbanization gradient than Lauris. Older and stronger urban perturbations in Marseille could explain a part of these results. Moreover cultivated flora similarity was quantified to assess its impact on floral community. Because cultivated species induce higher similarity between gardens than spontaneous flora at regional scale, it creates a visual standardization of flora garden in urban area.

Keywords : Spontaneous flora, Cultivated flora, Biotic homogenization, Urbanization gradient, Mediterranean.

* UMR 151 UP/IRD Laboratoire Population-Environnement-Développement, 3 place Victor Hugo – Case 10, 13331 Marseille CEDEX 3.
Tél.: +33 (0) 4 91 10 85 18, fax: +33 (0) 4 91 08 30 36 Courriel: angele.bossu@gmail.com

** École nationale supérieure du paysage, 31 boulevard d'Athènes, 13232 Marseille CEDEX 01.
Tél.: +33 (0) 4 91 91 00 25, fax: +33 (0) 4 91 91 28 81.

L'urbanisation fait partie des changements importants des modes d'utilisation et d'occupation des sols de ces dernières décennies. Actuellement, plus de la moitié de la population mondiale vit en ville (Veron, 2007) et cette proportion est amenée à augmenter pour atteindre 70% d'ici 2050 (ONU, 2009). Cette croissance urbaine s'est traduite spatialement par un étalement urbain qui continue de progresser sur les territoires ruraux situés en périphérie des grandes villes (Baccaïni & Sémécurbe, 2009). La région Provence-Alpes-Côte-d'Azur (PACA), et plus largement la région méditerranéenne, est le lieu d'un développement urbain sans précédent qui la classe en Europe, avec l'Espagne et le Portugal, parmi les zones les plus touchées par l'urbanisation (Agence européenne pour l'environnement, 2006 ; Veron, 2007). Dans cette région, l'urbanisation progresse sur le littoral et plus récemment sur les terres agricoles de l'arrière-pays, définissant une matrice urbaine diffuse, de pavillons individuels ou de pavillons groupés, dispersés dans le paysage (Daligaux, 2003). Cette progression de l'urbanisation dans l'arrière-pays est favorisée par le développement d'axes routiers et de moyens de transports permettant aux populations désireuses d'un meilleur cadre de vie d'effectuer des mouvements pendulaires vers les grands centres urbains (Picon *et al.*, 2008). Les communes de l'arrière-pays tendent d'ailleurs à reproduire les mêmes schémas d'urbanisation que les villes, avec un centre-ville ancien et dense, une zone périphérique pavillonnaire, et en périphérie, un mitage de l'espace agricole relictuel et des milieux naturels environnants. Depuis, dix ans, elles sont entrées dans un processus de densification de leurs zones urbaines périphériques (Charmes, 2010). Ces changements drastiques d'occupation et d'utilisation des sols amènent à se questionner sur l'évolution de la biodiversité dans ces territoires.

En effet, les études portant sur l'urbanisation ont montré que cette dernière entraîne de nombreuses modifications des paramètres physiques du milieu et des communautés animales et végétales en présence. Elle modifie à la fois le climat (*îlot de chaleur urbain*) et les propriétés physico-chimiques des sols qui deviennent plus alcalins et hydrophobes (Pickett *et al.*, 2011). Ces transformations physiques, en atténuant les amplitudes climatiques et les saisons, agissent sur le com-

portement et la phénologie des espèces et augmentent ou stabilisent la disponibilité des ressources dans le temps. Par ailleurs, le paysage urbain est constitué d'une multitude de tâches d'habitats plus ou moins isolées, insérées dans une matrice inhospitalière (Clergeau, 2007). Cette mosaïque paysagère favorise l'isolement des espèces et peut engendrer à long terme une diminution de la variabilité génétique des populations, et une diminution de l'adaptabilité des espèces locales aux perturbations. Shochat *et al.* (2006) ont ainsi montré que la conséquence principale de ces modifications des caractéristiques du milieu urbain est une augmentation de l'abondance des espèces adaptées à ce type de milieu, notamment des espèces exotiques.

Ce changement, appelé « homogénéisation biotique », a été défini par McKinney & Lockwood (1999) comme le remplacement des espèces constitutives des communautés locales par des espèces non indigènes. Le remplacement est issu d'un processus d'extinction d'espèces souvent endémiques et d'introduction volontaire ou non par l'homme d'espèces exotiques. Au niveau des communautés, cela s'exprime par une augmentation de la similarité spatiale au cours du temps. L'introduction d'espèces exotiques peut engendrer un processus inverse, appelé « différentiation ». L'introduction hétérogène d'espèces d'un point de vue spatial et qualitatif entraîne dans ce cas une augmentation de la diversité spécifique et par conséquent, une diminution de la similarité au sein des communautés (Qian *et al.* 2008 ; Olden *et al.* 2004).

L'homogénéisation taxonomique qui s'intéresse à la similarité des communautés sous l'angle de leur composition spécifique a classiquement été appréhendée par des comparaisons d'indices de similarité notamment des indices de Jaccard (McKinney 2004). Ces comparaisons ont été réalisées à travers des études diachroniques (Chocholouskava & Pysek 2003 ; Naaf & Wulf, 2010 ; Smart *et al.*, 2010) ou synchroniques via une communauté témoin (Blair, 2001 ; McKinney, 2006). Récemment, l'homogénéisation taxonomique a été quantifiée par l'élaboration de nouveaux indices tels que l'indice d'homogénéisation de Qian *et al.* (2008). Ce dernier tient compte du statut exotique versus natif des espèces, ce qui permet d'appréhender le turn-over des communautés lorsque les données de

composition spécifique ne sont pas disponibles à des pas de temps différents.

L'étude présentée ici complète les travaux précédents menés au sein du Parc naturel régional du Luberon (PNRL) sur la caractérisation de la flore cultivée des jardins privés de la commune de Lauris (Marco *et al.*, 2010a). L'objectif de cette nouvelle étude est d'analyser le phénomène d'homogénéisation taxonomique de la flore des jardins privés. Ces espaces sont la principale source d'introduction d'espèces exotiques et sont soumis à des pratiques d'entretien et d'aménagement standardisées. Elles conduisent à des perturbations similaires au niveau de la flore. Historiquement construits sur d'anciennes terres agricoles, les jardins constituent donc des lieux où il est intéressant d'étudier l'évolution de la flore durant ces dernières décennies. Afin d'appréhender ce phénomène sur la commune de Lauris, une approche comparative a été conduite avec la ville de Marseille située dans le même contexte biogéographique (un sol calcaire et soumise au climat méditerranéen [Girerd, 1991]) et qui possède une histoire analogue bien que plus ancienne des changements d'occupation et d'utilisation des sols. L'homogénéisation étant un phénomène de remplacement de la flore locale au cours du temps, seules les espèces cultivées naturalisées ou exotiques historiquement présentes (spontanées exotiques) au sein des jardins, ainsi que les espèces spontanées natives, ont été prises en compte dans la quantification du phénomène. Cette étude prend également en compte deux niveaux d'échelles spatiales (régionale et locale), ainsi qu'un gradient d'urbanisation sur chaque site afin d'aborder finement le processus d'homogénéisation en milieu urbain. Elle permet de répondre aux questions suivantes :

- À l'échelle régionale, la flore spontanée des jardins de Lauris est-elle engagée dans un processus d'homogénéisation avec la flore des jardins de Marseille? Le processus observé est-il le même selon le degré d'urbanisation?

- À l'échelle locale, le processus est-il le même à Lauris et à Marseille? Et comment varie-t-il en fonction du degré d'urbanisation?

Parallèlement à la flore spontanée des jardins, la flore cultivée constitue une part importante de la flo-

re des jardins privés (67% des espèces). Les précédents travaux conduits sur la flore cultivée des jardins privés de la commune de Lauris ont montré l'importance des pratiques de plantations standardisées dans la composition spécifique des jardins (Marco *et al.*, 2010a). Or, des espèces végétales cultivées peuvent se naturaliser, se développer dans et en dehors des jardins voire même s'hybrider avec les espèces locales. Elles peuvent alors potentiellement participer au processus d'homogénéisation. Actuellement, les friches post-culturelles de la commune de Lauris sont ainsi fortement colonisées par le *Pyracantha*, arbuste abondamment planté en haie dans les années 70-80 et désormais échappé des jardins (Marco, 2008). À travers une analyse de la similarité des compositions spécifiques de la flore cultivée des jardins de Lauris et de Marseille, nous tenterons donc d'identifier quelles implications peuvent avoir les espèces cultivées dans ce processus.

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

Sites d'étude

Les deux communes comparées se situent en région méditerranéenne et sont soumises au climat méditerranéen caractérisé par une sécheresse estivale, des précipitations irrégulières au cours de l'année, et un hiver doux (température minimale moyenne comprise entre 0 et 3°C).

Le premier site d'étude est la commune de Lauris (43°44'N, 5°18'E), située au sein du PNRL dans le sud du département du Vaucluse. Le territoire communal s'étend de la ligne de crêtes du Petit Luberon jusqu'à la Durance sur une superficie de 2 181 ha. Depuis 1975, Lauris connaît, comme beaucoup de communes rurales du sud du Vaucluse, l'influence des grands pôles urbains environnants que sont Aix-en-Provence et Marseille. Certaines terres cultivables délaissées suite à la déprise agricole ont été converties en zones constructibles pour accueillir de nouveaux lotissements pavillonnaires. En moins de trente ans la population de Lauris a été multipliée par deux. Selon l'INSEE (2011), Lauris comptait 1 620 habitants en 1975 et 3 102 en 1999. Actuellement, ce chiffre atteint 3 420 habitants. D'un point de vue paysager, Lauris

regroupe à la fois des forêts fragmentées et éclaircies par le mitage urbain, des friches et des boisements spontanés dans les zones de déprise agricole, des terres cultivées, ainsi que des espaces verts très artificialisés privés (jardins) et publics (parcs, bords de routes, places...) liés à une urbanisation dense. L'urbanisation de la commune autour du noyau villageois se caractérise par deux types d'étalement urbain : sous la forme de lotissements résidentiels selon une « urbanisation de front », et sous la forme de pavillons individuels dispersés témoignant d'une « urbanisation en mitage ».

La flore des jardins privés de Lauris a été comparée à la flore des jardins d'un grand pôle urbain distant de 65 km, Marseille (43°17' N, 5°22' E), située dans le sud-est du département des Bouches-du-Rhône. La commune s'étend jusqu'au contrefort des massifs de l'Estaque au Nord-ouest, de l'Étoile au Nord, du Garlaban au Nord-est et de Marseilleveyre au Sud. D'une superficie dix fois plus grande que la commune de Lauris (24 000 ha), Marseille est la plus grande ville de France en termes de superficie. Seuls 13 800 ha sont potentiellement constructibles, le reste étant des espaces naturels inconstructibles. Avec une population de 851 420 habitants (INSEE, 2008), Marseille est la deuxième commune la plus peuplée de France. L'urbanisation de la ville de Marseille est très ancienne et consécutive au développement du port marchand dans la deuxième moitié du XIX^e siècle. Elle est marquée par un tournant au milieu du XX^e siècle lors de la déprise industrielle qui l'amène à s'étaler sous forme de lotissements pavillonnaires et pavillons individuels jusqu'aux contreforts des massifs. Les jardins privés représentent à Marseille plus de 50% des espaces à caractère de nature (Collectif Atlas analytique de Marseille, communication personnelle, 2011). Aujourd'hui, contrainte par la topographie de son territoire, elle subit un phénomène de densification de ses zones périphériques.

Trois zones de densité de bâti différentes ont ainsi été définies sur les deux communes selon le pourcentage d'occupation du sol par le bâti (Marco, 2004) :

- une zone de forte densité de bâti, appelée « zone urbaine » dont le pourcentage d'occupation du sol par le bâti est supérieur à 20%. Elle est caractérisée par des maisons ou des logements collectifs mitoyens avec des

jardins de devanture et/ou d'arrière-cour d'une superficie inférieure à 200 m². Elle est caractérisée par le noyau villageois à Lauris et le centre urbain à Marseille.

- une zone de moyenne densité de bâti, appelée « zone d'extension urbaine » dont le pourcentage d'occupation du sol par le bâti est compris entre 10 et 20%. Elle est caractérisée par des habitations pavillonnaires construites pour la plupart dans les années 70-80, avec des jardins de superficie moyenne de 600 m², aussi bien à Lauris qu'à Marseille.

- une zone de faible densité de bâti, appelée « zone périurbaine » dont le pourcentage d'occupation du sol par le bâti est inférieur à 10%. Elle est composée de villas construites sur d'anciennes terres agricoles avec des jardins de grandes superficies entre 1 000 et 7 000 m², dans les deux communes.

Acquisition des données floristiques

L'acquisition des données relatives à la flore des jardins, s'est faite par plusieurs campagnes d'échantillonnage conduites en 2005 et 2010 pour le site de Lauris et de 2008 à 2010 pour le site de Marseille. Pour chaque site, 60 jardins ont été sélectionnés le long du gradient d'urbanisation. Dans chacune des zones d'urbanisation, 20 jardins ont été échantillonnés, issus d'une demande au porte-à-porte auprès de chaque propriétaire.

Chaque jardin a fait l'objet d'un inventaire de sa flore cultivée et spontanée. La flore cultivée a été inventoriée en relevant la présence/absence de l'espèce dans les quatre habitats les plus riches du jardin (Marco, 2008) : les pelouses, les plates-bandes, les contenants et les haies. La détermination des espèces végétales a été réalisée jusqu'au niveau spécifique quand cela était possible et chaque espèce a été notée avec son nom latin suivant la référence horticole internationale actuelle (Brickell & Mioulane, 2004). Les espèces qui n'ont pas pu être identifiées ont été notées sous la forme « Indéterminée » ou sous la forme « *Genre* sp. » quand le nom de genre a été défini ou sous la forme « *Genre* « groupe » quand le nom de groupe a été défini. Les hybrides intergénériques (croisement entre genres) ont été notés sous la forme « x *Genre espèce* » et les hybrides interspécifiques (croisement entre espèces d'un même genre) sous la forme « *Genre x espèce* ». Pour certains

genres où les cultivars étaient nombreux (*Arum*, *Aubrieta*, *Chrysanthemum*, *Dablia*, *Dianthus*, *Gazania*, *Gladiolus*, *Heuchera*, *Iris*, *Lilium*, *Mandevilla*, *Narcissus*, *Ostheospermum*, *Paeonia*, *Petunia*, *Pyracantha*, *Rhododendron*, *Rosa* et *Tulipa*) les espèces du même genre ont été regroupées sous leur seul nom de genre: par exemple, toutes les espèces de rosiers ont été regroupées sous le terme *Rosa* sp.

Pour la flore spontanée, la présence/absence des espèces a été relevée dans deux habitats du jardin: la pelouse au sein de deux quadrats de 2 x 2 m (4 m²) et dans l'ensemble des surfaces plates-bandes. En l'absence de stade avancé du développement phénologique ou de la dégradation de l'appareil végétatif ou reproducteur (tonte, piétinement, sécheresse), le végétal a été défini sous le terme « Indéterminée » quand l'espèce n'a pas pu être identifiée ou sous son nom de genre « *Genre* sp. » quand l'identification a pu être menée jusqu'au nom de genre.

Analyse des données floristiques

La quantification du processus d'homogénéisation ou de différenciation taxonomique s'est faite à partir de la flore spontanée étant donné que le processus est un phénomène de remplacement de flore locale au cours du temps. L'indice d'homogénéisation H développé par Rahel (2000) et utilisé par Qian *et al.* (2006 et 2008) a été utilisé dans le cadre de cette étude. Il se base sur des indices de similarité de Jaccard en utilisant le cortège des espèces natives pour estimer la flore ancienne et l'ensemble des espèces (totale) pour évaluer la flore actuelle. Le changement de similarité entre ces deux flores indique quel processus biotique est en cours (Équation 1).

$$H = J_{\text{totale}} - J_{\text{native}}$$

Équation 1 : Indice d'homogénéisation

J_{totale} = Indice de similarité de Jaccard calculé avec l'ensemble des espèces

J_{native} = Indice de similarité de Jaccard calculé avec les espèces natives uniquement

avec

$$J = \frac{a}{a + b + c}$$

Équation 2 : Indice de Jaccard

a = nombre d'espèces communes au site A et B;

b = nombre d'espèces présentes uniquement dans le site A;

c = nombre d'espèces présentes uniquement dans le site B

Ainsi, lorsque H est supérieur à 0, cela signifie que la flore totale (native et exotique) entre les 2 sites étudiés est plus similaire que la flore native entre les deux sites. L'introduction d'espèces exotiques a augmenté la similarité entre les sites, on observe une homogénéisation taxonomique. À l'inverse, si H est négatif, cela signifie que l'introduction d'espèces exotiques a fait diminuer la similarité entre les sites, on observe donc un processus de différenciation.

Pour calculer l'indice d'homogénéisation H, l'origine géographique de chaque espèce végétale a été déterminée afin d'identifier les espèces comme natives ou exotiques. De nombreuses études distinguent 2 catégories d'espèces exotiques, les archéophytes (ex: *Prunus dulcis* (Mill.) D.A. Webb), introduite avant 1500 apr. J.-C., et les néophytes (ex: *Carpobrotus acinaciformis* (L.) L. Bolus) introduites après 1500 apr. J.-C. En Europe, l'implication des archéophytes dans les phénomènes biotiques est identique aux espèces natives (Kuhn & Kholz, 2006). C'est pourquoi les archéophytes ont été regroupées dans notre étude avec les espèces natives méditerranéennes. Les espèces natives ont ainsi été définies comme les espèces dont l'aire de répartition naturelle recoupe la région méditerranéenne, qui correspond à l'aire de répartition de l'olivier (*Olea europea* L.).

L'origine de l'espèce ainsi que sa distribution géographique ont été déterminées grâce à une compilation de différents travaux : Fournier (2001), Rameau *et al.* (2008), Quézel & Médail (2003), et plus spécifiquement :

- pour les plantes cultivées : Brickell & Mioulane (2008). Les hybrides horticoles (générique ou spécifique) ont été définis comme des espèces exotiques.

