

DÉVELOPPEMENT D'UN INDICATEUR D'INTÉGRITÉ ÉCOLOGIQUE
EN MILIEUX ANTHROPISÉS : APPLICATION DE
L'APPROCHE PAR TRAITS FONCTIONNELS

par

Françoise Cardou

Thèse présentée au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de docteur ès sciences (Ph.D.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, janvier 2020

Le 21 janvier 2020

*le jury a accepté la thèse de Madame Françoise Cardou
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Bill Shipley
Directeur de recherche
Département de biologie, Université de Sherbrooke

Isabelle Aubin
Codirectrice de recherche
Service Canadien des Forêts, Ressources Naturelles Canada

Professeure Carly Ziter
Évaluatrice externe
Département de biologie, Université Concordia

Professeur Robert Bradley
Évaluateur interne
Département de biologie, Université de Sherbrooke

Professeure Sophie Calmé
Présidente-rapporteuse
Département de biologie, Université de Sherbrooke

SOMMAIRE

Les écosystèmes urbains subissent de fortes pressions, directes ou indirectes, et sont fortement marqués par la présence d'espèces exotiques. Au-delà de leur composition, ces facteurs interagissent aussi pour en modifier les propriétés écosystémiques (fonctions écosystémiques et processus écologiques), affectant à la fois la capacité des écosystèmes à se maintenir dans le temps et à fournir des services écosystémiques. Les acteurs impliqués dans la prise de décisions font face à de nombreux défis: opérant le plus souvent dans un cadre normatif qui met l'emphasis sur l'intégrité écologique, ils utilisent régulièrement des inventaires floristiques détaillés permettant difficilement de capter les variations de ces propriétés écosystémiques. L'approche par traits fonctionnels pourrait ici permettre de capter une dimension importante de l'intégrité écologique. Cette approche, qui cherche des liens généralisables entre les propriétés écosystémiques et la composition des communautés écologiques, est jusqu'à maintenant restée principalement cantonnée à l'écologie théorique. Qui plus est, elle s'appuie sur des inventaires de végétation semblables à ceux déjà récoltés par les praticiens. En combinant ces inventaires aux données de traits disponibles publiquement, cette approche pourrait ainsi permettre de capter les propriétés de l'écosystème à des coûts minimes. L'objectif principal de cette thèse est de développer un outil permettant de caractériser l'intégrité des propriétés écosystémiques des boisés urbains dans le domaine de la forêt de feuillus tempérée, et ce, de manière à informer directement la prise de décision.

Pour y arriver, j'ai d'abord comparé les écosystèmes pour lesquels le concept d'intégrité écologique a principalement été développé, et ce, de manière à identifier les aspects sur lesquels ils se démarquent des écosystèmes urbains. J'ai ainsi pu proposer une feuille de route pour le développement d'indices d'intégrité écologique qui soient adaptés aux milieux urbains (Chapitre 2). Utilisant une approche consultative, j'ai développé un modèle conceptuel hiérarchique de l'intégrité écologique applicable aux forêts tempérées de type érablière en milieu urbain dans le sud du Québec. J'ai ensuite testé le potentiel d'une approche par traits

fonctionnels pour capter les variations dans des propriétés écosystémiques jugées importantes pour ces écosystèmes: la colonisation, l'infiltration de l'eau et la décomposition (Chapitre 3). Plus précisément, j'ai cherché à savoir si les changements dans la structure fonctionnelle des boisés mésiques à travers un gradient rural à urbain (Montréal, Québec) reflètent les différences qui peuvent exister dans leurs propriétés écosystémiques. Quels traits sont les meilleurs prédicteurs des changements réels dans les propriétés de l'écosystème, et les méthodes linéaires sont-elles appropriées pour décrire ces relations? Pour terminer, je compare l'information captée par ces marqueurs fonctionnels avec deux autres méthodes de caractérisation des boisés urbains (Chapitre 4). Je propose finalement une méthode pour agréger l'information fournie par de tels marqueurs fonctionnels pour l'exprimer sous forme quantitative et informer la prise de décision en milieu urbain.

Mes résultats montrent que les modèles conceptuels existants de l'intégrité écologique s'appliquent difficilement aux boisés urbains : cinq caractéristiques des milieux urbains justifient particulièrement l'adoption d'une approche consultative pour le développement de concepts d'intégrité écologiques à l'échelle régionale. Suivant cette approche, je montre que la composition en espèces natives reste un aspect important de l'intégrité écologique pour les acteurs environnementaux de la région de Montréal. Le fonctionnement de l'écosystème et sa stabilité dans le temps ressortent également comme des composantes importantes de l'intégrité écologique en milieu urbain.

J'ai ensuite démontré que l'approche par traits fonctionnels était en mesure de fournir des marqueurs fonctionnels pour capter les différences dans les propriétés de l'écosystème, mais que ces marqueurs fonctionnels ne sont pas nécessairement les mêmes traits que ceux qui sont associés avec un gradient d'urbanisation. Mes résultats montrent que les traits associés au gradient d'urbanisation n'étaient sélectionnés comme meilleurs prédicteurs que de manière inconsistante et le pouvoir prédictif des modèles finaux variait d'une propriété à l'autre. Mes résultats montrent cependant que les modèles linéaires offrent un compromis entre la facilité d'application et la forme réelle des relations entre traits et propriétés écosystémiques.

Pour terminer, mes résultats montrent que, lorsque réunis pour fournir un portrait multidimensionnel de l'intégrité du fonctionnement des écosystèmes, les marqueurs fonctionnels captent mieux les différences réelles dans les propriétés écosystémiques de mes boisés d'étude que deux autres méthodes de caractérisation, soient la dissimilarité taxonomique et la dissimilarité dans des traits associés à l'urbanisation. Pour mesurer l'intégrité des propriétés écosystémiques des boisés urbains, je propose l'utilisation de la distance de Fonctionnelle de Mahalanobis. À cause de ses propriétés mathématiques spécifiques, cette mesure permet de relever plusieurs des défis associés à l'évaluation de la multifonctionnalité des écosystèmes.

En résumé, cette thèse fournit un outil concret permettant d'utiliser les inventaires de végétation déjà collectés lors de la caractérisation des écosystèmes par les acteurs du milieu environnemental pour exprimer l'intégrité des propriétés écosystémiques de manière quantitative. L'adoption d'un processus itératif dans la conceptualisation de l'intégrité écologique permet d'identifier les composantes importantes pour lesquels trop peu de connaissances existent encore. Ainsi la méthode proposée dans cette thèse pour capter la multifonctionnalité des écosystèmes urbains ouvre aussi la possibilité de l'étudier dans le temps de manière à mieux comprendre les processus d'auto-organisation de ces écosystèmes.

Mots clés : Colonisation, compaction, connectivité, décomposition, fonctionnement écosystémique, forêt urbaine, fragmentation, gestion adaptative, gradient rural-à-urbain, indicateurs, indicateurs fonctionnels, infiltration de l'eau, marqueurs fonctionnels, multifonctionnalité, naturalité, perte annuelle de carbone fractionnée, propriétés écosystémiques, valeur de conservation

REMERCIEMENTS

Avant de se lancer, il convient de prendre le temps de jeter un coup d'œil en arrière. On ne décide pas comme ça de plonger dans un doctorat après avoir déjà quitté les bancs d'école. Et puis quand on s'y retrouve, finalement et après tout, ça prend des gens autour : un maillage serré et des fibres de toutes sortes pour que les aiguilles arrivent à tricoter tout ça. Dans les épreuves, les déserts et les bons coups aussi.

Je dois d'abord une importante dette à Isabelle Aubin, qui m'a accueilli dans son laboratoire après quelques aventures au long cours: c'est toi qui m'as ramené vers la recherche, et qui m'as aidée à canaliser mille et un questionnements. Un énorme merci aussi à Bill Shipley. Il n'y a aucun doute qu'en acceptant de me superviser, c'est aussi toi qui sortais de ta zone de confort: malgré cela tu as su me donner du lest quand j'en avais besoin aussi, petit à petit, me donner confiance dans mes propres intuitions. Aussi avec moi depuis le début, Jean-Pierre Ricard, sans qui ce projet n'aurait jamais vu le jour : je te remercie pour ta confiance, mais aussi ta sagesse, tes conseils, ainsi que plus d'une excellente conversation.

Remerciements aussi sincères à mon comité de conseillers : Sophie Calmé et Robert Bradley, qui ont toujours su fournir perspective et sagesse quand j'ai eu besoin d'un point de vue extérieur. Si ces quelques lignes ont la tâche difficile de reconnaître les gens qui ont formé ma pensée au travers des années, alors elles seraient incomplètes si je n'y mentionnais aussi Mark Vellend, qui, ayant gentiment accepté de remplacer Sophie lors de mon examen prédoctoral, n'a jamais vraiment cessé de me mettre au défi depuis. Être en désaccord avec toi aura certainement été une des activités les plus enrichissantes (et amusantes) de ces années de doc. Je ne serais pas devenue la scientifique que je suis sans votre influence à chacun: je vous dois beaucoup.

Sur le terrain comme au labo, ce projet n'aurait pas abouti sans les efforts et le travail méticuleux de nombreuses personnes. En particulier, Félix et Jeanne ont été d'une aide inestimable : ce fut

un plaisir de travailler avec vous. Merci à ceux qui sont venus passer un moment ou quelques semaines pour donner un coup de main : Yuanzhi, Chiara, Xavier, Madelaine, Vicky, Pascal. Que d'échantillons récupérés, mesurés, et étiquetés! Parmi les experts qui ont partagé avec moi une petite partie de leur savoir-faire, il faut mentionner Williams J. Parsons, Linda Buchan, Daniel Garneau et François Rousseau, et Martin Lechowicz.

Les hauts et les bas d'un doctorat sont autrement plus faciles à encaisser et à apprécier quand on a une bande de collègues solides comme le roc, toujours prêts à fournir des conseils, une oreille, ou bien simplement à trouver le tournevis qui convient. Un merci tout particulier aux anciens du labo Shipley, évidemment, Michaël, Yuanzhi, Antoine T., Diego et les autres. Je pense aussi bien sûr à la famille plus étendue des labos Bradley, Vellend, Calmé et Gravel: Martine, Morgane, Clarence, Maïka, Antoine B.-S., Adriana, Francisco, Amaël, Steve, Azénor, Krista, Amy, Guillaume, Steph, Gabriel, Diane, Madelaine, Julie, Anna et Ming. Mention spéciale à Amanda et David, sans le soutien de qui cette dernière année aurait été autrement plus difficile – David, je n'aurai pas été la meilleure coloc ces dernières semaines, j'ai déjà hâte de vous visiter à Fairbanks. Vous êtes des battants et des scientifiques de premier rang, tous, et cela a été un honneur de travailler à vos côtés.

Cette thèse, j'y mets aussi un point final en pensant aux copains « du dehors », ceux sur qui j'ai toujours pu compter pour garder une saine perspective lorsque je courrais le risque de prendre tout ça un peu trop au sérieux. Ce travail n'aurait pas été possible sans votre soutien indéfectible, vos encouragements et surtout votre compréhension pendant les périodes de travail intense. Ces mots s'adressent tout particulièrement à la bande de Sherbrooke Jess, Flo, Aurélie, Flavien, Steph et Adrien. Je pense aussi aux copines du bac Amy, Steph et Audrey, qui sont là pour célébrer les bons coups depuis tellement longtemps. Mention spéciale aux excellents membres du Club de Curling de Lennoxville, particulièrement la ligue des Dames du mercredi, dont la gentillesse et le dévouement à toute épreuve resteront des modèles pour moi. Et puis d'un peu plus loin les amies de longue date qui ont su me pardonner les appels ratés et les voyages remis: Marine, Helen, Jenna. Malgré la distance, vous faites partie indéfectible de mon paysage, et

votre bon sens est un point de repère dont je ne pourrais plus me passer. Je vous dois à tous une immense gratitude.

Et puis pour terminer, ma famille, mes parents, Philippe, Lydia, les petits crapauds Constance et Edmond (qui ont tellement grandi le temps de cette thèse), la famille de Québec : Suzanne, Yves et tout le clan des Dussault-Cadario, mais aussi les oncles Jean et François, sans compter la famille de France avec toutes ses ramifications, les Cardou, Brodu, Mitard, de Broucker. Vous me suivez et m'encouragez dans tous mes projets depuis longtemps. Ce doctorat m'a amené à rater beaucoup d'occasions spéciales, mais aussi des moments durs ou juste des moments de tous les jours. Je n'aurais pas pu venir à bout d'écrire tous ces mots s'il n'y avait eu quelque part, l'espoir de vous retrouver. J'ai hâte de vous voir.

ὅτι ἐν παντὶ παντὸς

Tôuttt est dans tôuttt

– Anaxagore, *Fragments et témoignages*

Traduction, Raoul Duguay

TABLE DES MATIERES

SOMMAIRE	iv
REMERCIEMENTS	vii
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	xvi
LISTE DES TABLEAUX.....	xviii
LISTE DES FIGURES.....	xxi
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
L'Écologie urbaine.....	1
<i>Origines d'une discipline</i>	1
<i>Écosystèmes urbains</i>	3
- Structure.....	4
- Fonctions et processus écosystémiques	4
- Perturbations	5
- Biodiversité.....	6
- Écosystèmes nouveaux	8
<i>Gouvernance et prise de décision</i>	9
Intégrité écologique.....	11
<i>Historique</i>	11
<i>En pratique</i>	13
<i>En milieu anthropisé</i>	15
L'approche par traits fonctionnels.....	17
<i>Les traits fonctionnels</i>	17
<i>Les traits de réponse</i>	20
<i>Les traits d'effet</i>	23
<i>Marqueurs de fonctionnement des écosystèmes</i>	25
<i>Multifonctionnalité</i>	28
Cadre méthodologique	30

<i>Gradients et syndromes</i>	30
<i>Propriétés écosystémiques</i>	34
- Colonisation	34
- Infiltration de l'eau	35
- Décomposition	35
<i>Système d'étude</i>	36
Objectifs de la thèse	39
CHAPITRE 2 RETHINKING ECOLOGICAL INTEGRITY FOR URBAN WOODLANDS 43	
Description de l'article et contribution	43
Abstract	45
Keywords	46
Main text	46
Box A. Ecological Integrity: terminology and definitions.....	47
Box B. Reference criteria for urban woodlands	48
Applying existing conceptual models to urban systems: some challenges	51
1. <i>Does a peregrine falcon on a concrete wall have ecological integrity?</i>	51
2. <i>The human scale</i>	52
3. <i>Are cities a disturbance in and of themselves?</i>	53
4. <i>How we conceptualize ecosystems matters: in cities, resilience is key</i>	54
5. <i>Integrity is in the eye of the beholder (and they are many)</i>	55
Roadmap to implementation	56
Box C. Implementing ecological integrity in northern temperate urban woodlands.....	58
<i>Consultation</i>	58
<i>Aim and Scope</i>	58
<i>Model development</i>	58
<i>What key attributes?</i>	59
<i>Adaptive management</i>	59
Conclusion	64
Acknowledgements	65

References	66
CHAPITRE 3 FUNCTIONAL MARKERS TO PREDICT FOREST ECOSYSTEM	
PROPERTIES ALONG A RURAL-TO-URBAN GRADIENT	74
Description de l'article et contribution	74
Abstract	76
Keywords	77
Introduction	78
Methods	82
<i>Study area</i>	82
<i>Study sites</i>	83
<i>Vegetation inventory</i>	83
<i>Trait measurements</i>	84
<i>Ecosystem properties</i>	88
- Colonization.....	88
- Water infiltration	88
- Decomposition.....	89
<i>Statistical analyses</i>	90
Results	91
<i>Colonization</i>	91
<i>Water infiltration</i>	92
<i>Decomposition</i>	94
Discussion	96
<i>Trait and ecosystem properties across urbanization classes</i>	97
- Colonisation.....	97
- Water infiltration	98
- Decomposition.....	99
<i>Toward functional markers for key ecosystem properties in urban systems?</i>	99
Conclusion	101
Aknowledgements	102

Author contribution	103
Data accessibility	103
References	104
CHAPITRE 4 MEASURING THE ECOSYSTEM FUNCTIONING COMPONENT OF ECOLOGICAL INTEGRITY IN URBAN WOODLANDS VIA FUNCTIONAL TRAITS 111	
Description de l'article et contribution	111
Abstract.....	113
Keywords	114
Introduction.....	114
Methods.....	118
<i>Urbanization gradient</i>	<i>118</i>
<i>Ecosystem properties</i>	<i>120</i>
<i>Vegetation survey.....</i>	<i>122</i>
<i>Trait measurements</i>	<i>122</i>
<i>Analysis.....</i>	<i>125</i>
Results	127
<i>Comparison of three methods of capturing differences in ecosystem properties in urban woodlands.....</i>	<i>129</i>
<i>Expressing differences in ecosystem properties to inform decision- making for local land stewards</i>	<i>131</i>
Discussion.....	133
<i>Differences in species composition.....</i>	<i>133</i>
<i>Differences in urbanization markers</i>	<i>134</i>
<i>Differences in functional markers for specific ecosystem properties.....</i>	<i>135</i>
<i>A practical tool to inform decision-making for land stewards</i>	<i>136</i>
Conclusion.....	138
Acknowledgements.....	139
References	140
CHAPITRE 5 DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE	
Contexte et résultats principaux.....	148

Discussion transversale des résultats	150
<i>Écosystèmes nouveaux et les priorités de conservations</i>	<i>150</i>
<i>L'étude des gradients d'urbanisation et leurs syndromes.....</i>	<i>151</i>
<i>Traits d'effet et de réponse pour les boisés urbains.....</i>	<i>153</i>
<i>Multifonctionnalité</i>	<i>155</i>
<i>Gestion adaptative et rôle des écologistes</i>	<i>158</i>
Perspectives	162
Conclusion	167
ANNEXES A APPENDICES DU CHAPITRE 2.....	168
Contenu.....	168
Appendice A.1 Listes des participants.....	169
Appendice A.2 Liste des attributs clés considérés	170
<i>Attributs clés proposées.....</i>	<i>170</i>
<i>Aussi mentionnés</i>	<i>170</i>
Appendice A.3 Modèle préliminaire	172
ANNEXES B APPENDICES DU CHAPITRE 3	180
Contenu.....	180
Table B.1 Multiple linear regression coefficients.....	181
ANNEXES C APPENDICES DU CHAPITRE 4.....	182
Contenu.....	182
Figure C.1 Ecosystem properties of woodlands across an urbanisation gradient	183
Table C.1 ANOVA to identify urbanization markers	184
Table C.2 Differences among Procrustean fit residuals.....	185
Figure C.2 Ecosystem properties of woodlands across an urbanisation gradient	186
ANNEXES D DONNÉES.....	187
Contenu.....	187
Table D.1 Liste d'espèces	188
Table D.2 Sites d'étude et géolocalisation.....	193
Table D.3 Inventaires de végétation.....	194
Table D.4 Propriétés écosystémiques	207

Table D.5 Description des données de trait fonctionnels.....	208
Table D.6 Traits fonctionnels des espèces étudiées	210
BIBLIOGRAPHIE	226

LISTE DES ABRÉVIATIONS

A _{nn}	Area of nearest woodland neighbour	p.120
ANOVA	Analysis of Variance	p.91
APC	Agence Parc Canada	p.49
ARV	Acceptable range of variability	p.49
CWM	Community weighted mean	p.78
dbh	Diameter at breast height	p.83
D _{nn}	Distance to the nearest woodland neighbour	p.120
DVanlo	Dispersal vector: long range anemochory	p.86
DVansh	Dispersal vector: short range anemochory	p.86
DVbal	Dispersal vector: ballistichory	p.86
DVbi	Dispersal vector: endozoochory (birds)	p.86
DVenz	Dispersal vector: endozoochory (non-bird)	p.86
DVexz	Dispersal vector: exozoochory (non-ant)	p.86
DVhd	Dispersal vector: human	p.86
DVmyr	Dispersal vector: myrmecochory	p.86
DVun	Dispersal vector: unassisted	p.86
F _{cf}	Carbon content of the fraction f of the forest floor	p.89
hab.	Habitants	p.3
HRV	Historical range of variability	p.48
IBI	Index of Biotic Integrity	p.14
IUCN	International Union for the Conservation of Nature	p.46
k' _{cf}	Carbon fraction lost annually from the forest floor	p.89
LCan	Annual life cycle	p.86
LCbi	Biannual life cycle	p.86
L _{cf}	Carbon content of the fraction f of the litterfall	p.89

LDMC	Leaf dry matter content	p.86
LNC	Leaf nitrogen content	p.86
MMI	Multimetric Index	p.47
NN _{wd}	Nearest neighbour distance weighted by area of neighbour	p.88
NRV	Natural range of variability	p.49
PCA	Principal Component Analysis	p.90
RAcr	Root architecture: creeping	p.86
RAdif	Root architecture: diffuse	p.86
RApiv	Root architecture: pivot	p.86
RD05	Root depth 0-5 cm	p.86
RD1020	Root depth 10-20 cm	p.86
RD2040	Root depth 20-40 cm	p.86
RD40	Root depth < 40 cm	p.86
RD510	Root depth 5-10 cm	p.86
SDPRO	Seed production	p.86
SDWT	Seed weight	p.86
SÉPAQ	Société des établissements de plein air du Québec	p.51
SLA	Specific leaf area	p.19
SPFL	Spring flowering phenology	p.86
USO	Underground storage	p.86
VSub	Vegetative bud below soil surface	p.86
VSurf	Vegetative bud at the soil surface	p.86
VIF	Variance Inflation Factor	p.90

LISTE DES TABLEAUX

Table 3.1 **Urbanization gradient: sites were categorized among urbanization classes according to six a-priori criteria. Evaluation of each criteria was based on field visits and satellite imagery interpretation. Descriptive measures of stand structures were obtained after the fact and are indicated with standard deviations to provide context (stems > 5 cm dbh). Star (*) indicates that decomposition measurement could not be completed at one site and it was therefore excluded from analyses for that function.....** 85

Table 3.2 **Multiple regression models to explain urban ecosystem properties. Results reflect trait predictive power for ecosystem properties before (“Full” model) and after stepwise AIC model selection (“AIC” model). Significance and adjusted r² are reported for both models. Functional traits selected as best predictors of ecosystem properties (i.e. functional markers) are indicated under “Final components”. Variance inflation factor among these components was verified (VIF<3). Model selection procedure for decomposition was repeated twice more including first earthworm density, then both climate and earthworm density in addition to traits in the predictor set.....** 92

Table 3.3 **Comparison between linear and non-linear methods to capture the relationships between traits and ecosystem properties across an urban-to-rural gradient. Final functional markers for ecosystem properties were fitted with non-linear (smoothed, k=7) coefficients to investigate changes in predictive power using the gam function from package mgcv (Wood, 2017). Linear and smoothed models were compared using an ANOVA equivalent to test whether this represented a significant change in predictive power. All smoothed models had higher adjusted r² than their linear equivalent, but this improvement was not significant in all cases.** 93

Table 4.1 **Summary of site characteristics for each category of the urbanization gradient: (1) rural, (2) peri-urban, (3) large urban park, (4) small urban park and (5) small regenerating**

	woodlands. Non-native status based on Brouillet <i>et al.</i> (2010) attribution, for the province of Québec.	120
Table 4.2	Summary of traits in our study. Nine traits typically studied across urban-to-rural gradients were screened for association with our specific urbanization categories (“Urbanization markers”). Of these, five were retained to capture changes in function structure of communities across our gradient (indicated by a *). Thirteen traits were included to capture changes in specific ecosystem properties (“Functional markers”) following multiple linear regression models developed in Chapter 3.	123
Table 4.3	Comparison of site dissimilarity. Significance of the correlation between configurations are based on a Procrustes analysis, with m^2 statistics providing a measure of the fit (0 = perfect fit; 1 = no fit at all). Mantel’s correlation using Spearman’s rho (ρ) provides rank-order correlation between the two distance matrices.	129
Table A.1	Les 15 attributs clés de l’intégrité écologique ayant reçu le plus de votes lors de l’atelier de travail. L’activité se penchait spécifiquement sur la question des boisés urbains mésiques de type feuillus de la région de Montréal et du sud du Québec.	172
Table B.1	Multiple linear regression coefficients of final trait models to predict ecosystem properties sensitive to urbanisation. Coefficient estimate and 95% confidence intervals were computed using the boot.CI function of package boot (Canty <i>et al.</i> , 2010) with 100 bootstrap replicates.	181
Table C.1	ANOVA testing differences in trait values across the 5 ranked urbanization categories.	184
Table C.2	Non-parametric ANOVA (999 permutations) testing the differences in the residuals of the Procrustean superimposition fit among the 5 ordered urbanization categories: (1) rural, (2) peri-urban, (3) large urban park, (4) small urban park and (5) small regenerating woodlands. Also shown are the null probabilities of differences between post-hoc pairs of urbanization categories. Significant and near-significant p-values are in bold.	185
Table D.1	Liste d’espèces inventoriées. Chaque espèce ayant été échantillonnée ou considérée dans le cadre de cette étude s’est vu attribuer un identifiant unique (true_code). La nomenclature	

	(espèce) selon Brouillet <i>et al.</i> (2010) est indiquée, ainsi que le niveau d'identification (id.level). La saison à laquelle les relevés d'occurrence ont été effectués est indiquée dans la colonne « saison » et la colonne « sample » indique si les traits foliaires ont été mesurés sur des spécimens de sous-bois (« understory ») ou de bordure (« edge »). La mention « eee » indique si l'espèce est reconnue comme une espèce exotique envahissante (1) ou non (0) alors que la colonne « exotic » indique si elle est reconnue comme native (0) ou non (1) au Québec selon Brouillet <i>et al.</i> (2010).....	188
Table D.2	Sites d'étude et géolocalisation. La superficie de la parcelle est indiquée en mètres carrés. La colonne « gradient » indique la catégorie d'urbanisation à laquelle appartient chaque site.	193
Table D.3	Inventaire de végétation. L'occurrence relative (%) de chaque espèce (« true_code ») est indiquée pour toute la communauté (« occ_rel ») ou pour la strate de sous-bois seulement (« occ_rel_sb »), et ce pour chaque site d'étude (« site »).	194
Table D.4	Propriétés écosystémiques. La variable « nn_wdist » représente la distance au voisin boisé le plus proche pondéré par la superficie de ce voisin. « profslope » reflète la pente de la relation linéaire entre la compaction (kPa) et la profondeur (cm). « closs » indique la perte annuelle de carbone fractionnée.	207
Table D.5	Traits fonctionnels utilisés dans les chapitres 3 et 4. Description de chacune des variables documentées dans le tableau D.6 (tel qu'indiqué dans la colonne « code »).	208
Table D.6	Traits fonctionnels des espèces étudiées. Valeurs moyennes utilisées pour chaque espèce présente dans les inventaires de végétation (Table D.3) pour chacun des traits utilisés aux chapitres 3 et 4. La définition et les unités de chaque trait sont fournies dans la Table D. Le nom scientifique complet de chaque espèce et son code sont fournis dans la Table D.1.....	210

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1	L'écologie comparative et l'autécologie sont des approches orthogonales (d'après Keddy, 1992b)	18
Figure 1.2	Schématisation des filtres environnementaux agissant sur les différents bassins d'espèces telle que conceptualisée par Lortie <i>et al.</i> (2004).....	21
Figure 1.3	Filtres environnementaux agissant sur la composition fonctionnelle des communautés végétales en milieu urbain, tels que conceptualisés par Williams <i>et al.</i> (2009).....	22
Figure 1.4	Filtres environnementaux agissant sur la composition fonctionnelle des communautés végétales et animales en milieu urbain, tels que conceptualisés par Aronson <i>et al.</i> (2016).	23
Figure 1.5	Schéma conceptuel permettant l'analyse de la contribution des propriétés écosystémiques à des services écosystémiques désirés.	26
Figure 1.6	Comparaison d'une approche prévisionnelle (a) et d'une approche diagnostique (b) dans le développement de marqueurs fonctionnels.....	27
Figure 1.7	Les gradients d'urbanisation représentent une schématisation de l'environnement urbain où les zones de plus haute densité humaine sont représentées par un sommet entouré de zones progressivement moins denses. Tiré de McDonnell and Hahs (2013).....	31
Figure 1.8	La zone d'étude se trouve dans la forêt tempérée du sud du Québec, dans les domaines écologiques de l'Érablière à Caryer cordiforme et de l'Érablière à tilleul. Les sites urbains ont été sélectionnés dans la région métropolitaine de Montréal, et les sites ruraux dans la région du Haut-Saint-Laurent et de l'Outaouais.....	37
Figure 2.1	Ecological integrity can be broken up into progressively more measurable components and key ecological attributes (see Box A for definitions) which form a conceptual model. This model can	

	then be used as the basis from which to develop more context-specific assessment tools like multi-metric indices and report cards.....	50
Figure 2.2	To be implemented in urban ecosystems, both reference criteria and conceptual models of ecological integrity should be the result of consultative processes taking into consideration a variety of environmental actors as well as scientists. This results in a co-development process through which environmental actors can inform on important value judgements and scientists can provide ecological knowledge on which ecosystem states are biophysically feasible.....	57
Figure 2.3	Conceptual model of ecological integrity for urban woodlands in Montreal (Canada).	60
Figure 2.4	Scales of ecological organization in urban ecosystems and consequences for identification of key attributes of ecological integrity. Potential key attributes that should be considered at each scale are organized according to the common framework proposed by Karr <i>et al.</i> (1986) and formalized by Andreasen <i>et al.</i> (2001) and Dale and Beyeler (2001).	62
Figure 3.1	Response-and-effect traits framework for ecosystem properties in urban woodlands.	86
Figure 3.2	Community-weighted trait association with urbanization gradient, as captured via traditional multivariate approaches...	95
Figure 4.1	Principal component analysis of traits associated with urbanization. Ellipses show 95% confidence regions for each of the 5 ordered urbanization categories: (1) rural, (2) peri-urban, (3) large urban park, (4) small urban park and (5) small regenerating woodlands.	128
Figure 4.2	Procrustes residuals. Actual differences in ecosystem properties were compared with dissimilarities based on (a) taxonomic, (b) urbanization markers and (c) functional markers using a Procrustes superimposition method.....	130
Figure 4.3	We calculated the Mahalanobis distance of each woodland relative to the center and variance of least-disturbed woodlands (category 1) in order to capture their departure from natural conditions in a single metric. Figure (a) shows initial positions of woodlands in three-dimensional space based on functional	

	markers of ecosystem properties, while (b) shows the relationship between the distance to reference variability and an industry-level index of ecological value.....	132
Figure 5.1	Les quatre rôles que peuvent adopter les scientifiques dans un contexte de science post-normale. Adapté de Pielke Jr (2007)	159
Figure 5.2	En traitant la trajectoire des communautés dans le temps comme un objet géométrique, on peut arriver à en comparer la forme de manière quantitative : la distance parcourue par une communauté, la vitesse de transition, la direction du changement permettent d'étudier les effets de différentes conditions de sites initiales sur l'organisation des communautés. Tiré de De Carceres <i>et al.</i> (2019).....	165
Figure A.1	Modèle conceptuel préliminaire : l'intégrité dans son environnement conceptuel.....	173
Figure A.2	Modèle conceptuel préliminaire : vue d'ensemble.....	174
Figure A.3	Modèle conceptuel préliminaire : composition	175
Figure A.4	Modèle conceptuel préliminaire : fonctionnement	176
Figure A.5	Modèle conceptuel préliminaire : structure	177
Figure A.6	Modèle conceptuel préliminaire : perturbations	178
Figure A.7	Modèle conceptuel préliminaire : hydrologie et composantes orphelins.....	178
Figure A.8	Modèle conceptuel préliminaire : écologie du paysage	179
Figure C.1	Ecosystem properties of woodlands across an urbanization gradient. Error bars show 95% confidence intervals obtained using a nonparametric bootstrap (1000 resamples).....	183
Figure C.2	Functional Mahalanobis distance of woodlands from a given urbanization class, from (1) rural, (2) peri-urban, (3) large urban park, (4) small urban park to (5) small regenerating woodlands, relative to the reference range of variability in rural sites. Figure shows median and spread (quantiles) of the distance for each broad urbanization category.....	186

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'Écologie urbaine

Origines d'une discipline

Les écologistes ont longtemps négligé l'étude des écosystèmes urbains. Faisant écho au contexte culturel dont ils émergeaient, les premiers travaux sur « l'étude des espèces et de leur environnement » — c'est ainsi qu'on définissait l'écologie à ses débuts — étaient largement construits autour de l'idée d'une nature « en équilibre » (McIntosh, 1985). Par exemple, Frederick T. Clements (1916) envisage les écosystèmes comme des organismes tendant à un état de maturité prévisible et stable. Supposant que les perturbations, naturelles ou anthropiques, n'ont que des effets transitoires sur les écosystèmes, ce paradigme de l'équilibre amènera la discipline à s'intéresser principalement aux écosystèmes dont l'humain est absent (Simberloff, 1980; Pickett *et al.*, 1992). L'humain étant considéré comme un simple observateur, les villes qu'il domine se retrouvent elles, exclues de la nature. Ainsi, la présence d'espèces végétales et animales y est soit accidentelle ou intentionnelle et est donc peu intéressante sur un plan scientifique (Sukopp, 1998).

Il faudra attendre les années 60 pour que l'impact généralisé de l'humain sur la nature devienne indéniable pour le monde scientifique (Carson, 1962): son influence force les écologistes à lui reconnaître un rôle au sein de l'écosystème (McDonnell, 2011). L'émergence d'un nouveau paradigme, celui du déséquilibre cette fois, propose une vision des écosystèmes comme des systèmes ouverts, en flux constant, et sujets à des forces externes comme les perturbations naturelles, mais aussi à l'impact de l'humain (Pickett *et al.*, 1992). Ces avancées permettront d'ores et déjà l'étude des systèmes dominés par l'homme en tant que systèmes écologiques à part entière (Pickett et McDonnell, 1993). L'éclosion de l'écologie urbaine en tant que discipline sera le résultat de projets de grande

envergure. Dès les années 70, le projet « Man and the Biosphere » de l'UNESCO signale le début d'une étude multidisciplinaire de l'habitat humain, incluant son écologie. De manière plus importante, l'établissement à la fin des années 90 de sites d'études à long terme dans les villes américaines de Baltimore au Maryland et de Phoenix en Arizona jette les bases de l'écologie urbaine actuelle (McDonnell, 2011). Avec ces projets débutera l'intégration formelle des principes écologiques développés jusque-là dans des écosystèmes peu anthropisés avec les nombreuses disciplines s'étant, elles, intéressées spécifiquement à l'habitat humain : l'écologie humaine, l'aménagement du paysage, l'architecture, la géographie, la politique, l'économie, etc. (Alberti, 2008). On obtient ainsi, selon McDonnell (2011), une science à la fois « fondamentale et appliquée (orientée vers des problèmes spécifiques), intégrant les sciences naturelles et sociales pour explorer et élucider les multiples dimensions des écosystèmes urbains » (traduction libre).

En 2005, la publication du Millenium Ecosystem Assessment (2005) marque une importante prise de conscience non seulement de l'impact de l'humain sur son environnement, mais de sa dépendance sur ces mêmes écosystèmes pour son propre bien-être. Avec une population mondiale qui habite de plus en plus en ville (United Nations, 2014), on ne tarde pas à identifier de nombreux services écosystémiques rendus par les écosystèmes urbains et ayant un impact direct sur la qualité de vie de ces habitants (Bolund et Hunhammar, 1999; Gómez-Baggethun et Barton, 2013), parmi eux la filtration de l'air, la régulation du microclimat, la réduction de la pollution sonore, la filtration de l'eau ainsi que plusieurs services culturels. L'emphase qui sera alors mise sur les écosystèmes urbains en tant qu'enjeu de conservation sera accompagnée par un développement conceptuel majeur (McDonnell, 2011). Dorénavant, on distingue l'écologie « dans les villes », « des villes » et « pour les villes » (Grimm *et al.*, 2000; Pickett *et al.*, 2001; McPhearson *et al.*, 2016). De ce point de vue, l'application de concepts écologiques développés en milieu naturel ou rural à des communautés biologiques en milieu urbain relève de l'écologie « dans les villes » (McDonnell, 2011) : il s'agit ici de comprendre en quoi les écosystèmes urbains diffèrent de leurs contreparties rurales et comment s'explique ces différences. L'écologie « des villes », elle, incorpore les principes développés par l'écologie « dans les villes », mais va plus loin en ce qu'elle traite le milieu urbain en tant qu'écosystème à part

entière : les motifs et processus urbains émergent des mécanismes de rétroactions qui existent entre les composantes humaines et non humaines de cet écosystème (Grimm *et al.*, 2000; Pickett *et al.*, 2001). L'intégration des connaissances ainsi acquises dans la planification et le design même du milieu urbain représente la dernière étape, soit l'intégration de la science de l'écologie urbaine en tant que processus qui façonne les villes : on parle alors d'écologie « pour les villes » (Wu, 2014; Childers *et al.*, 2015).

La thèse qui suit adopte une approche typique de l'écologie « dans les villes ». Je parle ainsi non pas de la ville entière comme un seul écosystème urbain, mais de plusieurs écosystèmes de différents types se trouvant en milieu urbain, dont les boisés ne sont qu'un exemple.