- pour les plantes spontanées : Baseco (Gachet *et al.*, 2005), MedList (Greuter *et al.*, 2008), Baseflor (Julve, 2008).

Les indices d'homogénéisation ont été calculés à deux échelles spatiales et en fonction de la densité de bâti au sein de chaque site (Fig. 1) :

- Dans un premier temps à l'échelle régionale,
 - l'indice d'homogénéisation « inter-sites » noté H_S est une moyenne des indices d'homogénéisation calculé entre les 60 jardins de Lauris et les 60 jardins de Marseille ; il traduit le processus d'homogénéisation ayant lieu entre les jardins des deux sites.

- en fonction de la densité de bâti, l'indice d'homogénéisation « inter-sites inter-zones » noté H_Z est une moyenne des indices d'homogénéisation calculé entre les 20 jardins de Lauris et de Marseille pour une même zone de densité de bâti. Il traduit le processus

d'homogénéisation ayant lieu entre les jardins des deux sites selon la densité de bâti.

- Dans un second temps à l'échelle locale,

- La comparaison s'est faite au sein de chaque zone d'urbanisation de chaque site. L'indice d'homogénéisation « intra-site intra-zone inter-jardins » noté H_J est une moyenne des indices d'homogénéisation calculé entre les 20 jardins d'une même zone d'un même site.

Pour chaque traitement, les indices d'homogénéisation calculés entre chaque paire de jardins ont été moyennés, afin d'obtenir un indice d'homogénéisation moyen, puis redistribués dans des classes d'indices d'homogénéisation afin de produire un diagramme de distribution des indices d'homogénéisation. Ce diagramme a parfois été réduit à un tableau contenant les pourcentages de paire de jardins ayant un indice d'homogénéisation inférieur, égal ou supérieur à 0.

Pour la flore cultivée, des indices moyens de similarité de Jaccard ont été calculés (Équation 2) selon les différentes échelles spatiales et la densité de bâti. On nommera respectivement J_S , J_Z , et J_J , l'indice de Jaccard moyen inter-site, inter-site inter-zone et intra-site intra-zone inter-jardin.

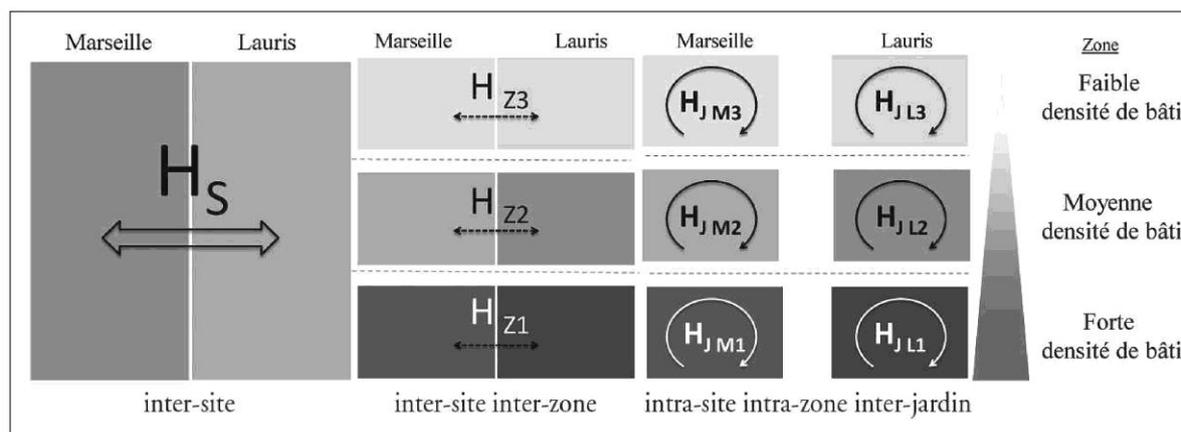


Fig. 1 : schéma des différents calculs d'indices d'homogénéisation : inter-site, inter-site inter-zone et intra-site intra-zone inter-jardin

Traitements statistiques

La normalité des données a été testée pour chaque jeu de données avec un test de Shapiro. En l'absence de normalité, des tests non paramétriques de comparaisons de médianes ont été effectués. Les indices d'homogénéisation médians présentés dans les résultats, sont plus représentatifs des valeurs calculées que les indices moyens. Dans un premier temps, des tests de Kruskal et Wallis ont été réalisés pour comparer plusieurs médianes. Et dans un second temps, s'il y avait une différence significative entre les médianes, des tests de Wilcoxon avec correction de Bonferroni 2 à 2 ont été effectués.

Pour l'analyse statistique et le calcul des indices, le traitement des données s'est fait sous R Gui 2.12.2 2011.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Homogénéisation taxonomique inter-sites (H_S) de la flore spontanée des jardins à l'échelle régionale

L'indice d'homogénéisation médian calculé entre les jardins de Lauris et de Marseille est nul ($H_S = 0$). Si l'on s'intéresse au diagramme de répartition des indices d'homogénéisation (Fig. 2), on observe que 48% des indices sont négatifs contre 35% positifs. Par consé-

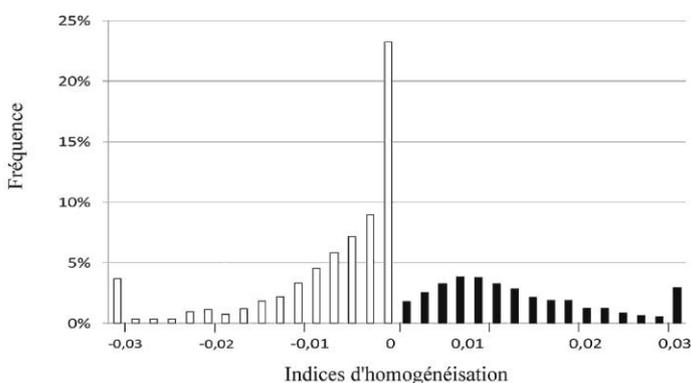


Fig. 2: distribution des indices d'homogénéisation inter-site (classe de 0,002). En blanc : Pourcentage de paires de jardins présentant un processus de différenciation floristique, en noir : Pourcentage de paires de jardins présentant un processus d'homogénéisation floristique.

quent, la majorité des communautés végétales spontanées des jardins du village de Lauris sont dans un processus de différenciation avec celles des jardins de la grande agglomération marseillaise. Ce résultat s'explique par le fait que si la flore spontanée native des deux sites est très similaire, en raison de la proximité géographique des deux sites et de leur histoire d'utilisation et d'occupation du sol analogue, le cortège d'espèces exotiques entre les jardins de Lauris et de Marseille est différent. Si l'on regarde d'un point de vue qualitatif ce cortège d'espèces exotiques, on constate que les espèces exotiques constitutives résultent principalement d'introductions assez anciennes comme *Cymbalaria muralis* G. Gaertn., B. Mey. & Scherb. et *Conyza sumatrensis* (Retz) E. Walker. Les autres espèces exotiques issues de la naturalisation récentes d'espèces cultivées introduites, tels *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle (espèces invasives au niveau national) et *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton, ne constituent actuellement qu'une faible proportion de la flore spontanée exotique à Lauris contrairement à Marseille.

Homogénéisation taxonomique inter-sites inter-zones (H_Z) de la flore spontanée des jardins à l'échelle régionale selon le gradient d'urbanisation

L'approche à l'échelle régionale selon un gradient d'urbanisation permet de spatialiser le processus d'homogénéisation au sein de la densité urbaine. Les résultats montrent que selon le degré d'urbanisation, le processus observé diffère.

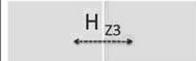
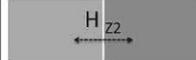
L'indice d'homogénéisation médian calculé entre les jardins de Lauris et de Marseille au sein de la zone de forte densité de bâti est négatif (Tableau 1) et 56% des indices d'homogénéisation calculés ont des valeurs inférieures à 0. Cette comparaison montre qu'une majorité de jardins de la zone de forte densité de bâti entre Lauris et Marseille ont leur flore spontanée inscrite dans un processus de différen-

tion. En analysant le cortège d'espèces exotiques des jardins de la zone de forte densité de bâti entre les deux communes, on constate que les espèces exotiques communes, *Cymbalaria muralis*, *Conyza sumatrensis* et *Amaranthus* sp., n'ont pas la même fréquence d'apparition dans les jardins de Lauris et de Marseille. Par exemple, *Conyza sumatrensis* est présente dans 15% des jardins de Lauris contre 35% à Marseille. Cette différence de fréquence des espèces entre les deux sites est à mettre en relation avec la fréquence de l'habitat pelouse dans les jardins, lieu principal de développement des espèces spontanées. En effet, ce dernier est relativement peu fréquent dans les jardins de forte densité de bâti (Marco, 2008), notamment à Lauris, où seuls 10% des jardins inventoriés possèdent cet habitat, contre 25% à Marseille. En zone rurale, les habitations du centre villageois ont des jardins de devanture alors qu'à Marseille, les jardins sont d'arrière-cour et de plus grande superficie, ce qui explique la faible présence de cet habitat à Lauris. Cette hétérogénéité structurale est associée à une hétérogénéité des conditions microstationnelles et de distribution des espèces exotiques au sein des jardins. Cela crée une variabilité de la composition spécifique de la flore spontanée. Par ailleurs, les jardins de la zone de forte densité de Marseille possèdent 9 espèces exotiques spécifiques,

qui ne s'observent pas dans les jardins de Lauris. Ce sont des espèces récemment naturalisées comme *Ailanthus altissima*, *Ligustrum lucidum*, *Robinia pseudoacacia* L. ou encore *Albizia julibrissin* Durazz. Elles sont également peu fréquentes dans les jardins entraînant ainsi ce processus de différenciation avec les jardins de Lauris.

Dans la zone de moyenne et de faible densité de bâti, plus de 50% des indices d'homogénéisation calculés sont supérieurs à 0. Ces résultats indiquent que la flore spontanée des jardins de ces zones est dans un processus d'homogénéisation entre Lauris et Marseille (Tableau 1). Ce processus peut s'expliquer par la présence d'espèces exotiques, parfois cosmopolites communes aux deux sites, telles que *Conyza sumatrensis*² qui présentent de fortes fréquences et font donc augmenter la similarité entre les jardins. Ces espèces exotiques témoignent bien de l'histoire d'utilisation et d'occupation des sols qu'ont connus les deux sites, de l'agriculture à l'urbanisation. Elles sont associées notamment à Marseille à des espèces natives rudérales (*sensu* Grime, 1977) plus nitrophiles. Ces dernières ont également de faibles fréquences et, par conséquent, engendrent une similarité en espèces natives plus faible entre les deux sites.

Tableau 1. Indice d'homogénéisation moyen pour les différentes zones de densité de bâti entre les communautés spontanées des jardins de Lauris et Marseille et distribution de ces indices.

Marseille	Lauris	Densité de bâti	H	%H<0	%H>0	%H=0
		Faible	$H_{z3} = 0.002$	45%	54%	1%
		Moyenne	$H_{z2} = 0.002$	41%	53%	6%
		Forte	$H_{z1} = -0.007$	56%	11%	34%

H : Indice d'homogénéisation médian. %H<0 : Pourcentage de paires de jardins présentant un processus de différenciation floristique. %H>0 : Pourcentage de paires de jardins présentant un processus d'homogénéisation floristique. %H=0 : Pourcentage de paires de jardins dont l'indice d'homogénéisation égal à 0

2. Il s'agit d'une plante nitrophile qui s'adapte très bien à la sécheresse et qui constitue une adventice très répandue dans les cultures, abondantes également dans les friches et les délaissés.

Homogénéisation taxonomique intra-site intra-zone (H_J) de la flore spontanée des jardins à l'échelle locale selon le gradient d'urbanisation

Notre étude permet également d'avoir une quantification de l'homogénéisation intra-site, c'est-à-dire au sein de chacune des deux communes et selon la zone de densité de bâti intra-zone. Les résultats des indices d'homogénéisation sont exposés dans le tableau 2.

La quantification du processus d'homogénéisation de la flore spontanée des jardins privatifs montre que l'évolution le long du gradient d'urbanisation est identique sur les sites de Lauris et Marseille :

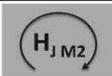
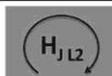
- un processus de différenciation est observé au sein des jardins de leurs zones de forte densité de bâti. Le pourcentage d'indices d'homogénéisation égal à 0 dans la zone de forte densité de bâti est plus important à Lauris qu'à Marseille. Ce résultat nous indique qu'à Lauris un plus grand nombre de jardins (50%) ne présente pas d'espèces exotiques dans leurs flores spontanées et, qu'à Marseille, les jardins sans espèces exotiques sont moins importants (20%). Cela est à mettre en relation avec la rareté de l'habitat pelouse dans les

jardins de la zone de forte densité de la commune de Lauris. Les jardins sont majoritairement des jardins de devanture.

- un processus d'homogénéisation est observé au sein des jardins de leurs zones de faible densité de bâti. Les espèces exotiques récemment naturalisées sont faiblement représentées dans les jardins de ces zones. Elles possèdent également une faible fréquence d'apparition. Par exemple à Marseille, *Ailanthus altissima* voit sa fréquence d'apparition diminuer dans les jardins en lien avec la diminution de la densité de bâti ($F = 20\%$ des jardins dans la forte densité de bâti et $F = 5\%$ des jardins dans la faible densité de bâti).

- La différence entre Lauris et Marseille s'observe dans la zone de moyenne densité de bâti. À Lauris, la plupart de ces jardins s'inscrivent dans un processus d'homogénéisation tandis qu'à Marseille une majorité de jardins sont entrés dans un processus de différenciation floristique. Les changements de fréquences expliquent le processus. On trouve un nombre plus important d'espèces exotiques à Marseille qui sont faiblement fréquentes. Le processus de différenciation est plus étendu dans la grande agglomération.

Tableau 2. Indice d'homogénéisation moyen entre les communautés spontanées des jardins pour les différentes zones de densité de bâti à Lauris et à Marseille et distribution de ces indices.

Marseille					Lauris				
	H	% H<0	% H>0	% H=0		H	% H<0	% H>0	% H=0
	$H_{JM3} = 0,004$	37%	61%	2%		$H_{JL3} = 0,002$	43,2%	56,3%	0,5%
	$H_{JM2} = 0$	50%	38%	12%		$H_{JL2} = 0,006$	32%	67%	1%
	$H_{JM1} = -0,024$	69%	14%	17%		$H_{JL1} = -0,02$	31%	7%	62%

H: indice d'homogénéisation médian. %H<0 : Pourcentage de paires de jardins présentant un processus de différenciation floristique. %H>0 : Pourcentage de paires de jardins présentant un processus d'homogénéisation floristique. %H=0 : Pourcentage de paires de jardins dont l'indice d'homogénéisation égal à 0

Implication des espèces cultivées

Bien qu'elles n'aient pas été prises en compte dans la quantification du processus d'homogénéisation, les espèces cultivées constituent une part importante de la flore des jardins (68% des espèces inventoriées). Elles peuvent en cas de naturalisation contribuer à l'homogénéisation de la flore des villes. C'est pourquoi, la similarité de cette flore a tout de même été appréhendée à travers des indices de similarité de Jaccard.

Tableau 3

Indice d'homogénéisation moyen pour les différentes zones de densité de bâti entre les communautés spontanées des jardins de Lauris et Marseille et distribution de ces indices.

Espèces	Fréquence à Lauris	Fréquence à Marseille
<i>Rosa</i> sp.	80%	82%
<i>Nerium oleander</i> *	68%	78%
<i>Olea europea</i> *	55%	68%
<i>Syringa vulgaris</i>	55%	47%
<i>Lavandula angustifolia</i> *	52%	58%
<i>Forsythia x intermedia</i>	52%	58%
<i>Iris</i> sp.	50%	58%

*: espèces méditerranéennes.

À l'échelle régionale sans considérer la zone de densité de bâti, la similarité moyenne de la flore cultivée est significativement supérieure ($J_S = 0,089$) à la similarité moyenne de la flore spontanée ($J_S = 0,0794$) des jardins privés entre Lauris et Marseille (Test de Kruskal et Wallis $KW = 24,10$; $ddf = 1$; $p < 0,05$). Cette similarité plus importante de la flore cultivée, due à un pool d'espèces cultivées très fréquentes dans les jardins (Tableau 3) est certainement à mettre en relation avec la standardisation des choix de plantation des jardiniers amateurs à l'échelle régionale.

En revanche, si la densité de bâti est prise en considération (Tableau 4), c'est la similarité moyenne de la flore spontanée entre les deux sites qui est significativement supérieure à celle de la flore cultivée dans les zones de forte et de moyenne densité de bâti. Cela signifie que les jardins privés de deux sites différents, mais appartenant à des secteurs d'urbanisation dense à moyennement dense se ressemblent principalement par leur flore spontanée. À l'échelle d'un site, la similarité moyenne de la flore spontanée est par contre significativement supérieure dans les zones de moyenne et de faible densité de bâti. Ces derniers résultats montrent que les jardins d'un même site au sein d'une même zone se ressemblent plus par leur flore spontanée que par leur flore cultivée.

Tableau 4. Indices de similarité de Jaccard médian pour les différentes modalités.

Zone de densité de bâti	Forte		Moyenne		Faible	
	Flore cultivée	Flore spontanée	Flore cultivée	Flore spontanée	Flore cultivée	Flore spontanée
Indice de similarité inter-site inter-zone	$J_Z = 0,054$	$J_Z = 0,091^*$	$J_Z = 0,120$	$J_Z = 0,135^*$	$J_Z = 0,152^*$	$J_Z = 0,128$
Zone de densité de bâti	Forte		Moyenne		Faible	
	Flore cultivée	Flore spontanée	Flore cultivée	Flore spontanée	Flore cultivée	Flore spontanée
Indice de similarité médian intra-site inter-zone inter-jardin						
Site de Lauris	$J_J = 0,060$	$J_J = 0,031$	$J_J = 0,154$	$J_J = 0,232^*$	$J_J = 0,178$	$J_J = 0,235^*$

*: Similarité entre les flores cultivées des jardins statistiquement différentes à la similarité entre les flores spontanées, test de Wilcoxon = 0,05.