Écosystèmes urbains

Aucune définition claire n'existe actuellement de ce qu'est un milieu urbain (United Nations, 2014; Wu, 2014). Si certains auteurs adoptent les définitions données par les agences de recensement, l'utilisation générale de cette expression en écologie réfère à une agglomération caractérisée par un centre à haute densité de population (env. 1000 hab/km²) et le plus souvent entourée d'une zone suburbaine à densité progressivement plus faible (Pickett *et al.*, 2010). Les milieux urbains sont avant tout des paysages hétérogènes à l'intérieur desquels la distribution des ressources, espèces, et perturbations dépend de multiples facteurs, tant physiques et biotiques que sociaux, chacun agissant à plusieurs échelles spatiales (Cadenasso *et al.*, 2007). Une première distinction majeure est généralement reconnue entre les surfaces bétonnées (imperméables) et les espaces verts qui contribuent de manière différente au fonctionnement urbain (Pauleit et Breuste, 2011). Ces espaces désignent toute la gamme des milieux terrestres où une couverture végétale est possible (surfaces évapotranspiratives), allant des îlots naturels relativement préservés aux parcs gazonnés.

Une autre distinction courante existe entre les espaces verts caractérisés par une végétation de prairie ou arborescente. On parle ainsi couramment de « la forêt urbaine » pour désigner

dans leur ensemble tous les arbres présents dans le milieu urbain (Konijnendijk *et al.*, 2006). Pour désigner plus spécifiquement les communautés végétales arborescentes naturelles ou semi-naturelles et en exclure les arbres de rue ou poussants dans des sols gazonnés et entretenus, on parlera alors de « boisés urbains » (*sensu* Lehvävirta et Rita, 2002).

- Structure

Dans la majorité des cas, l'urbanisation d'une région mène d'abord et avant tout à la transformation et à la fragmentation des écosystèmes préexistants. Les boisés urbains sont ainsi des écosystèmes plus petits et plus isolés que les forêts qui les ont précédés (Williams *et al.*, 2009). Différents processus associés à l'urbanisation affectent la taille des îlots, leur forme et leur isolement, caractéristiques qui ont d'importantes répercussions pour les communautés biotiques qui y vivent (Alberti, 2005). Loin d'être de simples enclaves d'une forêt primaire, les caractéristiques propres de la trame urbaine affectent fortement ces écosystèmes. Le type de processus qui les entoure (commercial, résidentiel), l'intensité de leur utilisation, le profil culturel et socio-économique des utilisateurs peuvent tous avoir de forts impacts sur les écosystèmes (Alberti, 2005, 2008). De manière purement physique, la structure urbaine affecte elle aussi les écosystèmes : celle-ci peut représenter une barrière plus ou moins poreuse pour différentes espèces (p. ex.: Concepción *et al.*, 2015). L'infrastructure humaine y modifie le climat en créant des îlots de chaleurs causés par l'accumulation d'énergie thermique dans les surfaces imperméables telles que le béton. Dans les villes du Nord-Est américain, la température est en moyenne 1 à 2 degrés au-dessus de celle des zones rurales environnantes, entraînant des modifications de plusieurs jours dans la phénologie des arbres (White *et al.*, 2002).

- Fonctions et processus écosystémiques

La trame urbaine, ainsi que les différents processus physiques et sociaux qui la caractérisent, peuvent avoir de profonds impacts sur les fonctions écosystémiques et les processus écologiques qui les sous-tendent (Alberti, 2005). On entend ici par « fonction »

à la fois les transferts d'énergie et de matière entre les différents compartiments de l'écosystème, et les réserves qui peuvent en exister dans chacun de ces compartiments ("pool"; Chapin *et al.*, 2002; Jax, 2005). Par exemple, l'imperméabilité des surfaces environnantes, la canalisation et l'enfouissement des cours d'eau, ainsi que la structure des sols urbains, avec leur historique de perturbation et leurs composantes anthropiques, modifient en profondeur les processus hydrologiques des espaces verts urbains. En augmentant notamment le ruissellement de surface (Pickett *et al.*, 2010), les précipitations lavent les matériaux de construction d'origine calcaire et tendent à alcaliniser les sols perméables (p. ex.: Messenger, 1986). Les dépôts atmosphériques d'autres contaminants comme le plomb, le cuivre et le nickel, en plus des poussières azotées provenant des industries, peuvent avoir d'importants effets sur les cycles du carbone et des nutriments comme l'azote (McDonnell *et al.*, 1997). Ayant étudié ces dynamiques le long d'un gradient d'urbanisation s'étendant sur 140 km entre la ville de New York et le comté rural de Litchfield au Connecticut, Pouyat et ses collaborateurs ont démontré les importantes interactions qui existent entre l'environnement chimique des sols urbains, les facteurs physiques comme les températures plus chaudes, et les communautés de micro et de macro-décomposeurs, comme les vers de terre (Pouyat *et al.*, 1997; Pouyat et Carreiro, 2003).

- Perturbations

Pickett et White (1985) définissent une perturbation comme un événement discret qui perturbe la structure et les fonctions de l'écosystème, de la communauté, d'une population ou de l'environnement physique. Dans les milieux urbains, la fréquence, l'intensité et l'ampleur de ces perturbations sont modifiées (Alberti, 2005). Par exemple, s'ils peuvent être affectés par des perturbations physiques de type similaire à celles affectant les écosystèmes non-urbains, comme les inondations, le feu ou l'érosion, l'échelle spatiale de ces perturbations peut être modifiée par la présence de barrières physiques entre les îlots, ou par l'intervention d'acteurs sociaux visant à en réduire l'impact (Grimm *et al.*, 2016). On parlera plutôt de perturbations biologiques dans le cas des mécanismes de perturbation impliquant la consommation ou la conversion rapide de la biomasse d'un compartiment à

un autre. En plus des perturbations biologiques bien documentées en milieu naturel, telle l'herbivorie, l'humain intervient aussi couramment pour retirer de la matière organique du système. Par exemple, l'apport annuel en feuilles mortes peut se retrouver transformé en détritiques qui sera transféré vers un site d'enfouissement (Grimm *et al.*, 2016). Si l'intervention de ces facteurs n'entraîne pas forcément une perturbation de l'écosystème, à l'inverse, même un niveau d'intensité relativement bas peut entraîner des modifications profondes de l'écosystème à long terme (perturbation chronique). Par exemple, même en l'absence de perturbation majeure, Rudnicky et McDonnell (1989) ont détecté des changements dans la composition de la canopée de l'arboretum de New York en 50 ans d'urbanisation. En comparaison d'un site témoin, l'augmentation d'espèces peu tolérantes à l'ombre semble indiquer des modifications majeures dans les processus de succession écologique de ces écosystèmes (Rudnicky et McDonnell, 1989).

- Biodiversité

Pour les communautés biologiques, la principale conséquence de l'urbanisation est sans contredit la perte d'habitat (Williams *et al.*, 2009). Si la composition de ces communautés urbaines dépend fortement du contexte biogéoclimatique régional (Aronson *et al.*, 2014), les modifications de l'habitat mentionnées aux paragraphes précédents appliquent néanmoins des contraintes sévères sur le bassin régional d'espèces (Williams *et al.*, 2009; Aronson *et al.*, 2016). On note ainsi généralement l'extirpation dans les milieux urbains des espèces natives les moins tolérantes aux perturbations (Knapp *et al.*, 2010), ainsi que des espèces spécialistes dépendant des microhabitats qui sont souvent éliminés pendant le processus d'urbanisation (Duncan *et al.*, 2011). À l'inverse, certaines espèces natives capables de tirer avantage des nouvelles conditions peuvent aussi gagner en dominance avec l'urbanisation (p. ex.: McCune et Vellend, 2013). Les espèces exotiques, qu'elles soient animales ou végétales, font, elles aussi, partie intégrante des écosystèmes urbains. Deux facteurs interagissent alors pour expliquer leur prépondérance : (1) l'arrivée constante de nouvelles espèces candidates à l'établissement et (2) l'habitat propice à l'invasion qui est créé par le développement urbain, soit un milieu aux ressources abondantes, aux perturbations fréquentes et au climat plus doux (McKinney, 2006). Si ces

nouvelles espèces peuvent emprunter des voies non anthropiques, elles sont aussi nombreuses à suivre les corridors de transit ouverts par l'humain (p. ex.: Pataki *et al.*, 2013). Arrivées sur place, elles peuvent dans certains cas bénéficier d'importants efforts pour en maintenir des populations viables et en santé, comme dans le cas de certaines plantes ornementales, leur donnant ainsi un avantage additionnel dans l'établissement de populations adventives. Diverses typologies ont ainsi émergé pour distinguer les différents niveaux d'association des espèces avec le milieu urbain. Par exemple, plusieurs auteurs parlent d'espèces « synanthropes » ou « urbanophiles » pour désigner les espèces les plus fortement associées avec l'humain et les milieux urbanisés (McKinney, 2006).

Étant donné la diversité des mécanismes impliqués, arrive-t-on à dégager des tendances générales d'organisation des communautés végétales dans les milieux urbains ? Certains auteurs ont suggéré qu'en favorisant systématiquement un cortège limité d'espèces urbanophiles, l'urbanisation mène principalement à l'homogénéisation des communautés écologiques (McKinney et Lockwood, 1999; McKinney, 2006). Ainsi, et paradoxalement, l'hétérogénéité structurelle du milieu urbain ne favoriserait seulement que quelques types de communautés biologiques, et ces communautés seraient composées des mêmes espèces d'une ville à l'autre. Cependant, des comparaisons de la flore de plusieurs villes en Amérique du Nord et en Europe offrent peu de support à cette hypothèse (La Sorte *et al.*, 2007, 2014), et le nombre d'espèces réellement cosmopolites semble pour l'instant limité (Aronson *et al.*, 2014). À l'échelle d'une ville, on considère généralement que la diversité des communautés végétales (exprimée par la richesse spécifique) atteint un maximum à des niveaux d'urbanisation intermédiaire pour ensuite s'appauvrir plus près des centres urbains (McKinney, 2008). Se basant sur l'hypothèse des perturbations intermédiaires (Hutchinson, 1961; Roxburgh *et al.*, 2004), McKinney (2008) attribue cette tendance à la présence d'une mosaïque d'habitats où est représenté un plus grand spectre de niveaux de perturbations, permettant à la fois le maintien des espèces natives sensibles à l'urbanisation et l'implantation d'espèces urbanophiles. Malgré ces tendances générales, on remarque cependant la diversité des résultats obtenus dans des études se penchant sur ces mécanismes au niveau de la ville ou dans un seul type d'habitat. Par exemple, Brice *et al.* (2017) trouvent que la richesse spécifique des boisés ripariens de Montréal (Canada) est à son

maximum dans des conditions les moins urbanisées. Ces résultats laissent à penser que l'équilibre entre les processus d'extinction et de colonisation est déterminé par le type d'espace vert à l'étude et les processus d'urbanisation qui peuvent être spécifiques à chaque ville, mais aussi démontrer des motifs distincts selon les échelles d'étude (Pautasso, 2007).

- Écosystèmes nouveaux

Ces assemblages d'espèces d'origines diverses peuvent ainsi former des communautés stables inédites (« novel ecosystems »), indépendantes de l'action humaine pour leur maintien et désynchronisées du fonctionnement historique des écosystèmes régionaux (Hobbs *et al.*, 2006). Kowarik (2011) distingue quatre types d'écosystèmes en milieu urbain : les écosystèmes « intacts », soit des milieux naturels relictuels insérés dans la matrice urbaine, mais n'ayant pas subi de transformation directe majeure. Il y oppose ensuite les milieux « agricoles », fruits de la succession secondaire à partir d'un système contrôlé par l'homme, et les milieux « horticoles », qui restent sous ce contrôle anthropique à travers des dépenses importantes de ressources et d'énergie. Il reconnaît finalement les écosystèmes « industriels », résultats d'une succession plus près de la succession primaire suivant la destruction complète de l'écosystème d'origine, et où on peut assister à une réorganisation importante des communautés biotiques. Pour lui, alors que le premier groupe est « hybride », les trois derniers types représentent des écosystèmes fondamentalement inédits (*sensu* Hobbs *et al.*, 2006), qui doivent nous amener à reconceptualiser les écosystèmes urbains. Abordant cette question d'un point de vue théorique, plusieurs écologistes ont conclu que si les écosystèmes urbains diffèrent dans l'importance relative des différents processus écologiques, par exemple, dans la fréquence et l'intensité de leur régime de perturbations, les mêmes modèles théoriques continuent d'y être applicable (Niemelä, 1999; Grimm *et al.*, 2016). D'un point de vue appliqué pourtant, les distinctions soulevées par Kowarik (2011) mettent le doigt sur d'importants défis dans la gestion de ces écosystèmes.

L'abandon de critères de référence pour la priorisation des décisions de conservation dans le cas de tels écosystèmes a été critiqué sur plusieurs plans. Pour certains auteurs, ce

« relativisme écologique » représente un affaiblissement des standards de conservation (Perring *et al.*, 2014), alors que d'autres entrevoient le défi réel que poserait dorénavant l'identification de tels écosystèmes (Murcia *et al.*, 2014): pour appliquer des critères de priorisation différents selon qu'un boisé est « nouveau » ou « historique » tel que le préconise Hobbs (2009), il faut d'abord être capable de classer les boisés dans une catégorie ou dans l'autre — une question au moins aussi épineuse que celle de la comparaison avec l'écosystème de référence. Pour Hobbs (2006, 2009), ces distinctions passent par l'existence de seuils écologiques dans les fonctions écosystémiques et les processus écologiques, empêchant le retour naturel vers une trajectoire historique. De tels seuils sont causés par l'enclenchement de mécanismes de rétroaction qui amènent l'écosystème à se stabiliser dans un état alternatif (Reyer *et al.*, 2015; Seidl *et al.*, 2016). Par exemple, certaines perturbations importantes comme un feu de forêt peuvent enclencher des processus sociaux menant à l'établissement de cycles de feu récurrents (d'origine anthropique) causés par une modification dans le comportement des résidents et menant à un changement de régime du système (Carreiro et Zipperer, 2011).

Gouvernance et prise de décision

Selon Tacconi (2011), la gouvernance environnementale comprend les institutions, formelles et informelles, ainsi que les règles et tous les processus décisionnels collectifs qui permettent aux acteurs d'influencer et de coordonner leurs besoins, leurs intérêts et leurs interactions avec l'environnement. À travers le monde, les mécanismes de gouvernance des espaces verts sont extrêmement variables (UNU-IAS, 2003). Par exemple, dans les villes les moins développées, les populations ont tendance à grandir rapidement sans développement proportionnel des richesses ou des institutions. Si les ressources économiques sont le plus souvent au rendez-vous dans les villes à développement rapide (on peut penser au cas de plusieurs villes indiennes ou chinoises), les institutions y ont de la difficulté à encadrer le développement industriel hâtif poussé par des investissements importants. Ainsi, dans la description qui suit, je me penche plus spécifiquement sur le cas des villes déjà développées typique de l'Europe et de l'Amérique du Nord.

Les espaces verts urbains y relèvent de plusieurs échelles administratives à chacune desquelles interagissent à la fois des acteurs gouvernementaux et non gouvernementaux (Lawrence *et al.*, 2013). On parle alors d'une communauté de pratique, c'est-à-dire un réseau informel d'intervenants possédant des champs de compétence complémentaires. Si les responsabilités sont souvent fragmentées, il est relativement facile d'identifier les acteurs impliqués dans la prise de décisions à l'échelle régionale : ces structures décisionnelles sont expressément désignées comme responsables par les différentes réglementations en place. Par exemple, Pinto *et al.* (2016) identifient les gouvernements locaux, certaines agences du gouvernement central (p. ex. : national ou provincial), des associations de propriétaires privés ainsi que des acteurs commerciaux comme étant les principaux acteurs dans la gestion de la forêt urbaine de Porto (Portugal) à l'échelle régionale. Malgré l'importance de ces réglementations, en milieu urbain, l'utilisation des terres est souvent déterminée à une échelle spatiale beaucoup plus fine, coïncidant soit avec des quartiers ou même avec des lots individuels (Pickett *et al.*, 2010). Aussi, des auteurs comme Ernstson (2010) reconnaissent l'importance des processus locaux dans la gestion des espaces verts. On parle ici non seulement de décisions prises par des particuliers, mais aussi par des propriétaires commerciaux comme des clubs privés ou des associations citoyennes agissant à l'échelle d'un parc ou d'un boisé en particulier. Pour relier ces deux niveaux de gouvernance, on souligne de plus en plus l'importance des acteurs œuvrant à des échelles intermédiaires (Connolly *et al.*, 2013; Andersson *et al.*, 2014). Pouvant inclure des regroupements d'intérêt particulier, comme des associations citoyennes dédiées à la préservation des arbres, mais aussi des professionnels de l'environnement, ces acteurs sont en mesure de juxtaposer les connaissances locales avec le cadre réglementaire régional et permettent ainsi de faire le lien avec les instances municipales, régionales ou provinciales lorsque la réglementation l'exige.

À cette échelle, la cartographie des communautés biologiques est un outil incontournable et forme une trame pour la priorisation des actions de conservation, de développement ou de restauration. Apparue en Allemagne dans les années 70, la classification des espaces verts par « biotope », c'est-à-dire par unité de territoire caractérisé par un cortège d'espèces

caractéristiques, est maintenant largement répandue dans le monde, sous différentes formes (McDonnell, 2011). À partir d'inventaires de terrain ou de photo-interprétation, un expert identifie et délimite ainsi des communautés biologiques distinctes à une échelle spatiale fine (1-5m), se basant le plus souvent sur la communauté végétale. Les unités sont ensuite classifiées selon divers systèmes de catégorisation régionaux. Par exemple, en Europe, ces systèmes prennent le plus souvent la forme de classifications phytosociologiques, dont l'importance au niveau régional est préétablie (Gillet *et al.*, 1991). On peut aussi attribuer une cote de naturalité à la communauté entière en évaluant le niveau d'urbanophilie des espèces qui la composent : en Europe, on parle alors de l'hémérobie d'une communauté (Hill *et al.*, 2002), alors qu'en Amérique du Nord on parle plutôt de son conservatisme (Wilhelm et Ladd, 1988; LaPaix *et al.*, 2009). Fondées sur le niveau d'association des espèces autochtones avec les milieux anthropiques et sur la proportion d'espèces exotiques, ces méthodes reflètent divers moyens de capter l'intégrité écologique des milieux anthropisés en se basant sur la composition taxonomique de la communauté.

Intégrité écologique

Historique

La notion d'intégrité écologique telle qu'elle est actuellement utilisée en gestion de l'environnement a émergé en Amérique du Nord au cours des années 50 et 60, mais ses racines remontent beaucoup plus loin dans l'imaginaire américain. À la suite de la guerre d'indépendance, moment auquel la ferveur nationaliste est à son paroxysme, l'éthique puritaine s'empare de la notion de nature sauvage et lui confère une importante dimension morale, liée au spirituel, là où elle avait préalablement été considérée comme un adversaire (Larrère, 1997). C'est cette vision holistique qu'Aldo Leopold exprime lorsqu'il déclare, dans l'Almanach du comté des sables (1949) : « Une chose est juste lorsqu'elle tend à préserver l'intégrité, la stabilité et la beauté de la communauté biotique. Elle est injuste lorsqu'elle tend à l'inverse ».

Lorsque la crise environnementale des années 60 et 70 éclate, déclenchée par des ouvrages comme « Silent spring » (Carson, 1962), c'est l'identité américaine qui est remise en jeu. La redéfinition du rapport entre l'homme et la nature qui s'en suivra (Larrère, 1997) et mentionnée déjà à la section précédente passera aussi par l'intégration de la notion d'intégrité écologique telle qu'énoncée par Leopold (1949) dans plusieurs textes de loi importants.

C'est dans une loi sur la qualité des eaux que la notion d'intégrité fera son apparition dans le cadre législatif américain (Clean Water Act, 1972), appelant au maintien de « l'intégrité chimique, physique et biologique des eaux nationales ». De ce fait, la loi établit un objectif de gestion fondé sur l'état du système en conditions « naturelles » (Miller et Westra, 2002). Les formulations larges typiquement utilisées dans les lois et réglementations environnementales pour établir des objectifs de conservation donnent un important pouvoir d'interprétation aux différentes agences chargées de les appliquer (Keiter, 2004). Ainsi, pour mettre en œuvre le « Clean Water Act », les écologistes appliqués ont dû se doter de définitions précises de l'intégrité écologique, l'exprimant le plus possible en termes scientifiques et ouvrant ainsi la porte à son évaluation empirique. Angermeier et Karr (1994) attribuent la définition ayant eu le plus d'influence à Frey (1975) pour qui l'intégrité écologique est :

« [...] la capacité de soutenir et de maintenir une communauté d'organismes équilibrée, intègre et adaptative, dont la composition des espèces et l'organisation fonctionnelle sont comparables à celles de l'habitat naturel d'une région donnée. » (traduction tirée d'Agence Parcs Canada, 2000)

Au Canada, l'intégrité écologique sera plus tard invoquée explicitement dans le mandat de l'agence Parc Canada (Loi sur l'Agence Parcs Canada, 1998), qui mènera par la suite une réflexion approfondie sur cette notion dans un contexte d'aire protégée (Agence Parcs Canada, 2000):

«[...] l'état d'un écosystème jugé caractéristique de la région naturelle dont il fait partie, plus précisément par la composition et l'abondance de ses espèces indigènes et de ses communautés biologiques ainsi que par le rythme des changements et le maintien des processus écologiques. Bref, les écosystèmes sont intègres lorsque leurs composantes indigènes (plantes, animaux et autres organismes) et leurs processus (tels que la croissance et la reproduction) sont intacts. »

Cette définition est elle-même réutilisée dans les réglementations et les guides de gestions, à la fois au niveau fédéral (p. ex.: Doyle *et al.*, 2013) et provincial (p. ex.: Joly *et al.*, 2008).

D'autres définitions accentuent plus ou moins la composition principalement native de la communauté (Noss, 1990), le niveau d'adaptation à sa position géoclimatique (Woodley, 1993), ou sa capacité d'auto-organisation (Müller *et al.*, 2000). De manière plus pragmatique, on peut aussi considérer que l'intégrité écologique est un objectif politique visant la prévention contre des risques écologiques non spécifiés (Müller et Burkhard, 2007). Comme la diversité de ces définitions l'illustre, il peut être difficile d'arriver à une seule description consensuelle d'un concept aussi chargé ; à la place, plusieurs chercheurs se sont attaqués au développement de suites d'attributs écologiques pouvant permettre son évaluation dans un contexte de prise de décision (De Leo et Levin, 1997).

En pratique

Si la terminologie varie considérablement d'une agence et d'une organisation à l'autre (Faber-Langendoen *et al.*, 2012), certaines pratiques courantes émergent néanmoins (Wurtzebach et Schultz, 2016). Dans la majorité des cas, on commence d'abord par diviser la notion d'intégrité écologique en quelques « *composantes écologiques* », des aspects larges d'un écosystème, telle que sa composition taxonomique, ou sa structure physique. Ces composantes sont ensuite le plus souvent subdivisées dans une suite plus détaillée *d'attributs écologiques clés* pour lesquels il est possible de trouver des indicateurs mesurables (Wurtzebach et Schultz, 2016). La structure hiérarchique obtenue peut ainsi être considérée comme un modèle conceptuel de l'intégrité écologique, adapté au système

et à l'enjeu de gestion pour lequel il a été développé. Celui-ci fournit une structure théorique permettant l'identification de variables mesurables pouvant être combinées de manière à informer les gestionnaires sur l'état d'un écosystème (Faber-Langendoen *et al.*, 2012).

À cause de son origine dans la législation entourant les cours d'eau et les milieux humides, les méthodes de quantification de l'intégrité écologique pour informer la prise de décisions ont principalement été développées pour les milieux aquatiques. La méthodologie proposée par Karr (1986) sous le nom d'Indice d'Intégrité Biotique (Index of Biotic Integrity, IBI) reconnaissait ainsi trois composantes principales de l'intégrité écologique des cours d'eau dans le Nord-est américain : la composition taxonomique de la communauté ichthyologique, sa structure trophique, ainsi que la taille et l'état de santé des populations. De nombreux IBI ont depuis été développés pour différents contextes aquatiques et milieux humides, allant au-delà des populations de poissons pour inclure une plus grande diversité d'organismes (Rooney et Bayley, 2012). Il faut attendre jusqu'en 2001 pour qu'on propose formellement le développement de cette approche aux milieux terrestres (Andreasen *et al.*, 2001). Dans l'objectif de fournir un point de départ au développement d'indices multimétriques locaux, de nombreux modèles conceptuels généraux de l'intégrité écologique ont été développés par des agences gouvernementales (EPA: Harwell *et al.*, 1999; USDA FS: Vickerman et Kagan, 2014; SÉPAQ: Société des établissements de plein air du Québec, 2014), mais aussi par des organismes sans but lucratif à vocation environnementale (NatureServe: Faber-Langendoen *et al.*, 2012; ProForest: Lindhe et Drakenberg, 2016), ainsi que par des scientifiques du milieu universitaire (Müller *et al.*, 2000). Chacun de ces modèles prend en compte une liste variable d'attributs écologiques clés, organisés à l'intérieur de composantes différentes, à des échelles propres au contexte décisionnel visé et focalisant sur des groupes taxonomiques distincts. La somme de ces choix reflète donc le contexte écologique dans lequel le modèle conceptuel a été développé ainsi que le point de vue personnel et organisationnel des personnes impliquées dans son développement.

En milieu anthropisé

L'intégrité écologique fait partie d'une famille de concepts étroitement liés reflétant une valorisation intrinsèque des écosystèmes par la société. On a ainsi parlé tour à tour de nature sauvage, de naturalité, de santé des écosystèmes, de stabilité et de durabilité (De Leo et Levin, 1997). Soulignant l'important chevauchement qui existe entre leurs définitions, plusieurs de ces termes se sont aussi chacun leur tour attiré un lot de critiques remarquablement similaires (Wicklum et Davies, 1995).

La place de l'humain en tant qu'agent perturbateur des écosystèmes, c'est-à-dire en tant qu'agent dont l'action a un effet nécessairement négatif sur les différentes propriétés des écosystèmes, a plusieurs fois été pointée du doigt (Karr, 1996; Aplet et Cole, 2012). Bien que l'humain soit rarement explicitement exclu du système par les différentes définitions évoquées ci-haut, Karr (1996) propose une distinction entre l'intégrité écologique, qui serait une propriété des écosystèmes naturels ou quasi naturels et la santé des écosystèmes, qui s'appliquerait à tous les autres. Ceci inclurait donc par exemple les terres agricoles et urbanisées, mais aussi les plantations forestières et les milieux aquatiques dont on gère les stocks de poisson. Pour lui, dans le cas d'un écosystème fonctionnel, stable, diversifié et s'auto-organisant malgré ou avec la participation de l'homme, on devrait plutôt parler d'écosystème « en santé ».

Popularisée par Costanza (1992), la «santé des écosystèmes» est définie comme l'organisation, la résilience et la vigueur d'un système, ainsi que l'absence de signe de détresse (Rapport *et al.*, 1998). Cette métaphore rappelant l'état de santé d'un organisme vivant est enracinée dans la vision organismique des systèmes écologiques de Clements (1916). Comme Jax (2005) le souligne, cette idée suppose que, comme un organisme, chaque écosystème porte en lui-même son état de référence propre et objectif. Elle insiste aussi sur la stabilité d'un écosystème « sain », qui devrait retrouver un équilibre une fois que la source de stress est retirée (De Leo et Levin, 1997). Ultimement, l'idée de santé des écosystèmes s'est vue affaiblie par sa propre métaphore, et par une vision plus dynamique

des écosystèmes qui lui a succédé (Pickett *et al.*, 1992; Holling, 1992), bien qu'elle demeure invoquée dans les contextes urbains (Su *et al.*, 2010).

En pratique, ce genre d'objection théorique a eu assez peu d'effet sur la manière dont le concept d'intégrité écologique a été utilisé jusqu'à maintenant. On dénombre par exemple des outils de caractérisation de l'intégrité écologique en milieu agricole (Rousseau *et al.*, 2013) et sylvicole (Lindhe et Drakenberg, 2016), et même plusieurs IBI développés selon le modèle initial de Karr et visant spécifiquement la caractérisation des milieux aquatiques urbains (p. ex.: Miltner *et al.*, 2004). Néanmoins, dans les milieux terrestres, et particulièrement dans les milieux forestiers, le concept d'intégrité a jusqu'à maintenant été développé principalement par des agences responsables de milieux peu anthropisés. Les modèles conceptuels développés par des acteurs gouvernementaux tels que l'agence de protection de l'environnement des États-Unis (US Environmental Protection Agency), le Service des Forêts Américain (USDA Forest Service) ou Parcs Canada reflètent donc les préoccupations institutionnelles spécifiques à un contexte non urbain et à une gestion extensive du territoire.

L'intégrité écologique est une préoccupation importante dans la gestion des milieux terrestres urbains (Noss, 2004; Ordóñez et Duinker, 2012; Goodness, 2018). Elle est souvent intégrée au processus de gouvernance au niveau local, lors de la cartographie des communautés biologiques : une priorisation est ainsi établie sur la base du niveau de similarité avec un état de référence. La manière dont on l'évalue a donc un impact direct sur le choix des écosystèmes qui seront conservés ou détruits par l'urbanisation.

On peut ainsi d'abord se demander s'il est possible d'appliquer les modèles conceptuels existants à la caractérisation des milieux urbains : les méthodes d'évaluation de l'intégrité écologique développées pour les milieux naturels sont-elles adaptées aux écosystèmes urbains? Les outils existant comme ceux basés sur l'hémérobie (Hill *et al.*, 2002), le conservatisme (Wilhelm et Ladd, 1988; LaPaix *et al.*, 2009; Freyman *et al.*, 2016) ou les assemblages sinusoïdaux (Gillet *et al.*, 1991) mettent l'emphase sur la composition taxonomique des communautés. On sait que les espaces verts urbains possèdent souvent

des assemblages d'espèces profondément modifiés par rapport aux écosystèmes de référence, mais ils en diffèrent aussi sur plusieurs autres aspects, comme les fonctions écosystémiques et des processus écologiques. Ceux-ci sont à la base de nombreux services écosystémiques que fournissent les écosystèmes urbains (Alberti, 2010; Gómez-Baggethun et Barton, 2013), et assurent la régénération et la stabilité des écosystèmes dans le temps (Reyer *et al.*, 2015; Seidl *et al.*, 2016). Les communautés végétales sont à la base des méthodes actuelles de caractérisation des écosystèmes urbains : est-ce que celles-ci peuvent nous informer sur l'intégrité écologique des fonctions et processus écosystémiques importants ? L'approche par traits fonctionnels peut ici commencer à amener certains éléments de réponse.

L'approche par traits fonctionnels

Les traits fonctionnels

L'écologie comparative s'est beaucoup attardée à l'étude d'un grand nombre de caractéristiques sur un petit nombre d'espèces : c'est l'autécologie. L'approche comparative fonctionnelle y est orthogonale : l'objectif devient de comparer un grand nombre d'espèces sur un plus petit nombre de caractéristiques pour arriver à en dégager des connaissances qui soient généralisables (Keddy, 1992b; Figure 1.1). En écologie végétale, l'approche comparative fonctionnelle repose sur l'idée que de telles différences entre les espèces expliquent le succès de différentes espèces dans des habitats présentant des conditions contrastées (Schimper, 1908; Westoby et Wright, 2006).

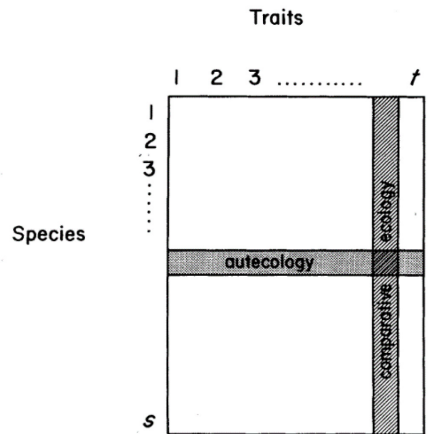


Figure 1.1 L'écologie comparative et l'autécologie sont des approches orthogonales (d'après Keddy, 1992b)

L'identification de ces différences est un défi qui occupe les écologistes depuis longtemps : par exemple, dès 1934, Raunkiaer et ses collaborateurs proposent de distinguer les espèces végétales selon la position des bourgeons végétatifs (Raunkiaer *et al.*, 1934). Néanmoins, les premiers efforts significatifs dans cette direction sont largement attribués à Grime (1974, 1977), qui, grâce à son modèle triangulaire, tente de résumer en quelques stratégies les compromis que les espèces réalisent dans l'allocation des différentes ressources. Cette méthode sera par la suite suivie par plusieurs auteurs, qui ont tour à tour proposé différents groupes de caractéristiques pour expliquer le succès de différentes espèces dans des milieux contrastés (Noble et Slatyer, 1980; Tilman, 1988; Westoby, 1998). En parallèle, une approche similaire est développée par des écologistes tentant d'expliquer les changements qui s'opèrent à l'échelle de l'écosystème durant la succession écologique (Odum, 1969). Ceux-ci s'intéressent alors plutôt aux caractéristiques des plantes qui affectent les propriétés de l'écosystème comme la production primaire et la décomposition (Grime, 1998; Diaz et Cabido, 2001). Lavorel et Garnier (2002) proposent l'unification des règles (a) d'assemblage des communautés et (b) de contrôle des plantes sur les écosystèmes à l'intérieur d'une même structure conceptuelle. On s'entend ainsi pour que la base commune de ces règles soit le trait, une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique, mesurable à l'échelle de l'organisme et sans référence à l'environnement (Violle *et al.*, 2007). Selon Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013), le trait est *fonctionnel*

lorsqu'il affecte la valeur adaptative de l'individu (McGill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2007) ou son environnement (Lavorel et Garnier, 2002).

S'étant entendu sur ces définitions, le développement de l'approche par traits fonctionnels en tant que méthode intégrative pour comprendre et modéliser la réponse des espèces aux perturbations anthropiques à l'échelle globale exigera l'acquisition de données de traits pour un grand nombre d'espèces. On assiste ainsi au développement rapide des bases de données de traits et de protocoles standardisés qui permettent de mesurer ces traits de manière comparable sur un nombre toujours grandissant d'espèces (Cornelissen *et al.*, 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Ces mesures sont ainsi maintenant de plus en plus disponibles à travers plusieurs banques de données publiques et pour un éventail toujours plus grand d'espèces (GLOPNET: Reich *et al.*, 2007; LEDA: Kleyer *et al.*, 2008; TRY: Kattge *et al.*, 2011; TOPIC: Aubin *et al.*, 2020; FRED: Iversen *et al.*, 2017).

En pratique, cette disponibilité grandissante des données de traits permet d'entrevoir de nouvelles techniques de suivi des écosystèmes, car étant ainsi disponibles pour un grand nombre d'espèces, ces données peuvent alors enrichir sans travail supplémentaire les données d'inventaire taxonomique déjà recueillies sur le terrain. Notons cependant que les grandes bases de données citées souffrent aussi de certains problèmes: les traits faciles à mesurer comme l'aire foliaire spécifique (SLA) ont tendance à y être surreprésentés, aux dépens de traits plus difficiles à mesurer comme le taux de croissance (Aubin *et al.* 2016). De même, la couverture taxonomique favorise les espèces des régions traditionnellement étudiées par les spécialistes de l'écologie fonctionnelle, comme les systèmes prairiaux européens. Malgré tout, des bases de données régionales (p. ex.: TOPIC; Aubin *et al.*, 2020) assure la documentation d'un bon nombre d'espèces courantes dans les forêts tempérées nord-américaines.

D'un point de vue scientifique, la disponibilité grandissante des données de trait permet aux écologistes de passer à un niveau d'organisation plus élevé: la communauté. En agrégeant les valeurs de traits des espèces qui composent une communauté végétale avec l'abondance relative de celles-ci au sein de cette communauté, on pourra ainsi passer à une

écologie comparative fonctionnelle des communautés (Diaz et Cabido, 1997). La structure fonctionnelle d'une communauté peut être décrite de deux manières : soit sa diversité (c.-à-d. une mesure de l'équitabilité de la répartition de la biomasse entre différentes valeurs d'un même trait), ou par sa valeur moyenne (Garnier *et al.*, 2004).

Malgré l'unification des deux disciplines mentionnées plus haut (écologie des écosystèmes et celle des communautés), l'influence de chacune reste évidente dans la manière dont les traits sont utilisés pour expliquer les liens qui unissent les communautés végétales avec le reste de l'écosystème. On distingue ainsi deux grands types de traits : les traits de réponse, et les traits d'effet.

Les traits de réponse

Les *traits de réponse* sont ceux qui déterminent la réaction des organismes à leur environnement, et par conséquent la composition des communautés végétales (Keddy, 1992a; Violle *et al.*, 2007). Parce que l'environnement détermine théoriquement de manière prévisible le succès ou la disparition de certains traits fonctionnels (Keddy, 1992a), on peut formuler des prédictions générales quant à l'effet de certains filtres environnementaux agissant de manière hiérarchique sur les communautés (Figure 1.2; Lortie *et al.*, 2004). On distingue généralement trois grands groupes de filtres. Premièrement, les filtres biogéographiques de dispersion agissent de manière stochastique sur le bassin d'espèces global. Deuxièmement, au niveau régional, des filtres physiologiques déterminent dans quels habitats une espèce pourrait potentiellement s'installer, croître et se reproduire. Troisièmement les filtres biotiques comme la compétition et la facilitation déterminent quelles espèces pourront effectivement maintenir des populations à l'échelle locale (Lortie *et al.*, 2004). Cependant, ces distinctions ne représentent qu'un point de départ à partir duquel on peut commencer à identifier les filtres environnementaux pouvant expliquer les communautés dans un écosystème spécifique.

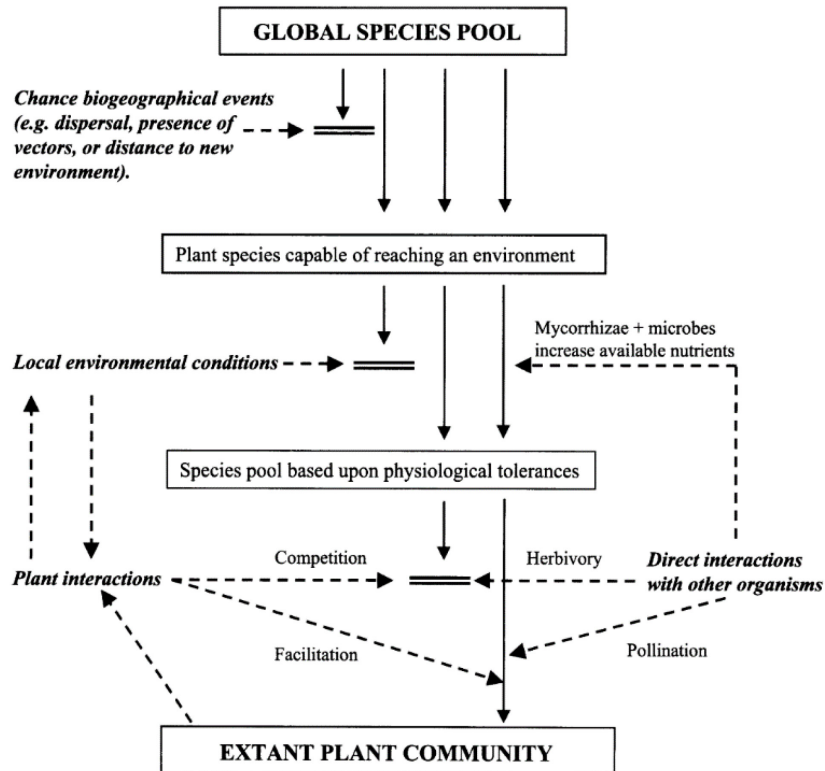


Figure 1.2 Schématisation des filtres environnementaux agissant sur les différents bassins d'espèces telle que conceptualisée par Lortie *et al.* (2004)

Williams *et al.* (2009) ont proposé une série de quatre filtres environnementaux à travers lesquels les milieux urbains agissent sur le bassin d'espèces régional, et des études récentes tendent à confirmer leur effet (Brice *et al.*, 2016; Lopez *et al.*, 2018). L'effet de la *conversion de l'habitat* (filtre a, figure 1.3) sur les assemblages d'espèces dépend principalement du type d'habitat ayant occupé l'espace précédemment (Williams *et al.*, 2009). Comme la construction de villes près de cours d'eau et de zones humides est une tendance généralisée à travers le monde, une revue de la littérature par Williams *et al.* (2015) ont relevé une réponse négative des espèces hydrophiles dans près de la moitié de 29 études effectuées en milieu urbain. De son côté, la *fragmentation* (filtre b) tendrait à désavantager les espèces produisant peu de graines (Schleicher *et al.*, 2011) et les espèces dispersées par le vent (Knapp *et al.*, 2008; Duncan *et al.*, 2011). Le troisième filtre proposé par Williams *et al.* (2009) est celui de *l'environnement urbain* lui-même, typiquement plus riche en ressources minérales comme l'azote, avec des sols généralement plus alcalins

(Pickett *et al.*, 2010). Une majorité d'études relèvent effectivement une association positive des espèces nitrophiles et basophiles avec les milieux urbains (Williams *et al.*, 2015). De manière plus mitigée, les mêmes auteurs relèvent une tendance vers les plantes plus grandes en milieu urbain, avec des aires foliaires spécifiques plus élevées. Ce sont des traits associés avec des plantes compétitrices (Grime *et al.*, 1997), ce qui serait en accord avec la grande disponibilité des ressources minérales. Des études focalisant sur les espaces verts urbains aménagés relèvent aussi le signal du dernier filtre proposé par Williams *et al.* (2009), celui des *préférences humaines* (filtre 4) dénotant entre autres une désynchronisation des préférences hydriques des plantes avec les conditions locales (Kendal *et al.*, 2012; Pataki *et al.*, 2013).

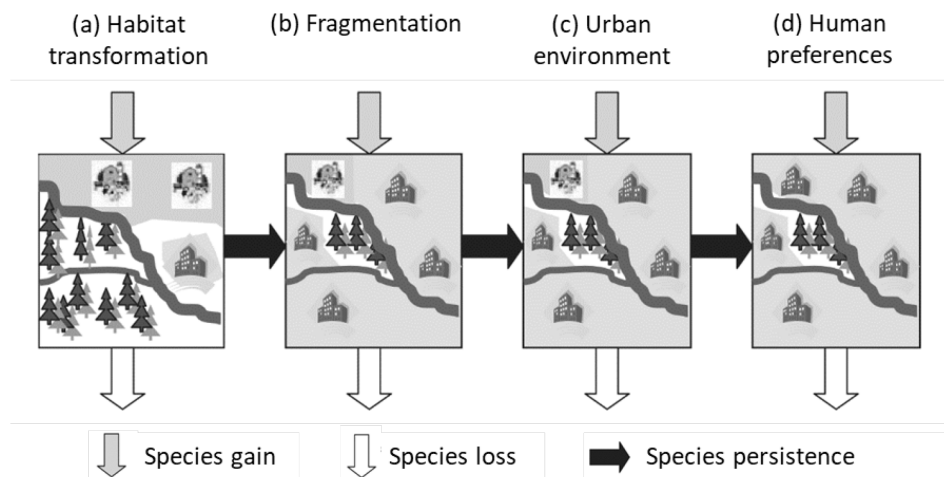


Figure 1.3 Filtres environnementaux agissant sur la composition fonctionnelle des communautés végétales en milieu urbain, tels que conceptualisés par Williams *et al.* (2009).

Aronson *et al.* (2016) proposent d'ajouter aux quatre filtres de Williams *et al.* (2009) un filtre phylogénétique agissant à grande échelle qui serait principalement déterminé par les dynamiques migratoires humaines (Figure 1.4). Les travaux de Pataki *et al.* (2013) supportent effectivement l'existence d'un tel filtre; ces auteurs montrent l'influence disproportionnée des espèces non natives sur la composition des espaces verts de Los Angeles selon leur continent d'origine. À plus petite échelle, de nombreuses études ont

aussi montré l'influence des facteurs socio-économiques et culturels sur les différences entre les communautés végétales à l'intérieur des villes (p. ex.: Luck *et al.*, 2009)

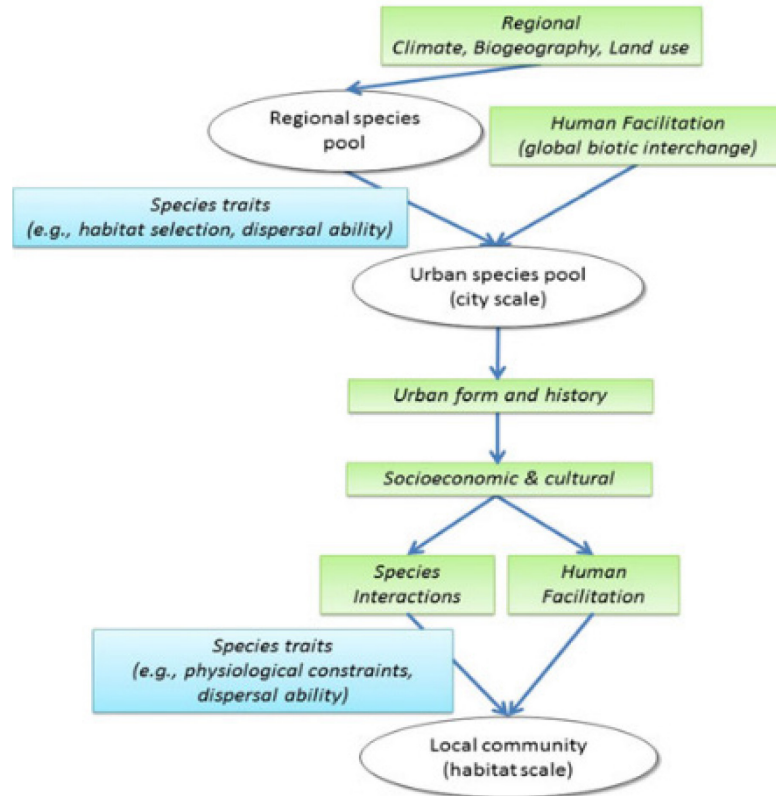


Figure 1.4 Filtres environnementaux agissant sur la composition fonctionnelle des communautés végétales et animales en milieu urbain, tels que conceptualisés par Aronson *et al.* (2016).

Les traits d'effet

Parmi les nombreux facteurs déterminant les propriétés de l'écosystème (Chapin *et al.*, 2002), on reconnaît depuis longtemps le rôle majeur des communautés végétales (Chapin *et al.*, 1997; Hooper et Vitousek, 1997). Si le débat sur les liens qui unissent la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes a fait couler beaucoup d'encre (résumé dans: Hooper *et al.*, 2005; Cardinale *et al.*, 2006), on s'accorde généralement maintenant pour dire que ce sont les traits des espèces qui régissent cet effet, tel que décrit dans plusieurs articles

influent en écologie fonctionnelle (Grime, 1998; Diaz et Cabido, 2001; Lavorel et Garnier, 2002; Naeem et Wright, 2003).

Deux mécanismes ont été proposés pour expliquer ces relations entre traits et fonctionnement des écosystèmes, qui impliquent des composantes différentes de la structure fonctionnelle des communautés. Pour Petchey et Gaston (2006), la présence d'espèces plus différentes dans leurs traits, donc une plus grande diversité fonctionnelle de la communauté, devrait maximiser l'utilisation des ressources et ainsi mener à une plus grande productivité du système. C'est ce qu'on appelle la complémentarité des niches. Pour Grime (1998), ce sont plutôt certains traits des espèces dominantes qui influenceront le plus les propriétés de l'écosystème. Dans les deux cas, on parle alors de *traits d'effet* (Diaz et Cabido, 2001; Lavorel et Garnier, 2002). Corroborant cette hypothèse « de contribution spécifique », Garnier *et al.* (2004) ont démontré que les propriétés écosystémiques de prairies en cours de succession secondaire étaient presque entièrement expliquées par certains traits agrégés de la communauté : ils sont les premiers à utiliser le terme « marqueurs fonctionnels » pour désigner les traits capables de prédire ces propriétés.

Malgré ces avancées conceptuelles importantes, prédire les propriétés de l'écosystème à partir de la structure fonctionnelle des communautés végétales demeure un défi de taille (Funk *et al.*, 2016; Shipley *et al.*, 2016). Plusieurs études ayant permis ces avancées ont été menées dans des systèmes relativement simples et aux paramètres finement calibrés, comme certains systèmes prairiaux français (Shipley, 2010). Dans des écosystèmes où interagissent plusieurs gradients environnementaux forts, les interactions entre ces facteurs peuvent brouiller les relations trait-environnement à certaines échelles spatiales (p. ex.: Rosbakh *et al.*, 2015), ou défavoriser les espèces avec des traits intermédiaires (Funk *et al.*, 2016). L'importance relative des variables exogènes (climat, conditions édaphiques) par rapport à celle des variables endogènes (les traits des plantes) pour expliquer les propriétés de l'écosystème est particulièrement importante pour l'extrapolation des résultats obtenus en milieu expérimental à des écosystèmes plus hétérogènes (Poca *et al.*, 2015; Zanne *et al.*, 2015).

Diaz *et al.* (2007) proposent une méthodologie pour identifier de manière parcimonieuse lesquels des facteurs abiotiques ou de différents aspects de la structure fonctionnelle sont les plus importants pour prédire les propriétés de l'écosystème. Ils démontrent entre autres que, selon la propriété d'intérêt, l'une ou les deux composantes (diversité fonctionnelle ou la contribution spécifique) peuvent être importantes. Par exemple, s'ils trouvent que la décomposition dépend uniquement de la moyenne pondérée des traits de la communauté (contribution spécifique via effet de masse), d'autres propriétés en lien avec l'exploitation des ressources du milieu pourraient dépendre à la fois d'effets de masse et de la diversité fonctionnelle. Parce que leur méthode se concentre sur les traits d'effet, ils considèrent que plus les variables exogènes (facteurs abiotiques) exercent un contrôle fort sur les propriétés de l'écosystème, moins les composantes de la structure fonctionnelle des communautés sont utiles pour les prédire.

Marqueurs de fonctionnement des écosystèmes

Les efforts pour réunir les traits d'effet et de réponse à l'intérieur d'une même structure théorique ont été largement motivés par l'évaluation de la sensibilité et de la résilience des fonctions écosystémiques aux changements globaux (Lavorel et Garnier, 2002; Suding *et al.*, 2008; Diaz *et al.*, 2013). Pour Lavorel et Garnier (2002), c'est l'identification de traits impliqués à la fois dans la réponse des espèces à certains stress environnementaux et dans les fonctions structurantes de l'écosystème qui est la clé. Ainsi, le degré de chevauchement entre la liste de traits de réponse à un stress X et la liste de traits d'effet associés à une fonction Y donnerait une indication de la stabilité de la fonction Y dans un écosystème soumis au stress X. D'autres modèles théoriques ont été proposés depuis dans lesquels c'est plutôt le niveau de corrélation entre les traits d'effet et les traits de réponse qui importe ; c'est-à-dire non pas si un trait est impliqué lui-même dans la réponse au stress X et dans la fonction Y, mais si les traits impliqués dans chacun de ces mécanismes se retrouvent de manière systématique chez les mêmes espèces (Suding *et al.*, 2008; Diaz *et al.*, 2013). L'objectif global de ces initiatives reste pourtant la prévision de l'effet des changements de l'environnement (p. ex. changement dans la vocation des terres) sur la capacité des communautés végétales à affecter les fonctions de l'écosystème (Figure 1.5).

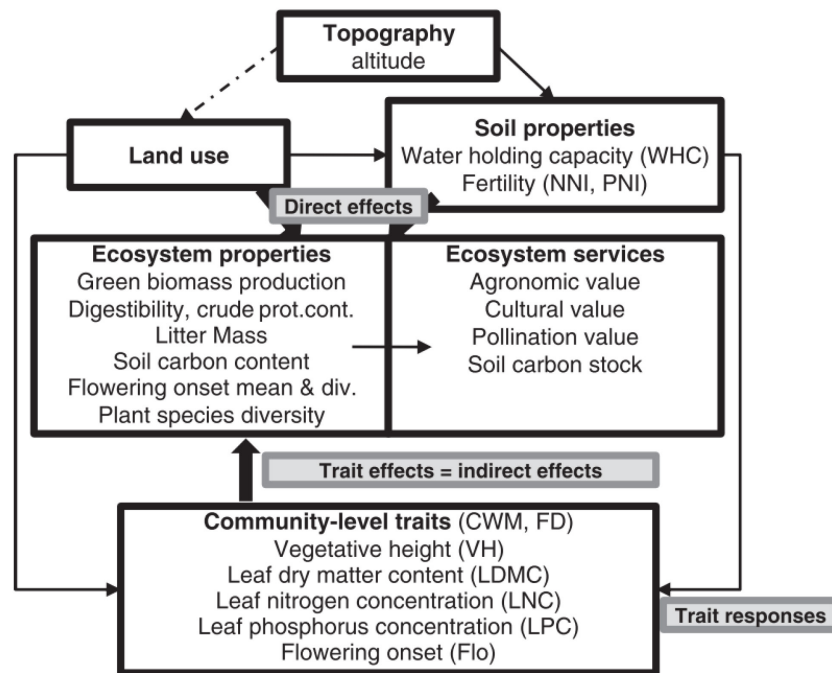


Figure 1.5 Schéma conceptuel permettant l'analyse de la contribution des propriétés écosystémiques à des services écosystémiques désirés. On remarque particulièrement la cascade causale unidirectionnelle à partir des composantes environnementales du modèle vers les propriétés de l'écosystème. Dans ce contexte, il n'y a pas de mécanisme de rétroaction entre des changements dans les propriétés de l'écosystème et les filtres environnementaux qui affectent les traits de réponse. Tiré de Lavorel *et al.* (2011).

Dans le cadre de ce projet, je ne vise pas à évaluer la résilience des fonctions écosystémiques à des perturbations futures (Figure 1.6a), mais plutôt à les estimer de la manière la plus fidèle possible en me basant sur la composition fonctionnelle de la communauté. Pour certaines fonctions ayant un effet fort sur la communauté végétale, on peut s'attendre à ce qu'un indice n'impliquant que des traits d'effet soit en mesure de l'indiquer de manière fidèle. Pour d'autres fonctions de l'écosystème impliquant un

contrôle par la communauté végétale, mais dépendant aussi de l'action d'autres niveaux trophiques (p. ex. : la décomposition), une approche hybride impliquant à la fois des traits d'effet et de réponse est plus appropriée. Si les traits d'effet restent les mêmes, mon approche requiert des traits de réponse différents. Au lieu de traits généraux de réponse aux perturbations, ceux-ci doivent être spécifiques aux changements dans les filtres environnementaux attendus suite à la modification des propriétés écosystémiques d'intérêt, l'objectif étant ici de capter l'effet cumulé de la communauté végétale et des autres facteurs de l'environnement.

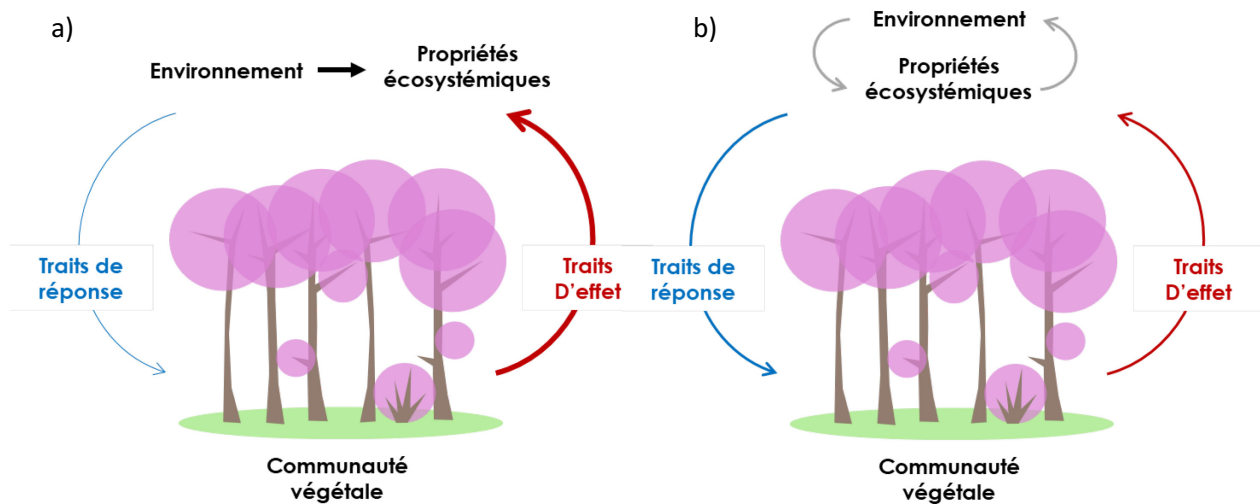


Figure 1.6 Comparaison d'une approche prévisionnelle (a) et d'une approche diagnostique (b) dans le développement de marqueurs fonctionnels.

Jusqu'à maintenant, personne à ma connaissance n'a encore utilisé les traits de réponse pour capter l'effet de rétroaction que peuvent avoir des changements dans les propriétés de l'écosystème sur la communauté végétale (Figure 1.6b). C'est pourtant un mécanisme à travers lequel il serait possible d'améliorer la capacité prédictive des marqueurs fonctionnels, particulièrement dans les milieux hétérogènes où il peut exister d'importantes interactions (imprévisibles) entre l'environnement et les fonctions de l'écosystème.

Multifonctionnalité

Il existe plus d'une définition de multifonctionnalité (Manning *et al.*, 2018). En écologie urbaine, le terme « multifonctionnalité » réfère le plus souvent au maintien des fonctions écologiques en parallèle avec les fonctions sociales d'un espace vert (Hansen et Pauleit, 2014). Une seconde utilisation courante du terme, plus courante en écologie fondamentale, réfère plutôt à l'éventail de processus biologiques, géochimiques et physiques qui se produisent dans un écosystème (Manning *et al.*, 2018).

Comme on l'a vu plus haut, les modifications de ces propriétés constituent un aspect du processus d'urbanisation, avec des implications importantes pour la résilience des écosystèmes et leur capacité à fournir des services écosystémiques (Seidl *et al.*, 2016, Alberti *et al.* 2010). Pourtant, ces propriétés écosystémiques peuvent être onéreuses à mesurer, exigeant une expertise et un équipement considérable ainsi qu'un suivi soutenu dans le temps (Meyer *et al.* 2015). Or les biologistes professionnels chargés de caractériser les milieux urbains pour informer la prise de décisions disposent le plus souvent de moyens limités, ainsi que de courts laps de temps dans lesquels compléter leurs inventaires et rendre leurs résultats. Mesurer la multifonctionnalité des écosystèmes, et donc plusieurs propriétés écosystémiques importantes, reste dans plusieurs cas hors de portée des professionnels de l'environnement. Les marqueurs fonctionnels décrits à la section précédente fournissent un moyen de capter les propriétés écosystémiques des boisés urbains en utilisant les inventaires de végétation qui font déjà partie de la pratique courante dans la caractérisation des milieux urbains. En les combinant aux valeurs de traits disponibles publiquement à travers diverses bases de données (p. ex : Aubin *et al.* 2020), les praticiens pourraient ainsi arriver à capter la fonctionnalité de ces écosystèmes d'une manière qui s'intègre dans leurs pratiques existantes. Comment donc intégrer l'information fournie par les marqueurs fonctionnels de manière à l'exprimer en une seule mesure quantitative de l'intégrité du fonctionnement des boisés urbains?

Capoter la différence qui peut exister entre différents écosystèmes sur un grand nombre de dimensions covariant potentiellement est un problème non négligeable (Jax, 2005), et

plusieurs approches ont été jusqu'à maintenant utilisées sans qu'une méthode standard émerge (Manning *et al.*, 2018). Par exemple, certains ont proposé pour y arriver d'utiliser plusieurs mesures de la structure fonctionnelle d'une communauté, et ce pour une liste de traits généralistes (Mouillot *et al.*, 2011). D'autres se sont plutôt attaqués à l'identification de marqueurs fonctionnels pour des groupes de propriétés écosystémiques dont on sait qu'elles covarient fortement et sont toutes reliées au cycle du carbone (Minden et Kleyer, 2015). Une troisième approche consiste à développer des marqueurs fonctionnels pour des propriétés spécifiques de l'écosystème (Quétier *et al.*, 2007; Gross *et al.*, 2008) pour ensuite les agréger dans une seule mesure, permettant ainsi de capter les compromis qui peuvent exister entre certaines propriétés (Lavorel *et al.*, 2011).

Comment agréger l'information fournie par les traits fonctionnels sur les propriétés de l'écosystème est une étape non triviale. Par exemple, travaillant à l'échelle du paysage, Lavorel *et al.* (2011) commencent par produire une cartographie de chaque propriété écosystémique puis les « empilent », attribuant un score agrégé de multifonctionnalité à chaque pixel. Cependant, cette méthode accommode mal le problème spécifique de la caractérisation de l'intégrité écologique des propriétés écosystémiques, et ne tient pas compte de la gamme de variabilité de référence. Johnson (1988) reconnaissait qu'évaluer la fonctionnalité des écosystèmes est un problème impliquant un nombre potentiellement très grand de dimensions ayant entre elles des corrélations variables. Il propose l'utilisation de la distance de Mahalanobis (eq 1.1; Legendre et Legendre, 2012) pour caractériser la différence entre les sites sur la base d'une vingtaine de variables environnementales :

$$D_M^2(x_1, x_2) = d_{12} V^{-1} d'_{12} \quad (\text{eq 1.1})$$

Dans l'équation 1.1, d_{12} est un vecteur des distances absolues entre les points x_1 et x_2 dans un espace de p variables, et où V est la matrice $p \times p$ de variance-covariance pour tout le groupe de points : $D_M^2(x_1, x_2)$ est la distance de Mahalanobis généralisée. Parce que la distance est pondérée par l'inverse de la matrice V , la distance qu'on obtient est la même pour des variables standardisées ou non, et elle est pondérée par la variance qui existe dans chaque dimension. Pour des variables parfaitement orthogonales, elle donnerait le même

résultat que la distance euclidienne. De manière importante, elle permet aussi de mesurer la distance entre deux groupes de points, ou entre un point et un groupe de référence (Legendre et Legendre, 2012), comme l'ont fait d'autres chercheurs pour des problèmes de gestions différents (p. ex. Jean *et al.* 2018). C'est cette propriété qui permettrait de quantifier l'intégrité écologique pour plusieurs propriétés écosystémiques simultanément, donnant ainsi une seule mesure de la multifonctionnalité de boisés urbains.

Cadre méthodologique

Gradients et syndromes

Pour tenter de dégager des règles générales sur les relations pouvant exister entre les communautés et les propriétés de l'écosystème, une approche ayant eu énormément d'impact est l'étude des traits agrégés le long de différents gradients écologiques. On entend ici par gradient écologique :

«une fonction mathématique qui fait correspondre les valeurs d'une combinaison de variables du milieu à des caractéristiques des plantes, et qui reflète (de préférence), les relations causales entre les variables du milieu et ces caractéristiques » (traduction libre; Shipley, 2010).

Ceux-ci peuvent inclure des gradients de ressources (eau, nutriments), des gradients directs de facteurs environnementaux non consommables (p. ex. température) ou des gradients de perturbation. Les gradients indirects, eux, sont organisés autour d'un facteur qui n'a pas d'effet physiologique direct sur la communauté végétale, mais ils sont caractérisés par des changements dans de multiples propriétés de l'écosystème, certaines pouvant avoir d'importants impacts sur les plantes et d'autres non. On compte parmi ceux-ci des gradients très étudiés comme l'altitude, la latitude ou la succession écologique.

L'urbanisation peut, elle aussi, être envisagée comme un gradient indirect, ou un « gradient environnemental complexe » (McDonnell et Pickett, 1990). Utilisant l'analogie des gradients altitudinaux, cette approche conceptualise les variations dans les facteurs

environnementaux (densité de population, consommation d'énergie *per capita*, modification du paysage) comme des cercles concentriques d'urbanisation culminant dans les centres urbains à haute densité, caractérisés par les conditions les plus sévères pour les systèmes écologiques (Figure 1.7). L'étude de patrons écologiques le long de gradients spatiaux reliant le milieu environnant avec ce « sommet », a ainsi permis de systématiser l'étude des milieux urbains et de commencer à identifier certains patrons généraux comme ceux décrits dans la première section de ce chapitre (McDonnell et Pickett, 1990; McDonnell et Hahs, 2008). Si cette approche a permis de développer une structure commune sur la base de laquelle étudier la complexité des milieux urbains, plusieurs auteurs mentionnent néanmoins certaines de leurs limites. Par exemple, l'approche purement linéaire a été plusieurs fois critiquée, les transects géographiques représentant une simplification dans un paysage qui pourrait plus fidèlement être décrit comme une chaîne de montagnes (McKinney, 2006; Alberti, 2008; McDonnell et Hahs, 2008).

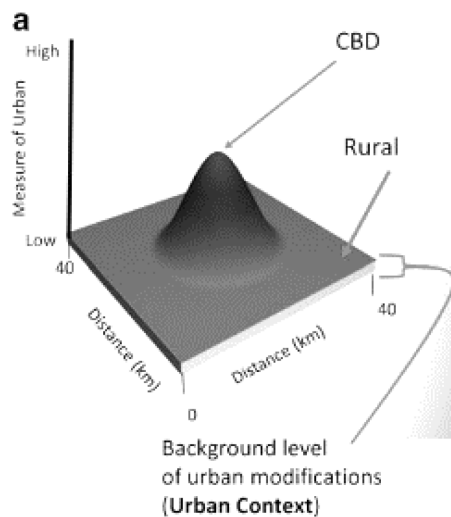


Figure 1.7 Les gradients d'urbanisation représentent une schématisation de l'environnement urbain où les zones de plus haute densité humaine sont représentées par un sommet entouré de zones progressivement moins denses. Tiré de McDonnell and Hahs (2013).

La question devient donc de savoir quelle variable utiliser comme référence (l'équivalent de l'altitude dans l'analogie topographique). Par exemple, les variables structurales comme

la densité de personnes et la proportion de surface construite fournissent des points de références communs entre beaucoup de villes. En comparaison, les variables spécifiques, comme la densité de poubelles publiques dans l'étude des patrons de répartition des corvidés, fournissent une information contextuelle biologiquement pertinente, mais peu reproductible (McDonnell et Hahs, 2008).

Selon Ramalho et Hobbs (2012), ces deux types de variables restent d'une utilité limitée pour comprendre les communautés biologiques. Selon eux, l'historique de perturbation, les changements d'usage des terres et les effets à long terme de la fragmentation sont des facteurs prépondérants sur les patrons de biodiversité. Pour ces auteurs, le niveau d'urbanisation doit donc forcément prendre en compte la dimension temporelle. Dans cette thèse, j'utiliserai ainsi un gradient d'urbanisation s'étalant sur cinq catégories de sites progressivement plus « urbain », et attribués sur la base à la fois de variables structurales et indicatrices de l'historique des boisés : la proportion de surface imperméable dans une zone tampon de 500 m autour du boisé d'intérêt, sa superficie, la présence de signes distinctifs de perturbation (p. ex. : présence de murets agricoles), l'intensité de signes de perturbations contemporains, l'intensité d'utilisation récréative et des signes de perturbation du sol (p. ex. : présence de matériaux anthropique en surface).

L'étude d'un nombre grandissant de gradients pour un nombre de plus en plus grand de traits a permis non seulement d'identifier des relations entre ces traits et les variations dans les facteurs environnementaux, mais aussi des associations très fortes entre certains traits. Les traits représentent des compromis entre différents besoins d'allocation des ressources (Grime, 1974; Tilman, 1988; Westoby, 1998; Shipley *et al.*, 2006). Un petit nombre de forces sélectives agissant sur l'individu en entier résulte alors dans l'apparition de stratégies adaptatives : l'évolution convergente favorise certaines combinaisons de traits représentant des compromis « gagnants » entre les diverses zones d'allocation potentielle des ressources — Garnier et Navas (2013) parlent de « faisceaux » de traits associés, mais on peut aussi parler de « syndrome ». On parlera par exemple du « syndrome économique foliaire » pour distinguer les espèces adoptant une stratégie adaptative à photosynthèse rapide, avec un retour rapide sur investissement de minéraux, et de ressources, des espèces

adoptant la stratégie inverse d'un investissement plus prononcé dans la durée de vie de leurs organes photosynthétiques, mais avec un retour plus lent sur cet investissement (Wright *et al.*, 2004; Shipley *et al.*, 2006). Au niveau de la communauté, on traite les valeurs agrégées des traits comme étant le résultat des processus de sélection des espèces par les facteurs environnementaux associés au gradient parce qu'ils reflètent la performance plus ou moins bonne de chacune d'entre elles (Shipley, 2010). Par extension, on parle donc aussi de syndrome pour désigner les groupes de traits qui covarient étroitement et réagissent aux mêmes gradients environnementaux (McIntyre *et al.* 1999).

Plusieurs études se sont déjà penchées sur l'identification de syndromes de traits « urbains », autant à grande échelle (Knapp *et al.*, 2008) qu'à une échelle plus locale (Williams *et al.*, 2005; Vallet *et al.*, 2010), et même pour plusieurs villes à la fois (Duncan *et al.*, 2011). Parce que de tels groupes de traits intègrent la réponse de la végétation à tous les changements qui sont associés à l'urbanisation, certains auteurs ont suggéré que ces groupes de traits pourraient fournir une manière d'effectuer le suivi des écosystèmes (LaPaix *et al.*, 2009; Vandewalle *et al.*, 2010; Lizée *et al.*, 2011). L'approche par trait fonctionnel a un attrait certain dans ce type de problématique : allant au-delà de la composition taxonomique, la composition fonctionnelle d'une communauté est relativement indépendante des effets stochastiques ou historiques qui peuvent dicter la distribution des espèces, permettant une approche prédictive et généralisable (McGill *et al.*, 2006). On pourrait ainsi espérer développer un groupe de traits « indicateurs » dans une ville et pouvoir l'appliquer à toutes les zones urbaines situées dans une même zone climatique (Vandewalle *et al.*, 2010).

Pourtant, dans une revue de ce type d'étude, Williams *et al.* (2015) concluent que, si certains groupes fonctionnels semblent effectivement être associés de manière prévisible avec les milieux urbains (par exemple, les espèces associées aux milieux riches, d'après leur indice d'Ellenberg; Ellenberg *et al.* 2001), les traits fonctionnels semblent avoir des relations plus variables avec l'urbanisation. Notant l'importance du contexte spécifique de chaque ville, et la dominance changeante de certains filtres environnementaux, ces auteurs

soutiennent qu'il faut dorénavant s'attarder à l'identification de relations spécifiques entre les traits de la communauté et les propriétés de l'écosystème.

Propriétés écosystémiques

- Colonisation

La fragmentation du paysage est un aspect majeur de l'impact de l'humain sur son environnement, affectant une longue liste de processus écologiques (Lindenmayer et Fischer, 2007). Elle regroupe en fait une famille de phénomènes associés à l'utilisation du territoire, par exemple l'isolement, la subdivision et la réduction des habitats, l'augmentation des effets de bordure, ou même la dégradation des habitats (Lindenmayer et Fischer, 2007). Dans les milieux urbains, l'impact sur la connectivité des écosystèmes est directement proportionnel à l'étalement urbain, mais aussi à la connectivité préexistante (Bierwagen, 2007). Ainsi le fait qu'une ville se développe dans un paysage forestier anciennement continu aura un impact important sur la connectivité régionale. La taille des parcelles, leur forme, la vocation des parcelles environnantes et la construction d'infrastructures pouvant agir en tant que barrière sont autant de facteurs par lesquels les activités humaines causent cette fragmentation (Alberti, 2005). On peut considérer que deux processus biotiques sont particulièrement affectés par la fragmentation : la colonisation, c'est-à-dire le mouvement des propagules entre les îlots d'habitats, et la persistance, c'est-à-dire la capacité de petites populations à se maintenir dans le temps (Schleicher *et al.*, 2011). La probabilité d'extinction d'une espèce végétale dans un fragment de forêt (c.-à-d. sa capacité de persistance) peut être affectée par plusieurs facteurs, comme la longévité de l'espèce, sa capacité à s'autopolliniser, ou sa dépendance envers des mutualistes comme des pollinisateurs qui peuvent être eux-mêmes affectés par la fragmentation (Honnay *et al.*, 2005; Aguilar *et al.*, 2006). Dans cette thèse, je me concentre plus spécifiquement sur le processus de colonisation tel qu'affecté par l'isolement causé par la fragmentation.

- Infiltration de l'eau

Lorsque le sol est exposé à des forces verticales importantes, que ce soit de manière intense et ponctuelle, ou de manière chronique, les macropores, qui accueillent normalement des espaces d'air et d'eau, disparaissent au profit des micropores et les agrégats de particules sont détruits (Sauerwein, 2011). Ceci a pour effet d'augmenter la résistance du sol à la pénétration (« soil strength ») et engendre une cascade de modifications dans les processus du sol, tels que l'infiltration de l'eau et la disponibilité des nutriments. Dans les milieux urbains, cette compaction dépasse largement les niveaux naturels liés au tassement du sol, et affecte directement les milieux naturels (Day *et al.*, 2010; Pickett *et al.*, 2010; Sauerwein, 2011). L'utilisation de machinerie lourde, dans les friches industrielles comme dans les anciennes zones agricoles, est une source courante de compaction en périphérie des zones urbaines (Sauerwein, 2011). À l'intérieur des villes, le piétinement et le trafic de véhicules légers sont aussi d'importants facteurs à considérer en plus de l'effet direct des infrastructures (Godefroid et Koedam, 2004a). Comment ces changements abiotiques affectent-ils les communautés végétales ? Notre compréhension de l'effet de la compaction sur les processus du sol et sur les communautés végétales émane principalement de la gestion forestière. Si une littérature importante existe pour les espèces ligneuses (p. ex.: Kozlowski, 1999), peu d'études se sont penchées sur la réponse des communautés de sous-bois. Dans une de ces rares études, Godefroid et Koedam (2004b) notent que les espèces strictement forestières atteignent leur sommet de productivité à des niveaux de compaction nettement plus bas que les espèces plus généralistes.