L'ensemble de ces résultats nous montre que la flore cultivée joue un rôle important dans la similarité de la flore des jardins privatifs préférentiellement à l'échelle régionale. Elle participe aussi par la structure de sa végétation (strate arborée et arbustive développée) (Marco *et al.*, 2010a) à une standardisation visuelle de la flore des jardins privatifs contrairement à la flore spontanée qui est plus discrète (strate herbacée). Au regard de ses potentialités de naturalisation au sein des jardins privatifs, il semble que les impacts de la flore cultivée sur l'homogénéisation taxonomique de la flore spontanée des jardins soient négligeables étant donné que très peu d'espèces sont capables de s'implanter au sein du jardin. En effet, dans les inventaires effectués, huit espèces historiquement cultivées dans les jardins étaient subspontanées au moment des relevés et leurs fréquences restent anecdotiques (présentes dans 1 ou 2 jardins). Les pratiques d'entretien autour de la flore spontanée notamment les pratiques de tonte empêchent l'installation de ces espèces, exceptée dans les zones de forte densité de bâti où les espaces pelouses sont très réduits. En revanche, les espèces cultivées comme *Rosa* sp. ou *Pelargonium* sp., dont la fréquence est élevée dans les jardins, peuvent toutefois potentiellement entraîner une homogénéisation fonctionnelle (un autre type d'homogénéisation), et impacter les communautés végétales, ou animales par le manque ou le détournement des ressources (Burghardt *et al.*, 2008; Goddard *et al.*, 2010). L'homogénéisation taxonomique ne permet pas toutefois de statuer sur un processus d'homogénéisation fonctionnelle, en raison de la redondance de certaines fonctions (Baiser & Lockwood, 2011; Smart *et al.*, 2010). De plus, il a également été démontré qu'une convergence fonctionnelle peut être couplée à une divergence spécifique des communautés (Fukami *et al.*, 2005).

Si l'on s'intéresse aux potentialités de dispersion de la flore cultivée en dehors des jardins (Marco *et al.*, 2010b), certaines espèces exotiques peuvent donc participer au processus de différenciation de la flore des villes dans un premier temps lors de leur phase d'installation et dans un deuxième temps participer à un processus d'homogénéisation si elles arrivent à se naturaliser et coloniser de nouveaux espaces.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Cette étude comparative montre que la flore spontanée des jardins privatifs de Lauris et de Marseille est dans un processus de différenciation à l'échelle régionale. Ce résultat est principalement lié au fait que la flore spontanée des jardins de Marseille subit une naturalisation plus importante des espèces exotiques introduites récemment. Si l'on prend en compte la densité de bâti, la flore spontanée des jardins privatifs est en revanche homogène dans les zones périphériques des deux sites. Mais dès lors qu'il y a densification du milieu urbain, la flore spontanée entre dans un processus de différenciation. Les perturbations du milieu urbain favorisent l'installation des espèces exotiques, notamment à Marseille où les perturbations sont plus anciennes et plus largement réparties sur le gradient d'urbanisation. En ce qui concerne la flore cultivée des jardins, c'est à l'échelle régionale qu'elle participe plus fortement à la similarité de la flore des jardins.

Ces premiers résultats questionnent sur l'évolution future de la flore spontanée des jardins dans les paysages urbanisés : est-ce que la flore spontanée des jardins des zones périphériques va tendre vers un processus de différenciation ? Ou bien les pratiques de jardinage vont-elles maintenir l'homogénéité de la flore de ces espaces ? Dans quelles mesures, les espèces récemment naturalisées qui sont fréquentes dans le centre urbain et sont capables de se diffuser très facilement dans la matrice urbaine peuvent engendrer un phénomène d'homogénéisation taxonomique. Ces espèces sont parfois échappées directement des jardins, à l'image du *Pyracantha* à Lauris qui se répand aisément dans les friches post-culturelles.

Actuellement, pour répondre aux besoins de création d'habitations, la commune de Lauris se densifie dans les zones périphériques. Deux cas de figures peuvent se présenter : les parcelles des zones de faible densité de bâti sont re-divisées conduisant à des habitations de types pavillonnaires avec des jardins de plus petite superficie. D'un autre côté, on observe aussi sur des parcelles se trouvant dans les zones de moyenne et faible densité de bâti, des constructions de petits habitats collectifs. Ces petits collectifs montrent la présence de jardins de petite taille en rez-de-chaussée qui se rapprochent des jardins observés dans la zone de for-

te densité de bâti. En réponse à cette transformation du parcellaire, des travaux pourraient être conduits dans ces nouveaux types de jardin afin de voir dans quelle mesure la flore spontanée de ces jardins s'inscrit dans l'évolution décrite précédemment, à savoir un processus de différenciation. Connaître l'évolution de la dynamique de la végétation au regard de la trajectoire du territoire permettrait ainsi de mieux anticiper la conservation de la biodiversité ordinaire dans les milieux urbanisés.

Remerciements

Nous remercions tous les habitants des communes de Lauris et de Marseille qui nous ont permis d'échantillonner dans leur jardin ainsi que toutes les personnes qui ont participé aux inventaires floristiques : Elsa Bonnaud, Natacha Philippe, Marie-Hélène Lizée, Daniel Pavon. Nous remercions également Véronique Blanchard du Conservatoire et Jardin botanique de Nancy et Régine Verlaque, chargé de recherche à l'Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie pour leur aide dans la recherche des origines géographiques des espèces. Cette étude a été réalisée dans le cadre d'un stage de deuxième année de master Recherche SET (Sciences de l'environnement terrestre) de l'Université Paul Cézanne et l'Université de Provence d'Aix-Marseille et financée par le programme ANR Trame Verte Urbaine (VD08_321105).

BIBLIOGRAPHIE

- AGENCE EUROPEENNE POUR L'ENVIRONNEMENT, 2006. Urban sprawl in Europe - the ignored challenge, *Rapport de l'AEE*, n° 10, Agence européenne pour l'environnement, Copenhague, 60 p.
- BACCAÏNI B. & SEMECURBE F., 2009. La croissance périurbaine depuis 45 ans, extension et densification, *INSEE Première*, n° 1240, juin 2009
- BAISER B. & LOCKWOOD J.L., 2011. The relationship between functional and taxonomic homogenization, *Global Ecology and Biogeography*, n° 20, pp. 134-144.
- BLAIR R.B., 2001. Birds and butterflies along urban gradients in two ecoregions of the United-States: Is urbanization creating a homogeneous fauna? in LOCKWOOD J.L. & MC KINNEY M. L., *Biotic homogenization*, Kluwer academic / Plenum Publishers, 289 p.
- BRICKELL C. & MIOULANE P., 2004. *Le grand Larousse des 15 000 plantes et fleurs de jardin*, Larousse, Paris, 1 080 p.
- BURGHARDT K.T., TALLAMY D.W. & SHRIVER W.G., 2008. Impact of native plants on bird and butterfly biodiversity in suburban landscapes. *Conservation Biology*, n° 23, pp. 219- 224.
- CHARMES E., 2010. Effet de mode ou solution durable? La densification en débat. *Etudes foncières*, n° 145, mai-juin 2010, pp. 19-38.
- CHOCHOLOUSKOVÁ Z. & PYSEK P., 2003. Changes in composition and structure of urban flora over 120 years: a case study of the city of Plzen. *Flora*, n° 198, pp. 366-376.
- CLERGEAU P., 2007. *Une écologie du paysage urbain*. Ed. Apogée, Rennes, 137 p.
- DALIGAUX J., 2003. Urbanisation et environnement sur les littoraux: une analyse spatiale, *Rives méditerranéennes*, n° 15, pp. 11-20.
- FUKAMI T., BEZEMER M.T., MORTIMER S.R. & VAN DER PUTTEN W.H., 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, n° 8, pp. 1283-1290.
- FOURNIER P., 2001. *Les quatre flores de France*, Dunod, Paris, 1 103 p.
- GACHET S., VELA E. & TATONI T., 2005. BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora, *Biodiversity and Conservation*, n° 14, pp. 1023-1034.
- GIRERD B., 1991. *La flore du département de Vaucluse*, A. Barthélémy, Avignon, 391 p.
- GODDARD M.A., DOUGILL A.J. & BENTON T.G., 2010. Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments, *Trends in Ecology and Evolution*, n° 25, pp. 90-98.
- GREUTER W., BURDET H. & LONG G., 2008. Med-Checklist - Inventaire critique des plantes vasculaires des pays circum-méditerranéens. Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem. <http://www2.bgbm.org/mcl/home.asp> consulté le 7 juin 2011.

GRIME J.-P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, n° 982, pp. 1169-1194.

INSEE, 2008. *Recensements de la population 2008 et 1999*. <http://www.insee.fr/fr/bases-de-donnees/> consulté le 31 janvier 2012.

INSEE, 2011. *Lauris chiffres clés*. <http://www.statistiques-locales.insee.fr/> consulté le 31 janvier 2012.

JIM C.Y. & CHEN W.Y., 2008. Pattern and divergence of tree communities in Taipei's main urban green spaces. *Landscape and Urban Planning*, n° 84, pp. 312-323.

JULVE P., 2008. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. consultable sur TelaBotanica http://www.tela-botanica.org/page:accueil_botanique consulté le 7 juin 2011.

KÜHN I. & KLOTZ S., 2006. Urbanization and homogenization – Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological conservation*, n° 127, pp. 292-300.

MARCO A., 2004. *Biodiversité des jardins en zone rurale urbanisée du Parc naturel régional du Luberon: Structure, composition floristique et pratiques horticoles*. Rapport de stage de fin d'année de DEA « Biosciences de l'Environnement, Chimie et Santé » de l'Université d'Aix-Marseille II, Marseille, juin 2004, 30 p.

MARCO A., 2008. *Patrons d'espèces végétales introduites et déterminisme de leur variabilité dans les territoires urbanisés: étude de la flore cultivée des jardins échappée dans les friches post-culturelles de l'arrière pays méditerranéen français*. Thèse Université Aix Marseille I, 306 p.

MARCO A., BERTAUDIÈRE-MONTES V., DESCHAMPS-COTTIN M., MAUFFREY J.-F., VENNETIER M. & DUTOIT T., 2010a. Diversité de la flore cultivée des jardins privés du parc naturel régional du Luberon: le cas de la commune de Lauris (Vaucluse). *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon*, n° 9-2010, pp. 38-57.

MARCO A., LAVERGNE S., DUTOIT T. & BERTAUDIÈRE-MONTES V., 2010b. From the backyard to the backcountry: how ecological and biological traits explain the escape of garden plants into Mediterranean old fields. *Biological Invasions*, n° 12, pp. 761-779.

MCKINNEY M.L., 2004. Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, n° 13, pp. 47-53.

MCKINNEY M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological conservation* n° 127, pp. 247-260.

MCKINNEY M.L. & LOCKWOOD J., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 11, pp. 450-453.

NAAFT. & WULF M., 2010. Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological conservation*, n° 143, pp. 848-855.

OLDEN J.D., POFF N.L., DOUGLAS M.R., DOUGLAS M.E. & FAUSCH K.D., 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, n° 19, pp. 18-24.

OLDEN J.D., POFF N.L. & MCKINNEY M.L., 2006. Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. *Biological conservation*, n° 127, pp. 261-271.

Annexe I

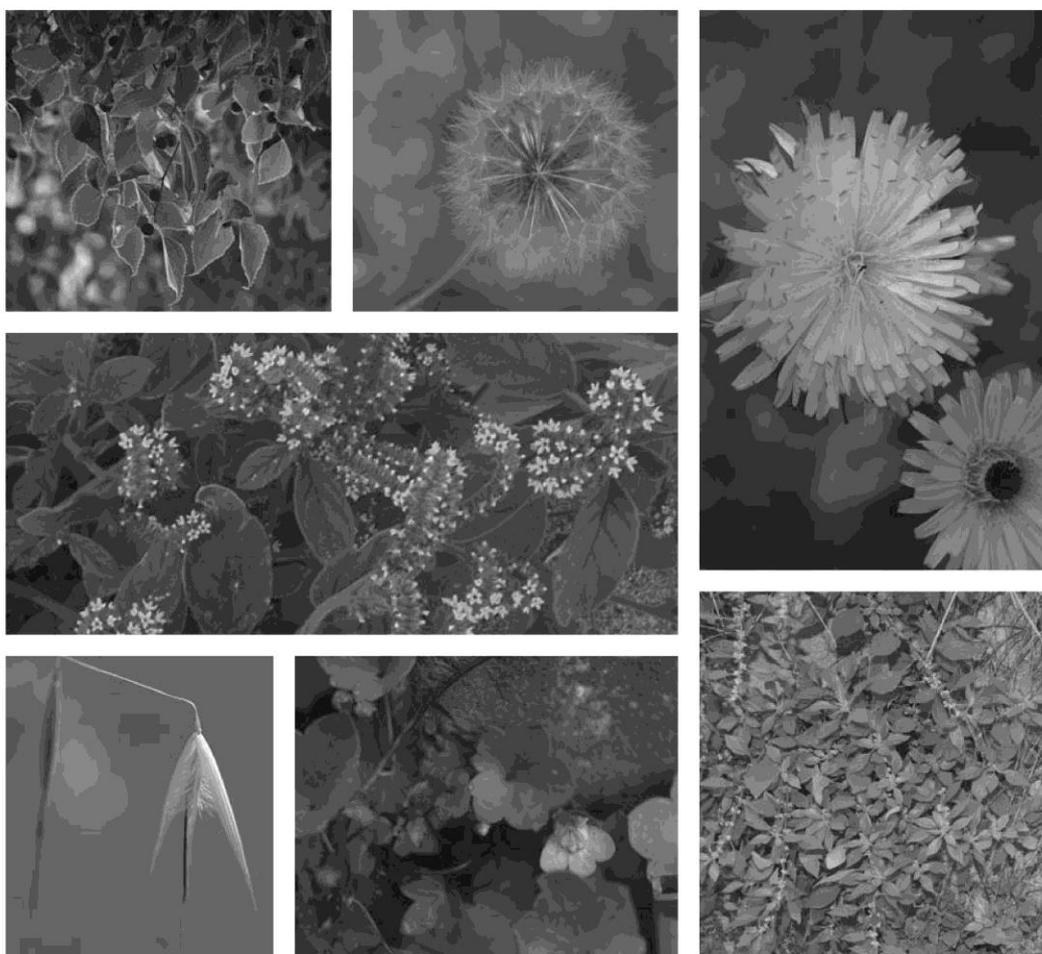
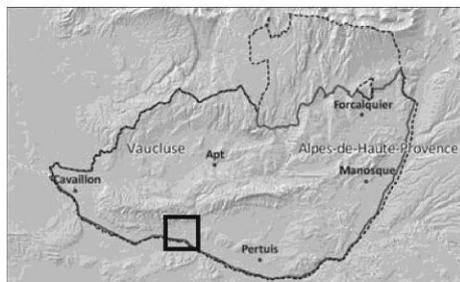
Fréquence des espèces spontanées relevées dans les différentes zones de densité de bâti du village de Lauris classées selon leur fréquence totale décroissante. (Espèces ayant une fréquence supérieure à 10% sur la totalité du gradient d'urbanisation).

Nom d'espèce	Nom d'auteur	Famille	Origine	Fréquence des espèces dans chaque zone de densité de bâti			
				Fort.	Moyen.	Faible	Frcé totale
<i>Catapodium rigidum</i>	(L.) C.E.Hubb. ex Dony	Poaceae	N	0%	85%	85%	57%
<i>Veronica arvensis</i>	L.	Plantaginaceae	N	0%	70%	95%	55%
<i>Convolvulus arvensis</i>	L.	Convolvulaceae	N	0%	80%	80%	53%
<i>Conyza sumatrensis</i>	(Retz.) E.Walker	Asteraceae	E	15%	80%	65%	53%
<i>Crepis foetida</i>	L.	Asteraceae	N	0%	80%	80%	53%
<i>Crepis bursifolia</i>	L.	Asteraceae	N	5%	65%	85%	52%
<i>Medicago minima</i>	(L.) L.	Fabaceae	N	0%	70%	80%	50%
<i>Oxalis corniculata</i>	L.	Oxalidaceae	N	40%	60%	50%	50%
<i>Mentha rotundifolia</i>	auct.	Lamiaceae	N	0%	70%	70%	47%
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	L.	Caryophyllaceae	N	0%	60%	70%	43%
<i>Picris hieracioides</i>	L.	Asteraceae	N	0%	55%	75%	43%
<i>Rostraria cristata</i>	(L.) Tzvelev	Poaceae	N	5%	75%	50%	43%
<i>Medicago rigidula</i>	(L.) All.	Fabaceae	N	0%	50%	75%	42%
<i>Sonchus oleraceus</i>	L.	Asteraceae	N	15%	60%	40%	38%
<i>Medicago orbicularis</i>	(L.) Bartal.	Fabaceae	N	0%	55%	55%	37%
<i>Urospermum dalechampii</i>	(L.) Scop. ex F.W.Schmidt	Asteraceae	N	0%	75%	30%	35%
<i>Avena barbata</i>	Pott ex Link	Poaceae	N	0%	55%	45%	33%
<i>Centaurea aspera</i>	L.	Asteraceae	N	0%	45%	55%	33%
<i>Elytrigia repens</i>	(L.) Desv. ex B.D.Jacks.	Poaceae	E	0%	40%	60%	33%
<i>Plantago lanceolata</i>	L.	Plantaginaceae	N	0%	30%	70%	33%
<i>Torilis nodosa</i>	(L.) Gaertn.	Apiaceae	N	0%	45%	55%	33%
<i>Veronica persica</i>	Poir.	Plantaginaceae	N	5%	35%	60%	33%
<i>Sanguisorba minor</i>	L.	Rosaceae	N	0%	60%	35%	32%
<i>Knautia sp.</i>	L.	Caprifoliaceae	E	0%	55%	35%	30%
<i>Bromus erectus</i>	(Huds.) Fourr.	Poaceae	N	0%	50%	35%	28%
<i>Hedera helix</i>	L.	Araliaceae	N	25%	30%	25%	27%
<i>Poa annua</i>	L.	Poaceae	N	5%	40%	35%	27%
<i>Asparagus acutifolius</i>	L.	Asparagaceae	N	0%	45%	30%	25%
<i>Bromus sterilis</i>	L.	Poaceae	N	0%	40%	35%	25%
<i>Euphorbia peplus</i>	L.	Euphorbiaceae	N	10%	35%	30%	25%
<i>Trifolium campestre</i>	Schreb.	Fabaceae	N	0%	35%	40%	25%
<i>Vulpia ciliata</i>	Dumort.	Poaceae	N	0%	20%	55%	25%
<i>Bromus madritensis</i>	L.	Poaceae	N	5%	35%	30%	23%
<i>Cynodon dactylon</i>	(L.) Pers.	Poaceae	N	0%	45%	25%	23%
<i>Geranium molle</i>	L.	Geraniaceae	N	0%	20%	50%	23%
<i>Stellaria media</i>	(L.) Vill.	Caryophyllaceae	N	15%	20%	35%	23%
<i>Anagallis arvensis</i>	L.	Primulaceae	N	0%	40%	25%	22%
<i>Chondrilla juncea</i>	L.	Asteraceae	N	5%	30%	30%	22%
<i>Dactylis glomerata</i>	L.	Poaceae	N	0%	20%	45%	22%
<i>Medicago lupulina</i>	L.	Fabaceae	N	0%	25%	40%	22%
<i>Medicago polymorpha</i>	L.	Fabaceae	N	0%	45%	20%	22%
<i>Verbascum sinuatum</i>	L.	Scrophulariaceae	N	0%	35%	30%	22%
<i>Euphorbia prostrata</i>	Aiton	Euphorbiaceae	E	5%	45%	10%	20%
<i>Hordeum murinum</i>	L.	Poaceae	N	0%	30%	30%	20%
<i>Lactuca serriola</i>	L.	Asteraceae	N	0%	30%	30%	20%
<i>Taraxacum sp.</i>	L.	Asteraceae	N	0%	25%	35%	20%
<i>Euphorbia cyparissias</i>	L.	Euphorbiaceae	N	0%	25%	30%	18%

Nom d'espèce	Nom d'auteur	Famille	Origine	Fréquence des espèces dans chaque zone de densité de bâti			
				Fort.	Moyen.	Faible	Frce totale
<i>Filago pyramidata</i>	L.	Asteraceae	N	0%	20%	35%	18%
<i>Hieracium pilosella</i>	L.	Asteraceae	E	0%	20%	35%	18%
<i>Parietaria judaica</i>	L.	Urticaceae	N	50%	5%	0%	18%
<i>Petrorhagia prolifera</i>	(L.) P.W.Ball & Heywood	Caryophyllaceae	N	0%	35%	20%	18%
<i>Petroselinum crispum</i>	(Mill.) Fuss	Apiaceae	N	0%	20%	35%	18%
<i>Plantago lagopus</i>	L.	Plantaginaceae	N	0%	30%	25%	18%
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	(L.) L.	Caryophyllaceae	N	10%	40%	5%	18%
<i>Vicia sativa</i>	L.	Fabaceae	N	5%	5%	45%	18%
<i>Ajuga chamaepitys</i>	(L.) Schreb.	Lamiaceae	N	0%	35%	15%	17%
<i>Crepis sancta</i>	(L.) Babç.	Asteraceae	N	5%	5%	40%	17%
<i>Crepis vesicaria</i>	L.	Asteraceae	N	0%	10%	35%	15%
<i>Medicago sp.</i>	L.	Fabaceae	N	0%	15%	30%	15%
<i>Melica ciliata</i>	L.	Poaceae	N	0%	30%	15%	15%
<i>Scorzonera laciniata</i>	L.	Asteraceae	N	0%	25%	20%	15%
<i>Silene vulgaris</i>	(Moench) Garcke	Caryophyllaceae	N	0%	20%	25%	15%
<i>Bromus hordeaceus</i>	L.	Poaceae	N	0%	15%	25%	13%
<i>Galium parisiense</i>	L.	Rubiaceae	N	0%	25%	15%	13%
<i>Lolium perenne</i>	L.	Poaceae	N	5%	15%	20%	13%
<i>Poa pratensis</i>	L.	Poaceae	N	0%	5%	35%	13%
<i>Rubia peregrina</i>	L.	Rubiaceae	N	0%	30%	10%	13%
<i>Sonchus asper</i>	(L.) Hill	Asteraceae	N	0%	15%	25%	13%
<i>Trifolium sp.</i>	L.	Fabaceae	N	0%	15%	25%	13%
<i>Digitaria sanguinalis</i>	(L.) Scop.	Poaceae	N	0%	30%	5%	12%
<i>Draba verna</i>	L.	Brassicaceae	N	0%	15%	20%	12%
<i>Erodium cicutarium</i>	(L.) L'Hér.	Geraniaceae	N	0%	15%	20%	12%
<i>Euphorbia serrata</i>	L.	Euphorbiaceae	N	0%	20%	15%	12%
<i>Festuca sp.</i>	L.	Poaceae	N	0%	20%	15%	12%
<i>Malva sylvestris</i>	L.	Malvaceae	N	0%	20%	15%	12%
<i>Nigella damascena</i>	L.	Ranunculaceae	N	5%	20%	10%	12%
<i>Papaver rhoeas</i>	L.	Papaveraceae	N	0%	20%	15%	12%
<i>Potentilla reptans</i>	L.	Rosaceae	N	0%	5%	30%	12%
<i>Reichardia picroides</i>	(L.) Roth	Asteraceae	N	0%	20%	15%	12%
<i>Aegilops ovata</i>	L.	Poaceae	N	0%	5%	25%	10%
<i>Geranium rotundifolium</i>	L.	Geraniaceae	N	0%	10%	20%	10%
<i>Knautia arvensis</i>	(L.) Coult.	Caprifoliaceae	N	0%	10%	20%	10%
<i>Phleum pratense</i>	L.	Poaceae	N	0%	10%	20%	10%
<i>Sherardia arvensis</i>	L.	Rubiaceae	N	0%	0%	30%	10%

**Annexe II : Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon
et de la Réserve de biosphère Luberon-Lure, n° 12 - 2013/2014, pp.**

88-106



De gauche à droite et de haut en bas :
Celtis australis L., *Crepis* sp., *Urospermum dalechampii* (L.) Scop., ex F. W. Schmid
Heliotropium europaeum L.,
Avena barbata Pott. ex Link, *Cymbalaria muralis* G. Gaertn., B. Mey. & Scherb., *Parietaria judaica* L.

Composition spécifique et fonctionnelle comparée de la flore spontanée des jardins privatifs d'un village du Luberon (Lauris, Vaucluse) et d'une grande agglomération (Marseille, Bouches-du-Rhône)

Angèle BOSSU*, Stéphanie MANEL**, Audrey MARCO***, Myriam CARRÈRE****
& Valérie BERTAUDIÈRE-MONTÈS*

RÉSUMÉ

Les territoires méditerranéens, fortement attractifs par la qualité du cadre de vie qu'ils proposent, connaissent depuis maintenant plusieurs dizaines d'années une urbanisation grandissante. Les effets de cette urbanisation se font ressentir entre autres sur la diversité végétale qui compose ces territoires. L'étude d'un village du Luberon (Lauris) et d'une grande agglomération (Marseille) a permis d'évaluer les changements de composition spécifique et fonctionnelle des communautés végétales spontanées des jardins privatifs le long de gradients de densité de bâti. La composition fonctionnelle a été comparée à la composition spécifique des communautés. Alors que la composition spécifique diffère entre Lauris et Marseille, la composition fonctionnelle ne varie pas entre les deux communes. Cependant, au sein des deux sites, la composition fonctionnelle et la composition spécifique des communautés végétales des jardins des zones de forte densité de bâti est différente de celle des jardins de périphérie. On trouve notamment plus d'espèces compétitrices et rudérales se disséminant de préférence par endozoochorie en centre-ville ou villageois. Ces résultats peuvent s'expliquer par l'aménagement urbain (la hauteur du bâti étant une barrière à la dispersion) et les conditions environnementales (teneur en nitrate plus importante des sols).

Mots-clés : traits biologiques, jardin privatif, région méditerranéenne, gradient d'urbanisation, friche.

TITLE

Species and functional composition of spontaneous flora in private gardens, a comparison between a Luberon village (Lauris, Vaucluse) and a large city (Marseille, Bouches-du-Rhône)

ABSTRACT

The attractiveness of region like regional natural park of Luberon leads to an increase of population, inducing urbanization. These changes of land use modify the vegetal communities. The study of a Luberon village (Lauris) and a large city (Marseille) were used to evaluate the specific and functional composition of the spontaneous flora of the private gardens along urbanization gradient. Both functional and taxonomic composition of the communities were compared. While the taxonomic composition differs between Lauris and Marseille, the functional composition does not vary between the two communes. However, within the two sites, the functional composition of the vegetal communities of the gardens located in the high built-up density zones differed from gardens located in the peripheral zones; they contained more competitive and ruderal species, disseminated preferentially by endozoochory. These results can be explained by the urban design (the height of building is a barrier to dispersion) and the environmental conditions (more important nitrate concentration in the soil).

Keywords : *Functional traits, Private garden, Mediterranean region, Urban gradient, Former field*

* LPED Laboratoire Population-Environnement-Développement (UMR 151 AMU/IRD) Aix-Marseille Université, Centre Saint-Charles case 10, 3 place Victor Hugo, 13331 Marseille CEDEX 03 - angele.bossu@gmail.com

** Biogéographie et écologie des vertébrés (EPHE), Centre d'écologie fonctionnelle & évolutive, UMR 5175, campus CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier CEDEX 5

*** LAREP, Laboratoire de recherche en paysage, Ecole nationale supérieure de paysage (ENSP), Versailles Marseille, 31, boulevard d'Athènes 13232 Marseille CEDEX 01

**** INRA, UMR 1135 LAMETA Laboratoire montpellierain d'économie théorique et appliquée, F-34000 Montpellier, France

INTRODUCTION

L'urbanisation est l'un des changements de mode d'occupation du sol le plus préjudiciable à la biodiversité (McKinney, 2002). Pourtant, de nos jours, la population urbaine tend à augmenter. La région PACA est un bon exemple de cette progression avec 76% de la population occupant uniquement 10% de son territoire (INSEE, 2012). Dans la région, l'urbanisation s'étendue initialement sur le littoral et la vallée du Rhône (EEA, 2006; INSEE, 2012) et depuis les années 80, on observe une rurbanisation de l'arrière-pays. Cela s'est traduit par la construction de quartiers pavillonnaires sur les terres agricoles délaissées suite au déclin de l'agriculture dans les années soixante. Depuis sa création en 1977, l'attrait du Parc naturel régional du Luberon (PNRL) est promu par les nouveaux réseaux de transports, et les coûts immobiliers importants des grands centres, mais aussi par l'aspiration des familles à un meilleur cadre de vie les obligeant à faire des mouvements pendulaires vers les grands centres. Ainsi, 30% des salariés résidant dans la région de Pertuis/Manosque travaillent dans la Métropole de Marseille/Aix (Picon *et al.*, 2008). Le PNRL a donc vu sa population augmenter de plus de 40% (contre 23% pour la région PACA et 11% pour la France métropolitaine) en quarante ans.

Ces changements drastiques d'occupation des sols questionnent sur l'évolution de la biodiversité dans ce territoire. En effet, la multiplication des pavillons individuels avec jardins participe à l'émergence de nouvelles communautés végétales originales, cultivées et spontanées (Marco *et al.*, 2008; Marco *et al.*, 2010) et parallèlement au déclin des formations végétales de friches post-culturelles voire forestière. Ainsi, composé d'une multitude d'habitats d'une extrême variété telle que les garrigues, les pelouses des crêtes du Luberon, les chênaies blanche et verte, le PNRL voit son paysage et sa biodiversité se modifier face au développement urbain de son territoire.

Un très grand nombre de travaux conduits à l'échelle internationale ont à plusieurs reprises constaté les modifications drastiques engendrées par l'urbanisation sur la biodiversité, à savoir la destruction des habitats, mais aussi, lorsqu'elle est très étendue comme dans les grands centres urbains, la modification des paramètres physiques du milieu qui impactent les communautés animales et végétales. En effet, l'urbanisation modifie le climat (îlot de chaleur urbain) et les propriétés physico-chimiques des sols qui deviennent plus alcalins et hydrophobes (Pickett *et al.*, 2010). Ces transformations telles que l'augmentation des températures en ville, atténuent les ampli-

tudes climatiques et les saisons. Ces modifications perturbent la phénologie des espèces végétales avec par exemple le débournement des espèces végétales dont la précocité varie de 1 à 23 jours en milieu urbain par rapport à ce qui est observé en milieu rural. Les modifications liées à l'urbanisation des sites impactent également le comportement des espèces animales en augmentant ou stabilisant la disponibilité des ressources alimentaires dans le temps (Forman, 2014).

La conséquence principale de ces modifications sur la biodiversité est une augmentation de l'abondance des espèces adaptées à ce type de milieu, notamment des espèces exotiques ou cosmopolites (Shochat *et al.*, 2006). Ce changement a pu être appréhendé en région PACA dans une première étude réalisée sur les territoires de Marseille (Bouches-du-Rhône) et de Lauris (Vaucluse, Parc naturel régional du Luberon) et publiée dans le *Courrier scientifique du parc*, où nous avons étudié l'effet des espèces exotiques sur la composition floristique des jardins privatifs (Bossu *et al.*, 2011; Bossu *et al.*, 2014).

Si la biodiversité des territoires urbains est souvent appréhendée à partir de la diversité taxonomique (composition et richesse spécifique), il est toutefois nécessaire pour comprendre le fonctionnement d'un écosystème de s'intéresser à la diversité fonctionnelle des communautés qui le constituent. La diversité fonctionnelle correspond à la diversité des traits biologiques des espèces qui influencent le fonctionnement de l'écosystème (Petchev & Gaston, 2006). Les traits biologiques caractérisent la morphologie, la physiologie ou la phénologie d'une espèce (Cornwell *et al.*, 2014). Ils traduisent la réponse des communautés ou des espèces à leur environnement. De plus, il a déjà été montré que la diversité fonctionnelle est un outil efficace à des fins de conservation (Mouillot *et al.*, 2013) et de gestion urbaine (Lizée *et al.*, 2011).

L'objectif de cette étude est de décrire la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés végétales spontanées présentes dans les jardins privatifs sur les deux communes étudiées. Elle complète l'étude précédente qui portait sur l'homogénéisation taxonomique de ces communautés (Bossu *et al.*, 2011; Bossu *et al.*, 2014). La comparaison de Lauris avec Marseille permettra notamment de voir si la composition spécifique et fonctionnelle des communautés végétales d'une grande agglomération est similaire à celle observée dans une petite commune en voie d'urbanisation.

L'étude permettra de répondre aux questions suivantes :

- Comment varie la composition des communautés floristiques spontanées des jardins privatifs dans des agglomérations de tailles différentes le long d'un gradient de densité de bâti?

- La composition fonctionnelle des jardins varie-t-elle également le long d'un gradient de densité de bâti? Le cas échéant, montre-t-elle les mêmes variations que la composition taxonomique?

- Les traits biologiques sélectionnés par le milieu urbain sont-ils les mêmes à Lauris et à Marseille?

Nous nous intéresserons pour cela aux jardins privés, considérés ici comme des espaces généralement enclos, ouverts à la lumière, où l'homme organise et contient à son échelle la vie végétale (Marco, 2008). Ce sont les espaces à caractère de nature les plus représentés en milieu urbain (Atlas analytique de la ville de Marseille, 2012) et qui dans les communes du PNRL tendent à être de plus en plus fréquents. En 1999, 70% des résidences principales étaient des habitats individuels (chiffres en augmentation par rapport à 1990; INSEE, Région PACA & PNRL, 2007). Cette forte fréquence des jardins privés en milieu urbain fait de ces derniers des corridors potentiels sous forme de « pas japonais » qui permettraient de connecter les espaces verts aux milieux naturels périphériques (Clergeau, 2007; Goddard *et al.*, 2010; Rudd *et al.*, 2002). De plus, par la richesse en habitats qu'ils peuvent offrir (Loram *et al.*, 2008; Owen & Royal Horticultural Society, 2010) et en fonction des pratiques de gestion associées, ils peuvent représenter une source importante de biodiversité en milieu urbain.

Afin de comprendre l'évolution de la flore des jardins privés, les communautés des friches post-culturelles, insérées dans la matrice urbaine et en attente d'être bâties, sont étudiées parallèlement comme témoin de la flore en place avant urbanisation.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Sites d'étude

La commune de Lauris (43°44'N, 5°18'E) est située au sein du Parc naturel régional du Luberon (PNRL) dans le sud du département du Vaucluse à la limite des Bouches-du-Rhône. Le territoire communal s'étend de la ligne de crêtes du Petit Luberon jusqu'à la Durance sur une superficie de 2 181 ha. Depuis 1975, à l'image des communes rurales du sud du Vaucluse, Lauris, soumise à l'influence des grands pôles urbains environnants d'Aix-en-Provence et Marseille, a vu sa population multipliée par deux en 30 ans, passant de 1 620 habitants en 1975 à 3 655 en 2010 (INSEE, 2013). Certaines terres cultivables délaissées suite à la déprise agricole ont été converties en zones constructibles conduisant à un étalement urbain sous deux formes: des lotissements résidentiels selon

une « urbanisation de front », et des pavillons individuels dispersés témoignant d'une « urbanisation en mitage ». D'un point de vue paysager, Lauris regroupe ainsi à la fois des forêts fragmentées et éclaircies par le mitage urbain, des friches et des boisements spontanés dans les zones de déprise agricole, des terres cultivées, ainsi que des espaces verts très artificialisés privés (jardins) et publics (parcs, bords de routes, places...) liés à l'urbanisation.