- Décomposition

Par son rôle dans les cycles du carbone et de l'azote, la décomposition est un processus clé pour le recyclage des nutriments dans l'écosystème (Lavelle *et al.*, 1993; Chapin *et al.*, 2002). On considère généralement que ce processus est contrôlé par trois types de facteurs, soit l'environnement physique (température, humidité), la quantité et la décomposabilité de la matière organique et la communauté microbienne du sol (Lavelle *et al.*, 1993). Plusieurs études sur des gradients d'urbanisation ont démontré que ce processus est

profondément altéré par l'environnement urbain : on y rapporte des taux de décomposition jusqu'à 75 % plus élevés que dans les milieux ruraux, et ce malgré une litière végétale plus récalcitrante à la décomposition (McDonnell *et al.*, 1997; Pouyat *et al.*, 1997). Selon le modèle de la décomposition dans les écosystèmes terrestres de Lavelle *et al.* (1993), à l'échelle locale, la décomposition serait régie principalement par la décomposabilité de la matière organique, et on trouve effectivement des effets forts dans les environnements relativement homogènes ou contrôlés (Garnier *et al.*, 2004; Fortunel *et al.*, 2009; Pakeman, 2014). Pourtant, dans les milieux urbains, ces effets semblent variables et plusieurs autres facteurs sont généralement invoqués pour expliquer les taux de décomposition : les îlots de chaleur urbains, les hautes teneurs en azotes des sols urbains, ainsi que la composition des communautés de décomposeurs (Pouyat *et al.*, 1997, 2003).

Système d'étude

La grande région de Montréal est située dans le domaine écologique de l'érablière à caryer cordiforme qui couvre aussi la région du Haut-Saint-Laurent au sud et à l'est, et qui remonte la vallée de l'Outaouais (Figure 1.8). La plus tempérée du territoire québécois, cette région connaît un climat modéré subhumide continental : les étés y sont chauds et humides et les hivers, froids. Les précipitations y varient généralement entre 670 et 1320 mm par an, et la saison de croissance peut durer jusqu'à 205 jours dans la région de Montréal (Major, 2011). La région de Montréal et du Haut-Saint-Laurent a un relief de plaine basse et uniforme, avec des points dominants au Mont Rigaud (229 m) et au Mont-Royal (234 m). La vallée de l'Outaouais est plus ondulée et le Bouclier canadien y fait quelques percées par endroits (Major, 2011). Les dépôts marins de la dernière ère glaciaire dominant la région de l'Outaouais et de l'archipel de Montréal. Dans la région du Haut-Saint-Laurent, de nombreux îlots morainiques émergent du dépôt marin argileux (Domon et Bouchard, 2007).

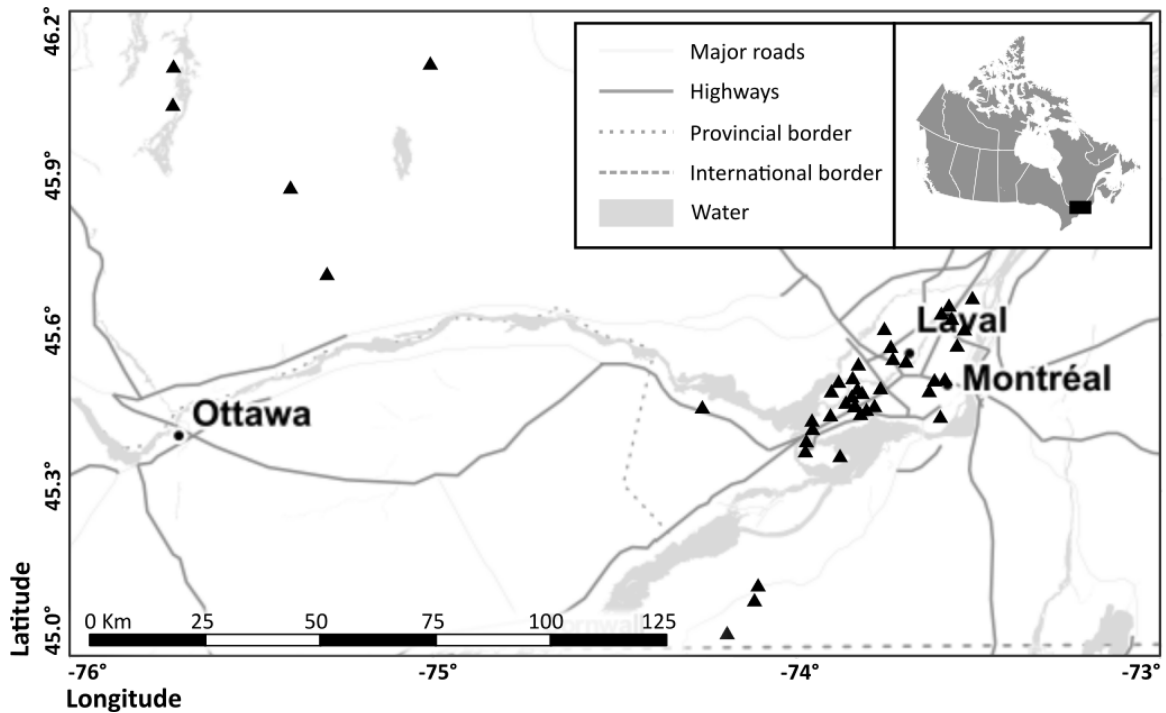


Figure 1.8 La zone d'étude se trouve dans la forêt tempérée du sud du Québec, dans les domaines écologiques de l'Érablière à Caryer cordiforme et de l'Érablière à tilleul. Les sites urbains ont été sélectionnés dans la région métropolitaine de Montréal, et les sites ruraux dans la région du Haut-Saint-Laurent et de l'Outaouais. Les sites d'études sont indiqués par un triangle sur la carte (▲). Le fond de carte provient de Stamen Design, et est disponible sous licence CC BY 3.0. Données de OpenStreetMap, sous ODbL.

À l'époque précoloniale, cette région était presque entièrement occupée par des essences d'arbres tolérantes à l'ombre typique de la fin de succession, comme l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marshall) ou le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.), et les espèces semi-tolérantes comme le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton) n'existaient dans le paysage qu'à faible densité. Comme c'est le cas dans les autres domaines de l'érablière (érablière à tilleul, érablière à bouleau jaune), le régime de perturbation y était caractérisé par des trouées ponctuelles causées par la mort de gros arbres ou par de petits chablis (Runkle, 1982). Des perturbations plus importantes pouvaient être causées par des épisodes

de verglas ou par des ouragans, mais celles-ci étaient assez rares. Certaines études suggèrent que la pratique des brûlis par les populations autochtones aurait pu affecter la composition du paysage (p. ex. Fulton *et al.* 2019), même si l'importance de ceux-ci à l'échelle du paysage reste débattue (Oswald *et al.* 2020).

L'époque de la colonisation du 19^e siècle a vu une déforestation importante s'opérer dans la région du Haut-Saint-Laurent, avec l'exploitation successive de plusieurs essences d'arbres et le déboisement pour permettre l'agriculture (Domon et Bouchard, 2007). Les fragments de forêt restants sont le plus souvent restreints aux îlots de moraines et représentent à peine 30 % de la région, dont la majeure partie est constituée de jeunes peuplements en début de succession (Major, 2011). La forêt de fin de succession contemporaine est composée principalement d'érable à sucre, accompagné de caryer cordiforme (*Carya cordiformis* (Wangenh.) K. Koch), de tilleul d'Amérique (*Tilia americana* L.) et de hêtre à grande feuille. En Outaouais, de grands massifs forestiers persistent encore, et la perturbation principale est l'exploitation forestière (McIntyre *et al.* 1999).

En 2011, la région du Montréal métropolitain était la 16^{ème} région métropolitaine la plus peuplée en Amérique du Nord avec 3,7 millions d'habitants (Communauté métropolitaine de Montréal, 2011). Depuis 1966, l'étalement urbain a causé la disparition de 28 % du couvert forestier de la région, ainsi que la conversion de 20 % de ses terres arables (Dupras et Alam, 2014). Dans le centre-ville et les quartiers plus anciens de la ville, les boisés sont principalement gérés par les autorités municipales, mais on retrouve encore des boisés privés aux extrémités de l'île de Montréal et dans les autres îles de l'archipel Hochelaga. Dans ces zones, les boisés côtoient des terres à vocation agricole, des terrains de golf, et des développements résidentiels récents. Montréal est une plaque tournante du transport de marchandises en Amérique du Nord, et sa zone portuaire est une importante source d'espèces exotiques (Lavoie *et al.*, 2003).

Comme dans d'autres grandes métropoles du monde occidental, les milieux naturels de la région montréalaise sont gérés par plusieurs types d'acteurs opérant à diverses échelles et

avec des approches et des intérêts spécifiques. Par exemple, des organisations comme la Communauté métropolitaine de Montréal et le Conseil Régional de l'Environnement de Montréal interviennent tous les deux à l'échelle régionale. À une échelle plus petite, plusieurs grands parcs très utilisés et à haute valeur culturelle sont administrés de manière centrale par le Service des Grands Parcs de la Ville de Montréal, qui emploie plusieurs biologistes professionnels, alors que les plus petits parcs de quartier sont typiquement gérés par les arrondissements et par les villes satellites plus petites. Dans ce cas, la gestion environnementale revient le plus souvent à des aménagistes du territoire ou à des arboristes municipaux. En plus de ces structures formelles, la communauté de pratique regroupe aussi des associations citoyennes, comme Les Amis du Bois de l'Équerre, qui sont le plus souvent formées autour d'un seul parc. Alternativement, certaines organisations sans but lucratif plus grandes comme Nature-Action sont aussi impliquées en tant que partenaires dans la gestion de certains parcs. Dans certains cas, ce type d'acteur peut être impliqué dans la valorisation des terres privées, bien que dans une grande proportion des cas ce type d'activité revient à des experts-biologistes professionnels à contrat. Ce dernier type d'acteurs participe à la gestion des milieux naturels urbains à toutes les échelles et leurs mandats varient beaucoup, allant de la valorisation de certains parcs à la création de nouveaux milieux naturels dans le cadre de mesures compensatoires. Une activité courante est la caractérisation des milieux naturels et la proposition de plans de développement dans le cadre de demandes de permis de développement pour des projets assujettis à la Loi sur la Qualité de l'Environnement.

Objectifs de la thèse

Cette thèse s'inscrit dans le cadre d'une collaboration avec la firme d'ingénieur-conseil WSP (Montréal, Canada) et cherche à développer un outil qui soit directement applicable dans la caractérisation de l'intégrité écologique des propriétés écosystémiques des écosystèmes feuillus mésiques urbains et périurbains du sud du Québec. Pour y arriver, j'ai procédé en trois étapes, développant d'abord la notion d'intégrité écologique dans le cas spécifique des boisés urbains, puis en identifiant des traits fonctionnels qui soient en mesure de capter certaines des propriétés écosystémiques ainsi identifiées, puis finalement

en assemblant l'information ainsi fournie dans un indicateur d'intégrité écologique de manière à le mettre à l'épreuve contre des méthodes plus simples d'évaluation environnementale.

Les pratiques actuelles de gestion du territoire invoquent couramment le concept d'intégrité écologique. En écologie appliquée, ce concept est régulièrement utilisé pour définir les objectifs d'un projet de gestion, ou comme point de référence. Développés principalement pour les milieux peu perturbés comme les parcs nationaux, on peut s'interroger sur l'applicabilité des modèles conceptuels existant dans la caractérisation des milieux fortement anthropisés comme les boisés urbains. Dans le chapitre 2, je commence donc par poser les questions suivantes :

- 1) Quelles sont les caractéristiques des milieux urbains qui les démarquent des systèmes pour lesquels les modèles existants ont été développés ?
- 2) Est-il possible de développer un modèle conceptuel de l'intégrité écologique qui soit adapté aux milieux urbains ?
- 3) Quels sont les composantes et les attributs clés de l'intégrité écologique dans les boisés urbains situés dans une zone de forêt tempérée de type érablière, comme ceux de la région de Montréal ?

Dans les milieux urbains et périurbains fortement affectés par l'homme, une composante importante de l'intégrité écologique est le fonctionnement de l'écosystème. Les fonctions écosystémiques et les processus écologiques sous-tendent la capacité des écosystèmes à s'auto-organiser dans le temps et à fournir des services écosystémiques. Pourtant, les mesurer demande souvent des outils et des techniques spécialisées qui seraient onéreux à mettre en place pour une vaste gamme de propriétés écosystémiques. Les avancées théoriques faites dans le domaine de l'écologie fonctionnelle nous permettent maintenant d'établir des liens entre la composition fonctionnelle des communautés végétales et les fonctions de l'écosystème. S'appuyant sur les données de traits disponibles dans les bases de données publiques, cette méthode pourrait fournir une méthode pour relier les

inventaires de végétations actuellement collectés par les praticiens aux propriétés importantes de l'écosystème. Je me penche au chapitre 3 sur les questions suivantes :

4) Est-ce que les traits associés avec un gradient d'urbanisation sont aussi les meilleurs prédicteurs de changement dans les propriétés écosystémiques ?

5) Quel est le pouvoir prédictif des traits agrégés de la communauté pour de telles propriétés, et les modèles linéaires représentent-ils une méthode appropriée de capter ces relations ?

Les marqueurs fonctionnels ainsi identifiés fournissent une manière de caractériser les propriétés écosystémiques des boisés urbains. Développer ce genre de relations pour plusieurs propriétés écosystémiques représente néanmoins un effort considérable. Si les propriétés écosystémiques des boisés urbains covarient fortement, il se peut que le gain en information soit minime par rapport à des méthodes moins sophistiquées. Ainsi, la capacité de ces marqueurs fonctionnels à capter les différences réelles dans les propriétés écosystémiques doit être évaluée en comparaison avec des méthodes à la fois courantes et plus simples. Les méthodes actuelles se basent principalement sur la caractérisation des différences dans la composition taxonomique, supposant que celles-ci reflètent des différences dans les autres composantes de l'intégrité écologique. Alternativement, d'autres approches fondées sur des syndromes de traits ont aussi été proposées pour effectuer le suivi des écosystèmes d'une manière plus généralisable (ici « marqueurs d'urbanisation »). Au chapitre 4, je pose la question suivante :

6) Laquelle de trois méthodes de caractérisation, soit taxonomique, sur la base de marqueurs d'urbanisation et sur la base des marqueurs fonctionnels développés au chapitre précédent, capte le mieux les différences réelles dans les propriétés écosystémiques des boisés à travers un gradient d'urbanisation ?

Pour terminer, ce chapitre a aussi pour objectif de proposer une méthode permettant d'appliquer l'information fournie par des marqueurs fonctionnels de manière à exprimer

spécifiquement la différence entre un boisé urbain et une gamme de variabilité de référence, et ce, pour un grand nombre de propriétés écosystémiques simultanément.

CHAPITRE 2

RETHINKING ECOLOGICAL INTEGRITY FOR URBAN WOODLANDS

Description de l'article et contribution

Le concept d'intégrité écologique tel qu'appliqué aux milieux terrestres a principalement été développé et conceptualisé pour des écosystèmes peu anthropisés. Pourtant, on l'utilise de manière courante, avec d'autres concepts connexes comme la naturalité, pour caractériser les boisés urbains de manière à informer la prise de décision. Dans cet article, notre objectif principal est d'adapter le concept d'intégrité écologique aux boisés fortement urbanisés. Plus spécifiquement, nous posons les questions suivantes :

- Quelles sont les caractéristiques des milieux urbains qui les démarquent des systèmes pour lesquels les modèles existants ont été développés ?
- Est-il possible de développer un modèle conceptuel de l'intégrité écologique qui soit adapté aux milieux urbains ?
- Quels sont les composantes et les attributs clés de l'intégrité écologique dans les boisés urbains situés dans une zone de forêt tempérée de type érablière, comme ceux de la région de Montréal ?

Nous identifions cinq caractéristiques des boisés urbains qui empêchent l'application des modèles conceptuels existants. Nous proposons un processus permettant de surmonter ces obstacles et à travers lequel des praticiens de l'environnement et des scientifiques peuvent collaborer pour développer des modèles conceptuels d'intégrité écologique pour les boisés urbains. Nous illustrons ce processus à l'aide de notre expérience spécifique dans le contexte des boisés urbains de Montréal et nous proposons un modèle pour ce contexte de gestion. Cet article s'adresse à un public large, incluant des écologistes théoriques et appliqués, biologistes de la conservation, mais aussi des praticiens et des planificateurs du

territoire. L'article comprend trois encadrés auxquels on réfère dans le texte principal et qui ont été insérés le plus près possible de l'endroit où l'on y réfère pour la première fois.

J'ai mené le projet de consultation auprès des acteurs du milieu environnemental de la région de Montréal et facilité l'atelier. J'ai effectué la revue de littérature et la synthèse conceptuelle. J'ai écrit le manuscrit avec le support d'Isabelle Aubin. Isabelle Aubin, Bill Shipley, Jean-Pierre Ricard et Marc-André Guertin ont participé à tous les stades de l'activité de consultation. Tous les co-auteurs ont contribué à la rédaction du manuscrit.

Rethinking Ecological Integrity for Urban Woodlands

Françoise Cardou^{1,3,*}, Bill Shipley¹, Jean-Pierre Ricard²,
Marc-André Guertin³ and Isabelle Aubin⁴

¹ Département de Biologie, Université de Sherbrooke, 2500 Boulevard de l'Université, Sherbrooke, Québec J1K 2R1

² WSP Canada Inc. 1600 Boulevard René-Lévesque Ouest, Montréal, Québec, Canada, H3H 1P9

³ Centre Universitaire de Formation en Environnement et Développement Durable, Université de Sherbrooke, 2500 Boulevard de l'Université, Sherbrooke, Québec J1K 2R1

⁴ Great Lakes Forestry Centre, Canadian Forest Service, Natural Resources Canada, 1219 Queen St. East, Sault Ste. Marie, Ontario, Canada P6A 2E5

*Correspondence : Françoise Cardou, Département de Biologie, Université de Sherbrooke, 2500 Boulevard de l'Université, Sherbrooke, Québec J1K 2R1

Abstract

Cities are expanding globally and we increasingly rely on urban woodlands and other green spaces for our well-being. What we choose to conserve today therefore has important implications for the future. Conservation decisions in cities are routinely based on naturalness criteria like “ecological integrity”. Can a concept developed for natural ecosystems be applied in urban forest management? We identify five roadblocks to the implementation of existing conceptual models of ecological integrity to urban woodlands: characteristics of urban woodlands that require the development of tailored conceptual models of ecological integrity. To overcome these, we outline a framework for the development of regionally-defined models of ecological integrity and illustrate this process using our own experience developing a conceptual model of ecological integrity for urban woodlands in Montreal (Canada). Working within a narrower interpretation of ecological integrity (roadblock 1), we stress the inclusion of urban-specific scales of ecological

organisation (roadblock 2), and the explicit recognition of knowledge gaps in urban ecosystems dynamics (e.g., disturbance regimes; roadblock 3). We also emphasize resilience (roadblock 4) and a plurality of environmental perceptions (roadblock 5) as important dimensions of ecological integrity in cities. Together, these steps will contribute to a more robust interpretation of ecological integrity in a rapidly urbanizing world.

Keywords

naturalness, urban forest, conservation value, adaptive management, urban woodlands

Main text

As cities expand and their populations increase, the importance of urban green spaces such as woodlands is coming into sharp focus. Not only do urban woodlands contribute to urban biodiversity (Aronson *et al.* 2017), they also benefit human health and well-being in a number of ways, such as climate regulation and pollution mitigation (Gómez-Baggethun and Barton 2013). On the flip side, these urban woodlands are subjected to complex patterns of disturbances which filter a heterogeneous pool of native and introduced species (Aronson *et al.* 2016), resulting in unique communities (Kowarik 2011). Management of these ecosystems for long-term persistence is a critical concern for practitioners (Nilon *et al.* 2017), who must reconcile society's conservation priorities (Backstrom *et al.* 2018) with urban ecosystem complexity and heterogeneity (e.g. Carreiro and Zipperer 2011). Our understanding of urban woodlands has evolved rapidly in the last 20 years, but characterizing these ecosystems to inform conservation action remains a significant challenge.

Conservation decisions in cities (e.g. prioritization, protection, acquisition) are routinely based on a number of concepts like ecosystem health (Su *et al.* 2010) or naturalness (Ordóñez and Duinker 2013), that describe how far an ecosystem deviates from a “natural” reference condition. “Ecological integrity”, although it is rooted in a tradition of watershed (e.g., Clean Water Act - 1977) and protected area (e.g., IUCN; Dudley 2008) management, is increasingly being invoked as a normative goal in cities both by practitioners (Goodness

2018) and academics (Noss 2004, Alberti 2010, Ordóñez and Duinker 2012). This is partly due to its emphasis on ecosystem functioning (Alberti 2010); more likely, however, it is simply a concept that has intuitive meaning (Bridgewater *et al.* 2014).

In practice, the broad wording of such normative concepts gives practitioners significant latitude in interpretation and implementation (Keiter 2004). While a number of overlapping definitions have been proposed (De Leo and Levin 1997), here we adopt the wording proposed by Karr and Dudley (Karr and Dudley 1981; Box A). Crucial questions emerge to make this concept operable in urban woodlands. How does one identify “the natural habitat of a region” (Karr and Dudley 1981) when ecological communities may have no natural analog? What is a “balanced, integrated and adaptive community” (Karr and Dudley 1981) and how can managers measure such qualities to inform decision making?

Box A. Ecological Integrity: terminology and definitions

Ecological Integrity: an ecosystem with ecological integrity has “the capability of supporting and maintaining a balanced, integrated, adaptive community of organisms having a species composition and functional organization comparable to that of the natural habitat of the region” (Karr and Dudley 1981, p.56).

Ecological component: a broad aspect of an ecosystem, such as its composition in species, or its physical structure (Wurtzebach and Schultz 2016).

Key attribute: attributes of ecosystems that are considered critical to a specific aspect of ecosystem persistence (Wurtzebach and Schultz 2016).

Indicator: measure, with specific units, mean and frequency distribution, from which conclusions on the state or condition of a key attribute (the *indicandum*) can be inferred (Heink and Kowarik 2010). Indicators can be aggregated with others into a Multi-Metric Index (MMI) or used with a traffic-light symbology as part of an environmental report card.

Urban woodland: indigenous forest stand of any size within or in the surroundings of a city (*sensu* Lehvavirta and Rita 2002), with unassisted or semi-assisted regeneration and unmanaged soils.

Cities and their surrounding suburban areas are landscape mosaics: resources, species and disturbances within them are driven by complex interactions between biotic, physical and social factors (Cadenasso *et al.* 2007). In particular, urban woodlands (Box A) experience modified climate (White *et al.* 2002) and increased nutrient deposition which lead to

significant fertilizer effects (Lovett *et al.* 2000). Precipitation channelled to these areas from concrete surfaces often carries alkaline dust that contributes to significantly modified soil properties (Messenger 1986), before being channeled away through artificial drainage. Such modified conditions and altered dispersal pathways can provide opportunities for different sets of species to interact (Duncan *et al.* 2011, Palma *et al.* 2017). Therefore, despite being shaped by the same basic ecological processes, the relative importance of these processes differs in urban woodlands relative to non-urban ecosystems (Niemelä 1999). In addition, management decisions made by multiple levels of governance – from private citizens and businesses, to citizen groups, city and higher governmental levels – feed back onto ecosystem conditions (Roman *et al.* 2018). As a result, urban woodlands span the entire spectrum from relatively preserved remnant forests surrounded by an urban matrix (Pregitzer *et al.* 2019) to so-called “novel” ecosystems dominated by exotic species that lack any analog outside of cities (Zipperer 2002).

Comparison with an external reference is generally seen as the single major challenge to quantifying the ecological integrity of urban woodlands (e.g., Kowarik 2011). Although exacerbated in cities, challenges associated with selecting a suitable reference state for coarse filter conservation criteria are well known. A number of pragmatic “reference range of variability” concepts have been developed that are compatible with the common urban ecology practice of using natural ecosystems in the surrounding rural matrix as a reference (see Box B). A more challenging question is on what basis (that is, based on which attributes of the ecosystem) to compare urban woodlands with their reference counterparts in order to capture their ecological integrity?

Box B. Reference criteria for urban woodlands

Implementation of normative concepts of ecological integrity requires two value-driven decisions: (1) what ecological components to measure and (2) what to compare them to (Jax 2005). There is now general agreement that single reference points are incompatible with the idea of ecological integrity. In comparison, ranges of variability can provide managers with guidance and context for dynamic ecosystem processes (Landres *et al.* 1999). For reasons of land-use history and agency mandates, approximate historical (Historical Range of Variability, HRV) or existing variability (Natural Range of Variability,

NRV) have been variously implemented to quantify ecological integrity in Europe and North-America (Wurtzebach and Schultz 2016).

Much of urban ecology is currently based on urbanization gradients (McDonnell and Hahs 2008), an approach which uses the least-disturbed sites in the region as the reference comparison. On one hand, this naturally entails capturing some baseline level of anthropogenic effect: this is consistent with current interpretations that humans can be a part of ecological integrity (e.g., APC 2000). One serious weakness of this method however is that it may provide a biased sample of potential undisturbed variability. Urbanization is a non-random process and contemporary least-disturbed reference points may exist because they were historically deemed unsuited for other uses, such as agriculture or lumber harvest. As a result, they can over-represent poor or rocky soil conditions. On the other hand, current least-disturbed ecosystems reflect what historical ecosystems from the region can look like under contemporary environmental conditions, a criticism often leveled at HRV (Oliver *et al.* 2002).

Setting a reference for normative ecological concepts is necessarily a value judgement. Scientists can inform managers on the states of an ecosystem which are biophysically feasible, based on an empirical understanding of ecological processes and trade-offs, but the criteria applied must take into account the wants of that society (Manuel-Navarrete *et al.* 2004). If arrived at through an open and participative process, a socially-defined Acceptable Range of Variability (ARV; Parrish *et al.* 2003) that is a subset of biophysically feasible ecosystem states is therefore as legitimate in cities as in other systems. Several practical questions emerge: over what timescale can an ARV be confidently documented? What geographical scale can provide the most information? What is the baseline level of urbanization that is compatible with the maintenance of a “balanced, integrated, adaptive community”?

Reference criteria based on existing or historical ranges of variability operate on the assumption that native species assemblages represent adaptive responses to the regional bioclimatic context. However, conditions in urban ecosystems add additional environmental filters. Some native species are pre-adapted to urban conditions, while others will see their ecological niche disappear. Crucially, a third group may have the capacity to adapt; this depends on factors like generation time, mobility, isolation, adaptedness and populations size (McDonnell and Hahs 2015). Identifying species assemblages typical of a region that could, given exposure, become urban-adapted is in fact one of the most important challenge facing practitioners and ecologists.

A number of government agencies (e.g., Faber-Langendoen *et al.* 2012), non-governmental organizations (e.g., Lindhe and Drakenberg 2016) and academics (e.g., Müller *et al.* 2000) have implemented ecological integrity as a conservation prioritization criterion for large natural areas. This is typically done by breaking up the concept into progressively more measurable pieces that are explicitly linked hierarchically (Figure 2.1) or through causal

networks (Niemeijer and de Groot 2008), yielding a variety of conceptual models, each tailored to a specific management situation (Wurtzebach and Schultz 2016). Importantly, urban woodlands differ in a number of fundamental ways from the systems for which these models have been developed. This challenges us to examine what we mean by ecological integrity. At the same time, recent advances in urban ecology have also yielded a new generation of tools and approaches that can help practitioners meet some of these challenges.

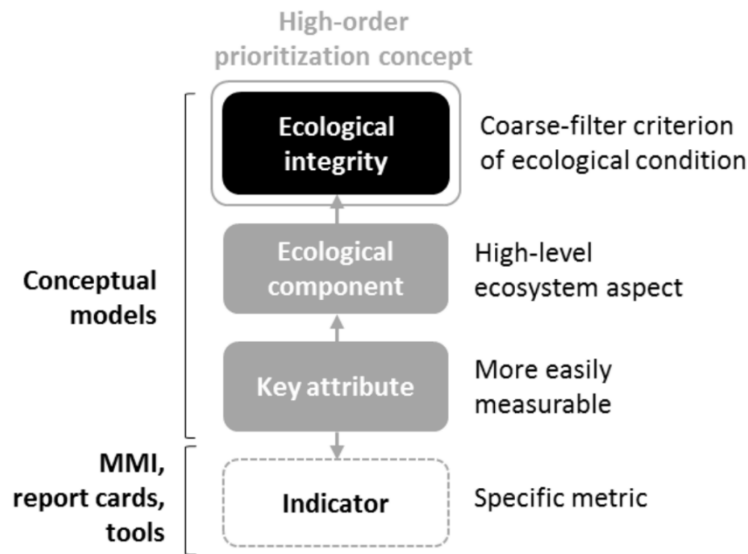


Figure 2.1 Ecological integrity can be broken up into progressively more measurable components and key ecological attributes (see Box A for definitions) which form a conceptual model. This model can then be used as the basis from which to develop more context-specific assessment tools like multi-metric indices and report cards.

Here, we adapt the commonly used concept of ecological integrity to urban woodlands and propose solutions for its implementation based on adaptive management principles (Grumbine 1994). We first ask whether existing conceptual models of ecological integrity can be applied to urban woodlands and identify five roadblocks to their direct implementation in these systems. We purposely do not propose a new conceptual model

for all urban woodlands, but rather ask whether formulating such models is possible. We suggest a framework to guide practitioners in the development of regionally defined concepts of ecological integrity. To do this, we use our own experience defining the components and key ecological attributes of ecological integrity in Montreal (Canada) as a tangible example of this process. Following this framework and with new methods being developed to provide information on critical key urban woodland attributes, we believe ecological integrity can represent a useful criterion for conservation decision making in cities.

Applying existing conceptual models to urban systems: some challenges

1. Does a peregrine falcon on a concrete wall have ecological integrity?

Interpretations of ecological integrity span a wide spectrum. At one extreme, it is an umbrella term for all aspects of our dynamic relationship with nature (Manuel-Navarrete *et al.* 2004, Juan *et al.* 2018). For instance, conceptual models of ecological integrity developed for protected areas typically include the presence of rare or endangered species (e.g., SÉPAQ 2014) whether or not rare species are an expected key attribute of reference conditions. Models intended for more general application (i.e. not tied to a specific conservation context) also include aesthetically or economically important species (Harwell *et al.* 1999). More explicitly, Vickerman and Kagan (2014) consider ecosystems services such as provision of game and clean water as one group of key attributes that can inform practitioners on ecological integrity (“Nature’s benefits”). Such a broad interpretation, although perhaps suited to more natural areas, poses a challenge in urban systems.

Cities can and do harbour endangered species, but does a peregrine falcon confer ecological integrity to the concrete wall on which it decides to nest? Some urban species, like the peregrine falcon, thrive precisely because they can exploit vastly modified conditions, while others are shielded from natural predators or competitors (Ives *et al.* 2016). Similarly, trees provide crucial ecosystem services like air filtration and climate regulation (Gómez-

Baggethun and Barton 2013), but this is largely independent of whether they are part of a “balanced, integrated and adaptive” (Karr and Dudley 1981) community (e.g., Dobbs *et al.* 2011). In this context, ecosystem service provision and endangered species may both represent valued characteristics of urban woodlands without contributing to their ecological integrity.

In urban forest management plans, competing value-laden conservation criteria for woodlands (e.g. endangered species, carbon sequestration) are typically addressed separately (Ordóñez and Duinker 2013). A variety of management goals are then expressed under broad prioritization concepts like “conservation value”, which can include, without conflating them, rare or endangered species as well as provision of ecosystem services alongside measures of “naturalness” (Capmourteres and Anand 2016), meaning representativity of “the natural habitat of the region” (Karr and Dudley 1981). Critically, this narrow interpretation of ecological integrity allows for the valuation of the full range of urban ecosystems, including so-called “novel ecosystems”, which by definition have low integrity but can have significant value (Kowarik 2011). In order to be operable in urban woodlands, ecological integrity must be interpreted in a narrow sense, compatible with the full spectrum of ecosystem valuation methods that make up practitioners’ toolbox.

2. The human scale

Conceptual models of ecological integrity reflect the scales at which are organized the systems for which they were developed. The first conceptual model of biotic integrity proposed by Karr and his collaborators (1986) focused on key attributes of taxonomic composition, structure and function that could be documented at the lake or stream level. Extension of their model to terrestrial systems have gone beyond populations and species to included important landscape-scale attributes (Dale and Beyeler 2001). Since then, agencies and academics focusing on specific management contexts have favored simpler approaches, including either a “landscape context” component (Unnash *et al.* 2008, Tierney *et al.* 2009) or individual key landscape-level attributes (e.g., connectivity; Harwell

et al. 1999). These conceptual models would fail to capture important scales of organisation for urban woodlands.

In cities, socio-economic processes interact with ecological processes via urban structures to create different scales of ecological organisation (Cadenasso *et al.* 2007). In addition to local patches (~10-500 m) and landscapes (~5-20 km), urban woodlands are highly structured at intermediate scales (~0.5-5 km). This intermediate scale captures the existence of small islands of urban woodlands composed of a few patches of forest with different land use histories, leading to different age, structure and composition. These islands are isolated among other types of land cover, which can be a significant barrier for wildlife movement and plant dispersal. The structuring effect of humans at intermediate scales affects all three of Karr's original ecological components and may yield distinctive key attributes of urban woodland integrity. Not surprisingly, these reflect human management scales like city parks or vacant lots and have been proposed as an appropriate unit for an integrative urban ecology (Pickett *et al.* 2010). In forests, mismatches in the scale at which ecological and social processes operate could have important consequences for the whole system (Seidl *et al.* 2016), and characterization of urban woodlands must take human-created scales of ecological organization into consideration.

3. Are cities a disturbance in and of themselves?

For many biologists, the first instinct is to think of urbanization itself as a disturbance (Grimm *et al.* 2016). In this view, urban woodlands are by definition in a perpetually disturbed state. To some extent, this is true since urban development in formerly forested areas leads to a loss of biomass from the system and to a more gradual fragmentation of remaining stands (Williams *et al.* 2009). Human activity then overlays a distinctive disturbance regime including physical disturbances and contaminants (Pickett *et al.* 2010), but also tree planting and the removal of diseased trees before they have a chance to be toppled by a windthrow (Roman *et al.* 2018). Although higher disturbance frequency often means that their after-effects become blurred, these events can be defined through the same

properties that are used to define disturbance regime in natural areas, such as severity and size (Grimm *et al.* 2016).

Of course, all forested ecosystems experience some type of natural disturbance regime, whether it be small-scale canopy gap dynamics or more severe windthrows, insect epidemics and fires (Attiwill 1994). This is a well-recognized component of ecological integrity (Harwell *et al.* 1999, Andreasen *et al.* 2001, Unnash *et al.* 2008). However, explicit indicators of disturbance regime did not appear in indices developed to inform management decisions in national parks (e.g., Tierney *et al.* 2009). One reason might be that in natural areas, disturbance regime is strongly related to landscape scale forest succession. In urban woodlands, even small-scale tree disease outbreaks can have profound impacts on ecosystems, but there is much that we still don't know about how such disturbances interact to influence ecosystem processes (McPhearson *et al.* 2016) and push woodlands along historically consistent successional sequences or not (e.g. Carreiro and Zipperer 2011). Rather than conflating these processes, conceptual models of ecological integrity should recognize the importance of disturbances across scales in urban systems, remaining aware of important sources of uncertainty in linking them with ecosystem development.

4. How we conceptualize ecosystems matters: in cities, resilience is key

Most conceptual models of ecological integrity include some component reflecting succession following a major disturbance (Harwell *et al.* 1999, Andreasen *et al.* 2001). Implicitly or explicitly, this often reflects a notion of ecosystems as tending towards a single state attractor (Clements 1916). Although modern ecology has a more nuanced understanding of forest dynamics, treating succession as a deterministic process has the advantage of facilitating comparison to a state of reference (Pickett and Cadenasso 2002). For instance, in the National Park context of Tierney *et al.* (2009), a larger proportion of early successional forests, with a modified species composition and structure, would indeed reflect lower ecological integrity in comparison with natural small scale gap phase

succession. In the context of urban woodlands, however, this successional component becomes difficult to apply.

Urban ecosystems are highly dynamic, unpredictable and multi-equilibrial (Pickett *et al.* 1992). One way to tackle this complexity is to break up ecological integrity into a different set of ecological components: current well-being, resilience, and capacity to develop, regenerate and evolve (Kay 1991, Kay and Regier 2000). In practical terms, this means emphasizing processes associated with ecosystem development like energy and nutrient capture as indicative of an ecosystem's capacity to self-organize (Müller *et al.* 2000). Existing conceptual models of ecological integrity have largely focused on the “current well-being” (Kay and Regier 2000) of forests, but integration of resilience into management practices is emerging as an overarching concern in urban ecosystems (Alberti and Marzluff 2004, Barron *et al.* 2016, McPhearson *et al.* 2016). Going still further, recent efforts to conceive whole cities as ecosystems have focused on integrating social processes and human forms into the ecosystem concept (Alberti *et al.* 2003, Cadenasso *et al.* 2006, Grimm *et al.* 2013) and have come to the conclusions that resilience (and therefore integrity) depends not only on ecosystem function, but also on the maintenance of social processes (Alberti *et al.* 2003). Practitioners must therefore develop new conceptual models that explicitly take self-organization of ecosystems into consideration, as well as the social processes that help maintain it.