La flore spontanée des jardins privés de Lauris a été comparée à la flore des jardins d'un grand pôle urbain distant de 65 km, Marseille (43°17'N, 5°22'E), située dans le sud-est du département des Bouches-du-Rhône. La commune de Marseille s'étend jusqu'au contrefort des massifs de l'Estaque au nord-ouest, de l'Etoile au nord, du Garlaban au nord-est et de Marseillevreyre au sud. D'une superficie dix fois plus importante que la commune de Lauris (24 000 ha, dont 13 800 ha constructibles), Marseille est la plus grande ville de France en termes de superficie. Avec une population de 850 726 habitants (INSEE, 2013), Marseille est la deuxième commune la plus peuplée de France. L'urbanisation de cette ville portuaire découle du développement du port marchand et de son industrie dans la deuxième moitié du XIX^e siècle. Elle est marquée par un tournant au milieu du XX^e siècle lors de la déprise industrielle qui l'amène à s'étaler sous forme de lotissements pavillonnaires et de pavillons individuels jusqu'aux contreforts des massifs. Les jardins privés représentent à Marseille plus de 50% des espaces à caractère de nature (Atlas analytique de Marseille, 2012). Aujourd'hui, son étalement urbain étant contraint par la topographie de son territoire, elle subit un phénomène de densification des zones périphériques anciennement agricoles.

Les communes de Lauris et de Marseille se situent toutes les deux en région méditerranéenne et sont soumises au climat méditerranéen caractérisé par une sécheresse estivale, des précipitations irrégulières au cours de l'année, et un hiver doux (températures minimales moyennes comprises entre 0 et 3°C (Joffre *et al.*, 2007). Plus précisément, les deux communes se situent dans l'étage mésoméditerranéen (Girerd & Roux, 2011). Toutefois, une légère différence de climat existe entre les deux sites, Lauris se situant plus dans les terres, la température est plus basse que sur le littoral (en moyenne 2°C de moins, selon les données Météofrance). Par ailleurs, le village se situant au Sud du massif du Luberon, il est mieux protégé du Mistral.



Fig. 1 : différentes formes d'urbanisation selon trois densités de bâti.
 (a.) Forte densité de bâti à Marseille, (b.) Forte densité de bâti à Lauris, (c.) Moyenne densité de bâti, (d.) Faible densité de bâti.

Trois zones de densité de bâti ont ainsi été définies sur les deux communes (Marco *et al.*, 2008) :

- Une zone de forte densité de bâti correspondant au centre-ville dense (Fig1.a. Marseille) ou au centre villageois (Fig1.b. Lauris). Elle est caractérisée par des maisons ou des logements collectifs mitoyens avec des jardins de devanture et/ou d'arrière-cour d'une superficie inférieure à 200 m².

- Une zone de moyenne densité de bâti correspondant aux habitations pavillonnaires construites pour la plupart dans les années 70-80, avec des jardins de superficie moyenne de 600 m² couramment entourés d'une haie, aussi bien à Lauris qu'à Marseille (Fig1.c.).

- Une zone de faible densité de bâti correspond à des villas construites sur d'anciennes terres agricoles avec des jardins de grandes superficies, entre 1 000 et 7 000 m² (Fig1.d.) Dans cette zone s'observent également de nombreuses friches post-culturelles en attente de reconversion, ainsi que quelques terres encore cultivées.

Acquisition des données floristiques et biologiques

Les campagnes d'échantillonnage de la flore spontanée ont été conduites en 2010 dans les jardins privatifs (cette partie du jeu de données a déjà fait l'objet d'un article portant sur l'homogénéisation taxonomique de la flore cultivée et spontanée : Bossu *et al.*, 2011) et en 2012 dans les friches post-culturelles. Pour chaque site, 60 jardins ont été sélectionnés le long du gradient d'urbanisation (20 par zone d'urbanisation), ainsi que 20 friches dans les zones périphériques des deux communes. La flore spontanée a été inventoriée en relevant la présence/absence des espèces dans les plates-bandes, dans

2 quadrats de 2m x 2m dans les pelouses des jardins privatifs et dans 3 quadrats de 2m x 2m dans les friches. En l'absence de stade avancé du développement phénologique ou de la dégradation de l'appareil végétatif ou reproducteur (tonte, piétinement, sécheresse), le végétal a été défini sous le terme « Indéterminée » quand l'espèce n'a pas pu être identifiée ou sous son nom de genre « *Genre sp.* » quand l'identification a pu être menée jusqu'au nom de genre.

Sur les 408 espèces relevées au sein des deux communes, seules les espèces ayant un pourcentage d'occurrence supérieure à 5% sur l'ensemble des friches, ou sur l'ensemble des jardins de Marseille ou de Lauris ont été retenues pour la suite de l'étude, soit au total 241 espèces.

Traits biologiques

Afin de comprendre la réponse des communautés végétales aux changements environnementaux qu'induit l'urbanisation, quatre traits biologiques ont été étudiés : le mode de pollinisation, le mode de dissémination, la stratégie de vie de l'espèce *sensu* Grime (2006), le type biologique selon la classification de Raunkiaer (1934) (voir encadré « les traits de vie ou traits biologiques » en page 99).

Le mode de dissémination, de pollinisation et le type biologique ont été décrits pour chaque espèce à partir des bases de données de traits Baseco (Gachet *et al.*, 2005) et Baseflor (Julve, 1998). Les stratégies de vie ont été décrites à partir de Baseco et BioFlor (Klotz *et al.*, 2002).

Analyse des données

Une première analyse en composante principale (ACP, cf. encadré) a été réalisée sur la composition floristique des jardins et des friches. Elle permet d'étudier l'existence d'une corrélation entre la composition spécifique des 120 jardins, des 40 friches et du gradient d'urbanisation.

Pour l'analyse des traits biologiques, chaque trait a été étudié indépendamment. Les quatre ACP ont été réalisées à partir de matrices contenant le pourcentage d'occurrence de chaque attribut du trait étudié (%) dans les jardins/friches. Plus concrètement, pour un trait étudié, par exemple le mode de pollinisation, le jardin ou la friche est décrit par le pourcentage d'occurrence d'« Anémogame », le pourcentage d'occurrence d'« Entomogame » et le pourcentage d'occurrence d'« Entomogame/Autogame ».

Ces analyses ont permis d'étudier l'existence d'une corrélation entre la composition fonctionnelle de chaque jardin/friche et le gradient de densité de bâti.

L'objectif final de ces analyses est de déterminer si les jardins décrits par leur composition floristique ou fonctionnelle se regroupent (ou pas) en fonction du gradient de densité de bâti. L'interprétation graphique qui correspond à une projection des jardins/friches nous aidera à rechercher des groupes de jardins/friches et à interpréter ces groupes en fonction des axes associés aux variables. Pour l'analyse des traits biologiques, les projections graphiques ont été associées à des cercles de corrélations qui permettent l'interprétation des projections en fonction des attributs du trait étudié (cf. encadré).

Les analyses ont été réalisées avec le package ade 4 (Dray & Dufour, 2007) implémenté dans le logiciel Rgui (R Core Team, 2012).

RESULTATS ET DISCUSSION

Composition de la flore spontanée des jardins le long du gradient de densité de bâti

Les relevés floristiques des 120 jardins et des 40 friches ont été représentés graphiquement par une analyse en composante principale (ACP). Chaque point correspond à un jardin ou une friche et est défini par les espèces qui le composent.

L'ACP est une analyse multivariée qui permet de résumer les variables et de visualiser les données dans un espace à plusieurs dimensions. Ces visualisations permettent d'appréhender les données dans leur globalité en appréciant la proximité des observations à travers leurs positionnements relatifs dans l'espace de représentation choisi. L'analyse génère plusieurs « variables synthétiques » (axes) à partir de combinaisons linéaires des variables initiales. Il y a autant d'axes que de variables initiales. Ce type d'approche permet de résumer l'essentiel de l'information contenue dans la base de données en se concentrant sur l'interprétation des 2 ou 3 premiers axes générés par l'analyse. Cette analyse permet de construire des graphiques qui facilitent la visualisation des résultats : la projection graphique des jardins/friches pour identifier d'éventuels rapprochements entre elles et le cercle des corrélations (ACP réduite) pour l'interprétation des proximités des variables entre elles. On peut ainsi identifier des relations entre ces dernières et, dans notre cas, voir si les jardins décrits par leur composition floristique ou fonctionnelle se regroupent en fonction du gradient de densité de bâti.

Le cercle de corrélation permet de visualiser la corrélation entre les différents attributs du trait étudié, mais aussi de visualiser l'importance de ces attributs de trait dans la caractérisation des axes de l'ACP. Plus l'extrémité des vecteurs qui décrivent les attributs du trait est proche du cercle, meilleure est la qualité de représentation de la variable dans le plan factoriel considéré. Cela signifie également que la variable joue un rôle déterminant dans la construction d'au moins un axe de l'ACP, et donc plus globalement dans l'analyse (si ce phénomène est observé dans les premiers plans factoriels). De plus si l'on étudie le positionnement relatif des vecteurs (proches du cercle des corrélations) décrivant les attributs du trait étudié, deux vecteurs proches l'un de l'autre, ou au contraire, diamétralement opposés, traduisent respectivement une forte corrélation positive, ou négative entre ces traits. La projection des jardins/friches étudiés sur les plans factoriels nous permet ensuite d'interpréter leur disposition respective en fonction des attributs du trait étudié.

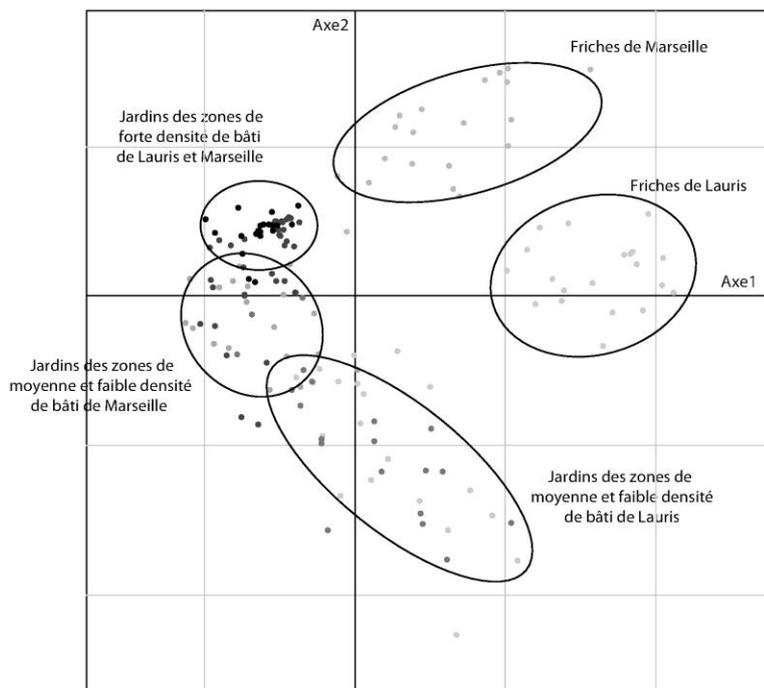


Fig. 2: analyse en composante principale des communautés floristiques des jardins privés et des friches. Projection des jardins/friches dans le premier et le second plan de l'ACP. Les ellipses indiquent les regroupements selon la densité de bâti et le type d'espaces étudiés (jardins ou friches).

L'analyse en composante principale montre que, quel que soit le site étudié, les jardins des zones de faible et de moyenne densité de bâti sont caractérisés par des communautés floristiques proches (graphiquement, cela se traduit par une proximité des points dans le plan). Dans ces zones, on a donc une forte similarité locale des communautés floristiques des jardins, ainsi qu'une nette distinction des compositions floristiques spontanées des jardins avec celle des friches post-culturelles (Fig.2). Ce résultat traduit une variation en espèces de la composition floristique le long du gradient de densité de bâti notamment entre le centre et la périphérie urbaine ainsi qu'un changement des communautés végétales après une urbanisation résidentielle des parcelles en friche.

L'analyse montre également une forte similarité des compositions floristiques entre les 2 communes pour les zones de forte densité de bâti, mais une divergence de celles-ci entre les jardins de Lauris et Marseille dans les zones périphériques ainsi que pour les friches post-culturelles (Fig.2). D'un point de vue qualitatif, on observe des espèces nitrophiles en centre-ville dense ou en centre de noyau villageois, comme la Pariétaire de Judée (*Parietaria judaica* L.) observée respectivement dans 50% et 75% des jardins de Lauris et Marseille, l'Oxalis corniculée (*Oxalis corniculata* L.) présente dans 40% des jardins de

Lauris et 75% des jardins de Marseille. Ces espèces sont aussi des espèces caractéristiques des vieux murs, tout comme la Cymbalaire des murailles (*Cymbalaria muralis* G.Gaertn., B.Mey. & Scherb.) dont le pourcentage d'occurrence dans les jardins est respectivement de 25% et 15% à Lauris et Marseille, ainsi que le Lierre (*Hedera helix* L.) présent dans 25% des jardins de Lauris et 45% des jardins de Marseille. Ces espèces des jardins situés dans les zones de forte densité de bâti sont communes dans les milieux urbains de manière plus générale, sous climat méditerranéen (Benvenuti, 2004).

Au-delà de la zone de forte densité de bâti, les jardins de Lauris présentent des communautés avec peu d'espèces urbaines contrairement à Marseille. On observe une rupture nette à Lauris de la composition floristique des jardins. Les espèces végétales reflètent l'occupation passée du sol (usage agricole) avec par exemple la présence de *Rostraria cristata* (L.) Tzvelev (présente dans respectivement 75 et 43% des jardins des zones de moyenne et de faible densité de bâti), *Urospermum dalechampii* (L.) Scop.ex F.W.Schmidt (présente dans 75% des jardins de moyenne densité de bâti et 30% des jardins de faible densité de bâti) et *Veronica arvensis* L. (respectivement dans 70% et 95% des jardins des zones de moyenne et de faible densité de bâti). Les espèces « urbaines » ne sont plus observées sauf le Lierre. À Marseille leur pourcentage d'occurrence

diminue plus graduellement avec la diminution de la densité de bâti. On observe la présence d'espèces résistantes au piétinement telles que *Polycarpon tetraphyllum* (L.) L. (75% et 85% dans les jardins de moyenne et faible densité de bâti) et l'Orge des rats (*Hordeum murinum* L.) (75% et 65% dans les jardins de moyenne et de faible densité de bâti).

Les friches post-culturelles, quant à elles, sont constituées essentiellement d'espèces rudérales couramment observées dans ces milieux comme *Avena barbata* Pott ex Link, *Convolvulus arvensis* L., avec à Marseille plus d'espèces liées au milieu urbain (espèces nitrophiles) comme *Malva sylvestris* L. Ces observations reflètent une différence de contraintes environnementales et d'usages de la friche post-culturelle entre Lauris et Marseille ; à Marseille les friches étant situées au sein d'une matrice urbaine en cours de densification, elles subissent les perturbations associées au milieu urbain (espèces plus nitrophiles). Elles sont des lieux d'usages pour les citoyens tels que les promenades canines, les dépôts de déchets, des lieux de passage... (Lizet, 2010).

Cette étude de la composition spécifique des jardins et des friches, indique une différence de la composition du jardin selon sa localisation le long du gradient de densité de bâti. De plus, on observe des cortèges floristiques différents selon le site étudié (Lauris ou Marseille) sauf pour les jardins de la zone de forte densité de bâti qui se ressemblent entre les deux sites d'un point de vue de leur composition. La suite de l'étude va porter sur la composition fonctionnelle, afin de voir si ces observations vont se retrouver d'un point de vue fonctionnel.

Composition fonctionnelle de la flore spontanée des jardins le long du gradient de densité de bâti

À l'instar de la composition spécifique, les traits biologiques¹ des jardins ont été projetés selon plusieurs analyses en composante principale (ACP) (Fig.3). Chaque point représente un jardin ou une friche. Un point est décrit par les pourcentages d'occurrence des attributs du trait étudié.

Type biologique

L'ACP basée sur le trait « type biologique » des espèces montre un début de différenciation le long du gradient d'urbanisation sur l'axe 1, avec les jardins des zones de forte densité de bâti qui se détachent des autres et forme un groupe plus dense (Fig.3.a). On observe que les communautés végétales spontanées des jardins des zones de forte densité de bâti, contiennent

principalement des espèces pérennes de petite taille (Hémicryptophytes) comme la Pariétaire de Judée (*Parietaria judaica* L.), la Cymbalaire des murailles (*Cymbalaria muralis* G.Gaertn., B.Mey. & Scherb.). À Marseille des espèces horticoles arborées naturalisées (Phanérophytes) sont observées dans les jardins de la zone de forte densité de bâti comme l'Ailante (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle). Des espèces annuelles (Thérophytes) comme le Pourpier (*Portulaca oleracea* L.) sont présentes mais avec des pourcentages d'occurrence faibles (20% des jardins à Lauris). Les habitats pelouse et plate-bande qui composent les jardins des zones de forte densité de bâti sont souvent clair-semés et de petites surfaces. Le fait qu'ils soient ceinturés de murs explique la présence de telles espèces dans ces espaces.

Dans les jardins des zones de moyenne et de faible densité de bâti ainsi que dans les friches post-culturelles de Lauris et de Marseille, on observe essentiellement des espèces herbacées pérennes ou bisannuelles (Hémicryptophytes) comme le Liseron des champs (*Convolvulus arvensis* L.) ainsi que quelques espèces annuelles (Thérophytes). Cet assemblage d'espèces pérennes et annuelles a déjà été observé dans les jardins de la ville de Sheffield au Royaume-Uni (Smith *et al.*, 2006). Le cycle court des espèces de type thérophyte leur permet de faire face aux perturbations environnementales auxquelles elles sont soumises notamment sous forme de graine (Knapp *et al.*, 2012), tandis que la capacité des espèces pérennes à développer des bourgeons au ras du sol (Hémicryptophytes) leur permet de résister aux pratiques de jardinage (tonte, piétinement) (Chocholoušková & Pyšek, 2003; Thompson & McCarthy, 2008), ce qui explique leur présence majoritaire dans les jardins pourvus de pelouse (jardins des zones de moyenne et de faible densité de bâti).