5. Integrity is in the eye of the beholder (and they are many)

In theory, conceptual models of ecological integrity are developed by a small group of objective experts and based on their empirical knowledge of the ecosystem. In practice however, experts have disciplinary and cultural biases (McBride and Burgman 2011) and empirical knowledge comes with an irreducible degree of uncertainty. More importantly, science cannot inform us on “right” or “wrong” in a multi-state system (Manuel-Navarrete *et al.* 2004). Still, in a management perspective, some ecosystem attributes must be deemed “more valuable” than others (Jax 2005). Among the conceptual models we reviewed, it was not uncommon for the experts involved to go unmentioned and the model development

process to remain undocumented (e.g., SÉPAQ 2014). Explicit recognition of value judgements into conceptual model development helps ensure an accurate translation of conservation priorities, but it also crucially promotes the social legitimacy of resulting indices (Wurtzebach and Schultz 2016).

The range of actors with an investment in urban woodlands can lead to widely different values being accorded to nature (Tyrväinen *et al.* 2003), resulting in difficult consensus and delaying decisive action (Reed 2008). In a review of 14 city-level forest management plans, Ordonez and Duinker (2013) noted the relatively low importance accorded to public input. Conversely, indicators for urban forest resources developed by academics can have low uptake by municipalities due to city-to-city differences in management parameters (Barron *et al.* 2016). Implementation and buy-in by the full range of environmental actors depends on perceived accuracy and legitimacy of conservation criteria. At the same time, conceptual models of ecological integrity in urban woodlands must remain grounded in empirical knowledge about the ecological states that are biophysically feasible (Manuel-Navarrete *et al.* 2004). This can only be achieved through transparency in terms of tradeoffs made and decisions made, and how these led to resulting model components. Implementation of ecological integrity as a management criterion in urban woodlands is therefore a fundamentally translational process, informed both by the values of a range of actors and scientific knowledge (Juan *et al.* 2018).

Roadmap to implementation

Whether the ultimate aim is a multi-metric index (Andreasen *et al.* 2001) or report card (Harwell *et al.* 1999), we have highlighted some of the roadblocks that currently prevent implementation of existing conceptual models of ecological integrity in urban woodland management. Is it therefore possible to generate conceptual models of ecological integrity that are adapted to the specific characteristics of these systems? We present a framework for the development of stakeholder-defined concept of ecological integrity specific to their biome, landscape context and urbanization process (figure 2.2). Recognizing the contextuality of ecological integrity, scientists can act as facilitators in the co-development

of conceptual models of ecological integrity in urban woodlands, providing context and expert knowledge on ecological trade-offs (Manuel-Navarrete *et al.* 2004). Leaning on adaptive management principles (Grumbine 1994), our framework provides a way forward for the implementation of ecological integrity in cities. In Box C and Figure 2.3, we present our experience identifying components and key ecological attributes of ecological integrity via this process for the specific case of urban woodlands in the Montreal area (Canada), and thus propose a region-specific conceptual model of ecological integrity for this type of ecosystem



Figure 2.2 To be implemented in urban ecosystems, both reference criteria and conceptual models of ecological integrity should be the result of consultative processes taking into consideration a variety of environmental actors as well as scientists. This results in a co-development process through which environmental actors can inform on important value judgements and scientists can provide ecological knowledge on which ecosystem states are biophysically feasible.

Box C. Implementing ecological integrity in northern temperate urban woodlands

The Canadian city of Montreal is a metropolitan area with 3.7M inhabitants situated in the sugar maple-hickory subdomain of the northern North American temperate forest. Following development of major highways, land conversion from forest to agricultural to suburban developments have led to important losses in forest land cover (Dupras and Alam 2014). City biologists, environmental organizations, citizen groups and practitioners set the conservation priorities in remaining woodlands. Ad-hoc environmental diagnostic tools employed by these different groups invoke qualities such as naturalness, ecological integrity, ecosystem integrity, watershed integrity, which are variously (though not always) subsumed under “conservation -” or “ecological value”. We used a collaborative approach to develop a concept of ecological integrity that could provide an explicit and transparent basis for the development of tailored indices for conservation action prioritization by these various stakeholders.

Consultation

Who? Eleven professional biologists, city managers, provincial land planners, scientists associated with regional environmental NGOs as well as academic researchers (see Annexe A, Appendix A.1).

In what format? A core group was invited to participate in an initial workshop, while additional participants were later contacted and interviewed individually. Our approach was iterative, including preparation questions to the workshop, workshop summary document and a subsequent follow-up questionnaire survey.

Aim and Scope

Broad or narrow interpretation? Participants each provided their interpretation of ecological integrity, and a common working definition was reached through consensus. While participants recognized the importance of a plurality of ways to value nature, there was agreement to constrain the discussion to ecological components and key attributes that would allow practitioners to compare urban woodlands with more natural forests.

What ecosystem type? Mesic deciduous forests dominated by sugar maple, a common vegetation type in the area.

Model development

What kind? From an initial literature review of ecological components and key attributes, stakeholders collaboratively produced a working hierarchical conceptual model of ecological integrity. Successive drafts of the conceptual model were then submitted to individual participants to clarify their thoughts via interviews. Overarching themes emerged from these discussions:

What spatial scales? Participants defined three important scales (Figure 2.4): local patch (~10 to 500 m), land cover (~0.5 to 5 km) and landscape (~5 to 20 km). In particular, the intermediate scale was considered of critical importance because it reflects scale at which conservation actions are planned.

What key attributes?

- At small spatial scales, functions related to water and soil processes were considered more important, whereas habitat functions for different taxa and connectivity were highlighted at larger scales.
- For most participants, forest integrity could not be separated from species composition but for several, maintained functionality was the over-riding criteria for ecological integrity in these ecosystems.
- Resilience and self-organization (in the form of succession) of woodlands was recognized as the ultimate goal, but implementation of these attributes was identified as a major challenge and crucial to the improvement of current practices (Annexe A , Appendices A.2, A.3) for initial pool of key attributes considered, working model and workshop vote counts).

Adaptive management

Several of the key attributes retained are not currently taken into consideration by participants due to a lack of data, workable indicators or assessment methods (indicated with a * Figure 2.3). This lays out clear research agenda for urban ecologists and informs on the uncertainties involved in conservation decision-making.

In ecosystems where multiple potential ecological outcomes are possible, which one is considered to have the most integrity is rooted in the perception of the stakeholders (roadblock 5). While methods for stakeholder engagement have matured notably, success is still strongly dependent on the quality of the process used to achieve it (Reed 2008). Who are the stakeholders? What are the social processes that tie them to urban ecosystems? Do inequalities such as power relationships exist among them? In Box C, stakeholders were identified based on their involvement in urban woodland management in Montreal (Canada) and southern Québec, as well as their reliance on ecological integrity as part of urban woodland conservation prioritization. This represented a diverse group that included environmental groups, city and provincial managers as well as private-sector biologists, with comparable expertise level in environmental management. Stakeholder analysis based on these questions can inform the consultation process in very practical ways (Reed *et al.* 2009; Figure 2.2). For instance, Prell *et al.* (2007) found field visits to be a valuable tool to overcome inequalities among stakeholders with a broad range of education backgrounds. Recent attempts to implement normative ecological criteria have also shown the usefulness of formalized consultative methods like panel-based participatory modelling (Oliver 2002, Barron *et al.* 2016), and workshops involving a wider breadth of stakeholders (Vickerman

and Kagan 2014). Because translating a normative concept like ecological integrity into a formal conceptual model relies on developing common definitions as well as sharing experiences and knowledge, consultation should be seen as an iterative process rather than as a once-off activity (Juan *et al.* 2018).

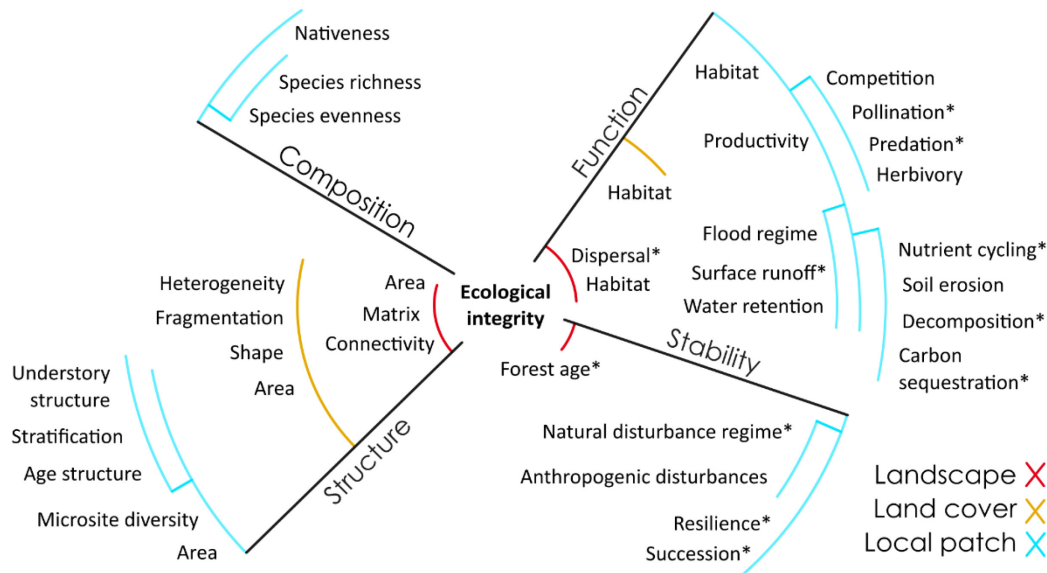


Figure 2.3 Conceptual model of ecological integrity for urban woodlands in Montreal (Canada). Components and key ecological attributes were identified through an iterative process that included initial rounds of question, a workshop, as well as follow-up interviews (Box C, Annexe A, Appendices A.2, A.3). Stars (*) indicate key ecological attributes for which participants felt few tools were available to allow for implementation in day-to-day woodland characterization.

Defining the scope of a collaborative process is a critical step that can help alleviate frustrations later on and achieve important goals (roadblock 1, Figure 2.2). As explained in Box C, a core group of stakeholders was invited to an initial workshop. From the full range of potential ecological components and key attributes of ecological integrity, a consensus was reached among participants to work within a narrow concept and exclude considerations of ecosystem services or maintenance of emblematic species. From there, stakeholders can more easily define a reference (Box B) and work together on the

development of a conceptual model customized to their context and goals (Box C, Figure 2.3). Potential formats range from a simple hierarchical sequence of progressively more abstract ideas (e.g., Vickerman and Kagan 2014), to a fully mechanistic representation of how a system is affected by specific stressors (e.g., Parrish *et al.* 2003). Determining which type is appropriate will depend on stakeholder goals, but a range of existing frameworks (Alberti *et al.* 2003, Cadenasso *et al.* 2006, Grimm *et al.* 2013) provides a starting point to express biotic community interactions with urban processes.

Urban woodland characterization begins with identifying important scale of ecological organisation (roadblock 2). Land cover classes emphasize the physical structure of the urban environment. By formulating conceptual models of ecological integrity that recognize important key attributes at this scale, we can begin to untangle the effects of urban structure on urban woodlands and their interaction with human behaviour (Cadenasso *et al.* 2007). In Figure 2.4, we compare three scales of ecological organization critical for documenting ecological integrity in urban ecosystems and highlight some key attributes to be considered for each of these. For instance, Ordonez and Duinker (2013) showed that attributes of species composition and “nativeness” at the local patch scale was a central concern in urban forest management across Canada. However, echoing Alberti (2010), several of the stakeholders in the Montreal project highlighted the overwhelming importance of maintained functionality across scales (Box C). Identifying the scale at which each function is affected is a crucial step in determining those metrics that are available to quantify them.

Implementation of ecological integrity in real-world management contexts has been traditionally seen as a compromise between what is the most important and what it is possible to measure (Andreasen *et al.* 2001, Carignan and Villard 2002). As a result, published conceptual models and indices tend to include key attributes for which we already have well-known metrics; important attributes considered beyond our reach are eliminated during the process of model development. This is apparent in the conceptual models where disturbance regime and other dynamic processes were stressed in definitions of ecological integrity but were not translated into explicit indicators (roadblock 3). While

we recognize that this has the non-trivial benefit of enabling quantification and simplifying communication of results to non-specialist stakeholders, this can also create a false sense of completeness. By retaining key attributes that may seem intractable today, stakeholders will ensure the continued relevance of conceptual models of ecological integrity when metrics for these key attributes mature enough to inform day-to-day decision making.

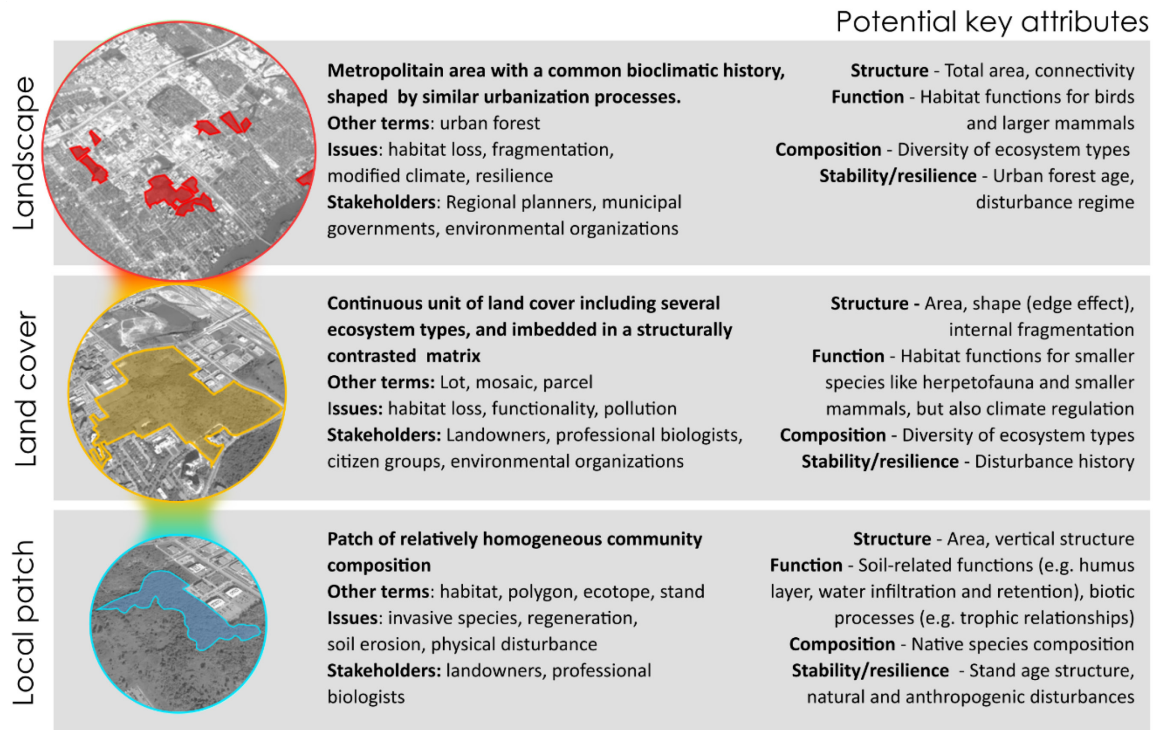


Figure 2.4 Scales of ecological organization in urban ecosystems and consequences for identification of key attributes of ecological integrity. Potential key attributes that should be considered at each scale are organized according to the common framework proposed by Karr *et al.* (1986) and formalized by Andreasen *et al.* (2001) and Dale and Beyeler (2001).

There has been a significant push to make resilience into a truly operable criterion (Quinlan *et al.* 2016). Because in its strictest ecological sense resilience is a stability property that can only be estimated for a single parameter at a time, in reaction to a specific disturbance and within a certain stability domain, many have pointed out that this cannot be done without answering the question: resilience of what and to what (Grimm and Wissel 1997,

Hodgson *et al.* 2015)? In the context of quantifying ecological integrity for urban woodlands, this should mean estimating resistance and recovery parameters to likely disturbances for each key attribute of ecological integrity (roadblock 4). Clearly, this would require a significant amount of information about the system. More pragmatic and immediately applicable methods focusing on assessment rather than measurement have been proposed that try to build on case studies as well as theoretical foundations (Quinlan *et al.* 2016). Accommodating of a variety of formats, these approaches, while downplaying the importance of specific metrics, rely on stakeholder experience of the system to identify pathways that are sensitive to shocks (RA 2010). For instance, following the arrival of invasive pests like *Agrilus planipennis* (Emerald ash borer), urban woodland successional trajectories have become a major concern in Montreal (Box C), and participants recognized the locally abundant invasive shrub *Rhamnus cathartica* as one likely alternative stable state for many woodlands where ash is currently dominant. Focusing on risk identification and alternate strategies, resilience assessment can provide a coarse-scale method of capturing ecosystem resilience that is compatible with implementation of ecological integrity in a multi-equilibrial system.

Under the principles of adaptive management (Grumbine 1994), scientific knowledge should be treated as provisional, and the data and the experience acquired as part of multi-metric index or report card implementation should feed back into our knowledge of the system to inform conceptual model structure (Figure 2.2). Fundamental questions remain about the way ecosystem processes organize in urban woodlands (McPhearson *et al.* 2016). The mass of local-level data collected every day by practitioners could help answer such questions, particularly if they are organized around an explicitly causal representation of ecological integrity. Statistical methods like Structural Equation Modelling (SEM) can use these models to gain empirical insights into ecosystem processes and feedbacks, while still accounting for important unknowns (Grace 2006). For instance, Schweiger *et al.* (2016) tested various causal structures using SEM to link human actions with changes in the ecological integrity of wetlands, as indicated by existing monitoring variables. These models should never be considered as final, but continually fine-tuned in collaboration with stakeholders. In this way, implementation of ecological integrity in urban systems becomes

a process rather than a task, where ecological components and even reference criteria may be adapted or changed with the evolving knowledge of scientists and stakeholders and the availability of new methods, all leading to refinement of indices and other resulting tools.

Conclusion

We are only beginning to understand the myriad ways in which urban woodlands contribute to human well-being. In setting conservation priorities, practitioners and scientists must bridge the gap between goals set by society and the reality of urban ecosystem complexity. In terrestrial systems, the concept of ecological integrity has been developed primarily in natural areas. We asked whether existing conceptual models of ecological integrity could be directly applied to urban woodlands; taking a pragmatic approach we have identified five roadblocks that require the development of models specifically for these systems. These challenges include (1) the scope of the concept of ecological integrity, (2) scales of ecological organization specific to urban areas, (3) the importance and recurrence of disturbances, (4) the importance of resilience, and (5) the contextuality of ecological integrity and the need to include a plurality of stakeholder perceptions. Modern urban ecology provides solutions to these challenges. Illustrated by our experience defining the components and key ecological attributes of urban woodlands in the Montreal region, we have outlined a framework that can guide practitioners in developing tailored conceptual models of ecological integrity that reflect local perception of nature, and begins to integrate social processes into its implementation. Like much of existing environmental regulation, our approach is rooted in a tradition of “ecology in cities”: it seeks to apply concepts developed outside of cities to ecological communities in urban landscapes (McDonnell 2011). Because they inform which woodlands we keep, conservation criteria like ecological integrity are one lever through which we shape urban forests. As our understanding deepens about the interconnectedness of social and ecological processes, we are hopeful that we can eventually move towards a criterion of socio-ecological integrity for urban woodlands that also includes social processes. In the meantime, we hope we have provided practitioners with a pragmatic path towards implementing ecological integrity in urban woodlands.

Acknowledgements

This research was made possible by funding from a Collaborative Research and Development grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and from WSP. The manuscript greatly benefitted from comments from F. Neira, S. Calmé, L. Lecuyer and D. McKinney. We are thankful to participants in the workshop and following interviews as well as comments on the manuscript: M. Lapointe, M. Joly, C. Patry, M-A Guertin, K Marineau, S. Comptois, C. Thiffault, R. Flemming, A. Dupuch.

References

- [APC] Agence Parcs Canada. 2000. Intacts pour les générations futures ? Volume II : Une Nouvelle Orientation pour les Parcs Nationaux du Canada. Ottawa, Report no R62-323/2000-1.
- Alberti, M. 2010. Maintaining ecological integrity and sustaining ecosystem function in urban areas. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2:178–184.
- Alberti, M., and J. M. Marzluff. 2004. Ecological resilience in urban ecosystems: Linking urban patterns to human and ecological functions. *Urban Ecosystems* 7:241–265.
- Alberti, M., J. M. Marzluff, E. Schulenberger, G. Bradley, C. Ryan, and C. Zumbrunnen. 2003. Integrating Humans into Ecology: Opportunities and Challenges for Studying Urban Ecosystems. *BioScience* 53:1169.
- Andreasen, J. K., R. V. O'Neill, R. Noss, and N. C. Slosser. 2001. Considerations for the development of a terrestrial index of ecological integrity. *Ecological Indicators* 1:21–35.
- Aronson, M. F. J., C. A. Lepczyk, K. L. Evans, M. A. Goddard, S. B. Lerman, J. S. MacIvor, C. H. Nilon, and T. Vargo. 2017. Biodiversity in the city: key challenges for urban green space management. *Frontiers in Ecology and the Environment* 15:189–196.
- Aronson, M. F. J., *et al.*. 2016. Hierarchical filters determine community assembly of urban species pools. *Ecology* 97:2952–2963.
- Attiwill, P. M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63:247–300.
- Backstrom, A. C., G. E. Garrard, R. J. Hobbs, and S. A. Bekessy. 2018. Grappling with the social dimensions of novel ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 16:109–117.
- Barron, S., S. Sheppard, and P. Condon. 2016. Urban forest indicators for planning and designing future forests. *Forests* 7:208.
- Cadenasso, M. L., S. T. A. Pickett, and M. J. Grove. 2006. Integrative approaches to investigating human-natural systems : the Baltimore ecosystem study. *Natures Sciences Sociétés* 14:4–14.
- Cadenasso, M. L., S. T. A. Pickett, and K. Schwarz. 2007. Spatial heterogeneity land in urban

- cover ecosystems: conceptualizing land cover and a framework for classification. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:80–88.
- Capmourteres, V., and M. Anand. 2016. “Conservation value”: a review of the concept and its quantification. *Ecosphere* 7:1–19.
- Carignan, V., and M.-A. Villard. 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental Monitoring and Assessment* 78:45–61.
- Carreiro, M. M., and W. C. Zipperer. 2011. Co-adapting societal and ecological interactions following large disturbances in urban park woodlands. *Austral Ecology* 36:904–915.
- Clements, F. E. 1916. *Plant succession. An analysis of the development of vegetation.* Canergie Institution of Washington.
- Dale, V. H., and S. C. Beyeler. 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* 1:3–10.
- Dobbs, C., F. J. Escobedo, and W. C. Zipperer. 2011. A framework for developing urban forest ecosystem services and goods indicators. *Landscape and Urban Planning* 99:196–206.
- Dudley, N. 2008. *Guidelines for applying protected area management categories.* Page Best practices: protected area guidelines series. Gland, Switzerland.
- Duncan, R. P., S. E. Clemants, R. T. Corlett, A. K. Hahs, M. A. Mccarthy, M. J. McDonnell, M. W. Schwartz, K. Thompson, P. A. Vesk, and N. S. G. Williams. 2011. Plant traits and extinction in urban areas: A meta-analysis of 11 cities. *Global Ecology and Biogeography* 20:509–519.
- Dupras, J., and M. Alam. 2014. Urban sprawl and ecosystem services: a half century perspective in the Montreal area (Quebec, Canada). *Journal of Environmental Policy & Planning* 17:180–200.
- Faber-Langendoen, D., C. Hedge, M. Kost, S. Thomas, L. Smart, R. Smyth, J. Drake, and S. A. Menard. 2012. *Assessment of Wetland Ecosystem Condition across Landscape Regions : A Multi-metric Approach Part A . Ecological Integrity Assessment Overview and Field Study in Michigan and Indiana.* Washington, D.C.
- Gómez-Baggethun, E., and D. N. Barton. 2013. Classifying and valuing ecosystem services for urban planning. *Ecological Economics* 86:235–245.
- Goodness, J. 2018. Urban landscaping choices and people’s selection of plant traits in Cape

- Town, South Africa. *Environmental Science & Policy* 85:182–192.
- Grace, J. B. 2006. *Structural equation modeling and natural systems*. Cambridge University Press.
- Grimm, N. B., S. T. A. Pickett, R. L. Hale, and M. L. Cadenasso. 2016. Does the ecological concept of disturbance have utility in urban social-ecological-technological systems? *Ecosystem Health and Sustainability* 3:1–25.
- Grimm, N. B., C. L. Redman, C. G. Boone, D. L. Childers, S. L. Harlan, and B. L. T. Ii. 2013. Viewing the urban socio-ecological system through a sustainability lens: lessons and prospects from the central Arizona-Phoenix LTERS program. Pages 217–246 *in* S. J. Singh, H. Haberl, M. Chertow, M. Mirtl, and M. Schmid, editors. *Long Term Socio-Ecological Research*. Springer Netherlands.
- Grimm, V., and C. Wissel. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109:323–334.
- Grumbine, R. E. 1994. What Is Ecosystem Management? *Conservation Biology* 8:27–38.
- Harwell, M. A. *et al.*. 1999. A framework for an ecosystem integrity report card. *BioScience* 49:543–556.
- Heink, U., and I. Kowarik. 2010. What are indicators? On the definition of indicators in ecology and environmental planning. *Ecological Indicators* 10:584–593.
- Hodgson, D., J. L. McDonald, and D. J. Hosken. 2015. What do you mean, ‘resilient’? *Trends in Ecology & Evolution* 30:503–506.
- Ives, C. D., P. E. Lentini, C. G. Threlfall, K. Ikin, D. F. Shanahan, G. E. Garrard, S. A. Bekessy, R. A. Fuller, L. Mumaw, L. Rayner, R. Rowe, L. E. Valentine, and D. Kendal. 2016. Cities are hotspots for threatened species. *Global Ecology and Biogeography* 25:117–126.
- Jax, K. 2005. Function and “functioning” in ecology : what does it mean? *Oikos* 111:641–648.
- Juan, S. De, J. Hewitt, M. Dulce, and S. Thrush. 2018. Translating Ecological Integrity terms into operational language to inform societies. *Journal of Environmental Management* 228:319–327.
- Karr, J. R., and D. R. Dudley. 1981. Ecological perspective on water quality goals. *Environmental Management* 5:55–68.
- Karr, J. R., K. D. Fausch, P. L. Angermeier, P. R. Yant, and I. J. Schlosser. 1986. Assessing

- biological integrity in running waters a method and its rationale. *Illinois Natural History Survey* 5:1–28.
- Kay, J. J. 1991. A nonequilibrium thermodynamic framework for discussing ecosystem integrity. *Environmental Management* 15:483–495.
- Kay, J. J. J., and H. Regier. 2000. Uncertainty, Complexity and Ecological Integrity: insights from an ecosystem approach. Pages 121–156 *in* P. Crabbé, A. Holland, L. Ryszkowski, and L. Westra, editors. *Implementing ecological integrity: Restoring regional and global environmental and human health*. Kluwer Academic Publishers.
- Keiter, R. B. 2004. Ecological Concepts, Legal Standards, and Public Land Law: An Analysis and Assessment. *Natural Resources Journal* 44:943–988.
- Kowarik, I. 2011. Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environmental Pollution* 159:1974–1983.
- Landres, P. B., P. Morgan, and F. J. Swanson. 1999. Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecological Applications* 9:1179–1188.
- Lehvävirta, S., and H. Rita. 2002. Natural regeneration of trees in urban woodlands. *Journal of Vegetation Science* 13:57–66.
- De Leo, G. A., and S. Levin. 1997. The Multifaceted Aspects of Ecosystem Integrity. *Conservation Ecology* 1:3.
- Lindhe, A., and B. Drakenberg. 2016. Forest Integrity Assessment - a simple and user-friendly tool for assessing and monitoring biodiversity conditions in forests and forest remnants.
- Lovett, G. M., M. M. Traynor, R. V. Pouyat, M. M. Carreiro, W. X. Zhu, and J. W. Baxter. 2000. Atmospheric deposition to oak forests along an urban-rural gradient. *Environmental Science and Technology* 34:4294–4300.
- Manuel-Navarrete, D., J. J. Kay, and D. Dolderman. 2004. Ecological integrity discourses: Linking ecology with cultural transformation. *Human Ecology Review* 11:215–229.
- McBride, M., and M. A. Burgman. 2011. What is expert knowledge, how is such knowledge gathered, and how do we use it to address questions in landscape ecology? Pages 11–38 *in* A. H. Perera, C. J. Johnson, and C. A. Drew, editors. *Expert knowledge and its application in landscape ecology*. Springer Science.
- Mcdonnell, M. J. 2011. The History of Urban Ecology An Ecologist's Perspective. Pages 5–13

- in* J. Niemelä, J. H. Breuste, T. Elmqvist, G. Guntenspergen, P. James, N. E. McIntyre, and M. J. McDonnell, editors. *Urban Ecology Patterns, Processes, and Applications*. Oxford University Press.
- McDonnell, M. J., and A. K. Hahs. 2008. The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: Current status and future directions. *Landscape Ecology* 23:1143–1155.
- McDonnell, M. J., and A. K. Hahs. 2015. Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46:261–280.
- McPhearson, T., S. T. A. Pickett, N. B. Grimm, J. Niemelä, M. Alberti, T. Elmqvist, C. Weber, D. Haase, J. Breuste, and S. Qureshi. 2016. Advancing Urban Ecology toward a Science of Cities. *BioScience* 66:198–212.
- Messenger, S. 1986. Alkaline runoff, soil pH and white oak manganese deficiency. *Tree Physiology* 2:317–325.
- Müller, F., R. Hoffmann-Kroll, and H. Wiggering. 2000. Indicating ecosystem integrity— theoretical concepts and environmental requirements. *Ecological Modelling* 130:13–23.
- Niemeijer, D., and R. S. de Groot. 2008. A conceptual framework for selecting environmental indicator sets. *Ecological Indicators* 8:14–25.
- Niemelä, J. 1999. Is there a need for a theory of urban ecology? *Urban Ecosystems* 3:57–65.
- Nilon, C. H. *et al.* 2017. Planning for the future of urban biodiversity: A global review of city-scale initiatives. *BioScience* 67:332–342.
- Noss, R. 2004. Can urban areas have ecological integrity. *Proceedings, 4th International Wildlife Symposium*, eds ...:3–8.
- Oliver, I. 2002. An expert panel-based approach to the assessment of vegetation condition within the context of biodiversity conservation stage 1: The identification of condition indicators. *Ecological Indicators* 2:223–237.
- Oliver, I., P. L. Smith, I. Lunt, and D. Parkes. 2002. Pre-1750 vegetation, naturalness and vegetation condition: What are the implications for biodiversity conservation? *Ecological Management and Restoration* 3:176–178.
- Ordóñez, C., and P. N. Duinker. 2012. Ecological integrity in urban forests. *Urban Ecosystems* 15:863–877.

- Ordóñez, C., and P. N. Duinker. 2013. An analysis of urban forest management plans in Canada: Implications for urban forest management. *Landscape and Urban Planning* 116:36–47.
- Palma, E., J. A. Catford, R. T. Corlett, R. P. Duncan, A. K. Hahs, M. A. McCarthy, M. J. McDonnell, K. Thompson, N. S. G. Williams, and P. A. Vesk. 2017. Functional trait changes in the floras of 11 cities across the globe in response to urbanization. *Ecography* 40:875–886.
- Parrish, J. D., D. P. Braun, and R. S. Unnasch. 2003. Are We Conserving What We Say We Are? Measuring Ecological Integrity within Protected Areas. *BioScience* 53:851.
- Pickett, S. T. A., and M. L. Cadenasso. 2002. The ecosystem as a multidimensional concept: Meaning, model, and metaphor. *Ecosystems* 5:1–10.
- Pickett, S. T. A. *et al.* 2010. Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *Journal of Environmental Management* 92:331–362.
- Pickett, S. T. A., T. V. Parker, and P. L. Fiedler. 1992. The new paradigm in ecology: implications for conservation biology above the species level. Pages 65–88 *in* P. L. Fiedler and S. K. Jain, editors. *Conservation Biology: the theory and practice of nature conservation, preservation, and management*. Chapman & Hall, New York and London.
- Pregitzer, C. C., S. Charlop-Powers, S. Bibbo, H. M. Forgone, B. Gunther, R. A. Hallett, and M. A. Bradford. 2019. A city-scale assessment reveals that native forest types and overstory species dominate New York City forests. *Ecological Applications* 29:1–12.
- Prell, C., K. Hubacek, M. Reed, C. Quinn, N. Jin, J. Holden, T. Burt, M. Kirby, and J. Sendzimir. 2007. If you have a hammer everything looks like a nail: traditional versus participatory model building. *Interdisciplinary Science Reviews* 32:263–282.
- Quinlan, A. E., M. Berbès-Blazquez, L. J. Haider, and G. D. Peterson. 2016. Measuring and assessing resilience : broadening understanding through multiple disciplinary perspectives. *Journal of Applied Ecology* 53:677–687.
- Reed, M. S. 2008. Stakeholder participation for environmental management: A literature review. *Biological Conservation* 141:2417–2431.
- Reed, M. S., A. Graves, N. Dandy, H. Posthumus, K. Hubacek, J. Morris, C. Prell, C. H. Quinn, and L. C. Stringer. 2009. Who’s in and why? A typology of stakeholder analysis methods for natural resource management. *Journal of Environmental Management* 90:1933–1949.

- [RA] Resilience Alliance. 2010. Assessing Resilience in Social-Ecological Systems: Workbook for Practitioners.
- Roman, L. A. *et al.* 2018. Human and biophysical legacies shape contemporary urban forests: A literature synthesis. *Urban Forestry and Urban Greening* 31:157–168.
- Schweiger, E. W., J. B. Grace, D. Cooper, B. Bobowski, and M. Britten. 2016. Using structural equation modeling to link human activities to wetland ecological integrity. *Ecosphere* 7:1–30.
- Seidl, R., T. A. Spies, D. L. Peterson, S. L. Stephens, and J. A. Hicke. 2016. Searching for resilience: Addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. *Journal of Applied Ecology* 53:120–129.
- [SÉPAQ] Société des établissements de plein air du Québec. 2014. Programme de suivi de l'intégrité écologique (PSIE).
- Su, M., B. D. Fath, and Z. Yang. 2010. Urban ecosystem health assessment: A review. *Science of the Total Environment* 408:2425–2434.
- Tierney, G. L., D. Faber-Langendoen, B. R. Mitchell, W. G. Shriver, and J. P. Gibbs. 2009. Monitoring and evaluating the ecological integrity of forest ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:308–316.
- Tyrväinen, L., H. Silvennoinen, and O. Kolehmainen. 2003. Ecological and aesthetic values in urban forest management. *Urban Forestry and Urban Greening* 1:135–149.
- Unnash, R. S., D. P. Braun, P. J. Comer, and G. E. Eckert. 2008. The Ecological Integrity Assessment Framework: A Framework for Assessing the Ecological Integrity of Biological and Ecological Resources of the National Park System.
- Vickerman, S., and J. S. Kagan. 2014. Assessing Ecological Integrity Across Jurisdictions and Scales.
- White, M. a., R. R. Nemani, P. E. Thornton, and S. W. Running. 2002. Satellite Evidence of Phenological Differences Between Urbanized and Rural Areas of the Eastern United States Deciduous Broadleaf Forest. *Ecosystems* 5:0260–0273.
- Williams, N. S. G. *et al.* 2009. A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology* 97:4–9.
- Wurtzebach, Z., and C. Schultz. 2016. Measuring Ecological Integrity: History, Practical

Applications, and Research Opportunities. *BioScience* 66:446–457.

Zipperer, W. 2002. Species composition and structure of regenerated and remnant forest patches within an urban landscape. *Urban Ecosystems* 6:271–290.

CHAPITRE 3

FUNCTIONAL MARKERS TO PREDICT FOREST ECOSYSTEM PROPERTIES ALONG A RURAL-TO-URBAN GRADIENT

Description de l'article et contribution

Les fonctions écosystémiques et les processus écologiques (propriétés écosystémiques) représentent une composante importante de l'intégrité écologique dans les milieux urbains. Mesurer un grand nombre de telles propriétés dans la caractérisation des écosystèmes urbains serait un défi considérable pour les praticiens. Dans cet article, nous évaluons le potentiel de l'approche par traits fonctionnels pour capter de telles propriétés écosystémiques. Plus spécifiquement, nous demandons :

- Est-ce que les traits des communautés végétales associés avec un gradient d'urbanisation sont les meilleurs prédicteurs de changement dans les propriétés écosystémiques?
- Quel est le pouvoir prédictif des traits agrégés de la communauté pour de telles propriétés, et les modèles linéaires représentent-ils une méthode appropriée de représenter ces relations?