Mode de dissémination

L'ACP souligne le lien déterminant du gradient de densité de bâti sur la répartition des modes de dissémination observés (Axe 1). En effet, on observe que la composition fonctionnelle de la flore spontanée des jardins des zones de forte densité de bâti ainsi que des friches se distinguent des jardins des zones de moyenne et de faible densité de bâti (Fig.3b.). Les espèces spontanées des jardins privés du noyau villageois de Lauris et du centre-ville de Marseille se disséminent de préférence par endozoochorie comme le Lierre (*Hedera helix* L.) ou le Micocoulier à Marseille (*Celtis australis* L.). Habituellement, le mode de dissémination prédominant en milieu urbain, au sein de la flore spontanée des espaces publics, est l'anémochorie, mais ce mode peut être limité selon la configuration du bâti (Knapp *et al.*, 2012). Ainsi à Lauris, le centre urbain est formé de petites ruelles étroites bordées de maisons de village

1. Voir l'encadré en fin d'article pour la description des différents traits biologiques.

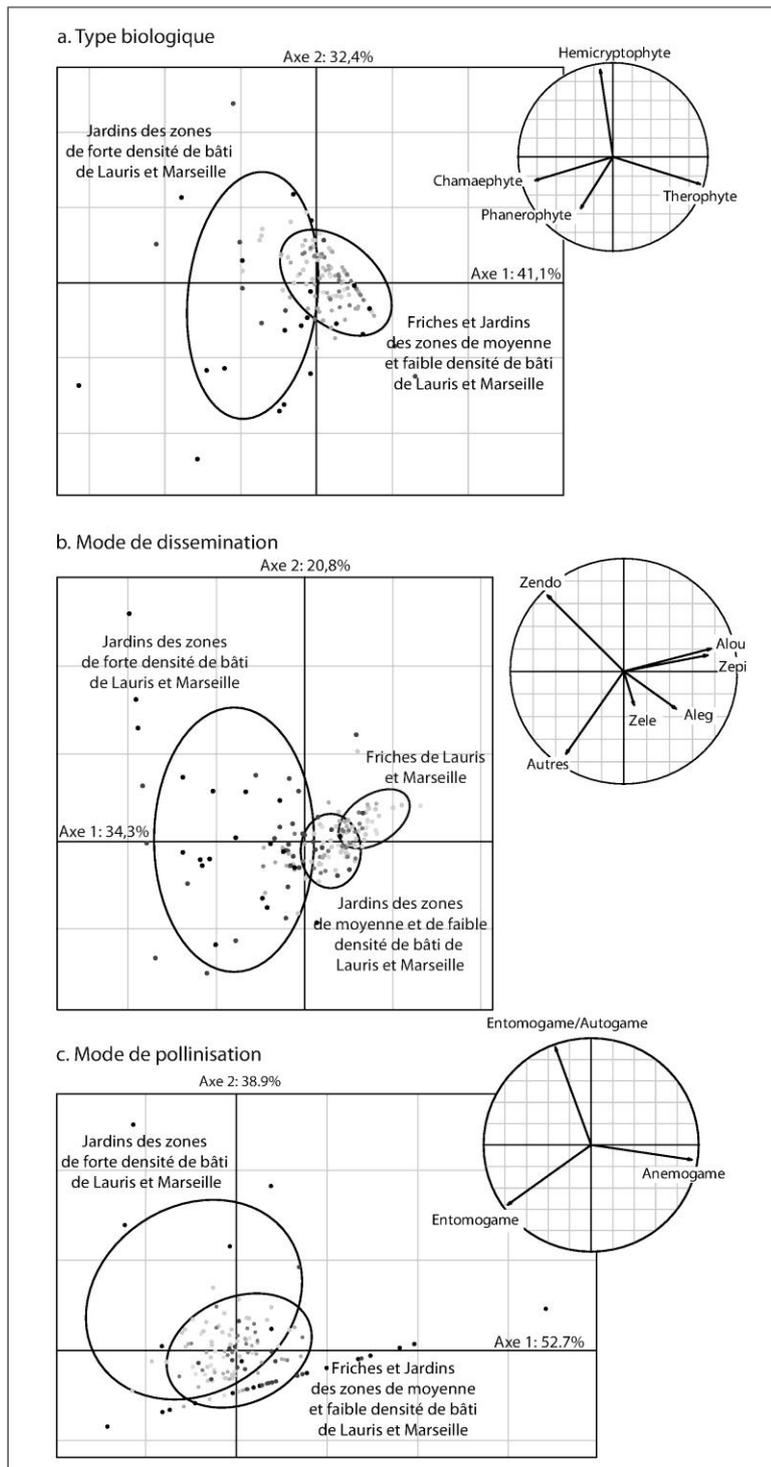


Fig. 3: analyse en composante principale des quatre traits biologiques étudiés au sein des communautés floristiques des jardins privés et des friches. Projection des jardins/friches dans le premier et second plan factoriel et cercle des corrélations indiquant la projection des variables dans le premier et second plan. Les ellipses indiquent des regroupements.

Abbréviations: Zendo: Endozoochorie, Zeze: Zoochorie à éléosome, Zepi: Epizoochorie, Alou: Anemochore lourd, Aleg: Anemochore léger
 C: Compétitrice, R: Rudérale, S: Stress-tolérante, RC: Compétitrice-Rudérale, SC: Compétitrice-Stress-tolérante, RS: Rudérale-Stress-tolérante, CRS: Stratégie liée aux conditions stationnelles ou ubiquistes.

de deux étages en moyenne, les jardins se situant généralement devant les habitations ou enclavés en arrière-cour. À Marseille en centre-ville dense, les jardins se situent en cœur d'îlot, entourés d'immeubles de type haussmannien d'environ cinq étages. Ce bâti peut donc devenir une barrière à la dispersion pour les espèces anémochores. La dissémination par endozoochorie, principalement par l'avifaune s'avère être plus avantageuse pour contourner cette barrière. Ce résultat suggère l'importance de la faune en milieu urbain qui permet de maintenir des flux de graines dans des milieux potentiellement isolés. Réciproquement, les ressources apportées par ces espèces végétales contribuent au maintien de la faune en milieu urbain (Owen & Royal Horticultural Society, 2010).

Dans les jardins des zones de moyenne et de faible densité de bâti, on observe une plus forte occurrence d'espèces à mode de dispersion anémochore léger ou zoochore à éléosome (appelé aussi myrméochorie ou dispersion par les fourmis). Ces espèces sont principalement des espèces de pelouses sèches, comme les *Crepis* ou *Heliotropium europaeum* L.

À l'opposé, dans les communautés des friches post-culturales de Lauris et de Marseille, la dissémination se fait préférentiellement par épizoochorie, trait biologique qui est peu retrouvé dans les jardins de moyenne et de faible densité de bâti, supposant un flux moins important d'espèces animales vecteurs de graines dans ces habitats. Hérissons, lapins, lièvres et sangliers sont limités dans leurs déplacements en raison de la présence de barrières physiques (clôtures grillagées, haies denses, murs élevés) entourant les jardins. L'épizoochorie observée dans les communautés végétales des friches est aussi héritée des pratiques pastorales anciennes, qui étaient encore courantes il y a quelques années surtout à Lauris (Colon, 2007). Les prairies sèches étaient des zones de parcours importantes pour les troupeaux d'ovins.

Mode de pollinisation

Concernant le mode de pollinisation, l'ACP ne permet pas d'identifier un impact éventuel du gradient d'urbanisation sur le mode de pollinisation. Une légère différence est toutefois observée entre les zones de forte densité de bâti de Lauris et de Marseille et les autres. D'après le cercle de corrélation, les communautés végétales des jardins des zones de forte densité de bâti privilégient la pollinisation entomogame. Des travaux menés antérieurement sur la flore spontanée des espaces publics en milieu urbain (Benvenuti, 2004; Lososová *et al.*, 2006) montrent cependant que les espèces à pollinisation anémogame sont majoritaires, car habituellement le manque d'habitat approprié rend les insectes pollinisateurs plus rares (Cheptou & Avendaño, 2006). La conformation des jardins et

la hauteur du bâti sont des paramètres qui peuvent influencer les flux de pollens en limitant leur dispersion (Evans, 2010). En réponse à cette contrainte, les espèces entomogames ont pu être sélectionnées au niveau des communautés. Toutefois ce résultat pourrait s'expliquer également par la forte présence d'espèces cultivées très florifères dans les jardins privés et notamment en zone de forte densité de bâti où par exemple la flore est constituée à plus de 70 % d'espèces ornementales à Marseille (Deschamps-Cottin *et al.*, 2013). Cette végétation très florifère peut avoir un effet attractif pour les pollinisateurs (Molina-Montenegro *et al.*, 2008) et la flore spontanée à proximité pourrait bénéficier de ces pollinisateurs « invités » par les espèces ornementales.

Par ailleurs, on observe que les espèces des communautés végétales des jardins des zones de forte densité de bâti, pratiquent un mode de pollinisation alternatif en plus de la pollinisation entomogame : l'autogamie. En effet, l'autofécondation est une stratégie adoptée par certaines plantes, notamment en milieu urbain pour pallier au déficit de pollinisateurs (Cheptou & Avendaño, 2006).

Stratégie CRS

Les communautés végétales spontanées des jardins des zones de forte densité de bâti regroupent plutôt des espèces compétitrices ou compétitrices-rudérales, ayant une forte capacité à mobiliser les ressources. Elles ont ainsi une croissance rapide comme *Parietaria judaica* L. et *Oxalis corniculata* L.. La stratégie rudérale signifie qu'elles ont un cycle de vie court, leur permettant de résister aux perturbations. Du fait des fortes teneurs en nitrate des sols (Pickett *et al.*, 2010), cette stratégie a déjà été observée en milieu urbain où habituellement les espèces sont compétitrices (Chocholoušková & Pyšek, 2003, Pélissier *et al.*, 2010).

Les espèces rudérales sont également observées dans les jardins des zones de moyenne et de faible densité de bâti, ce qui corrobore les études sur l'impact des pratiques de jardinage sur les communautés des pelouses. En effet, Politi Bertoncini *et al.* (2012) retrouvent principalement dans ces dernières des espèces tolérantes à la tonte et au piétinement. On observe également des espèces rudérales dans les friches, certainement héritées des pratiques agricoles, mais aussi des pratiques actuelles, certaines friches notamment à Marseille étant fauchées chaque année.

CONCLUSION

Cette étude vient apporter de nouvelles connaissances écologiques sur la flore spontanée des jardins. Du point de vue de la composition floristique et quel que soit le degré d'urbanisation, la flore spontanée des jardins se différencie des friches post-culturelles encore présentes au sein de la mosaïque paysagère. L'urbanisation des friches post-culturelles sous forme de pavillons individuels avec jardin privatif tend à modifier la flore présente historiquement sur ces parcelles vers de nouvelles communautés herbacées de type pelouse, au caractère urbain plus ou moins marqué depuis le centre urbain vers la périphérie. Les résultats montrent également qu'au sein du gradient de densité de bâti, la flore spontanée des jardins privés de la zone de forte densité de bâti se distingue de celles de moyenne et de faible densité de bâti.

D'un point de vue fonctionnel, la flore des friches post-culturelles ne diverge sensiblement pas de celles des jardins privés de moyenne et de faible densité de bâti hormis pour le mode de dissémination. Les pratiques annuelles d'entretien appliquées sur ces deux types d'espaces pourraient en partie expliquer les similitudes fonctionnelles observées tandis que les barrières physiques auxquelles sont soumises les espèces végétales dans les jardins (haies, murs...) agiraient comme des filtres sélectifs sur la dispersion de celles-ci. En revanche, la composition fonctionnelle de la flore des jardins des zones de forte densité de bâti (noyau villageois, centre-ville dense) montre une composition fonctionnelle différente des jardins des zones périphériques moins denses. En effet, la situation particulière de ces jardins entourés de bâti de hauteur relativement importante oblige les espèces à utiliser d'autres modes de dispersion. On y observe par exemple des espèces se disséminant par endozoochorie, les oiseaux étant le principal vecteur, et optant pour une stratégie à la fois compétitrice et rudérale indiquant une forte disponibilité en ressources du milieu (concentration en nitrate plus importante) mais aussi des perturbations sélectionnant les plantes à reproduction rapide.

Enfin, si l'approche comparative entre Marseille et Lauris a permis de mettre en évidence des différences dans la composition spécifique des communautés entre les deux communes à la fois dans les jardins et les friches post-culturelles, aucune différence n'est observée d'un point de vue fonctionnel. Cela

implique que malgré le contexte rural dans lequel se situe le village de Lauris, nous observons la même sélection de traits biologiques au niveau de la flore spontanée des jardins se situant dans la zone d'urbanisation forte.

Ces résultats apportent de nouveaux éléments de réflexion pour aider à l'élaboration des politiques d'urbanisation au regard de la conservation de la biodiversité.

Les études comparatives menées sur Lauris et Marseille depuis 2008 ont en effet montré l'importance des formes d'urbanisation sur la composition floristique taxonomique et fonctionnelle observée dans les jardins privés.

L'évolution actuelle des modes d'utilisation et d'occupation des sols tend à reproduire dans les zones rurales qui s'urbanisent les mêmes patrons fonctionnels que ceux des zones urbaines denses. Il est donc important de s'interroger sur les nouveaux modes d'urbanisation associés non plus à l'étalement urbain comme les lotissements pavillonnaires, mais à la densification du bâti.

La densification observée des espaces urbains périphériques entraîne par exemple aujourd'hui la construction privilégiée de petits collectifs résidentiels associés à la création d'espaces verts collectifs en copropriété et de rez-de-jardin privés mitoyens de petite taille. À l'opposé des jardins des zones de forte densité de bâti, ces nouveaux types de jardins ne sont pas entourés de bâti, mais orientés vers le milieu environnant dont ils sont séparés par une haie ou une clôture. Il serait donc intéressant de voir si ce nouveau mode de construction présente une composition fonctionnelle similaire aux jardins des zones de forte densité de bâti dont la taille est similaire, ou si au contraire, l'absence de barrière (bâti) les rapproche des jardins des zones de moyenne et de faible densité de bâti.

REMERCIEMENTS

Nous remercions tous les habitants des communes de Lauris et de Marseille qui nous ont permis d'échantillonner dans leur jardin ainsi que toutes les personnes qui ont participé aux inventaires floristiques : Elsa Bonnaud, Natacha Philippe, Marie-Hélène Lizée, Daniel Pavon. Cette étude a été réalisée dans le cadre d'un travail de thèse (Bourse région PACA n°2011-019) dont le Parc naturel régional du Luberon est partenaire. Elle a été financée en partie par le programme ANR Trame Verte Urbaine (VD08_321105).

LES TRAITS DE VIE (OU TRAITS BIOLOGIQUES)

En écologie, les traits de vie sont des descripteurs biologiques et comportementaux des espèces ou des groupes d'espèces, animales ou végétales. Ils concernent la reproduction, la nutrition, les relations avec l'environnement, etc. Dans cet article, sont étudiés 4 traits de vie des végétaux :

- **Le type biologique**, selon la classification de Raunkier (1934) en fonction du positionnement des organes de survie (et donc de leurs bourgeons) de la plante durant la période hivernale. On retient 5 types :

- Thérophyte : Passage de la période défavorable sous forme de graine (plante annuelle)

- Hémicryptophyte : Bourgeons dormants à la surface du sol (plante bisannuelle ou vivace)

- Géophyte : Bourgeons dormants sous la surface du sol (par ex : plante à bulbe)

- Chaméphyte : Bourgeons dormants aériens à moins de 50 cm de la surface du sol (Arbuste ou certaines plantes herbacées pluriannuelles)

- Phanérophyte : Bourgeons dormants aériens à plus de 50 cm de la surface du sol (Arbre)

- **Le mode de dissémination des graines (chorie)**, selon 4 particularités, elles-mêmes éventuellement déclinées :

- Anémochorie : Dissémination des graines par le vent, on distingue 3 types d'anémochorie :

- Anémochore léger quand les graines ont un poids faible ou présentent une aigrette développée (comme le pissenlit)

- Anémochore de type planeur lourd, les graines peuvent avoir une aigrette peu développée, un organe plumeux, une pilosité importante, ou un prolongement ailés (comme par exemple le fruit des érables)

- Anémochore projetant si la dissémination par le vent est due au balancement des tiges

- Barochorie : Dissémination due à la pesanteur qui fait tomber les graines à maturité

- Hydrochorie : La dissémination ou la libération des graines nécessitent la présence d'eau

- Zoochorie : Dissémination par des animaux, on distingue 3 types de zoochorie :

- Zoochorie à élaïosome si la graine possède un corps gras attractif pour certains animaux, ceux-ci (principalement les fourmis) transportent ces graines

- Epizoochorie quand la graine possède des dispositifs particuliers (épines, crochets...) qui s'accrochent aux animaux

- Endozoochorie quand la graine est ingérée par les animaux, comme les graines à enveloppe charnue (exemple: les baies) et rejetée avec les excréments

- **Le mode de pollinisation**, selon 3 possibilités :

- Anémogamie : Pollinisation par le vent

- Autogamie : Autopollinisation, la plante réalise alors une autofécondation

- Entomogamie : Pollinisation par les insectes

- **La stratégie de vie** en réponse aux facteurs environnementaux selon la classification proposée par Grime (2006) :

- C (Espèces compétitrices) : Elles ont la capacité de monopoliser les ressources dans les environnements peu perturbés et à faible stress grâce à leur fort développement végétatif, leur plasticité et parfois leurs potentialités allélopathiques (interaction chimique empêchant la croissance des autres plantes)

- R (Espèces rudérales) : Elles vivent dans des habitats soumis à de sévères et fréquentes perturbations (destruction de la biomasse, ex : herbivorie). Elles présentent un taux de croissance rapide, un cycle de vie court et une production importante de graines.

- S (Espèces stress-tolérantes) : Se rencontrent dans des habitats drastiques souvent de faible productivité et pauvres en nutriments minéraux. Elles sont souvent de petite taille, sempervirentes, à croissance lente et reproduction faible.

On retrouve aussi des stratégies intermédiaires :

- CR/RC : Compétitrices-rudérales

- CS/SC : Compétitrices-tolérantes au stress

- SR/RS : Tolérantes au stress-rudérales

- CRS : stratégie associée à des conditions stationnelles moyennes (espèces ubiquistes)

Bibliographie

ATLAS ANALYTIQUE DE LA TRAME VERTE DE MARSEILLE, 2012. Restitution des travaux de recherche réalisés dans le cadre du Programme interdisciplinaire de la recherche Ville Environnement.

BENVENUTI S., 2004. Weed dynamics in the Mediterranean urban ecosystem: ecology, biodiversity and management. *Weed Research*, T. 44, n° 5, pp. 341–354.

BOSSU A., BERTAUDIÈRE-MONTES V. & MARCO A., 2011. Evolution comparée de la flore des jardins privés d'un village du Luberon (Lauris, Vaucluse) et de Marseille (Bouches-du-Rhône). *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon et de la Réserve de biosphère Luberon-Lure*, n°10, pp. 74-91.

BOSSU A., MARCO A., MANEL S. & BERTAUDIÈRE-MONTES V., 2014. Effects of built landscape on taxonomic homogenization: Two case studies of private gardens in the French Mediterranean. *Landscape and Urban Planning*, n°129, pp. 12-21. (doi: 10.1016/j.landurbplan.2014.05.002)

CHEPTOU P.-O. & AVENDAÑO V.L.G., 2006. Pollination processes and the Allee effect in highly fragmented populations: consequences for the mating system in urban environments. *New Phytologist*, T. 172, n° 4, pp. 774-783. (doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01880.x)

CHOCHOLOUŠKOVÁ Z. & PYŠEK P., 2003. Changes in composition and structure of urban flora over 120 years: a case study of the city of Plzeň. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, T. 198, n° 5, pp. 366-376. (doi: 10.1078/0367-2530-00109)

CLERGEAU P., 2007. *Une écologie du paysage urbain*. Rennes, Editions Apogée, 160 p.

COLON M., 2007. *Lauris autrefois, des origines à 1960: les belles années de l'agriculture*. Marseille, M. Colon.

CORNWELL W.K., WESTOBY M., FALSTER D.S., FITZJOHN R.G., O'MEARA B.C., PENNELL M.W., ... & ZANNE A.E., 2014. Functional distinctiveness of major plant lineages. *Journal of Ecology*, T. 102, n° 2, pp. 345-356. (doi: 10.1111/1365-2745.12208)

DESCHAMPS-COTTIN M., BARTHELEMY C., BERTAUDIÈRE-MONTES V., BLIGHT O., BOSSU A., CONSALES J.-N., LIZEE M.-H. & MARCO A. (2013). Natures urbaines à Marseille: quels possibles pour une trame verte? in CLERGEAU P. & BLANC N., *Trames vertes urbaines, de la recherche scientifique au projet urbain*, Editions le Moniteur, pp. 47-74.

DRAY S. & DUFOUR A.-B., 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software*, T. 22, n° 4, pp. 1–20.

EEA, 2006. *Urban sprawl in Europe: The ignored challenge*. Luxembourg, Office for Official Publications of the European Communities.

EVANS K.L., 2010. Individual species and urbanisation. In *Urban Ecology* (Cambridge university press) New York, Kevin J. Gaston, pp. 53-87.

FORMAN, R.T.T., 2014. *Urban Ecology: Science of Cities*. Cambridge University Press.

GACHET S., VÉLA E. & TATONI T., 2005. BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiversity and Conservation*, T. 14, n° 4, pp. 1023-1034. (doi: 10.1007/s10531-004-8411-5)

GIRERD B. & ROUX J.P., 2011. *Flore du Vaucluse, troisième inventaire descriptif, écologique et chronologique*. Biotope, Mèze (Collection Parthénope), 1024 p.

GODDARD M.A., DOUGILL A.J. & BENTON T.G., 2010. Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments. *Trends in Ecology & Evolution*, T. 25, n° 2, pp. 90-98. (doi: 10.1016/j.tree.2009.07.016)

- GRIME J.P., 2006. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. John Wiley & Sons, 456 p.
- INSEE, 2012. *Dossier Provence Alpes Côte d'Azur n°7*. Consulté le 11/07/2014 à l'adresse: www.insee.fr/fr/themes/document.asp?ref_id=18915&page=dossier/dos07/popter.htm
- INSEE, 2013 *Recensement de la population 2011*. Consulté le 17/11/2014 à l'adresse: http://www.insee.fr/fr/themes/theme.asp?theme=2&sous_theme=1
- INSEE, REGION PACA, PNRL, 2007. *Rapport d'étude Parc naturel régional du Luberon: un territoire de plus en plus résidentiel sous influence des pôles urbains environnants*. Consulté le 17/11/2014 à l'adresse: http://www.insee.fr/fr/insee_regions/provence/themes/rapport/re11/11_Luberon.pdf
- JOFFRE R., RAMBAL S. & DAMESIN C., 2007. Functional attributes in Mediterranean-type ecosystems. In *Handbook of functional plant ecology* (CRC Press). New York, Pugnaire, F.I., Valladares, F., pp. 285-312.
- JULVE P., 1998. *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*. Version du 15/08/2012. Consulté à l'adresse: <http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm>
- KLOTZ S., KÜHN I. & DURKA W., 2002. BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland, *Schriftenreihe für Vegetationskunde*, T. 38, Ed. Bundesamt für Naturschutz, Bonn, 334 p.
- KNAPP S., DINSMORE L., FISSORE C., HOBBIIE S. E., JAKOBSDOTTIR I., KATTGE J., ... & CAVENDER-BARES J., 2012. Phylogenetic and functional characteristics of household yard floras and their changes along an urbanization gradient. *Ecology*, T. 93, n°sp. 8, pp. S83-S98. (doi: 10.1890/11-0392.1)
- LIZEE M.-H., MAUFFREY J.-F., TATONI T. & DESCHAMPS-COTTIN M., 2011. Monitoring urban environments on the basis of biological traits. *Ecological Indicators*, T. 11, n° 2, pp. 353-361. (doi: 10.1016/j.ecolind.2010.06.003)
- LIZET B., 2010. Du terrain vague à la friche paysagée. *Ethnologie française*, Vol. 40, n° 4, pp. 597-608. (doi: 10.3917/ethn.104.0597)
- LORAM A., WARREN P.H., & GASTON K.J., 2008. Urban Domestic Gardens (XIV): The Characteristics of Gardens in Five Cities. *Environmental Management*, T. 42, n° 3, pp. 361-376. (doi: 10.1007/s00267-008-9097-3)
- LOSOSOVÁ Z., CHYTRÝ M., KÜHN I., HÁJEK O., HORÁKOVÁ V., PYŠEK P. & TICHÝ L., 2006. Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, T. 8, n° 2, pp. 69-81. (doi: 10.1016/j.ppees.2006.07.001)
- MARCO A., 2008. *Patrons d'espèces végétales introduites et déterminisme de leur variabilité dans les territoires urbanisés: étude de la flore cultivée des jardins et échappée dans les friches post-culturelles de l'arrière-pays méditerranéen français*. Thèse de l'Université d'Aix -Marseille 1, Marseille, 306 p.
- MARCO A., DUTOIT T., DESCHAMPS-COTTIN M., MAUFFREY J.F., VENNETIER M. & BERTAUDIÈRE-MONTES V., 2008. Gardens in urbanizing rural areas reveal an unexpected floral diversity related to housing density. *Comptes Rendus Biologies*, T. 331, n° 6, pp. 452-465. (doi: 10.1016/j.crv.2008.03.007)
- MARCO, A., BERTAUDIÈRE-MONTES, V., DESCHAMPS-COTTIN, M., MAUFFREY, J.F., VENNETIER, M., DUTOIT, T., 2010. Diversité de la flore cultivée des jardins privés du parc naturel régional du Lubéron: Le cas de la commune de Lauris (Vaucluse). *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon*, n°9, pp. 38-57.
- MCKINNEY, M.L., 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience*, n°52, pp. 883-890. (doi:10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2)
- MOLINA-MONTENEGRO M.A., BADANO E.I., CAVIERES L.A., 2008. Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the "magnet species" concept with invasive species. *Oikos*, n°117, pp. 1833-1839.

- MOUILLOT D., GRAHAM N.A.J., VILLÉGER S., MASON N.W. H. & BELLWOOD D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, T. 28, n° 3, pp. 167-177. (doi: 10.1016/j.tree.2012.10.004)
- OWEN J. & Royal Horticultural Society (Great Britain), 2010. *Wildlife of a garden: a thirty-year study*. London, Royal Horticultural Society.
- PELLISSIER, V., ROZE, F., CLERGEAU, P., 2010. Constraints of urbanization on vegetation dynamics in a growing city: A chronological framework in Rennes (France), in *Urban Biodiversity and Design*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK; Hoboken, NJ, pp. 206–226.
- PETCHEY O.L. & GASTON K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, T. 9, n° 6, pp. 741-758. (doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x)
- PICKETT S.T.A., CADENASSO M.L., GROVE J.M., BOONE C G., GROFFMAN P.M., IRWIN E., KAUSHAL S.S., MARSHALL V., MCGRATH B.P., NILON C.H., POUYAT R.V., SZLAVECZ K., TROY A. & WARREN P., 2010. Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental Management*. n°92, pp. 331-362.
- PICON J., ESPONDA M., FAYOLLE V., VERRE L. & DAVOULT G., 2008. Déplacements domicile-travail : une interdépendance forte entre les territoires de la métropole provençale. *SUD INSEE l'essentiel*, n°126. Consulté à l'adresse www.insee.fr/fr/insee_regions/provence/themes/sud_essentiel/sie126/sie126.pdf
- POLITI BERTONCINI A., MACHON N., PAVOINE S. & MURATET A., 2012. Local gardening practices shape urban lawn floristic communities. *Landscape and Urban Planning*, T. 105, n° 1-2, pp. 53-61. (doi: 10.1016/j.landurbplan.2011.11.017)
- R Core Team, 2012. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Consulté à l'adresse <http://www.R-project.org>
- RAUNKIAER C., 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*, being the collected papers of C. Raunkiaer, xvi. + 632 p.
- RUDD H., VALA J. & SCHAEFER V., 2002. Importance of backyard habitat in a comprehensive biodiversity conservation strategy: a connectivity analysis of urban green spaces. *Restoration Ecology*, T. 10, n° 2, pp. 368–375.
- SHOCHAT E., WARREN P.S., FAETH S.H., MCINTYRE N.E. & HOPE D., 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, T. 21, n° 4, pp. 186-191. (doi: 10.1016/j.tree.2005.11.019)
- SMITH R.M., THOMPSON K., HODGSON J.G., WARREN P.H. & GASTON K.J., 2006. Urban domestic gardens (IX): Composition and richness of the vascular plant flora, and implications for native biodiversity. *Biological Conservation*, T. 129, n° 3, pp. 312–322. (doi: 10.1016/j.biocon.2005.10.045)
- THOMPSON K. & MCCARTHY M.A., 2008. Traits of British alien and native urban plants. *Journal of Ecology*, T. 96, n° 5, pp. 853-859. (doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01383.x)

ANNEXE : LISTE DES ESPÈCES INVENTORIÉES CLASSÉES PAR OCCURRENCE DÉCROISSANTE

(Ne figurent dans la liste suivante que les espèces dont l'occurrence est supérieure à 5% qui ont été retenues dans les analyses, mais les données complètes sont disponibles sur demande)

Colonne A : pourcentage d'occurrence sur l'ensemble des relevés (Jardins et friches)

Colonne B : pourcentage d'occurrence sur l'ensemble des relevés de Marseille

Colonne C : pourcentage d'occurrence sur l'ensemble des relevés de Lauris

Famille	Genre	Espèce	Nom Auteur	A	B	C
Convolvulaceae	<i>Convolvulus</i>	<i>arvensis</i>	L.	58%	60%	55%
Asteraceae	<i>Conyza</i>	<i>sumatrensis</i>	(Retz.) E.Walker	48%	48%	48%
Oxalidaceae	<i>Oxalis</i>	<i>corniculata</i>	L.	47%	56%	38%
Poaceae	<i>Avena</i>	<i>barbata</i>	Pott ex Link	43%	43%	44%
Poaceae	<i>Hordeum</i>	<i>murinum</i>	L.	36%	58%	15%
Fabaceae	<i>Medicago</i>	<i>minima</i>	(L.) L.	35%	13%	58%
Asteraceae	<i>Picris</i>	<i>hieracioides</i>	L.	34%	20%	49%
Caryophyllaceae	<i>Polycarpon</i>	<i>tetraphyllum</i>	(L.) L.	34%	54%	14%
Poaceae	<i>Cynodon</i>	<i>dactylon</i>	(L.) Pers.	34%	36%	31%
Asteraceae	<i>Crepis</i>	<i>bursifolia</i>	L.	33%	28%	39%
Fabaceae	<i>Medicago</i>	<i>orbicularis</i>	(L.) Bartal.	33%	30%	35%
Fabaceae	<i>Medicago</i>	<i>rigidula</i>	(L.) All.	33%	18%	49%
Poaceae	<i>Catapodium</i>	<i>rigidum</i>	(L.) C.E.Hubb. ex Dony	33%	24%	43%
Poaceae	<i>Rostraria</i>	<i>cristata</i>	(L.) Tzvelev	33%	30%	36%
Malvaceae	<i>Malva</i>	<i>sylvestris</i>	L.	31%	50%	11%
Araliaceae	<i>Hedera</i>	<i>helix</i>	L.	29%	39%	20%
Asteraceae	<i>Crepis</i>	<i>foetida</i>	L.	29%	19%	40%
Asteraceae	<i>Sonchus</i>	<i>oleraceus</i>	L.	28%	28%	29%
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i>	<i>peplus</i>	L.	28%	38%	19%
Plantaginaceae	<i>Veronica</i>	<i>persica</i>	Poir.	28%	28%	29%
Poaceae	<i>Dactylis</i>	<i>glomerata</i>	L.	28%	19%	36%
Apiaceae	<i>Foeniculum</i>	<i>vulgare</i>	Mill.	27%	48%	6%
Plantaginaceae	<i>Veronica</i>	<i>arvensis</i>	L.	27%	8%	46%
Apiaceae	<i>Torilis</i>	<i>nodosa</i>	(L.) Gaertn.	26%	26%	25%
Asteraceae	<i>Lactuca</i>	<i>serriola</i>	L.	26%	29%	23%
Urticaceae	<i>Parietaria</i>	<i>judaica</i>	L.	26%	38%	14%
Asteraceae	<i>Urospermum</i>	<i>dalechampii</i>	(L.) Scop. ex F.W.Schmidt	25%	16%	34%
Geraniaceae	<i>Geranium</i>	<i>molle</i>	L.	24%	25%	24%
Plantaginaceae	<i>Plantago</i>	<i>lanceolata</i>	L.	24%	21%	28%

Poaceae	<i>Poa</i>	<i>annua</i>	L.	24%	28%	20%
Poaceae	<i>Bromus</i>	<i>madritensis</i>	L.	23%	28%	19%
Poaceae	<i>Piptatherum</i>	<i>miliaceum</i>	(L.) Coss.	23%	44%	3%
Caryophyllaceae	<i>Arenaria</i>	<i>serpyllifolia</i>	L.	22%	5%	39%
Lamiaceae	<i>Mentha</i>	<i>rotundifolia</i>	auct.	22%	9%	35%
Rosaceae	<i>Sanguisorba</i>	<i>minor</i>	L.	22%	4%	40%
Asparagaceae	<i>Asparagus</i>	<i>acutifolius</i>	L.	21%	21%	20%
Asteraceae	<i>Centaurea</i>	<i>aspera</i>	L.	21%	4%	39%
Fabaceae	<i>Medicago</i>	<i>polymorpha</i>	L.	21%	25%	16%
Poaceae	<i>Bromus</i>	<i>sterilis</i>	L.	21%	15%	26%
Poaceae	<i>Melica</i>	<i>ciliata</i>	L.	21%	23%	19%
Papaveraceae	<i>Papaver</i>	<i>rhoeas</i>	L.	19%	20%	18%
Portulacaceae	<i>Portulaca</i>	<i>oleracea</i>	L.	19%	33%	5%
Primulaceae	<i>Anagallis</i>	<i>arvensis</i>	L.	19%	21%	16%
Asteraceae	<i>Crepis</i>	<i>vesicaria</i>	L.	17%	20%	14%
Caryophyllaceae	<i>Stellaria</i>	<i>media</i>	(L.) Vill.	17%	14%	20%
Poaceae	<i>Bromus</i>	<i>hordeaceus</i>	L.	17%	19%	15%
Caryophyllaceae	<i>Petrorhagia</i>	<i>prolifera</i>	(L.) P.W.Ball & Heywood	16%	1%	31%
Poaceae	<i>Elytrigia</i>	<i>repens</i>	(L.) Desv. ex B.D.Jacks.	16%	6%	25%
Poaceae	<i>Vulpia</i>	<i>ciliata</i>	Dumort.	16%	0%	33%
Polygonaceae	<i>Polygonum</i>	<i>aviculare</i>	L.	16%	25%	6%
Rubiaceae	<i>Galium</i>	<i>aparine</i>	L.	16%	21%	10%
Asteraceae	<i>Crepis</i>	<i>sancta</i>	(L.) Babc.	15%	14%	16%
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i>	<i>serrata</i>	L.	15%	3%	28%
Asteraceae	<i>Scorzonera</i>	<i>laciniata</i>	L.	14%	13%	15%
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i>	<i>cyprisias</i>	L.	14%	3%	25%
Fabaceae	<i>Trifolium</i>	<i>campestre</i>	Schreb.	14%	4%	24%
Fabaceae	<i>Vicia</i>	<i>hybrida</i>	L.	14%	15%	14%
Scrophulariaceae	<i>Verbascum</i>	<i>sinuatum</i>	L.	14%	8%	20%
Amaranthaceae	<i>Chenopodium</i>	<i>album</i>	L.	13%	21%	4%
Asteraceae	<i>Chondrilla</i>	<i>juncea</i>	L.	13%	5%	21%
Asteraceae	<i>Cichorium</i>	<i>intybus</i>	L.	13%	9%	18%
Asteraceae	<i>Sonchus</i>	<i>tenerrimus</i>	L.	13%	25%	0%
Plantaginaceae	<i>Plantago</i>	<i>lagopus</i>	L.	13%	11%	15%
Poaceae	<i>Digitaria</i>	<i>sanguinalis</i>	(L.) Scop.	13%	16%	9%
Poaceae	<i>Lolium</i>	<i>perenne</i>	L.	13%	14%	13%
Rubiaceae	<i>Sherardia</i>	<i>arvensis</i>	L.	13%	19%	8%
Caryophyllaceae	<i>Silene</i>	<i>vulgaris</i>	(Moench) Garcke	12%	5%	19%
Fabaceae	<i>Vicia</i>	<i>sativa</i>	L.	12%	5%	19%
Geraniaceae	<i>Erodium</i>	<i>ciconium</i>	(L.) L'Hér.	12%	21%	3%