Nos résultats montrent qu'on peut bel et bien prédire les propriétés de l'écosystème à partir des traits de la communauté végétale dans les boisés urbains, et qu'à la fois les traits d'effet et de réponse peuvent y représenter des marqueurs fonctionnels. Pourtant, les traits qui sont sélectionnés ne sont pas nécessairement les mêmes que ceux qui sont associés avec le gradient d'urbanisation. De plus, nos résultats montrent que l'utilisation de relation de modèles linéaires dans l'identification de marqueurs fonctionnels pour les milieux urbains ne représente qu'une approximation de la forme réelle de ces relations.

J'ai conçu le plan expérimental avec le support d'Isabelle Aubin et Bill Shipley. J'ai effectué le travail de terrain avec l'aide de Félix Plante, Jeanne Pelletier et Chiara Chelo. J'ai effectué les analyses de laboratoire avec l'aide de William J. Parsons, Linda Buchan et Daniel Garneau. J'ai

effectué les analyses statistiques avec le support de Bill Shipley. J'ai mené l'interprétation des résultats et la rédaction du manuscrit. Alexandre Bergeron a fourni des informations sur les sites de terrain. Tous les co-auteurs ont contribué à la rédaction du manuscrit.

Une version modifiée de ce chapitre a été acceptée pour publication après le dépôt initial de la thèse :

Cardou, F., Aubin, I., Bergeron A., et Shipley, B. (2020) Functional markers to predict forest ecosystem properties along a rural-to-urban gradient. *J. Veg. Sci.* <https://doi.org/10.1111/jvs.12855> [sous presse].

**Functional markers to predict forest ecosystem properties
along a rural-to-urban gradient**

Françoise Cardou^{1,2,*}, Isabelle Aubin², Alexandre Bergeron³, Bill Shipley¹

¹ Département de Biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec J1K 2R1

² Great Lakes Forestry Centre, Canadian Forest Service, Natural Resources Canada, Sault Ste. Marie, Ontario, Canada

³ Institut de Recherche en Biologie Végétale, Université de Montréal, Montréal, QC, Canada.

*Correspondence : Françoise Cardou, Département de Biologie, Université de Sherbrooke, 2500 Boulevard de l'Université, Sherbrooke, Québec J1K 2R1

Abstract

Questions: With increasing focus on urban sustainability, new tools are needed to manage of urban woodlands for resilience and ecosystem service provision. Functional traits may provide one way of predicting ecosystem properties from woodland composition. We ask whether commonly described multivariate patterns of trait association with urbanization (trait syndromes) capture changes in ecosystem properties associated with urbanization. Given that environmental heterogeneity can generate weak or non-linear trait-ecosystem property relationships, we ask whether linear methods can yield functional markers with significant power for different ecosystem properties.

Location: Montreal metropolitan area (Canada)

Methods: We documented the functional composition of 43 woodlands categorized into five urbanization classes and measured proxies of three ecosystem properties: plant colonization, soil water infiltration and organic matter decomposition. Additionally, we documented two strong environmental drivers of decomposition in urban systems: earthworm density and

climate. We use redundancy analysis to explore community-weighted trait associations with our urbanization gradient. We investigate the predictive power of response and effect traits using multiple linear regression models and compare them to non-linear general additive equivalents.

Results: Functional traits significantly predicted all three ecosystem properties, though predictive power of final models varied widely. A combination of animal-related dispersal modes and seed production emerged for colonization, while root depth-related traits were selected to predict water infiltration. Decomposition was predicted by both response and effect traits, whether or not important environmental drivers were included. When we fitted equivalent non-linear models, we found that traits had largely non-linear relationships with ecosystem properties, and predictive power was improved for both colonization and decomposition.

Conclusions: Our results demonstrate that community-weighted traits of urban woodlands can yield functional markers that capture ecosystem properties, but these are inconsistently identified by “trait syndrome” approaches. In linear combinations, such functional markers provide a testable and generalizable way to quantify ecosystem properties in urban woodlands. Capturing such properties is one important step toward management of woodlands for their continued ability to provide ecosystem services into the future.

Keywords

Decomposition, connectivity, colonization, compaction, water infiltration, ecosystem functioning, functional indicators, urban forest, urban-to-rural gradient, functional markers

Introduction

Over half of the world population now lives in cities, a proportion which is expected to rise to 66% by 2050 (United Nations, 2014). As a worldwide phenomenon contributing to global change, it is crucial that we understand how different levels of urbanization modify the structure and function of ecological communities: these changes have important implications for ecosystem services provision (Alberti, 2010) and the ability of ecosystems to self-organize (Seidl, Spies, Peterson, Stephens, & Hicke, 2016). Relative to more natural systems, plant community dynamics in urban areas are complicated by local-scale anthropogenic activity (Pautasso, 2007), land-use change (Knapp *et al.*, 2008) and habitat fragmentation (Schleicher, Biedermann, & Kleyer, 2011) which interact to shift both taxonomic composition and ecosystem processes (Aronson *et al.*, 2016). In particular, the continuous arrival and establishment of exotic species creates, at the city scale, higher taxonomic heterogeneity and idiosyncratic communities (Pautasso, 2007). These communities can be described in two complementary ways: from a taxonomic perspective, concerned with species identity and abundance, and from a trait-based perspective, by focusing on the abundance of traits and their combinations. Trait-based methods look for patterns linking species assemblage to ecosystem functioning that are not taxon-specific. By focusing on combinations of functional traits whose predictions are generalizable across sites, this approach can predict ecosystem properties that are difficult to capture with taxonomic approaches (Lavorel & Garnier, 2002). We investigate whether functional traits can be used to predict differences in ecosystems properties of urban woodlands.

Functional traits are morpho-, physio- or phenological characteristics of organisms that drive ecosystem function and/or determine individual fitness (Lavorel & Garnier, 2002). That is, some functional traits determine which species from the available species pool will make it through local abiotic and biotic filters (“response traits”), resulting in observable species assemblages, while others feedback to affect ecosystem processes (“effect traits”; Lavorel & Garnier, 2002). These functional traits are commonly expressed as abundance-weighted values (community weighted means, CWM) based on the idea that they effect ecosystems proportionally to their

biomass contribution and capture average community filtering processes (Garnier *et al.*, 2004; Grime, 1998; Shipley, 2010). In urban environments, important filters driving plant community composition include biogeography, regional climate and land use at larger scales, urban form (e.g., infrastructure density) and development history (e.g., city age) at intermediate scales, and finally socio-economic and cultural factors as well as species interactions at smaller scales (Aronson *et al.* 2016). Empirically, investigators have focused on correlations between general trait lists and urbanization to identify trait “syndromes” that capture these filters (reviewed in Williams *et al.*, 2015). For instance, Vallet *et al.* (2010) found that plant urban woodland communities were characterized by higher specific leaf area (SLA), a larger proportion of rosette and semi-rosette lifeforms, affinity for fertile soils, limited underground vegetative reproduction, and short lifespans.

To build on such aggregated insights, functional ecology seeks to formalize trait-environment relationships by identifying suites of traits that predict specific ecosystem properties (Shipley *et al.*, 2016): so-called “functional markers” (*sensu* Garnier *et al.*, 2004). Such markers provide a generalizable way of quantifying ecosystem properties from local-scale vegetation inventories (Lavorel *et al.*, 2011). Thus far, studies have largely focused on the effect of plants on ecosystem properties (Gross *et al.*, 2008; Minden & Kleyer, 2015; Quétier, Thébault, & Lavorel, 2007), generally considering that effect traits provide information on current ecosystem functioning (Díaz *et al.*, 2007), whereas response traits provide information on function stability relative to some disturbance or environmental change (Suding *et al.*, 2008). Under this framework, complex interactions between the community and environmental factors reduce the predictive power of effect traits, yielding weak trait-environment relationships (Poca, Vaieretti, Cingolani, & Pérez-Harguindeguy, 2015). The urban environment has profound effects on the ecosystem properties of woodlands: in addition to altering important local scale hydrological and soil properties, urbanization fragments and isolates remnant woodlands (Alberti, 2010). These changes are linked with plant community structure through both traditional effect pathways, but also response mechanisms that could yield useful functional markers for ecosystem properties in urban woodlands.

Increased isolation due to woodland fragmentation modifies important ecological processes such as colonization, shaping the functional structure of plant communities (Dupré & Ehrlén 2002). On the one hand, this could be due to traits like seed banking that improve the odds of persistence, but evidence for this is inconclusive (e.g. Schleicher *et al.*, 2011). On the other hand, patch occupancy studies in both urban and non-urban systems have shown more consistent differences in dispersal related traits, including seed weight (Kolb & Diekmann, 2005), dispersal mode (Damschen *et al.*, 2008) and seed production (Dupré & Ehrlén, 2002; Kolb & Diekmann, 2005; Schleicher *et al.*, 2011). These patterns have been corroborated in larger scale studies seeking to explain success or failure of plant species across multiple cities (e.g., Knapp *et al.*, 2008). This is a classic example of environmental filtering via altered colonization processes.

In comparison, highly modified biochemical and hydrological functions in urban ecosystems are the result of more complex feedbacks between ecosystem properties and the plant community. One example of this is soil structure. In urban soils, increased soil compaction reduces soil pore size and affects ecological functions like water infiltration, leading to increased runoff (Kozłowski, 1999). Reduced soil pore size, and therefore soil water retention ability, can also create drought-like conditions, reducing photosynthetic activity and nutrient capture (Alameda & Villar, 2012; Canbolat, Bilen, Çakaçi, Sahin, & Aydin, 2006). In return, root architecture shapes soil porosity as well as water infiltration and retention capacity (Angers & Caron, 1998; Bardgett, Mommer, & De Vries, 2014; Ghestem, Sidle, & Stokes, 2011). Roots form channels, create fracture lines in the soil and produce hydrophobic exudates (Angers & Caron, 1998). While there is growing recognition of the importance of root traits for ecosystem processes (Bardgett *et al.*, 2014), these trait-function relationships remain understudied at the community level. In comparison, above-ground traits involved in ecosystem functions like decomposition have been intensively documented.

The effect of leaf traits such as leaf dry matter content (LDMC), lignin, and nitrogen content (LNC), on organic matter decomposition has been demonstrated both at large and small scales (Cornwell *et al.*, 2008; Garnier *et al.*, 2004). This is of considerable interest in urban systems where carbon budgets have become a central concern (Alberti, 2010). Notably however, these

trait-function relationships have typically been documented in controlled environments or along relatively simple gradients (e.g. Fortunel *et al.*, 2009). Attempts to detect these relationships along more complex natural gradients have yielded mixed results, casting doubt on the relative importance of community-weighted effect traits relative to local-scale environmental drivers (Poca *et al.*, 2015). Pouyat and Carreiro (2003) demonstrated that the leaf litter of *Quercus rubra* growing in urban sites could be more recalcitrant than litter of the same species produced in rural sites, despite overall higher mass loss rates of both litter types (i.e. from urban and rural trees) in urban sites. They attributed these results to important local-scale environmental drivers such as soil temperature and exotic earthworms. For woodland communities, disappearance of the litter layer can also modify environmental filtering mechanisms significantly. Some shallow-rooted understory species depend on the year-round moisture retention and temperature regulation provided by a thick litter layer (Fisk, Fahey, Groffman, & Bohlen, 2004; Hale, 2004). While many forest herbs have the resources necessary to punch through these layers in the spring, small-seeded species can struggle to reach the soil to set root (Kostel-Hughes, Young, & Carreiro, 1998). In urban systems, community filtering mechanisms (response traits) may therefore yield more powerful functional markers than even well-documented effect trait-decomposition relationships.

Ecosystem properties like colonization, water infiltration and decomposition (and many others) underlie both the provision of ecosystem services and the ability of woodlands to self-organize (Alberti, 2010; Seidl *et al.*, 2016). With increasing emphasis on urban sustainability, functional markers provide one method to scale up information captured by plant communities to scales relevant for decision-making (Lavorel *et al.*, 2011). We ask two questions. Given that urbanization has strong effects both on the functional structure and ecosystem properties of woodlands, we ask whether changes in functional structure along a rural-to-urban woodland gradient (southern Quebec, Canada) capture differences in ecosystem properties. If this is so, we expect traits associated with urbanization (urban syndrome) to also emerge as functional markers for ecosystem properties. Strong environmental drivers can weaken the predictive power of functional markers and generate non-linear relationships between traits and ecosystem properties (Williams *et al.*, 2015). Using linear methods to describe functional marker

relationship with ecosystem properties, we ask whether our approach has similar power across ecosystem properties, and whether this method reflects the true shape of these relationships. If so, we may be able to quantify important ecosystem properties from local-scale plant community composition and test these relationships across cities.

Methods

Study area

The study was conducted in the northern temperate forest of southern Quebec (Canada, Figure 1.8), in the sugar maple domain. In the absence of large-scale disturbance, the area is typically dominated by *Acer saccharum* in association with *Fagus grandifolia*, *Tilia americana* and *Carya cordiformis* and a canopy gap disturbance regime. Mean annual temperatures range between 2.5 and 5°C and annual precipitation between 900 and 1000mm. Montreal (45.50°N, 73.75°W) is located in an alluvial plain dominated by nutrient-rich marine deposits, experiencing 180-190 growing days per year (Robitaille & Saucier, 1998). The area has seen rapid development in the last 70 years, radiating out from an old city center following highway construction, with land typically going from wooded to farmed, to residential (Dupras & Alam, 2014). More rural sites were selected from the climatically similar Upper St. Lawrence region south of Montreal (45.10° N, 74.20° W; 190-200 growing days), and from the slightly colder region to the west of the city (Upper Outaouais area; 46.00° N, 75.50°W; 170-180 growing days). The Upper St. Lawrence region is located on a sedimentary plateau with thick till deposits: initial settlement and agriculture occurred late and on well-drained morainic islands, which were allowed to regenerate as forests early in the 20th century (Domon & Bouchard, 2007). The upper Outaouais landscape is more hilly: thicker till deposits are often restricted to lower slope grades and narrow lowlands: the area has remained largely forested since colonial times (Robitaille & Saucier, 1998).

Study sites

Forty-three mesic woodland sites were selected to represent five broad categories organized along a rural-to-urban gradient: (1) rural, (2) suburban, (3) large urban parks, (4) small urban parks and (5) small early-successional urban woodlands. These categories were defined using both traditional structural indicators of urbanization, such as proportion of impervious surfaces in a 500 m buffer (e.g., concrete) and woodland area, in addition to indicators of current and historical land-use relevant for vegetation communities (Ramalho & Hobbs, 2012): disturbance history (e.g., signs of agriculture), current disturbance intensity (e.g., formal and informal walking paths) and presence of anthropogenic material in the soil (e.g., construction debris). Exact criteria and number of sites per class are detailed in Table 3.1. At each woodland, a circular plot with a 15 m radius was established (706 m²). To limit edge effects, plots were located at least 20m from the edge and included paths only when path density made it impossible to avoid. Drainage ranged from good to low and slopes from 0 to 8% (with the exception of one site). Soils showed some variability, and the gradient was associated with a shift from mor (category 1) to mull type humus structure (categories 2-5). Although these woodlands ranged in successional stage, all contained mature trees and comparable basal areas (Table 3.1).

Vegetation inventory

Plant community composition was characterized using a contact-point method adapted for forested systems (Aubin, Messier, & Bouchard, 2008). Within each plot, 60 circular quadrats (30 cm in diameter) were sampled 1.5 m apart along six transects radiating out from the center. To obtain an inventory of the understory, the presence of each herbaceous species or woody plant with a diameter at breast height (dbh) under 5 cm was recorded inside each quadrat up to a height of 6 m. Thus, each species had a potential of 60 contact points for each plot. Composition for woody species with a dbh >5 cm was documented in the same way for the canopy layer directly over each quadrat to obtain the canopy strata inventory. This inventory was merged with the understory inventory to obtain whole-community composition. Plots were sampled three times from May to September 2015-2016 to obtain floristic data for all species

present during the growing season. The following taxa were identified only to the genus level: *Amelanchier* sp., *Crataegus* sp., *Lonicera* sp., *Parthenocissus* sp. Because species in these genera potentially present at our sites are functionally similar, we expect this granularity to have only small effects on our results. Nomenclature follows Brouillet *et al.* (2010). Occurrence frequency (%) both for the understory layer and for the whole community was calculated as the proportion of points where a species was present within the plot. A standard tree inventory (dbh of live stems > 5 cm, identified to the species) of each plot was also recorded to obtain descriptive metrics of tree cover: average dbh (cm), basal area (m^2ha^{-1}), stem density ($\text{stem}^1\text{ha}^{-1}$), as well as stand composition (Table 3.1).

Trait measurements

Traits included in our analyses were based on trait-ecosystem property relationships documented in the literature and detailed in Figure 3.1. We focused on soft traits (*sensu* Hodgson *et al.*, 1999) that could reasonably be documented for a large number of species. In some cases, this involved relying on coarse morphological traits like root architecture categories as proxy to provide information on traits more difficult to measure like root length density and fine root diameter. Traits were documented or measured for species accounting for a total of at least 80% of occurrences in a plot (Garnier *et al.* 2004). Reproductive, root and whole-organism traits were obtained from the TOPIC database (Aubin *et al.*, 2020). Anemochorous species were divided into long and short disperser according to typology in Vittoz and Engler (2007). Data gaps for root-traits were filled via direct field measurement: this consisted of gently excavating the root system and locating the bulk of its fine roots for three to ten individuals of a given species. Relative rooting depth and soil profile (cm) were recorded and rooting depth category attributed by combining the two.

Table 3.1 Urbanization gradient: sites were categorized among urbanization classes according to six a-priori criteria. Evaluation of each criteria was based on field visits and satellite imagery interpretation. Descriptive measures of stand structures were obtained after the fact and are indicated with standard deviations to provide context (stems > 5 cm dbh). Star (*) indicates that decomposition measurement could not be completed at one site and it was therefore excluded from analyses for that function

Variable	Urbanization category				
	1	2	3	4	5
N	9	8	9	11	6*
<i>A priori criteria</i>					
Proportion of impervious surfaces (% in 500m buffer)	<1	<30	----- >30 -----		
Woodland area (ha)		----- >10 -----		----- <10 -----	
Disturbance – history	--- Indistinguishable ---		Old	Average	Recent
Disturbance – intensity	Minimal	----- Average -----		----- High -----	
Recreational use	----- None / low -----		Average	----- High -----	
Soil disturbance	None	----- Minimal -----		Medium	High
<i>In situ descriptive measures</i> (mean ± s.d.)					
Basal area (m ² /ha)	34 ± 5	33 ± 4	33 ± 6	32 ± 11	35 ± 11
Stem density (stems/ha)	931 ± 297	523 ± 250	551 ± 177	796 ± 325	1138 ± 266
Average dbh (cm)	17 ± 5	26 ± 8	24 ± 5	19 ± 3	17 ± 4
Forest cover	<i>Acer saccharum</i>	<i>Acer saccharum</i>	<i>Acer saccharum</i>	<i>Populus deltoides</i>	<i>Populus deltoides</i>
	<i>Fagus grandifolia</i>	<i>Carya cordiformis</i>	<i>Acer rubrum</i>	<i>Fraxinus pensylvanica</i>	<i>Quercus rubra</i>
	<i>Tilia americana</i>	<i>Fagus grandifolia</i>	<i>Betula alleghaniensis</i>	<i>Acer rubrum</i>	<i>Tilia americana</i>

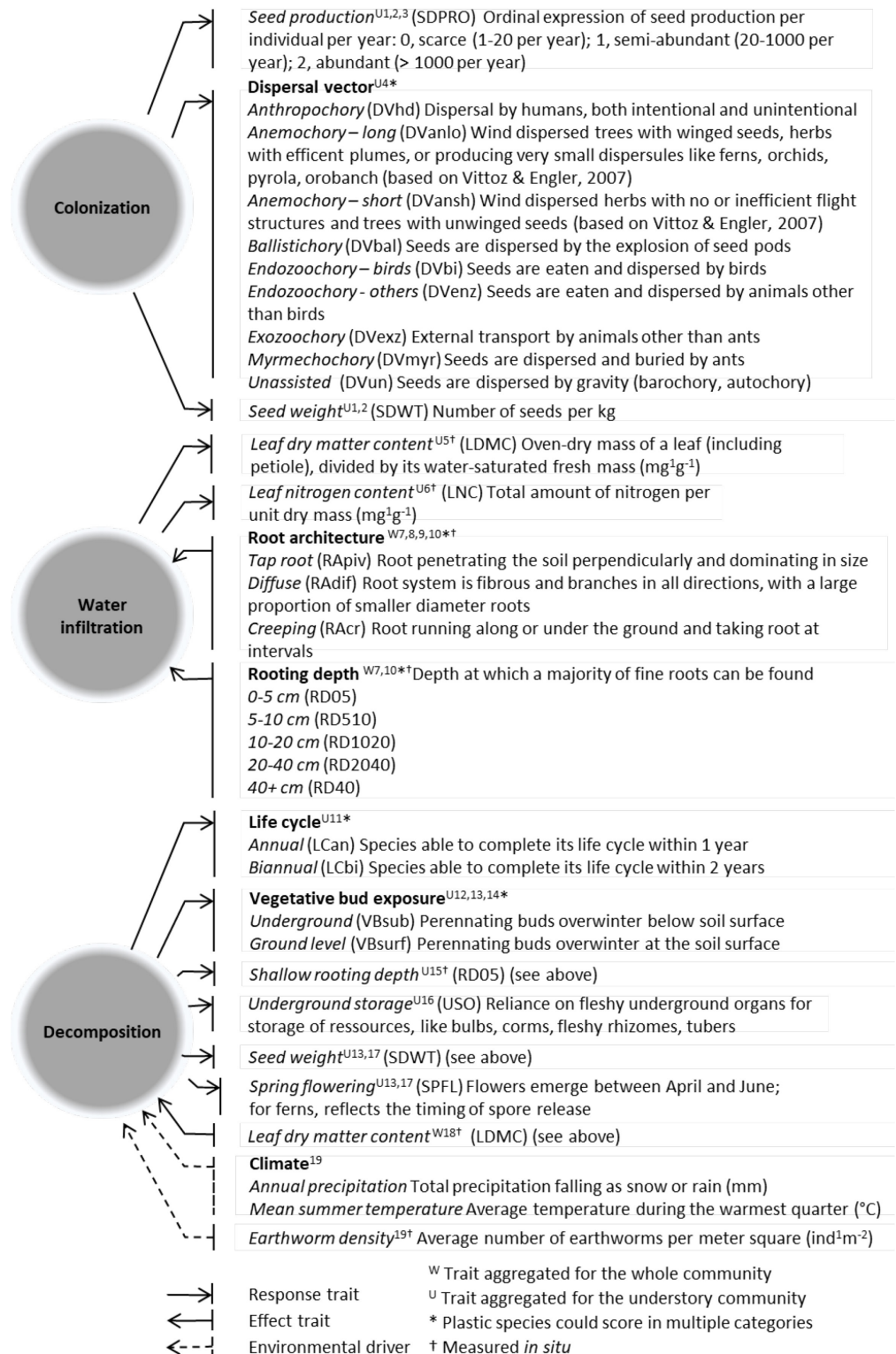


Figure 3.1 Response-and-effect traits framework for ecosystem properties in urban woodlands. Conceptual models of functional trait interactions with ecosystem properties in urban woodlands, based on documented relationships in urban and

other systems: (1) Schleicher *et al.* (2011), (2) Kolb and Diekmann (2005), (3) Dupré and Ehrlen (2002), (4) Damschen *et al.* (2008), (5) Alameda and Villar (2012), (6) Canbolat *et al.* (2006), (7) Bardgett *et al.* (2014), (8) Gysseels *et al.* (2005), (9) Faucon *et al.* (2017), (10) Ghestem *et al.* (2011), (11) Monk and Gabrielson (1985), (12) Haeussler and Kabzems (2005), (13) Bohlen *et al.* (2004), (14) Sydes and Grime (1981), (15) Fisk *et al.* (2004), (16) Tessier (2017), (17) Kostel-Hugues *et al.* (1998), (18) Garnier *et al.* (2004), (19) Pouyat *et al.* (1997).

Because they typically display more variability, leaf traits were measured *in situ* at each of our study sites following recommendations in Pérez-Harguindeguy (2013). Leaves fully exposed to understory light levels were selected for understory herbs and shrubs. For trees, fully exposed leaves were collected from edge individuals. Three to 20 leaves per species per woodland were harvested and brought back to the lab in a cooler for processing. Fresh weight was measured after 24 hours of rehydration, and leaves were then dried at 70°C for three days. Dry weights were obtained before leaves were ground in a ball mill. Nitrogen content was measured by combustion analysis using a VarioMICRO micro-analyser (Elementar Analysensysteme, Hanau, Germany).

We calculated the community-weighted mean (CWM) value of each trait by multiplying the mean trait value of each species across our sites by its relative occurrence at each site, or by obtaining the relative frequency of categorical traits. Response traits were weighed by the relative occurrence of species in the understory layers, whereas effect traits were weighed by the relative occurrence of species in the whole community (Figure 3.1). This reflects the fact that in urban woods, understory composition is a better indicator of contemporary ecosystem properties, whereas effect traits can be expected to drive ecosystem functioning proportionally with their biomass, regardless of the timescale under consideration.

Ecosystem properties

- Colonization

The immigration of propagules into a habitat patch is difficult to measure directly outside of experimental conditions. Instead, ecologists rely on measures of site connectivity with existing populations to estimate colonization probability. In order to evaluate the relationship between community-weighted traits and changes in dispersal processes caused by urbanization, we measured patch-level isolation using a nearest neighbour approach. Specifically, we used the weighted nearest neighbour distance (NN_{wd}); i.e. the distance of a given study woodland to its nearest neighbour, defined as the closest patch of similar community type (Moilanen & Nieminen, 2013), in our case a woodland, divided by the area of that neighbour patch, as interpreted from satellite images (Google Imagery 2017, DigitalGlobe 2017). Polygons were drawn using QGIS (version 2.18.14, QGIS Development Team, 2017) and used to calculate (a) edge-to-edge distance and (b) area of the nearest neighbour.

- Water infiltration

In urban woodlands, water infiltration is closely related to soil porosity, and complex site histories can result in multiple layers of closely compacted soil at different depths. We use soil resistance to penetration as a proxy for water infiltration. A dynamic cone-tipped penetrometer measures the force (in kPa) needed to penetrate the soil layer every 2.5 cm down to a maximum depth of 40 cm (FieldScout 900, Spectrum Technologies Inc., Aurora, Illinois). Penetrometer readings were taken at 30 points within each plot, following vegetation transects. Because these measurements are strongly dependent on soil moisture, penetrometer surveys were carried out in the fall (last week of October and first week of November) when soils are closer to field capacity.

- Decomposition

Leaf litter decomposition rate was estimated using the fractional annual loss method, where the annual input of carbon (C) is divided by the total amount of C in the forest floor. For deciduous stands characterized by discrete litterfall events, we used the following equation (Jenny, Gessel, & Bingham, 1949; Olson, 1963):

$$k'_{cf} = \frac{L_{cf}}{L_{cf} + F_{cf}}$$

Where k'_{cf} is the fraction of carbon lost annually from the forest floor in fraction f (foliar), L_{cf} is the carbon content of fraction f of the litterfall, and F_{cf} is the carbon content of fraction f of the forest floor at the annual minimum, i.e. just before litterfall onset. We thus estimated k'_{cf} at three points within each plot. Carbon content (gm^{-2}) of the forest floor at the annual minimum (F_{cf}) was sampled in 0.385×0.385 m quadrats (0.1482m^2) in the last week of August. To estimate the carbon content of fraction f of newly fallen leaves (L_{cf}), litter traps were installed in the last week of August. These consisted of a 0.955 m diameter circular quadrat with plastic garden edging (0.7163 m^2) set over a layer of geotextile and fastened to the ground. This allowed water flow and provided some protection from decomposers. Both forest floor and litterfall samples were dried, sorted to keep leaves and weighted. Three subsamples were taken from each, ground and analysed for C content using a Flash 2000 elemental analyser (Thermo Fisher Scientific, Waltham, USA). For each sampling point, average carbon content (%) of forest floor and litterfall were used to workout fractional annual loss of carbon on a per m^2 basis.

To capture the effect of environmental heterogeneity on functional marker performance, we measured two additional environmental predictors of decomposition important in urban systems: earthworm density and climate. In late October, earthworm density was estimated from three 25×25 cm quadrats at each plot using a hot mustard solution; this method, in which a solution of dry mustard is poured onto the soil, causing earthworms to emerge, is at least as precise as manual extraction (Lawrence & Bowers, 2002). Climatic information on mean annual

precipitation and mean summer temperature was obtained for each woodland from spatially continuous climate model estimates for the 1980-2010 period (McKenney *et al.*, 2011).

Statistical analyses

All statistical analyses were conducted using R software (version 3.4.3, R Core Team, Vienna, AUT).

In order to visualize the association of traits with each urbanisation category, we performed Principal Component Analyses (PCA) on the centered and scaled CWM for each ecosystem property using the R package *ade4* (Dray, Dufour, & Thioulouse, 2017). Each categorical trait was coded as a dummy (0/1) variable indicating presence or absence. Since some categorical traits contain more than two conceptual levels, we weighted the component levels proportionally to the number of categories for that trait, for a total weight of unity. Categorical traits for which species could score in multiple categories are indicated in Figure 3.1. Trait associations with the urbanization gradient were evaluated using the *bca* function of package *ade4* on the PCA results, a procedure analogous to redundancy analysis in the specific case of a single explanatory factor variable. Results are expressed as the proportion of inertia explained by between-class differences relative to the total inertia in the original PCA.

To test whether each ecosystem property varied across our gradient, we used mixed-model regression via the *lmer* function of package *lme4* (Bates *et al.*, 2017). Random components of the model reflected the nested sampling design (decomposition: 3 litter traps/site; water infiltration: 30 points/site). Soil depth was allowed to interact with gradient as a fixed effect to explain soil resistance.

We investigated the relationship between community-weighted traits and proxies of ecosystem properties using multiple linear regression and AIC model selection. Variance Inflation Factors (VIF) were verified prior to model selection and indicated no excessive multicollinearity among traits (VIF <10). All candidate predictor variables (trait and environmental) were transformed

to improve symmetry of the distribution where possible. Stepwise model selection was performed using the stepAIC function of package MASS (Venables & Ripley, 2002). To evaluate the predictive power of community-weighted traits in comparison with environmental drivers, we performed model selection twice more to explain fractional carbon loss, including (1) earthworm density, then (2) earthworm density, annual precipitation and mean summer temperature to the candidate predictor set. Model assumptions were verified on final models and VIF inspected again ($VIF < 3$).

To evaluate the appropriateness of linear models for deriving functional markers of ecosystem properties in urban woodlands, we used the gam function from package mgcv (Wood, 2017) to compare final linear models with their smoothed equivalent ($k=7$ smoothing functions) using default gam function parameters. Models were compared using an ANOVA equivalent.

Results

Colonization

The first two axes of the PCA accounted for 75% of the variation among sites for colonization-related traits (Figure 3.2a). There was clear separation between urbanization categories: the first axis captured strong variability in seed production (SDPRO) and dispersal by ants (DVmyr), whereas the second axis mainly captured differences in seed weight (SDWT). In comparison, based on our redundancy analysis, the urbanization gradient accounted for 22.3% of the variation. Higher production of small seeds and dispersal by animals (DVbi, DVenz), by humans (DVhd) and by gravity (DVun) were associated with more urbanized woodlands, while dispersal by ants (DVmyr) and short-scale wind dispersal (DVansh) were associated with more rural woodlands.

The final model could significantly predict woodland isolation from dispersal traits ($p < 0.001$, Table 3.2). This included some traits that were associated with the urbanization gradient, mentioned above (with the exception of DVbi), but also dispersal by explosive discharge

(DVbal). Together, the linear combination of these traits yielded a predictive model with an adjusted r^2 of 0.52. When smoothed (nonlinear) coefficients were used instead, the adjusted r^2 increased to 0.69, which was a significant improvement over the parametric model ($p=0.002$, Table 3.3).

Table 3.2 Multiple regression models to explain urban ecosystem properties. Results reflect trait predictive power for ecosystem properties before (“Full” model) and after stepwise AIC model selection (“AIC” model). Significance and adjusted r^2 are reported for both models. Functional traits selected as best predictors of ecosystem properties (i.e. functional markers) are indicated under “Final components”. Variance inflation factor among these components was verified ($VIF<3$). Model selection procedure for decomposition was repeated twice more including first earthworm density, then both climate and earthworm density in addition to traits in the predictor set.

Model	Df	σ	f	p-value	adj r^2	Final components	
Colonization							
Full	12	2.88	4.2	<0.001	0.47	SDPRO, DVmyr, DVbal,	
AIC	7	2.77	8.5	<0.001	0.52	DVenz, DVhd, DVansh	
Water infiltration							
Full	10	0.53	1.35	0.2	0.07	RD05, RD510	
AIC	3	0.50	5.7	0.007	0.18		
Decomposition							
Full	10	0.16	3.0	0.01	0.30	LDMC, LCan, VBsub,	
AIC	6	0.16	4.9	0.002	0.32	VBsurf, RD05	
With earthworms	Full	11	0.15	4.0	0.001	0.43	LDMC, USO, earthworm
	AIC	4	0.14	13.0	<0.001	0.47	density
With climate	Full	13	0.11	7.6	<0.001	0.66	LDMC, LCan, VBsurf,
	AIC	6	0.10	20.8	<0.001	0.71	USO, mean summer temperature

Table 3.3 Comparison between linear and non-linear methods to capture the relationships between traits and ecosystem properties across an urban-to-rural gradient. Final functional markers for ecosystem properties were fitted with non-linear (smoothed, k=7) coefficients to investigate changes in predictive power using the gam function from package mgcv (Wood, 2017). Linear and smoothed models were compared using an ANOVA equivalent to test whether this represented a significant change in predictive power. All smoothed models had higher adjusted r^2 than their linear equivalent, but this improvement was not significant in all cases.

Model		AIC	adj r^2	df	ANOVA dev	p-value
Colonization	Linear	218	0.51	9.57	132.8	0.002
	Smoothed	203	0.69			
Water infiltration	Linear	68	0.18	3.83	1.75	0.09
	Smoothed	65	0.27			
Decomposition	Linear	-28	0.32	5.13	0.25	0.03
	Smoothed	-35	0.46			
With earthworms	Linear	-40	0.47	6.01	0.48	<0.001
	Smoothed	-73	0.78			
With climate	Linear	-63	0.70	8.68	0.19	<0.001
	Smoothed	-78	0.82			

Water infiltration

The first two axes of the PCA accounted for 66% of the variation among sites when using the traits related to soil water infiltration (Figure 3.2b). The first axis, which is strongly associated with LDMC and leaf nitrogen content, appears to segregate sites in category 3 from the rest. The second axis was strongly associated with root depth (RD510; RD1020) and architecture (RApiv, RAdif) and showed aggregation among categories 1 and 2, as well as 4 and 5. When evaluated alone, the amount of variability captured by the urbanization gradient was 23.3%. Increasing urbanization was primarily associated with tap (RApiv) and creeping rooting systems

(RAcr), as well as higher leaf nitrogen content (LNC). More rural sites were associated with higher LDMC and more shallow and diffuse rooting systems (RD510, RAdif).

Mixed model results showed that the relationship of soil resistance to penetration with depth was significantly different across our urbanization gradient (gradient x depth, denDF = 14467, $F = 30.89$, $p < 0.01$). When we performed stepwise model selection, the final model significantly predicted increase of soil resistance to penetration with depth (adj $r^2 = 0.18$, $p = 0.007$; Table 2.2), retaining traits reflecting more shallow rooting depths (RD05, RD510). Fitting the same model using non-linear coefficients did not significantly improve the predictive ability of the model ($df = 3.83$, $dev = 1.75$, $p = 0.09$).

Decomposition

The first two PCA axes accounted for a total of 64% of the variation among sites for trait related to decomposition (Figure 3.2c). The first axis separated communities producing lighter seeds (SDWT), as well as shallow rooting systems (RD05) with underground storage (USO) on one side, and with spring flowering (SPFL) and higher LDMC on the other. The second PCA axis was primarily associated with shorter lifecycles (LCan, LCbi), as well as with perennating buds at or below the soil surface (VBSurf; VBsub).

Redundancy analysis showed that our gradient of urbanization accounted for 17.6% of the total variation among sites. This was most strongly associated with spring-time flowering, underground perennating buds, production of underground storage organs and higher LDMC at the rural end, and smaller seeds at more urban sites.