Hypericaceae	<i>Hypericum</i>	<i>perforatum</i>	L.	12%	4%	20%
Lamiaceae	<i>Calamintha</i>	<i>nepeta</i>	(L.) Savi	12%	5%	19%
Poaceae	<i>Aegilops</i>	<i>ovata</i>	L.	12%	10%	14%
Rosaceae	<i>Potentilla</i>	<i>reptens</i>	L.	12%	15%	9%
Boraginaceae	<i>Echium</i>	<i>vulgare</i>	L.	11%	5%	16%
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i>	<i>prostrata</i>	Aiton	11%	8%	15%
Fabaceae	<i>Medicago</i>	<i>lupulina</i>	L.	11%	6%	16%
Fabaceae	<i>Trifolium</i>	<i>repens</i>	L.	11%	15%	6%
Geraniaceae	<i>Geranium</i>	<i>rotundifolium</i>	L.	11%	13%	9%
Poaceae	<i>Bromus</i>	<i>erectus</i>	(Huds.) Fourr.	11%	1%	21%
Asteraceae	<i>Carduus</i>	<i>tenuiflorus</i>	Curtis	10%	20%	0%
Asteraceae	<i>Senecio</i>	<i>vulgaris</i>	L.	10%	18%	3%
Boraginaceae	<i>Heliotropium</i>	<i>europaeum</i>	L.	10%	20%	0%
Brassicaceae	<i>Diplotaxis</i>	<i>erucoides</i>	(L.) DC.	10%	16%	4%
Caprifoliaceae	<i>Sisylx</i>	<i>atropurpurea</i>	L.	10%	8%	13%
Poaceae	<i>Bromus</i>	<i>diandrus</i>	Roth	10%	13%	8%
Poaceae	<i>Poa</i>	<i>pratensis</i>	L.	10%	3%	18%
Rubiaceae	<i>Galium</i>	<i>parisiense</i>	L.	10%	9%	11%
Amaranthaceae	<i>Beta</i>	<i>vulgaris</i>	L.	9%	16%	1%
Apiaceae	<i>Torilis</i>	<i>arvensis</i>	(Huds.) Link	9%	4%	15%
Asteraceae	<i>Anthemis</i>	<i>arvensis</i>	L.	9%	15%	4%
Asteraceae	<i>Filago</i>	<i>pyramidata</i>	L.	9%	3%	16%
Asteraceae	<i>Hieracium</i>	<i>pilosella</i>	L.	9%	1%	18%
Brassicaceae	<i>Diplotaxis</i>	<i>tenuifolia</i>	(L.) DC.	9%	18%	0%
Geraniaceae	<i>Erodium</i>	<i>malacoides</i>	(L.) L'Her. ex Aiton	9%	18%	0%
Poaceae	<i>Brachypodium</i>	<i>phoenicoides</i>	(L.) Roemer & J. A. Schultes	9%	0%	18%
Poaceae	<i>Setaria</i>	<i>viridis</i>	(L.) P.Beauv. -	9%	8%	10%
Ranunculaceae	<i>Nigella</i>	<i>damascena</i>	L.	9%	0%	19%
Rubiaceae	<i>Rubia</i>	<i>peregrina</i>	L.	9%	6%	13%
Ulmaceae	<i>Celtis</i>	<i>australis</i>	L.	9%	18%	0%
Asparagaceae	<i>Muscari</i>	<i>neglectum</i>	Guss. ex Ten.	8%	1%	15%
Asteraceae	<i>Calendula</i>	<i>arvensis</i>	L.	8%	16%	0%
Asteraceae	<i>Reichardia</i>	<i>picroides</i>	(L.) Roth	8%	1%	15%
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i>	<i>helioscopia</i>	L.	8%	13%	4%
Lamiaceae	<i>Ajuga</i>	<i>chamaepitys</i>	(L.) Schreb.	8%	0%	16%
Poaceae	<i>Elytrigia</i>	<i>campestris</i>	(Godr. & Gren.) Kerguélen ex Carreras	8%	6%	9%
Polygonaceae	<i>Rumex</i>	<i>pulcher</i>	L.	8%	6%	10%
Verbenaceae	<i>Verbena</i>	<i>officinalis</i>	L.	8%	9%	6%
Geraniaceae	<i>Erodium</i>	<i>cicutarium</i>	(L.) L'Hér.	7%	4%	10%
Poaceae	<i>Phleum</i>	<i>pratense</i>	L.	7%	0%	14%
Apiaceae	<i>Eryngium</i>	<i>campestre</i>	L.	6%	0%	11%
Apiaceae	<i>Tordylium</i>	<i>maximum</i>	L.	6%	1%	11%

Asteraceae	<i>Crepis</i>	<i>setosa</i>	Haller f.	6%	3%	9%
Asteraceae	<i>Pallenis</i>	<i>spinosa</i>	(L.) Cass.	6%	6%	5%
Asteraceae	<i>Picris</i>	<i>echioides</i>	L.	6%	11%	0%
Asteraceae	<i>Sonchus</i>	<i>asper</i>	(L.) Hill	6%	3%	10%
Brassicaceae	<i>Alyssum</i>	<i>simplex</i>	Rudolphi	6%	0%	13%
Brassicaceae	<i>Capsella</i>	<i>bursa-pastoris</i>	(L.) Medik.	6%	10%	1%
Brassicaceae	<i>Lepidium</i>	<i>draba</i>	(L.) Desv.	6%	13%	0%
Fabaceae	<i>Astragalus</i>	<i>hamosus</i>	L.	6%	6%	5%
Fabaceae	<i>Lathyrus</i>	<i>cicera</i>	L.	6%	5%	6%
Geraniaceae	<i>Geranium</i>	<i>dissectum</i>	L.	6%	9%	4%
Lamiaceae	<i>Salvia</i>	<i>verbenaca</i>	L.	6%	5%	6%
Plantaginaceae	<i>Cymbalaria</i>	<i>muralis</i>	P.Gaertn., B.Mey. & Scherb.	6%	5%	6%
Plantaginaceae	<i>Kickxia</i>	<i>spuria</i>	(L.) Dumort.	6%	9%	3%
Poaceae	<i>Aegilops</i>	<i>neglecta</i>	Req. ex Bertol.	6%	0%	11%
Ranunculaceae	<i>Clematis</i>	<i>flammula</i>	L.	6%	3%	9%

Remerciements

Parce qu'un travail de recherche n'est pas le fruit d'une seule personne, je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué, de près ou de loin à cette thèse.

Tout d'abord, je tiens à remercier mes directrices de recherche, qui m'ont fait confiance et m'ont donné l'opportunité de réaliser cette thèse. Merci Valérie, pour ta patience, ton optimisme et tes encouragements. Tout au long de ces 4 années, il n'y a rien eu de plus remotivant que les discussions que j'ai eues avec toi. Merci aussi pour la compréhension dont tu as fait preuve. Tu m'as fait découvrir lors de mon stage de master, la flore des jardins ce que j'appelais moi aussi les mauvaises herbes, et que depuis maintenant 4 ans, je ne regarde plus du tout du même œil. Stéphanie, je te remercie pour ta réactivité, ta disponibilité mais aussi ta patience (que tu n'as jamais perdue contrairement à moi...) et ta persévérance. Merci à toutes les deux de ne pas vous être découragées devant mes premiers jets, et de m'avoir permis d'améliorer mon travail.

Je remercie aussi tous les membres du Jury qui ont accepté d'évaluer ce travail : Nathalie Machon, Vincent Devictor, Hervé Daniel et Pierre-Olivier Cheptou.

Je remercie aussi tous les membres de mon comité de thèse, et en particulier :

- Audrey Marco, qui m'a encadrée pendant mon stage de master, et continue à me donner des conseils, c'est vraiment un plaisir de travailler avec toi.
- Pierre Frappa, qui a renouvelé la confiance qu'il avait avec le LPED en réitérant le partenariat pour cette bourse de thèse. Merci pour ta gentillesse, tes remarques et l'intérêt que tu portes à ce travail.
- Alex Baumel, pour ta relecture constructive et l'expérience que tu as apportée en génétique.
- Vincent Devictor, pour l'intérêt que tu as porté à ce travail et pour à tes retours intéressants qui m'ont permis d'avancer.
- Pierre Olivier Cheptou, pour ton investissement lors des comités de thèse, notamment lors du choix de l'espèce en génétique et tes réactions sur les premiers résultats.

Je voudrais aussi remercier les chercheurs qui m'ont donné du temps et apporté de l'aide :

- Vincent Dubut, pour ton aide sur les microsatellites, un domaine qui ne m'était pas très familier...
- Nicolas Pech, merci beaucoup pour ta patience, ta pédagogie et ton aide en statistiques.
- Myriam Carrère pour l'intérêt que tu as porté à ce travail et ton aide en statistiques.
- Errol Vela, merci de m'avoir accordé du temps alors que tu étais en arrêt de travail, pour m'aider dans la détermination des espèces végétales des friches.
- Marco Andrello, pour tes conseils et tes éclaircissements sur les analyses génétiques.

Merci aussi à la commune de Lauris, au maire M. Gerard, qui a mis à ma disposition dans le château, une chambre avec une des plus belles vues de Lauris, et m'a surtout permis de faire ce terrain dans de bonnes conditions. Je n'oublie pas M. Bou, pour avoir mis à ma disposition les archives du service d'urbanisme de Lauris et pour m'avoir dirigé vers les bonnes personnes à la DGI d'Avignon, je souhaite que toutes les villes aient des services aussi efficaces. Merci à Claude Napoleone de l'INRA d'Avignon pour son aide sur l'âge du bâti à Marseille.

Je remercie aussi tous mes collègues du LPED pour leur accueil et leur gentillesse, mais aussi pour l'animation et la bonne humeur qu'ils mettent au labo en particulier Myriam, Magali, Christine, Amélie, Eloïse et Bénédicte. Merci au pôle administratif pour leur efficacité dans les demandes de missions, les commandes et autres demandes.

Je remercie aussi les doctorantes et tout particulièrement Céline, Elise, Gwen, Marine, Mélanie et Nelly qui ont mis une bonne ambiance dans la salle des doctorants et m'ont permis de garder le moral en cette fin de thèse.

Je voudrais remercier ma belle-famille et mes amis pour leur soutien et leur compréhension, en particulier Cécile et Livia qui m'ont accompagnée sur quelques terrains et Çoise pour ta relecture attentive de ce manuscrit. Merci à Amandine, ma petite sœur qui m'a poussé à continuer pour ne pas la décevoir et mes parents qui m'ont soutenue et m'ont laissé faire les études que je voulais. Enfin, je tiens surtout à remercier mon compagnon Gabriel qui a subi mes différentes humeurs. Tu m'as permis de ne pas baisser les bras et d'aller au bout de cette expérience. Merci pour tes encouragements, tes relectures et ton accompagnement sur quelques sorties de terrain.



Une des plus belles vues de Lauris, les jardins du château et la vallée de la Durance.

Abstract

Urbanization increasing in the last decades, leads to homogenization of species communities, habitat lost and fragmentation. Biotic homogenization has consequence on biodiversity, it lead to an standardization of flora between cities at global scale, driving a biodiversity lost. Habitats' fragmentation conducts to population isolation and genetic diversity loss. Just a extensive understanding of biodiversity dynamics in urban area allows to help urban politics for biodiversity conservation.

This research focus on the role of a frequent space in urban area: the private garden. The study of spontaneous flora in a large city (Marseille, Bouches-du-Rhône) and in a village in hinterland ongoing to urbanization allows us to evaluate taxonomic homogenization of private garden and its functional composition along an urban gradient. To explain mechanisms of vegetation dynamics, we studied the effects of urbanization on genetics' structure of a species frequent in private gardens and in urban matrix (*Parietaria judaica* L.). This genetic study allows comprehending genetic connectivity in urban matrix.

Even if we observed a homogenization of flora in suburban zones, gardens in high built-up density zone showed a flora less similar than in suburban zones. For high built-up density zone, our results are different from previous studies, where flora homogenization are observed in cities. Previous studies are lead at larger spatial scale and do not consider private gardens. In our study, private gardens in high built-up density zone appear little rich, but promote taxonomic diversity due to specific composition changing according exposition, management and practices.

The study of traits of spontaneous vegetal community of garden highlights a variation of functional composition along urban gradient. High built-up density zone filters traits, especially dispersion traits and span life. Vegetal communities of private gardens in high built-up density zone are characterised by phanerophyte species and endozoochorie. These gardens are surrounding by building, this dissemination mode may allow crossing building. These results suggest the presence of barriers to disperse in this area.

The presence of barriers to disperse have been test in species anemogamous and barochous frequently observed in urban area. The study was conducted in area including three cities: Marseille, Aix-en-Provence and Lauris. The lack of genetic structure for the species at the city scale suggests a high connectivity whereas low connectivity was observed at regional scale, between the three cities. The high inbreeding rate confirms the capacity of the species to have different reproduction mode (selfing, long distance cross-fertilization) explaining the genetic structure observed. These dispersion characteristics may be cause of its urban success.

This research work highlights that the private garden is an important landscape feature that should not be ignored in assessments of urban biodiversity often focuses in public areas. Like other urban habitats, plant communities present in private gardens can participate in the dynamics of urban vegetation; taxonomic and functional composition vary along the urbanization gradient and are subject to global processes such as homogenisation and differentiation

Keywords: Spontaneous flora, Urbanization gradient, Taxonomic homogenization, Functional traits, *Parietaria judaica* L., Functional connectivity, Microsatellite, Landscape variables, Mediterranean region, France.

Résumé

L'urbanisation croissante de ces dernières décennies a conduit à une homogénéisation biotique des communautés d'espèces, une perte et une fragmentation des habitats. Cette homogénéisation biotique peut avoir des conséquences non négligeables sur la biodiversité. Elle se traduit par une uniformisation des flores entre les villes à l'échelle globale, conduisant à une perte de biodiversité. La fragmentation des habitats peut entraîner un isolement des populations et une perte de diversité génétique. Seule une connaissance approfondie de la dynamique de la biodiversité en milieu urbain permettra d'aider à la mise en place des politiques de développement urbain favorisant le maintien de cette biodiversité.

Ce travail de thèse s'est concentré sur le rôle d'un habitat fréquent en milieu urbain: le jardin privatif. A travers l'étude de la flore spontanée d'une grande agglomération littorale (Marseille, Bouches-du-Rhône) et d'un village de l'arrière pays en cours d'urbanisation (Lauris, Vaucluse), nous avons évalué l'homogénéisation taxonomique des jardins privés ainsi que leur composition fonctionnelle le long d'un gradient d'urbanisation. Afin d'expliquer les mécanismes sous-jacents à la dynamique de la végétation, nous avons étudié l'influence de l'urbanisation sur la structure génétique d'une espèce fréquente dans les jardins privés mais aussi dans la matrice urbaine (*Parietaria judaica* L.) ce qui nous a permis d'appréhender la notion de connectivité génétique au sein de la matrice urbaine.

Bien que nous ayons observé une homogénéisation des flores dans les zones périphériques, les jardins des zones de forte densité de bâti ont montré une flore moins similaire qu'en périphérie. Les résultats pour les zones de forte densité de bâti diffèrent des études précédentes, qui ont observé une homogénéisation des flores en ville. Mais ces études, menées à des échelles spatiales plus large, ne considéraient pas les jardins privés. Les jardins privés des centres villes étudiés seraient donc moins riches, mais favoriseraient la diversité taxonomique au regard de la composition spécifique des communautés de par leurs expositions, aménagements et pratiques.

L'étude des traits des communautés végétales spontanées des jardins a mis en évidence des variations de la composition fonctionnelle le long du gradient d'urbanisation. Les zones de forte densité de bâti filtrent des traits, notamment ceux liés à la dispersion (mode de dispersion) et à la persistance (type biologique). Ainsi, l'analyse a montré que les communautés végétales des jardins privés des zones de forte densité de bâti sont caractérisées par la présence d'espèces phanérophytes et d'espèces endozoochores. Ces jardins sont entourés de bâti, ce mode de dissémination pourrait permettre le franchissement de ce bâti. Ces résultats suggèrent la présence de barrières fortes à la dispersion dans ces zones.

La présence de barrière à la dispersion a été testée chez une espèce anémogame et barochore très fréquente en milieu urbain. L'étude a été réalisée dans une zone incluant trois villes : Marseille, Aix-en-Provence et Lauris. L'absence de structure génétique de l'espèce à l'échelle des villes suggère une forte connectivité tandis qu'une faible connectivité est observée à l'échelle régionale, entre les trois sites. Les forts taux de consanguinité observés confirment les capacités de l'espèce à adopter différents modes de reproduction (autoféconde et fécondation croisée longue distance) expliquant la structure génétique observée. Les caractéristiques de dispersion de l'espèce seraient à l'origine de son succès en milieu urbain.

Ce travail a ainsi permis de montrer que le jardin privatif est un élément paysager important qui ne doit plus être ignoré lors des évaluations de la biodiversité urbaine qui se focalise souvent dans les espaces publics. A l'instar des autres habitats du milieu urbain, les communautés végétales présentes dans les jardins privés peuvent participer aux dynamiques de la végétation urbaine; leur composition taxonomique et fonctionnelle varient le long du gradient d'urbanisation et sont soumises aux processus globaux tel que l'homogénéisation ou la différenciation.

Mots clés : Flore spontanée, Jardin privatif, Gradient d'urbanisation, Homogénéisation taxonomique, traits fonctionnels, *Parietaria judaica* L., Connectivité fonctionnelle, Microsatellite, Variables paysagères, Région méditerranéenne, France