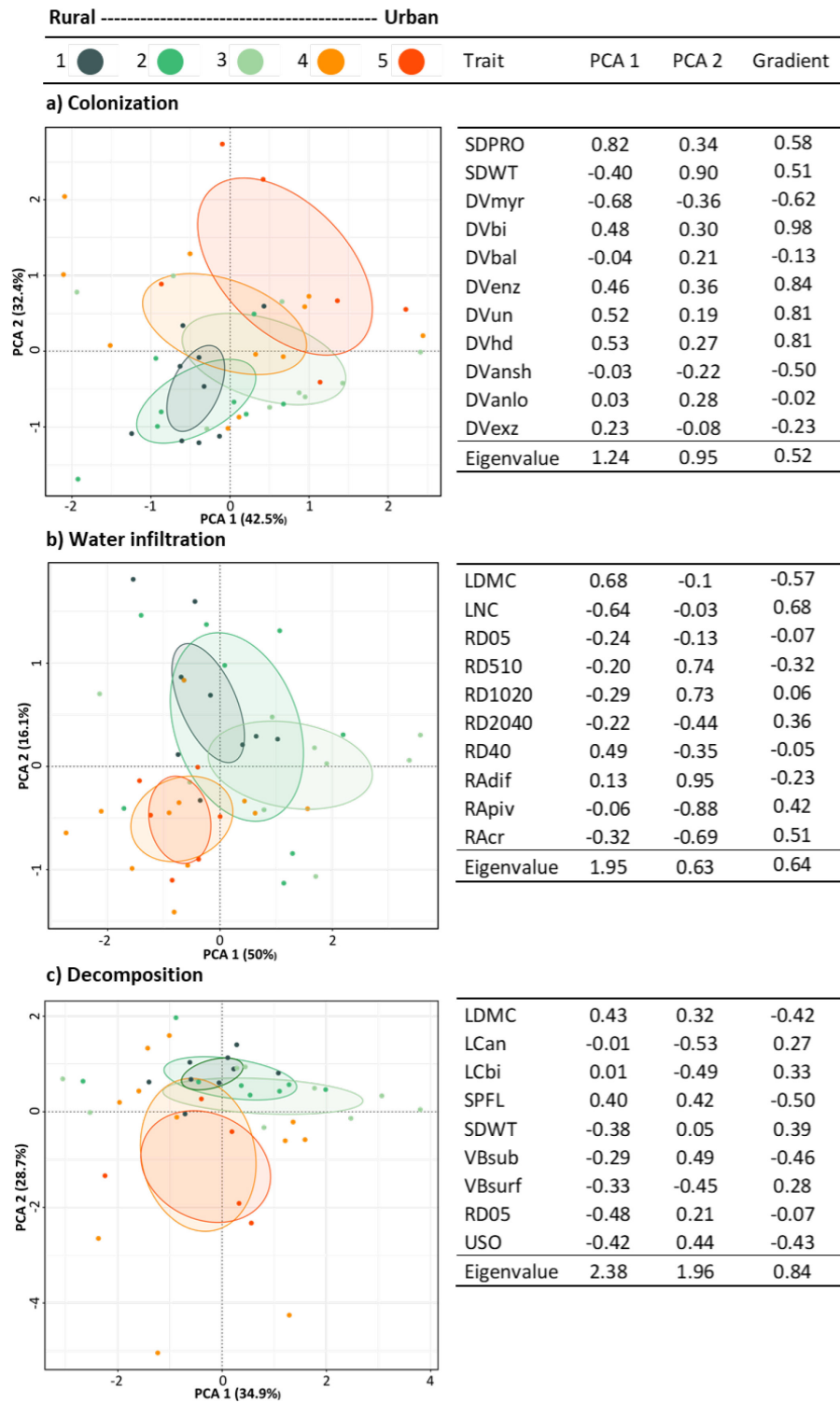


Figure 3.2 Community-weighted trait association with urbanization gradient, as captured via traditional multivariate approaches These results provide

information about which traits are generally associated with more or less urbanized sites (i.e. the urban trait “syndrome” in this system). Left panel shows principal component analysis (PCA) of community-weighted traits using site-specific scaling to highlight aggregation among five urbanization classes (ellipses: 95% c.i.). Right panel shows trait-specific loadings for the first two PCA axes, and constrained loadings from a redundancy analysis for the urbanization gradient expressed as a factor variable. Eigenvalues for these axes are provided to indicate relative variability explained by each. Full trait names are available in Figure 3.1.

Litter decomposition was significantly different among urbanization categories (gradient, denDF = 37, $F = 9.8$, $p < 0.01$) and fractionated C loss increased with increasing levels of urbanization. Variation among sites could be predicted by a multiple linear combination of community weighted traits ($\text{adj } r^2 = 0.32$, $p = 0.002$). Both effect (LDMC) and response traits were retained in the final model. Response traits included an annual lifecycle, underground and soil surface perennating buds and shallow root systems. Fitting these same explanatory variables with smoothed terms significantly improved the predictive ability of the model ($df = 5.06$, $dev = 0.25$, $p = 0.04$). When earthworm density and climate variables were included among candidates, predictive ability of the final model improved (with earthworm density $\text{adj } r^2 = 0.47$, $p < 0.01$; with earthworms and climate $\text{adj } r^2 = 0.71$, $p < 0.01$; Table 3.2). LDMC was retained in both cases, but response traits varied. Underground storage organs emerged as a predictor of litter decomposition when only earthworms were included. When climate was also added, annual lifecycles and soil-surface bud perennation were also retained.

Discussion

Our results showed that functional traits can predict differences in important urban ecosystem properties. The predictive ability of our final models varied widely among the ecosystem properties, and was highest for colonization, followed by decomposition and water infiltration. Traits correlated with the urbanization gradient were inconsistently selected as best predictors

of ecosystem properties, which suggests the limits of the syndrome approach. When both response and effect traits were submitted in the candidate predictor set, both were retained in the final models. This underscores the importance of both environmental filtering and trait – environment feedback in developing functional markers for systems driven by an unpredictable set of environmental drivers. This was also true when strong drivers of ecosystem processes were included in the candidate predictor set. Notably, the variability predicted by functional traits was complementary to the variability explained by earthworms and climate, rather than redundant, and both response and effect traits were retained in those final models. Finally, we found that the linear equations produced using parametric methods caused a loss in predictive power for both colonization and decomposition. We discuss the implications of these findings for the implementation of functional markers in urban woodlands.

Trait and ecosystem properties across urbanization classes

- Colonisation

Fragmentation is a broadly recognized concern in urban systems. A number of studies focusing on species-specific functional connectivity have demonstrated the importance of dispersal traits in explaining patch-occupancy patterns (Damschen *et al.*, 2008; Dupré & Ehrlén, 2002; Kolb & Diekmann, 2005; Schleicher *et al.*, 2011). Our results show that even community-weighted traits could predict woodland isolation from its nearest neighbour. Although the gradient only captured 22.3% of the variability among sites, most traits associated with urbanization were also selected as predictors of woodland isolation.

The urban environment has a significant impact on animal diversity, abundance and behaviour. In our study, woodland isolation was predicted by changes in the proportion of species dispersed by animal ingestion (endozoochory by non-birds) or external transport (myrmecochory). Some studies have also shown that capacity of seeds to attach to fur or feathers (exozoochory) is an important pathway for invasive species dispersal in urban landscapes (Padayachee *et al.*, 2017), but this did not appear strongly in our results. Ants are a well-documented dispersal vector for

understory herbs in the north temperate forests. Confirming previous studies (Graae & Sunde 2000), this trait was associated with highly connected woodlands. In comparison, trophic interactions between plants and insects can break down in urban areas. In particular, ant species native of eastern temperate forests can be replaced with invasive ants that do not store seeds, altering woodland community dynamics (Rodriguez-Cabal, Stuble, Guénard, Dunn, & Sanders, 2012).

- Water infiltration

Urban woodlands have an important role to play in absorbing runoff from impervious surfaces. Our results showed that soil resistance to penetration relative to soil depth varied significantly among urbanization categories. However, while the urbanization gradient appeared strongly associated with a number of candidate traits, only rooting depth traits were retained as predictors of water infiltration. Traits related to resources use did not appear as strong predictors, although low porosity has been shown to limit both access to water and nutrients (Alameda & Villar, 2012; Canbolat *et al.*, 2006). Overall, community-weighted traits were therefore comparatively weak predictors of this ecosystem property.

To limit variability, cone penetrometer measurements should be taken in soils close to field capacity. However, for many species root elongation primarily occurs at the peak of the growing season (Burke & Raynal, 1994), when soils are also at their driest. As a result, community-weighted traits may be responding to resource limitations caused by the effective compaction during this dry period rather than resistance to penetration in the fall. Alternatively, some studies have suggested that low soil porosity could favor species that are adapted to wetter environments because they are able to withstand anaerobic conditions when soil water content is high – and soil particles lubricated - to extend their roots, avoiding high soil resistance later in the summer (Day, Seiler, & Persaud, 2000). However, had this been the case, we would have also expected a significant, though opposite relationship with traits like LDMC that are associated with water use.

- Decomposition

Changes in decomposition dynamics in urban environments have important implications for carbon storage potential. The urbanization gradient accounted for a relatively small proportion of the variability in functional composition among sites; where the gradient was most strongly associated with spring flowering, production of underground storage organs and belowground perennating buds, the final predictive model included both response and effect traits. Response traits selected were broadly coherent with previous studies which have shown that some species depend on the microclimate provided by the litter layer. Shallow-rooted species or with buds below the soil surface are vulnerable to frost in the spring and desiccation later in the season (Fisk *et al.*, 2004; Haeussler & Kabzems, 2005; Hale, 2004). On the contrary, species with buds at the soil surface were identified as predictors of more rapid carbon loss, indicating that they may be adapted to more exposed conditions.

Some studies have found that community-weighted values of effect traits like leaf nitrogen and fiber contents are poor predictors of ecosystem-level decomposition in environmentally heterogeneous context (Poca *et al.*, 2015). Despite being associated with significant variability in the functional composition of large urban parks, LDMC was selected as a predictor of litter decomposition (Table 3.2). In our study, mean summer temperature and earthworm density improved model predictive ability, reaching an adjusted r^2 of 0.71, but the inclusion of LDMC consistently improved model prediction. In comparison, response traits selected by stepwise AIC selection changed depending on which environmental factors were included in the candidate set.

Toward functional markers for key ecosystem properties in urban systems?

Identifying suites of traits that vary specifically and predictably with important ecosystem properties help us refine our understanding urban woodland community dynamics (Williams *et al.*, 2015). Importantly, it also allows us to quantify ecosystem properties to estimate ecosystem provision (e.g. Lavorel *et al.*, 2011), or to situate woodlands relative to a preferred range of

variability (Seidl *et al.*, 2016), both of which have important implications for urban woodland management. Whether functional markers represent viable tools to capture ecosystem properties depends on how closely they track ecosystem properties.

In our study, initial selection of candidate traits was based on best-available knowledge of trait-environment relationships in a range of ecosystems. For instance, colonization has been the focus of several functional studies in urban systems (Schleicher *et al.*, 2011) and elsewhere (Dupré & Ehrlén, 2002; Kolb & Diekmann, 2005). Reproductive traits associated with patch occupancy are relatively easy to document, with little intraspecific variation. They emerged in our results as good predictors of whole-community isolation (adj $r^2 = 0.51$). In contrast, traits associated with water infiltration, were weaker predictors of soil resistance to penetration (adj $r^2 = 0.19$). Although traits that favor root penetration in compacted soils have been documented both in agricultural and forestry contexts, these are often physiological or anatomical traits that explain intraspecific trait-environment relationships but are difficult to document with confidence at the community level (“hard traits”). Relying instead on coarse root architecture and depth categories that could be documented for the range of species found in urban woodlands (“soft traits”), we could only approximately predict soil properties. Better proxies for important hard traits will be an important step in understanding the interactions between root traits and ecosystem properties at the community level.

Urban woodlands are subject to a range of unpredictable local environmental drivers, which would seem to limit our ability to predict important ecosystem properties from traits using current methods emphasizing effect traits (Díaz *et al.*, 2007). Indeed, although LDMC was included in all of our predictive models for decomposition, it had only a small numerical effect in all three cases and would have probably been unhelpful on its own (Table B.1). In comparison, community-weighted response traits capture the cumulative effect of environmental drivers on important ecosystems properties (Gross *et al.*, 2008; Minden & Kleyer, 2015). In our study, response traits selected to predict litter decomposition changed when we included earthworm density and climate. These traits therefore also provide information on ecosystem properties, but through different mechanisms. By using both response

and effect community-weighted traits as candidates, we can develop functional markers with improved predictive power in complex systems, where overlapping and interacting environmental factors are inevitable.

Barboni *et al.* (2004) have shown that trait relationship to even relatively simple environmental gradients can take a range of shapes, linear or otherwise. Linear equations have significant advantages: regression coefficients provide a simple and intuitive bridge between community-weighted means and ecosystem properties. Although constrained regionally, urbanization creates long ecological gradients where one can reasonably expect high trait turnover, potentially leading to unimodal CWM-environment relationships. When we tested our functional markers against their smoothed equivalents, we found that non-linear terms improved predictive ability for both colonization and decomposition, and almost all traits showed some level of non-linearity. Closer inspection of these relationships revealed slightly monotonic relationships and potential thresholds in trait change across ecosystem property values. For colonization, this represented a loss of 26% predictive ability. There is therefore little doubt that when we identify markers for ecosystem properties based on linear relationships in contrasted sites within a single urban zone, we are only approximating their true shape. Although this may be acceptable in some cases, using linear functional markers therefore comes at a price for finer grain ecosystem property quantification.

Conclusion

With growing emphasis on urban sustainability, urban woodlands, their resilience and the ecosystem services they produce, represent a significant management challenge. We still only have a coarse understanding of these plant communities and how they affect and respond to modified ecosystem properties, but the trait approach provides one way to tease out general patterns. We have shown that the functional composition of these communities, in combination or not with other variables, can yield functional markers of important ecosystems properties that have significant predictive power, but these were inconsistently identified by the classic multivariate “syndrome” approach. Importantly, not all ecosystem properties in our study had a

strong functional signature in the plant community, but linear methods captured a significant amount of variability in all three. Our results represent a first step in the development of generalizable tools to inform decision-making and shape future urban forests.

Aknowledgements

Funding was provided by a Collaborative Research and Development grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and from the firm WSP. We acknowledge the collaboration of governments, municipalities and landowners who gave permission to conduct research on their land (see Annexe B, Appendix B.1). We thank J.-P. Ricard, M. Lapointe, S. Pellerin, M. Poulin and F. Hébert for constructive comments throughout this project, and J. Messier for sharing data on root traits.

The authors would also like to extend particular thanks to the various governments, municipalities, businesses and land owners who granted permission to carry-out research on their lands. This includes: Ville de Montréal (Services des Grands Parcs, Arrondissement Mercier-Hochelaga-Maisonneuve, Arrondissement Ahuntsic-Cartierville, Arrondissement Anjou, Arrondissement Notre-Dame-de-Grâce/Côte-des-Neiges, Arrondissement Pierrefond-Roxboro, Arrondissement Rosemont-La-Petite-Patrie), Ville de Dollard-Des-Ormeaux, Ville de Pincourt, municipalité de Notre-Dame-de-l'Île-Perrot, Club de Golf Royal Montréal, Université McGill, Ville de Laval, les Amis du Bois de l'Équerre, l'association pour la protection du Boisé Ste-Dorothé, Ville de Pointe-Claire, Woolly Maple Farms, and the Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques (direction des aires protégées).

We also recognize the invaluable help provided in the field and in the laboratory by Félix Plante, Jeanne Pelletier, Xavier Dallaire, Madelaine Proulx, Vicky Morin-Coulombe, Pascal Dufour, Li Yuanzhi, Chiara Chelo, William J. Parsons, Daniel Garneau, Benoît Hamel, Linda Buchan and Martin Lechowicz.

Author contribution

FC, IA and BS conceived the ideas. IA, BS and AB provided data. FC carried out field work, statistical analyses and led the writing. All authors discussed and commented on the manuscript.

Data accessibility

All datasets are available in Annexe D. Trait data is also available through the TOPIC network (Aubin et al., 2020).

References

- Alameda, D., & Villar, R. (2012). Linking root traits to plant physiology and growth in *Fraxinus angustifolia* Vahl . seedlings under soil compaction conditions. *Environmental and Experimental Botany*, *79*, 49–57. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.01.004>
- Alberti, M. (2010). Maintaining ecological integrity and sustaining ecosystem function in urban areas. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, *2*(3), 178–184. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2010.07.002>
- Angers, D. A., & Caron, J. (1998). Plant-induced changes in soil structure: processes and feedbacks. *Biogeochemistry*, *42*, 55–72.
- Aronson, M. F. J., Nilon, C. H., Lepczyk, C. A., Parker, T. S., Warren, P. S., Cilliers, S. S., ... Zipperer, W. (2016). Hierarchical filters determine community assembly of urban species pools. *Ecology*, *97*(11), 2952–2963. <https://doi.org/10.1002/ecy.1535>
- Aubin, Isabelle, Messier, C., & Bouchard, A. (2008). Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? *Biological Conservation*, *141*(10), 2461–2476. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.07.007>
- Aubin, Isabelle, Messier, C., Gachet, S., Lawrence, K., McKenney, D., Arseneault, A., ... Munson, A. (2012). TOPIC - Traits Of Plants In Canada. Natural Resources Canada: Canadian Forest Service. Retrieved from <http://topic.rncan.gc.ca/>
- Barboni, D., Harrison, S. P., Bartlein, P. J., Jalut, G., New, M., Prentice, I. C., ... Stevenson, A. C. (2004). Relationships between plant traits and climate in the Mediterranean region: A pollen data analysis. *Journal of Vegetation Science*, *15*(5), 635–646. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02305.x>
- Bardgett, R. D., Mommer, L., & De Vries, F. T. (2014). Going underground: Root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, *29*(12), 692–699. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.006>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Bojesen Christensen, R. H., Singmann, H., ... Fox, J. (2017). Package “lme4” Linear Mized-Effects Models using “Eigen” and S4. <https://github.com/lme4/lme4/>
- Bohlen, P. P. J., Scheu, S., Hale, C. M., McLean, M. A., Migge, S., Groffman, P. M., &

- Parkinson, D. (2004). Non-native invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(8), 427–435. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0427:NIEAAO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0427:NIEAAO]2.0.CO;2)
- Brouillet, L., Coursol, F., Meades, M., Favreau, M., Anions, M., Bélisle, P., & Desmet, P. (2010). VASCAN, la Base de données des plantes vasculaires du Canada. Retrieved March 7, 2019, from <http://data.canadensys.net/vascan/>
- Burke, M. K., & Raynal, D. J. (1994). Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystem. *Plant and Soil*, 162(1), 135–146. <https://doi.org/10.1007/BF01416099>
- Canbolat, M. Y., Bilen, S., Çakaçi, R., Sahin, F., & Aydin, A. (2006). Effect of plant growth-promoting bacteria and soil compaction on barley seedling growth , nutrient uptake , soil properties and rhizosphere microflora. *Biological Fertility of Soils*, 42, 350–357. <https://doi.org/10.1007/s00374-005-0034-9>
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H. C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., ... Westoby, M. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11(10), 1065–1071. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x>
- Damschen, E. I., Brudvig, L. a, Haddad, N. M., Levey, D. J., Orrock, J. L., & Tewksbury, J. J. (2008). The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19078–19083. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802037105>
- Day, S. D., Seiler, J. R., & Persaud, N. (2000). A comparison of root growth dynamics of silver maple and flowering dogwood in compacted soil at differing soil water contents. *Tree Physiology*, 20(4), 257–263. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.4.257>
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20684–20689. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>
- Domon, G., & Bouchard, A. (2007). The landscape history of Godmanchester (Quebec, Canada): Two centuries of shifting relationships between anthropic and biophysical

- factors. *Landscape Ecology*, 22(8), 1201–1214. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9100-z>
- Dray, S., Dufour, A. B., & Thioulouse, J. (2017). Package “Ade4” Analysis of Ecological Data: Exploratory and Euclidean Methods in Environmental Sciences. <https://cran.r-project.org/package=ade4>
- Dupras, J., & Alam, M. (2014). Urban sprawl and ecosystem services: a half century perspective in the Montreal area (Quebec, Canada). *Journal of Environmental Policy & Planning*, 17(2), 180–200. <https://doi.org/10.1080/1523908X.2014.927755>
- Dupré, C., & Ehrlén, J. (2002). Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology*, 90, 796–805.
- Faucon, M. P., Houben, D., & Lambers, H. (2017). Plant Functional Traits: Soil and Ecosystem Services. *Trends in Plant Science*, 22(5), 385–394. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.01.005>
- Fisk, M. C., Fahey, T. J., Groffman, P. M., & Bohlen, P. J. (2004). Earthworm Invasion , Fine-root Distributions , and Soil Respiration in North Temperate Forests. *Ecosystems*, 55–62. <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0130-3>
- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Lavorel, S., ... Meier, T. (2009). Leaf Traits Capture the Effects of Land Use Changes and Climate on Litter Decomposability of Grasslands across Europe. *Ecology*, 90(3), 598–611.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., ... Toussaint, J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630–2637. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Ghestem, M., Sidle, R. C., & Stokes, A. (2011). The Influence of Plant Root Systems on Subsurface Flow: Implications for Slope Stability. *BioScience*, 61(11), 869–879. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.11.6>
- Graae, B. L., & Sunde, P. B. (2000). The impact of forest management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography*, 23, 720–731. <https://doi.org/10.1556/ComEc.4.2003.1.8>
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902–910.

- Gross, N., Robson, T. M., Lavorel, S., Albert, C., Le Bagousse-Pinguet, Y., & Guillemin, R. (2008). Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist*, *180*(3), 652–662. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02577.x>
- Gyssels, G., Poesen, J., Bochet, E., & Li, Y. (2005). Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: A review. *Progress in Physical Geography*, *29*(2), 189–217. <https://doi.org/10.1191/0309133305pp443ra>
- Haeussler, S., & Kabzems, R. (2005). Aspen plant community response to organic matter removal and soil compaction. *Canadian Journal of Forest Research*, *35*(8), 2030–2044. <https://doi.org/10.1139/x05-133>
- Hale, C. M. (2004). *Ecological consequences of exotic invaders : interactions involving European earthworms and native plant communities in hardwood forests*. University of Minnesota.
- Hodgson, A. J. G., Wilson, P. J., Hunt, R., Grime, J. P., Thompson, K., Hodgson, J. G., ... Thompson, K. (1999). C-S-R Plant Functional Types : A Soft Approach to a Hard Problem. *Oikos*, *85*(85), 282–294. <https://doi.org/10.1097/01.pas.0000213323.97294.9a>
- Jenny, H., Gessel, S. P., & Bingham, F. T. (1949). Comparative Study of Decomposition Rates of Organic Matter in Temperate and Tropical Regions. *Soil Science*, 419–432.
- Knapp, S., Kühn, I., Wittig, R., Ozinga, W. A., Poschlod, P., & Klotz, S. (2008). Urbanization causes shifts in species' trait state frequencies. *Preslia*, *80*(4), 375–388.
- Kolb, A., & Diekmann, M. (2005). Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology*, *19*(3), 929–938. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00065.x>
- Kostel-Hughes, F., Young, T., & Carreiro, M. (1998). Forest leaf litter quantity and seedling occurrence along an urban-rural gradient. *Urban Ecosystems*, *2*, 263–278. <https://doi.org/10.1023/A:1009536706827>
- Kozłowski, T. T. (1999). Soil Compaction and Growth of Woody Plants. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *14*(6), 596–619. <https://doi.org/10.1080/02827589950154087>
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, *16*, 545–556.
- Lavorel, Sandra, Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M. P., Garden, D., Girel, J., ... Douzet, R.

- (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, *99*(1), 135–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01753.x>
- Lawrence, A. P., & Bowers, M. A. (2002). Short communication of the “hot” mustard extraction method of sampling earthworms. *Soil Biology and Biochemistry*, *34*, 549–552.
- Lindenmayer, D. B., & Fischer, J. (2007). Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology and Evolution*, *22*(3), 127–132. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.006>
- McKenney, D., Hutchinson, M. F., Papadopol, P., Lawrence, K., Pedlar, J. H., Campbell, K., ... Owen, T. (2011). Customized Spatial Climate Models for North America. *Bulletin of the American Meteorological Society*, *92*(12), 1611–1622. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-10-3132.1>
- Minden, V., & Kleyer, M. (2015). Ecosystem multifunctionality of coastal marshes is determined by key plant traits. *Journal of Vegetation Science*, *26*, 651–662. <https://doi.org/10.1111/jvs.12276>
- Moilanen, A., & Nieminen, M. (2013). Connectivity measures in spatial ecology. *Ecology*, *83*(4), 1131–1145.
- Monk, C. D., & Gabrielson, F. C. (1985). Effects of Shade , Litter and Root Competition on Old-Field Vegetation in South Carolina. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, *112*(4), 383–392.
- Olson, J. S. (1963). Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems. *Ecology*, *44*(2), 322–331. <https://doi.org/10.2307/1932179>
- Padayachee, A. L., Irlich, U. M., Faulkner, K. T., Gaertner, M., Procheş, Ş., Wilson, J. R. U., & Rouget, M. (2017). How do invasive species travel to and through urban environments? *Biological Invasions*, *19*(12), 3557–3570. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1596-9>
- Pautasso, M. (2007). Scale dependence of the correlation between human population presence and vertebrate and plant species richness. *Ecology Letters*, *10*(1), 16–24. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00993.x>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New Handbook for standardized measurement of plant

- functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 23(34), 167–234. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>
- Poca, M., Vaieretti, M. V., Cingolani, A. M., & Pérez-Harguindeguy, N. (2015). Scaling-up from species to ecosystems: How close can we get to actual decomposition? *Acta Oecologica*, 64, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.02.005>
- Pouyat, R. V., & Carreiro, M. M. (2003). Controls on mass loss and nitrogen dynamics of oak leaf litter along an urban-rural land-use gradient. *Oecologia*, 135(2), 288–298. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1190-y>
- Pouyat, R. V., McDonnell, M. J., & Pickett, S. T. A. (1997). Litter decomposition and nitrogen mineralization in oak stands along an urban-rural land use gradient. *Urban Ecosystems*, 1(2), 117–131. <https://doi.org/10.1023/A:1018567326093>
- Quétiér, F., Thébault, A., & Lavorel, S. (2007). Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to past and present land use in subalpine grasslands. *Ecological Monographs*, 77(1), 32–52.
- Ramalho, C. E., & Hobbs, R. J. (2012). Time for a change: Dynamic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(3), 179–188. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.10.008>
- Robitaille, A., & Saucier, J.-P. (1998). *Paysages régionaux du Québec méridional*. Ste-Foy: Les Éditions du Québec.
- Rodriguez-Cabal, M. A., Stuble, K. L., Guénard, B., Dunn, R. R., & Sanders, N. J. (2012). Disruption of ant-seed dispersal mutualisms by the invasive Asian needle ant (*Pachycondyla chinensis*). *Biological Invasions*, 14(3), 557–565. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0097-5>
- Schleicher, A., Biedermann, R., & Kleyer, M. (2011). Dispersal traits determine plant response to habitat connectivity in an urban landscape. *Landscape Ecology*, 26(4), 529–540. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9579-1>
- Seidl, R., Spies, T. A., Peterson, D. L., Stephens, S. L., & Hicke, J. A. (2016). Searching for resilience: Addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*, 53(1), 120–129. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12511>
- Shipley, B. (2010). *From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the*

- assembly of ecological communities*. Cambridge University Press.
- Shipley, B., De Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Laliberté, E., Laughlin, D. C., & Reich, P. B. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, *180*(4), 923–931. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3549-x>
- Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin, F. S., Cornelissen, J. H. C., Díaz, S., Garnier, E., ... Navas, M. L. (2008). Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, *14*(5), 1125–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x>
- Sydes, C., & Grime, J. P. (1981). Effects of leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland I. Field Investigations. *Journal of Ecology*, *69*(1), 249–262.
- Tessier, J. T. (2017). Importance of depth in soil to corm survival in *Erythronium americanum* (Liliaceae). *Rhodora*, *119*(977), 33–43. <https://doi.org/10.3119/16-11>
- United Nations. (2014). *World Urbanization Prospects: The 2014 Revision, Highlights (ST/ESA/SER.A/352)*.
- 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*(4), 412–424. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2010.01087.x>
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Package “Mass” Modern Applied Statistics with S* (Fourth edition). New York: Springer.
- Vittoz, P., & Engler, R. (2007). Seed dispersal distances: A typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, *117*(2), 109–124. <https://doi.org/10.1007/s00035-007-0797-8>
- Williams, N. S. G., Hahs, A. K., & Vesk, P. A. (2015). Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *17*(1), 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.10.002>
- Williams, N. S. G., Morgan, J. W., McDonnell, M. J., & McCarthy, M. A. (2005). Plant traits and local extinctions in natural grasslands along an urban-rural gradient. *Journal of Ecology*, *93*(6), 1203–1213. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01039.x>
- Wood, S. (2017). Package “mgcv” Mixed GAM Computation Vehicle with Automatic Smoothness. <https://cran.r-project.org/package=mgcv>

CHAPITRE 4

MEASURING THE ECOSYSTEM FUNCTIONING COMPONENT OF ECOLOGICAL INTEGRITY IN URBAN WOODLANDS VIA FUNCTIONAL TRAITS

Description de l'article et contribution

Les marqueurs fonctionnels représentent une méthode plus coûteuse en temps et en effort pour capter les propriétés de l'écosystème que les méthodes standard actuelles, basées sur la composition taxonomique, et que des méthodes plus simples basées sur la composition fonctionnelle. Dans cet article, je teste la capacité relative des marqueurs fonctionnels à capter les différences dans les propriétés écosystémiques de boisés urbains comparativement à deux autres méthodes, de manière à évaluer si une telle approche représente bel et bien un avantage dans la caractérisation des boisés urbains. Je propose ensuite une manière d'exprimer l'information qu'ils fournissent en une seule mesure quantitative, exprimant ainsi l'intégrité écologique de plusieurs propriétés écosystémiques (c.-à-d. leur multifonctionnalité) : via la distance fonctionnelle de Mahalanobis. Nous posons donc d'abord la question :

- Laquelle de trois méthodes de caractérisation, soit taxonomique, sur la base de marqueurs d'urbanisation et sur la base des marqueurs fonctionnels, capte le mieux les différences réelles dans les propriétés écosystémiques des boisés à travers un gradient d'urbanisation ?

Nos résultats montrent que la méthode par marqueurs fonctionnels capte mieux la multifonctionnalité des boisés urbains que les méthodes taxonomiques et par marqueurs d'urbanisation. Ces résultats démontrent que cette méthode plus sophistiquée basée sur les traits fonctionnels permet d'estimer l'intégrité écologique des propriétés écosystémiques des écosystèmes urbains de manière plus robuste dans la caractérisation des écosystèmes urbains. La distance fonctionnelle de Mahalanobis représente une méthode novatrice et versatile pour

exprimer la multifonctionnalité des écosystèmes et opérationnaliser l'information fournie par des marqueurs fonctionnels.

J'ai conçu le plan expérimental avec le support d'Isabelle Aubin et Bill Shipley. J'ai effectué le travail de terrain avec l'aide de Félix Plante, Jeanne Pelletier et Chiara Chelo. J'ai effectué les analyses de laboratoire avec l'aide de William J. Parsons, Linda Buchan et Daniel Garneau. J'ai effectué les analyses statistiques et développé l'idée de distance fonctionnelle de Mahalanobis avec le support de Bill Shipley. J'ai mené l'interprétation des résultats et la rédaction du manuscrit. Tous les co-auteurs ont contribué à la rédaction du manuscrit.

Measuring the ecosystem functioning component of ecological integrity in urban woodlands via functional traits

Françoise Cardou^{1,2,*}, Isabelle Aubin¹, Mélanie Lapointe³, Bill Shipley²

¹ Département de Biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec J1K 2R1

² Great Lakes Forestry Centre, Canadian Forest Service, Natural Resources Canada, Sault Ste. Marie, Ontario, Canada

³ WSP Canada Inc. 1600 Boulevard René-Lévesque Ouest, Montréal, Québec, Canada, H3H 1P9

*Correspondence : Françoise Cardou, Département de Biologie, Université de Sherbrooke, 2500 Boulevard de l'Université, Sherbrooke, Québec J1K 2R1

Abstract

Maintenance of ecosystem functions and processes in urban woodlands is emerging as a central concern for green space management of cities. Many conservation decisions are made locally by land stewards under severe time, money and regulatory constraints. Current methods rely on taxonomic characterization of woodlands to infer ecosystem properties. Can functional trait composition better inform on ecosystem multifunctionality? In this study, we compare three methods for capturing differences in urban woodland ecosystem properties. We ask whether differences in (1) species composition, (2) traits associated with urbanization (urbanization makers) or (3) traits associated with specific ecosystem properties (functional markers) best capture actual differences in colonisation, water infiltration and decomposition in woodlands across a rural-urban gradient (Montreal, Canada). We use Procrustes superimposition and Mantel tests to compare the variability captured by each method.

While all three methods produced results that were significantly correlated to actual differences in ecosystem properties, the strength of the rank-order correlations varied widely. Taxonomic

and urbanization markers had a similar but weak correlation with differences in colonization, water infiltration and decomposition. The mismatch between taxonomic dissimilarity and ecosystem properties increased with urbanization but this did not occur using the two functional methods. Overall, differences in functional markers predicted specific ecosystem properties better than differences in either taxonomic or urbanization variables. Finally, we propose the functional Mahalanobis distance: an integrative metric to measure the distance of an urban woodland from the functional variability present in reference rural sites. This metric will allow land managers to compare the functional integrity of different urban woodlands and inform decision-making following existing prioritization criteria. Because it relies on vegetation inventories already routinely collected by land stewards as well as increasingly and openly available data on species' functional traits, our method provides a cost-effective means of capturing multifunctionality of urban woodlands to inform local-scale decision making.

Keywords

Indicator, ecosystem function, functional markers, multifunctionality, ecosystem properties, fragmentation, compaction, fractionated annual carbon loss, urban forest

Introduction

Cities will soon be home to two thirds of the worldwide population (United Nations 2014). How we manage urban green spaces, including urban woodlands, therefore has implications for our quality of life: maintenance of ecosystem functions like carbon, nutrient and water cycling as well as biological processes underlie both the resilience of ecosystems and the continued provision of ecosystem services (Alberti 2010, Seidl *et al.* 2016). This is a significant challenge in urban systems where many land stewardship processes occur at local scales (Andersson *et al.* 2014). Common methods used by land stewards to describe and prioritize conservation action rely on the taxonomic composition of communities to describe and prioritize conservation action (Wilhelm and Ladd 1988, Gillet *et al.* 1991, Hill *et al.* 2002), implicitly treating changes in species composition as a sign of ecosystem functionality loss (e.g. Carignan and Villard 2002).

We have good reason to question this assumption: organisms respond to, and effect, ecosystem processes via their functional traits (Lavorel and Garnier 2002) and taxonomic and functional structures of communities can become decoupled (Mayfield *et al.* 2010). Urban plant communities are often characterized by novel species assemblages, including high proportions of introduced species (Kowarik 2011, Aronson *et al.* 2014). Given this partial decoupling, how well do differences in species composition reflect actual differences in important ecosystem properties of urban woodlands? Can functional trait-based methods provide a practical way to capture these differences in local-scale assessment?

Ecosystem functions and processes of woodlands (hereafter: “ecosystem properties”) can be profoundly modified in urban environments. For instance, differences in climate, litter quality and decomposer communities can result in altered carbon cycles (Pouyat and Carreiro 2003), which has implications for carbon stocks in biomass and soils, and ultimately for the urban footprint (Alberti 2010). Similarly, water management is a significant concern in the urban environment (Elmqvist *et al.* 2015). The capacity of urban woodlands to absorb runoff from impervious surfaces depends in large part on soil structure: this can be the result both of current use, like recreational traffic, as well as complex site histories involving heavy machinery, anthropogenic soil material, and intentional drainage manipulation (Sauerwein 2011). At the city-scale, the built environment alters biological processes like colonization by changing the pathways of seed dispersal (Schleicher *et al.* 2011, Gelmi-Candusso and Hämäläinen 2019). Maintenance of such ecosystem properties has important implications for sustainable urban planning if it is to promote ecosystems that can continue to self-organize and provide ecosystem services (Alberti and Marzluff 2004, Seidl *et al.* 2016).

Land stewards making decisions at local scales (e.g. private lots, golf courses, individual protected areas) hold a key role in managing for important ecosystem functions (Andersson *et al.* 2014). Often under heavy cost and time constraints (Harrison and Davies 2002), decisions at this scale are routinely based on vegetation taxonomic composition and prioritized for conservation based on species diversity and their level of association with urban or disturbed habitat (Wilhelm and Ladd 1988, Hill *et al.* 2002), diagnostic species (Carignan and Villard

2002) or compositional classifications (Gillet *et al.* 1991). Implicitly, these methods assume that species assemblages with a wide range of ecological requirements and sensitivities to habitat modification are likely to maintain functional ecosystems (Carignan and Villard 2002).

Urban plant communities are characterized by higher proportion of non-native species (Aronson *et al.* 2015, Brice *et al.* 2017) with species richness typically peaking at intermediate urbanisation levels (McKinney 2008). At local scales, species assemblages have been attributed to strong environmental filters that cause native specialist species to disappear and facilitate the establishment of both exotic and native generalists (Hahs *et al.* 2009, McCune and Vellend 2013, Aronson *et al.* 2014). For instance, soil compaction (Godefroid and Koedam 2004) and patch isolation (Schleicher *et al.* 2011) can both shift species abundances, and thus community composition. Similarly, the litter layer exerts strong controls over the forest understory community composition (Facelli and Pickett 1991, Xiong and Nilsson 1999). Therefore, if changes in the taxonomic composition of communities tightly reflect changes in ecosystem properties, then there might be little to gain from more complex methods. However, there are logical reasons to think that this might not be the case since the taxonomic composition of a given plant community has a strong stochastic element based on past history and available species pools (Shipley 2010). Therefore, while species composition addresses important management goals (e.g. biodiversity), methods that look beyond species taxonomic identity may provide a more reliable way to capture ecosystem properties. Here, functional trait-based methods that rely on vegetation inventories routinely collected by practitioners and combined with publicly available trait information could provide a pragmatic method to capture ecosystem properties in urban woodlands.

Functional traits are morphological, phenological or physiological characteristics of organisms that drive ecosystem function and/or, by their effect on fitness, partially determine relative abundance in local communities from a regional species pool (Lavorel and Garnier 2002, Violle *et al.* 2007). They provide a crucial generalizable link between observable species composition and ecosystem properties (McGill *et al.* 2006). Studies have shown that they can predict

ecosystem functioning better than species-based indices (reviewed in Diaz and Cabido 2001). There are two main approaches to linking variation in functional traits with urbanization.

One approach is to identify combinations of traits (i.e. syndromes, here “urbanization markers”) that vary along a generalized ecological gradient of urbanization (McDonnell and Pickett 1990), defined by a suite of characteristic changes in land cover, chemical and physical properties, species assemblages and disturbance regimes (Sukopp 2004, McDonnell and Hahs 2008). For instance, comparing rural and urban woodlands in France, Vallet *et al.* (2010) found that urban communities had higher proportions of short-lived species growing in rosettes and semi-rosettes with less belowground vegetative propagation, and with higher specific leaf areas (SLA). While this approach naturally ignores some of the variability present in urban woodlands, the resulting set of traits provides one way to monitor ecosystem change (LaPaix *et al.* 2009, Vandewalle *et al.* 2010).

A second approach is to concentrate not on urbanization per se, but rather on the underlying ecosystem properties that, themselves, change with increasing levels of urbanization. Here, the goal is to identify suites of traits that either respond to or affect ecosystem properties that are modified under increasing levels of urbanization (Williams *et al.* 2015). Indeed, predicting important ecosystem properties from easily measured traits, « functional markers » (sensu Garnier *et al.* 2004), is one major goal of functional ecology (Lavorel and Garnier 2002, Shipley *et al.* 2016). These can provide more granular information on important ecosystem properties than land use and land cover categories and can help capture trade-offs between different conservation goals (Lavorel *et al.* 2011).

By providing generalizable patterns that go beyond species taxonomic identity, the functional trait approach holds significant potential to inform environmental decision-making. Practical applications so far include restoration (Laughlin 2014), and selection of indicator species (Ricotta *et al.* 2015), and functional markers have been successfully used to quantify ecosystem services (Lavorel *et al.* 2011). In many cases, land stewards operate within a regulatory context that emphasizes ecological integrity or naturalness (LaPaix *et al.* 2009). The goal is therefore to

assess departure from a reference range of variability for a set of ecosystem properties considered to be important in a given ecosystem type or management context. There is as yet no simple way to implement the growing body of knowledge on trait-ecosystem property relationships (functional markers) within the context of local scale decision-making.

This study has two primary objectives. First, we ask whether differences in taxonomic composition captures actual differences in ecosystem properties, and whether two trait-based approaches can provide more information on these differences. Second, we propose a method for implementing the information provided by functional methods to express differences in ecosystem properties in a format that can directly inform decision-making for local land stewards.

Methods

We characterized the taxonomic and functional composition of 42 mesic woodland plots across an urbanization gradient in the Montreal Metropolitan Region (Canada) and surrounding rural areas and documented proxies for three important ecosystem properties sensitive to urbanization: woodland isolation (colonization), soil compaction (water infiltration), and fractionated carbon loss (plant litter decomposition). The study area is located in the northern temperate forest of southern Quebec. In the absence of large-scale disturbances, forests in this region are typically dominated by sugar maple (*Acer saccharum* Marshall) in association with beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.), basswood (*Tilia americana* L.), bitternut hickory (*Carya cordiformis* (Wangenh.) K. Koch) and American hop-hornbeam (*Ostrya virginiana* (Mill.) K. Koch) (Robitaille and Saucier 1998).

Urbanization gradient

Following the Dynamic Urban Framework proposed by Ramalho and Hobbs (2012), woodlands were categorized into five urbanization categories based both on traditional structural indicators of urbanization and indicators of current and historical land-use that are relevant for vegetation

communities (Table 4.1). Thirty-three urbanized woodlands (categories 2 through 5) were located in the Montreal Metropolitan Region (Quebec, Canada; 45.50°N, 73.75°W). These spanned peri-urban woodlands close to recent residential developments (category 2), large urban parks (category 3), small urban parks (category 2), and small regenerating woodlands (category 5). Experiencing between 180 and 190 growing days per year, Montreal sits in an alluvial plain dominated by nutrient-rich marine deposits (Robitaille and Saucier 1998). The area has experienced rapid development in the last 70 years and approximately 28% of forest cover has been lost following the construction of major highways radiating out from an old city center (Dupras and Alam 2014). Some unmanaged vegetation remains in the urban core and suburban areas in the form of large and small urban parks, undeveloped lots and naturally regenerating woodlands in remnant spaces.

Nine rural sites (category 1) were selected from the climatically similar Upper St. Lawrence region south of Montreal (45.10° N, 74.20° W; 190-200 growing days), and from the slightly colder region on the edge of the Canadian shield to the west of the city (Upper Outaouais; 46.00° N, 75.50°W; 170-180 growing days). Selected stands were characterized by a continuous or near continuous rural matrix of forest cover, lake or agricultural land. The rural sites show minimal signs of contemporary management with no visible signs of an agricultural past (MRNQ 2001). This reflects the range of “least disturbed” sites currently available in the region and is likely to overestimate poor or rocky soil conditions which were historically deemed unsuited to other land uses (Domon and Bouchard 2007). At each site, a circular plot 15 m in radius was established (706 m²) at least 20 m from the edge. Paths were included inside the plot only when unavoidable. Woodlands ranged in successional stages, but all included mature trees and displayed comparable basal areas (Table 4.1). Drainage ranged from good to low and slopes from 0 to 8% (with the exception of one site).

Table 4.1 Summary of site characteristics for each category of the urbanization gradient: (1) rural, (2) peri-urban, (3) large urban park, (4) small urban park and (5) small regenerating woodlands. Non-native status based on Brouillet *et al.* (2010) attribution, for the province of Québec.

	Rural ----- Urban				
	Urbanization category				
Variable	1	2	3	4	5
n	9	8	9	11	5
<i>A priori</i> criteria					
Proportion of impervious surfaces (% in 500m buffer)	<1	<30	----- >30 -----		
Woodland area (ha)	----- >10 -----		----- <10 -----		
Disturbance – history	--- Indistinguishable ---		Old	Average	Recent
Disturbance – intensity	Minimal	----- Average -----		----- High -----	
Recreational use	----- None / Low -----		Average	----- High -----	
Soil disturbance	None	----- Minimal -----		Medium	High
<i>In situ</i> descriptive measures (mean ± s.d.)					
Shannon-Wiener	2.2 ± 0.4	2.2 ± 0.3	2.2 ± 0.2	2.6 ± 0.2	2.86 ± 0.03
Total species richness	28 ± 8	27 ± 3	25 ± 9	34 ± 11	38 ± 6
Non-native species richness	1 ± 1	1 ± 1	2 ± 1	5 ± 4	7 ± 5
Basal area (m ² /ha)	34 ± 5	33 ± 4	33 ± 6	32 ± 11	35 ± 11
Stem density (stems/ha)	931 ± 297	523 ± 250	551 ± 177	796 ± 325	1138 ± 266
Average dbh (cm)	17 ± 5	26 ± 8	24 ± 5	19 ± 3	17 ± 4
Forest cover	Acer saccharum	Acer saccharum	Acer saccharum	Populus deltoides	Populus deltoides
	Fagus grandifolia	Carya cordiformis	Acer rubrum	Fagus pensylvanica	Quercus rubra
	Tilia americana	Fagus grandifolia	Betula alleghaniensis	Acer rubrum	Tilia americana

Ecosystem properties

We used woodland isolation as a proxy for community-scale changes in colonization processes. Specifically, we used distance to the nearest neighbour patch of woodland weighted by the area of that neighbour ($NN_{wd} = d_{NN}/A_{NN}$, Moilanen and Nieminen 2013). Many urban-adapted species can thrive in a variety of habitat types, so that connectivity measures that rely on a simple “habitat” vs. “non-habitat” dichotomy could realistically underestimate the actual isolation

experienced by a given community. However, at our sites, presence of fallow lands and other unmanaged greenspaces were strongly correlated with woodland cover (results not shown); we therefore focused more simply on the nearest woodland neighbour. Edge-to-edge distance to and area of neighbour patches was interpreted from satellite images (Google Imagery 2017, DigitalGlobe 2017) using QGIS (version 2.18.14, QGIS Development Team (2017)); the resulting index was log-transformed to better approximate normality.

We used resistance to penetration (i.e. soil strength) to capture water infiltration across a range of woodlands with potentially complex site histories. A dynamic cone penetrometer (FieldScout 900, Spectrum Technologies Inc., Aurora, Illinois) was used to measure the force (in kPa) needed to penetrate the soil layer every 2.5 cm down to a maximum depth of 40 cm. Thirty penetrometer readings were taken at each plot and soil strength was averaged and square-root transformed (to improve linearity) for each depth increment. A linear model fitting these points was then computed: we used the slope of this relationship as our proxy for water infiltration, with a steeper slope indicating more compaction and less infiltration. Because soil strength measurements are strongly dependent on soil moisture, penetrometer surveys were carried out in the fall, when soils are closer to field capacity.

We estimated plant-litter decomposition rates using the fractional annual loss method, where annual carbon (C) input is divided by the total amount of C on the forest floor (Gosz *et al.* 1976). In deciduous stands characterized by discrete litterfall events, this entails measuring the annual input from seasonal litter fall as well as the carbon left from the previous litter fall on the forest floor at its lowest point during the year: just before the onset of leaf senescence. By dividing litterfall carbon by the sum of litter fall and leftover forest floor carbon (Jenny *et al.* 1949, Olson 1963), we can estimate the fraction of carbon lost to decomposition over the course of a year. We measured both parameters at three points within each plot. Carbon content for the forest floor was estimated based on samples collected in late August. Litterfall carbon was estimated from litter traps installed in late August and visited monthly until December (for more details on chemical analysis, see Chapter 3).

Vegetation survey

We characterized the plant community composition at each of our plots using a contact-point method modified for forest systems (Aubin *et al.* 2008). The contact-point method allows for an unbiased estimate of species relative occurrence across a standard point grid inside the plot, regardless of strong variations in visibility across our gradient. Within each plot, the presence of each species was recorded for 60 circular quadrats (“points”, 30 cm in diameter) located 1.5 m apart along 6 transects radiating out from the center of the plot. To capture understory composition, each herbaceous species or woody plant with a diameter at breast height (dbh) less than 5 cm was recorded for each point up to a height of 6 m – a height roughly corresponding to the top of the shrub layer. Woody species with a dbh larger than 5 cm were recorded similarly in the canopy layer directly over each quadrat. Understory and canopy inventories were collapsed to obtain whole-community composition over the same 60 points. Occurrence frequency (%) was then calculated as the proportion of points where a species was present within the plot both for the understory layer and for the whole community. Species also present in the plot but not captured in our sampling points were recorded and attributed a relative occurrence of 0.5. Vegetation surveys were carried out three times between May and September to capture ephemeral species in the spring and identify late-flowering genera. The following taxa were identified only to the genus level: *Amelanchier* sp., *Crataegus* sp., *Lonicera* sp., *Parthenocissus* sp.

Trait measurements

We used two sets of traits, summarized in table 4.2. The first set of nine traits includes traits commonly used in studies on urbanization effect on plant communities, and are reviewed in Williams *et al.* (2015). We use this pool to identify traits associated with urbanization in our specific context (“urbanization markers”). The second set of 13 traits were chosen to capture variation in the ecosystem properties included in our study: we call this trait set “functional markers” (sensu Garnier *et al.* 2004). These traits were identified in Chapter 3 as those that best predicted our ecosystem properties, based on stepwise multiple regression.

Table 4.2 Summary of traits in our study. Nine traits typically studied across urban-to-rural gradients were screened for association with our specific urbanization categories (“Urbanization markers”). Of these, five were retained to capture changes in function structure of communities across our gradient (indicated by a *). Thirteen traits were included to capture changes in specific ecosystem properties (“Functional markers”) following multiple linear regression models developed in Chapter 3.

Trait	Type	Description
Urbanization markers		
<i>Seed weight</i>	Cont.	Number of seeds per kg
<i>Seed persistence in the seed bank*</i>	Ord.	Seeds can remain viable in the seed bank for (1) 1 year or less (2) 1 to 5 years or (3) more than 5 years
<i>Anemochory</i>	Bin.	Seeds are dispersed by the wind
<i>Vegetative spread</i>	Ord.	Lateral spread is (0) absent or limited, (1) compact, (2) intermediate, (3) extensive
<i>Specific leaf area*§</i>	Cont.	One-sided area of a fresh leaf, divided by its dry mass (cmg ⁻¹)
<i>Maximum height*</i>	Cont.	Shortest distance between the upper boundary of the main photosynthetic tissues on a plant and the ground level
<i>Foliage persistence*</i>	Bin.	Foliage is persistent, evergreen or incompletely senescence in the winter
<i>Abiotic pollination*</i>	Bin.	Pollination by abiotic vectors like wind or water
<i>Biotic pollination</i>	Bin.	Pollination by biotic vectors, like insects
Functional markers		
Colonization		
<i>Seed production†</i>	Ord.	Seed production per individual per year: 0, scarce (1-20 per year); 1, semi-abundant (20-1000 per year); 2, abundant (> 1000 per year)
<i>Myrmecochory†</i>	Bin.	Seeds are dispersed and buried by ants
<i>Ballistichory†</i>	Bin.	Seeds are dispersed by the explosion of seed pods
<i>Endozoochory†</i>	Bin.	Seeds are eaten and dispersed by animals other than birds
<i>Anthropochory†</i>	Bin.	Seeds are dispersed by humans, intentionally or unintentionally
<i>Small-scale anemochory†‡</i>	Bin.	Wind dispersed herbs with no or inefficient flight structures and trees with unwinged seeds
Water infiltration		
<i>Rooting depth (0-5cm depth) §</i>	Bin.	Majority of fine roots found between 0 and 5 cm depths
<i>Rooting depth (5-10cm depth) §</i>	Bin.	Majority of fine roots found between 5 and 10 cm depths
Decomposition		
<i>Leaf dry matter content§</i>	Cont.	Oven-dry mass of a leaf, divided by its water-saturated fresh mass (mg ¹ g ⁻¹)
<i>Annual life cycle†</i>	Bin.	Complete its life cycle within one year
<i>Vegetative buds below soil surface†</i>	Bin.	Perennating buds typically overwinter underneath the soil surface
<i>Vegetative buds at the soil surface†</i>	Bin.	Perennating buds typically over winter at the soil surface
<i>Rooting depth (0-5cm depth)†</i>	Bin.	(see above)

* Retained as urbanization markers

§ Measured *in situ*

† Weighted by relative occurrence in the understory only

‡ Based on Vittoz & Engler (2007)

In our study, whole-organism, reproductive and root traits were obtained from the publicly available TOPIC database (Aubin *et al.* 2012). Where data gaps existed, root trait information from the literature was supplemented with field measurement for three to ten individuals. This consisted of gently excavating the root system to locate the bulk of its fine roots to categorize into one of two categories. Species demonstrating phenotypic plasticity were allowed to score in both categories. More variable traits like leaf dry matter content (LDMC) and SLA were measured at each of our study sites to obtain average values for each species. Following recommendations in Pérez-Harguindeguy (2013) and Carmona *et al.* (2015), we harvested between 3 and 20 leaves per species per woodland. Leaves of understory herbs and shrubs were selected to be exposed to understory light levels, whereas leaves of trees were collected from full-sun conditions on forest edge individuals. After 24 hours of rehydration in the lab, fresh leaves were weighted and scanned to obtain area. Dry weight was obtained after three days at 70°C. Together, fresh and dry weight provide information of Leaf Dry Matter Content (LDMC), and leaf area and dry weight yield specific leaf area (SLA) (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). The community-weighted mean (CWM) of a trait reflects the average trait value of the species in a given community, weighted by the relative contribution of each species to the total biomass of the community (Grime 1998, Garnier *et al.* 2004). It is obtained by multiplying (for continuous traits) the mean trait value of each species by its relative abundance in that site, or by obtaining the relative frequency of categorical traits. Traits were documented or measured for those species accounting for a total of at least 80% of the community in terms of occurrences (Garnier *et al.* 2004, Pakeman and Quested 2007). Because functional trait markers were identified based on a-priori mechanisms of response and effect (Chapter 3), some were calculated for the whole community and others only for the understory community depending on the ecosystem property. Since we had no such a-priori hypotheses for markers of urbanization, all traits were therefore weighted by the whole community to obtain the community weighted mean (Table 4.2).

Analysis

All statistical analyses were conducted using the R statistical package (R Core Team 2018).

We first performed a principal component analysis (PCA) to identify our “urbanization markers” associated with our specific urbanization gradient from among our nine candidate traits. For this procedure, each trait was centred and scaled, i.e. the PCA was based on the correlation matrix. Trait association with the gradient was also tested by a one-way ANOVA using function `aov` in package `stats` (R Core Team 2018). Results from these two analyses were broadly congruent, except in the case of SLA, which appeared tightly associated with the first axis of the PCA but was only near-significantly associated with the gradient in the ANOVA. We retained five traits as markers of urbanization: seed persistence in the seedbank, SLA, maximum height, foliage persistence and abiotic pollination (Table 4.2).

We had four initial data matrices. The taxonomic composition matrix was a 42 (rows=sites) \times 223 (columns=species) matrix in which each (i,j) element was the relative abundance of species j in site i ; i.e. the relative occurrence of species in the whole community (including understory and canopy species). The ecosystem property matrix was a 42×3 matrix giving the values of each of the three measured ecosystem properties in each site. The urbanization marker matrix was a 42×5 matrix giving the community-weighted trait values of each of the 5 urbanization trait markers in each site. The functional trait marker matrix was a 42×3 matrix containing the *predicted* values of the three ecosystem properties from the multiple regression equations of Chapter 3 using the community-weighted trait values of these functional trait markers in each site. Traits were transformed to improve symmetry of the distribution as needed.

From the four data matrices, we calculated four dissimilarity matrices whose elements measured the statistical distance between each pair of sites. Pairwise species composition dissimilarity (d_{BC}) was measured using the Bray-Curtis dissimilarity index based on Hellinger-transformation of species relative occurrence per site (Legendre and Legendre 2012) via the `vegdist` function in the `vegan` library in R (Oksanen *et al.* 2017). The final three distance matrices, based on the

urbanization trait markers (d_{UM}), the functional trait markers (d_{FM}), and the three ecosystem properties (d_{EP}), were measured as pairwise Mahalanobis distances using the mahaldis function from FD package in R (Laliberté *et al.* 2014). The Mahalanobis distance is weighted by the variance-covariance matrix of the sample set. The resulting distance metric therefore corrects for the covariance that can exist among variables, for instance, if there was a relationship between decomposition and water infiltration. This also has the effect of downweighting differences relative to the variation that exists in any given dimension. In other words, the Mahalanobis distance for a set of perfectly orthogonal (independent) and standardized variables would be equivalent to a Euclidean distance (Legendre and Legendre 2012). Departure from the mean in constrained dimensions therefore has more effect on the resulting distance than in a dimension where the sample set is highly variable.

Our first objective was to compare three methods (taxonomic, urbanisation markers or functional markers) of capturing differences in ecosystem properties in urban woodlands to ask which is the best indirect indicator of the measured ecosystem properties. We calculated the degree of association based on the correlation between d_{EP} and d_{BC} , d_{UM} and d_{FM} . The degree of association between pairs of distance matrices was then calculated using two complementary methods. The Mantel test, by evaluating the actual correlation between distance matrices, is more relevant to our objective. However, the Procrustes test has better statistical power than the Mantel test to detect dependencies in a limited number of simulations (Peres-Neto and Jackson 2001). Thus, we first performed a Mantel test (Legendre and Legendre 2012) using the mantel function from package vegan. We used Spearman's rank-order correlation coefficient to assess the match between the distance matrices and tested the null probability by a permutation method using 999 permutations. The Procrustean superimposition analysis (Jackson 1995, Peres-Neto and Jackson 2001) attempts to find the best fit between two configurations of similar dimensionality by rotating, flipping and scaling them. We used functions Procrustes and protest from package vegan to evaluate the statistical significance of this match via a permutation-based test (999 permutations). The Procrustes analysis was based on weighted Principal Coordinate ordinations of the two distance matrices with the number of dimensions equal to the number of columns in each data matrix; i.e. without any stress. This ensures that the distances in the

ordinations equal the actual distances in the distance matrices, as in the Mantel test. The Bray-Curtis dissimilarity matrix was square-root transformed prior to Principal Coordinate ordination, following the recommendation in Legendre and de Carceres (2013). The Principal Coordinate ordinations were obtained via the `wcndscale` function of the `vegan` library. We compared residuals of the Procrustes superimposition across urbanization categories by performing a one-way ANOVA using function `aov` in package `stats` (R Core Team 2018) and carried out Tukey Honest Significant difference post-hoc comparisons on significant and near significant results using function `TukeyHSD` from package `stats` (R Core Team 2018).

Our second objective was to develop a measure of the distance (in terms of functional markers) of a given urban site from a reference set of sites so that site comparisons could inform decision-making. The Mahalanobis distance allows us to compute a unidimensional measure of distance for each site relative to the mean and variance-covariance matrix of a reference set of sites in multi-dimensional space. This provides a single measure of site multifunctionality relative to reference conditions, weighted by the variability existing among reference sites in any given dimension. Using function `Mahalanobis` from package `stats` (R Core Team 2018), we calculated the Mahalanobis distance of each woodland relative to our least-disturbed woodlands (category 1) on the basis of ecosystem property estimates provided by functional markers. To put this index in context, we compare our method to a proprietary index of ecological integrity used by the WSP Inc. company in routine ecosystem characterization. Since this index (like many) is proprietary, we cannot give details of its calculation, but it is based on the following criteria: site maturity, fragmentation parameters, disturbance indicators as well as rare and invasive species.

Results

Ecosystem properties displayed complex relationships with our urbanization gradient (Figure C.1). Woodland isolation increased steadily across categories 1 to 4, but was similar between categories 4 and 5. In comparison, the rate of carbon loss from the litter layer increased sharply between categories 1 and 2, and only gradually among categories 2 to 5. In contrast to both these

ecosystem properties, the increase of soil compaction through the soil profile showed wide variation among category 1 sites. Woodlands in the middle of the gradient appeared to show sharper increases in compaction with depth, whereas there was high variability at the most urbanized end of our gradient.

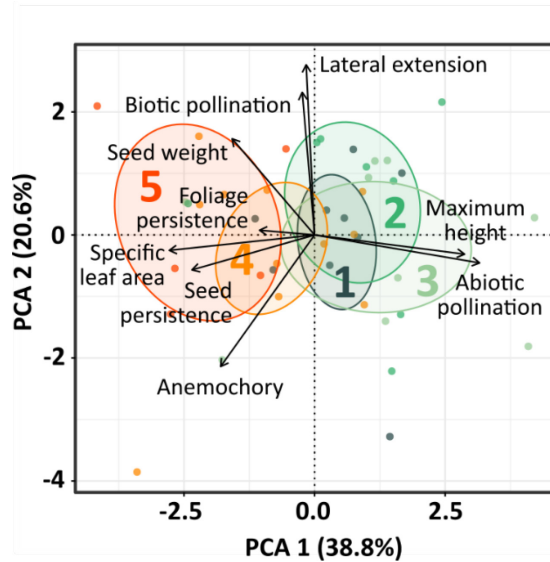


Figure 4.1 Principal component analysis of traits associated with urbanization. Ellipses show 95% confidence regions for each of the 5 ordered urbanization categories: (1) rural, (2) peri-urban, (3) large urban park, (4) small urban park and (5) small regenerating woodlands.

The first two axes of the principal component analysis of traits associated with urbanization accounted for 59.6% of the variance among sites (Figure 4.1). Of our nine traits typically associated with urbanization, persistent foliage, higher SLA and seeds that tend to persist longer in the seed bank were associated with more urban sites. In contrast, taller species with abiotic pollination mechanisms were associated with more rural sites. Lateral spread, biotic pollination and lateral extension were more strongly associated with the second PCA axis. In addition to these two traits, seed weight and anemochory showed no significant change among urbanization classes (Table C.1). While SLA was also non-significantly related to the gradient ($df_{num} = 4$, $df_{den} = 37$, $F = 2.31$, $p = 0.08$, Table C.1), we included it based on PCA results.

Comparison of three methods of capturing differences in ecosystem properties in urban woodlands

Site dissimilarity based on species composition was significantly and positively correlated with site dissimilarity based on ecosystem properties (Procrustes analysis, $p=0.001$). However, when we evaluated the strength of this match using the Mantel test, the Spearman’s rank order correlation coefficient (ρ) was only 0.11 ($p=0.07$, Table 4.3). Differences between site dissimilarities based on species composition vs. ecosystem properties (i.e. residuals of the Procrustes superimposition) were significantly different among urbanization classes ($F_{4,37} = 3.97$, $p=0.009$) with the residuals in categories 4 and 5 being significantly larger than those from rural forests (Figure 4.2a, Table C.2). Thus, dissimilarity in species composition was more decoupled from dissimilarity in ecosystem properties in more urbanized woodlands.

Table 4.3 Comparison of site dissimilarity. Significance of the correlation between configurations are based on a Procrustes analysis, with m^2 statistics providing a measure of the fit (0 = perfect fit; 1 = no fit at all). Mantel’s correlation using Spearman’s rho (ρ) provides rank-order correlation between the two distance matrices.

		Taxonomic dissimilarity		Urbanization markers		Ecosystem property markers	
		Procrustes	Mantel	Procrustes	Mantel	Procrustes	Mantel
Ecosystem properties	Stat	0.86	0.11	0.84	0.12	0.71	0.29
	p-value	0.001	0.073	0.001	0.023	0.001	0.001
Taxonomic dissimilarity	Stat			0.76	0.37	0.85	0.40
	p-value			0.001	0.002	0.001	0.001
Urbanization markers	Stat					0.75	0.27
	p-value					0.001	0.001
Ecosystem property markers	Stat						
	p-value						

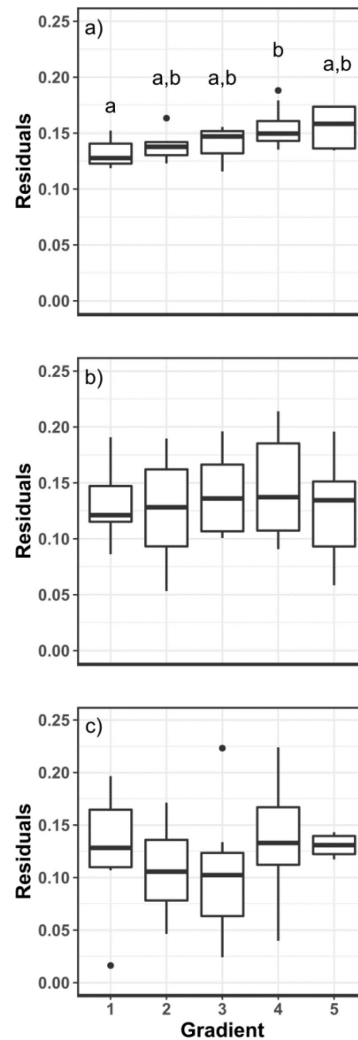


Figure 4.2 Procrustes residuals. Actual differences in ecosystem properties were compared with dissimilarities based on (a) taxonomic, (b) urbanization markers and (c) functional markers using a Procrustes superimposition method. Figure shows Procrustes superimposition residuals, reflecting differences in the mismatch between characterization methods and actual differences in ecosystem properties across our urbanization gradient: (1) rural, (2) peri-urban, (3) large urban park, (4) small urban park and (5) small regenerating woodlands. Bars show median and spread of residuals for each urbanization categories. Differences in residuals across urbanization gradient was tested using ANOVA (Table C.2). Only significant differences are shown.

Site dissimilarity based on traits associated with urbanization was significantly similar to site dissimilarity based on ecosystem properties (Procrustes analysis, $p = 0.001$) but the Mantel test yielded a weak Spearman's rank order correlation coefficient of 0.12 ($p=0.02$) between the two distance matrices. When we compared residuals from the Procrustes superimposition, residuals did not vary significantly among urbanization classes ($F_{4,37} = 0.33$, $p= 0.86$). In comparison, site dissimilarity based on functional trait markers was both significantly similar to site dissimilarity based on actual ecosystem properties (Procrustes analysis, $p= 0.001$), and the Mantel test yielded a higher rank-order correlation of 0.29 ($p= 0.001$) between the two distance matrices. The residuals of the Procrustes superimposition did not differ significantly among urbanization classes ($F_{4,37} = 1.03$, $p=0.41$, Figure 4.2, C.2).

Finally, the dissimilarity matrices based on functional traits related to ecosystem properties and to urbanization levels were similarly correlated with Bray-Curtis (taxonomic) dissimilarity, with Spearman rank-order correlations of 0.37 and 0.40 ($p=0.001$ in both cases; Table 4.3).

Expressing differences in ecosystem properties to inform decision-making for local land stewards

Using the functional Mahalanobis distance metric, departures of urban woodlands from the rural reference range of variability for three ecosystem properties ranged from 2.81 and 218.03, and between 1.14 and 4.49 within category 1 sites (rural reference set). Our metric increased approximately linearly across urbanisation categories 1 through 4, and showed a sharp increase in category 5, small regenerating woodlands (Figure C.2). Figure 4.3b plots our proposed metric of ecosystem functionality against one index used by industry (WSP Inc.) to prioritize conservation action, which varies between 100 (highest value) and 0 (lowest value). The two indices are strongly correlated (Spearman rank correlation $\rho=-0.54$, $p<0.001$). Although this industry index and our proposed metric broadly agree for urbanization classes 1, 3 and 5, there is still wide variability between the two particularly for urbanization classes 2 and 4. In fact,

when comparing these two metrics within a given urbanization class, the relationship could be negative (class 2), positive (classes 3, 5) or non-existent (classes 1, 4).

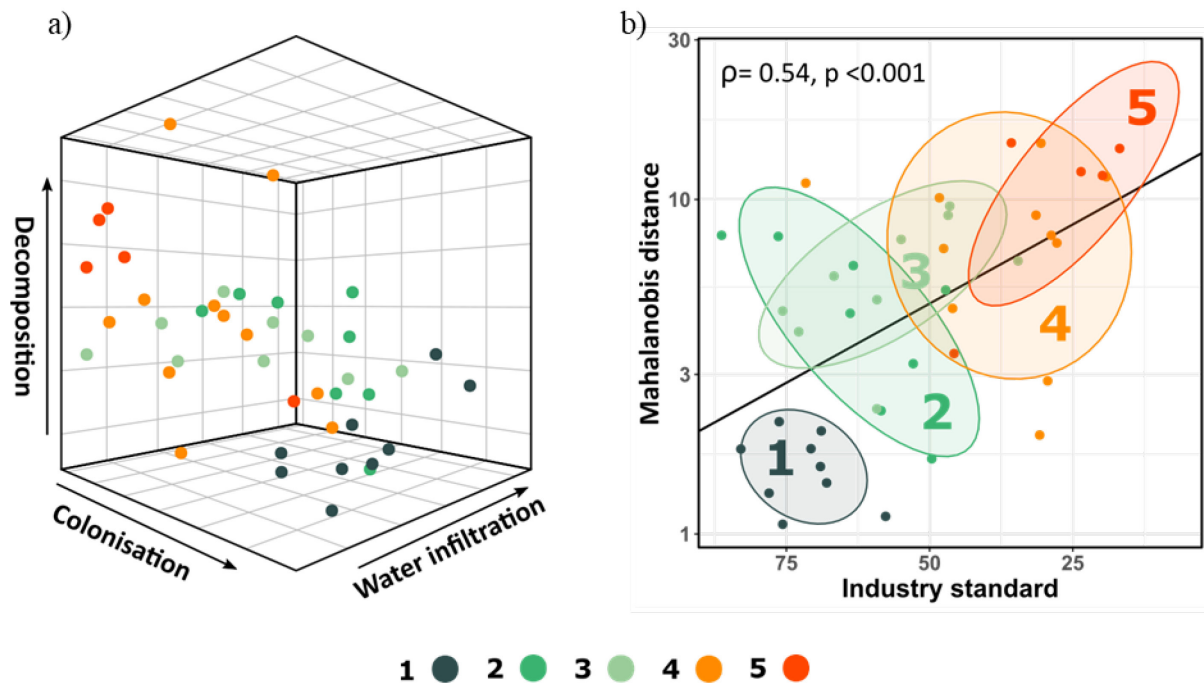


Figure 4.3 We calculated the Mahalanobis distance of each woodland relative to the center and variance of least-disturbed woodlands (category 1) in order to capture their departure from natural conditions in a single metric. Figure (a) shows initial positions of woodlands in three-dimensional space based on functional markers of ecosystem properties, while (b) shows the relationship between the distance to reference variability and an industry-level index of ecological value. Ellipses show 75% confidence intervals of each ranked urbanization category: (1) rural, (2) peri-urban, (3) large urban park, (4) small urban park and (5) small regenerating woodlands. Spearman's rank-order correlation coefficient rho is indicated. Note the reversed x-axis.

Discussion

We compared three methods of describing urban woodlands to characterize differences in ecosystem properties. Overall, our results show that trait markers for specific ecosystem properties capture actual differences in ecosystem properties among sites better than either a purely taxonomic description or the use of urbanization markers. There was only a weak match between the dissimilarity in species composition and dissimilarity in ecosystem properties; furthermore, these became more decoupled as urbanization increased. In comparison, functional trait-based methods had a relatively stable match with ecosystem properties across the urbanization categories.

One reason why current methods emphasize plant community composition is because such information can be obtained based on single and rapid ecological surveys. In comparison, direct measurement of multiple important ecosystem properties is complex and time-consuming (Manning *et al.* 2018). The functional composition of plant communities leverages inventories already being collected by practitioners provides a time-integrated signal of ecosystem properties effect on the plant community. Expressed as a functional Mahalanobis distance from our reference range of variability, functional markers agreed with an industry-level index, but captured broad variation within urbanization categories. By untangling some of the complexity associated with urbanization, property-specific functional markers could help practitioners and land stewards integrate important ecosystem properties in routine local-level assessment.

Differences in species composition

Urban species assemblages are not random, and characteristic combinations of species are broadly expected to occur under similar conditions (McKinney 2006). Still, because of stochastic factors (e.g. occurrence of non-native ornamental species), there is some reason to doubt that species taxonomic composition may be tightly coupled with ecosystem properties in urban woodlands (Aronson *et al.* 2015, Brice *et al.* 2017). In this case, using taxonomic

composition as a proxy for ecosystem functionality may not provide reliable information. When we compared woodland dissimilarity based on species composition with dissimilarities in patch isolation, soil compaction and decomposition rates, we found a significant but relatively weak match (Table 4.3). This shows that changes in these three ecosystem properties are only weakly associated with a shift towards a common set of species. Furthermore, our results showed that the mismatch between the two was greater at the urban end of our gradient (Figure 4.2a).

There are a range of reasons why such decoupling might occur. For instance, urban ecosystems can hold significant extinction debt: the disappearance of long-lived species like trees and other “slow species” after forest fragmentation can take centuries, even when environmental conditions have changed (Vellend *et al.* 2006, Hahs *et al.* 2009). Conversely, within a habitat type, colonization by non-native species can lead to more differentiated plant assemblages in urban cores (Kühn and Klotz 2006, Aronson *et al.* 2015). The process of community assembly by trait selection (Shipley 2010, Vellend 2016) can result in different species assemblages having broadly similar trait distributions. As a result, changes in taxonomic composition during secondary succession are partly uncoupled from changes in the trait combinations being selected (Fukami *et al.* 2005), and a novel species composition does not necessarily result in loss of functionality (Mascaro *et al.* 2012). Management for native plant communities addresses important societal conservation goals in cities (Aronson *et al.* 2017). However, our results show that different tools may be needed to capture the range of woodland functionality in highly urbanized woodlands.

Differences in urbanization markers

If one wishes to use functional traits in order to capture ecosystem properties in urban woodlands, then which traits should one use? In our study, increasing levels of urbanization were associated with traits that allow species to persist in fragmented landscapes (e.g. high seed persistence, Henle *et al.* 2004) and to take advantage of abundant resources (e.g. high SLA, Ordoñez *et al.* 2009). In contrast, more rural sites were associated with taller species and abiotic pollination, which contrasts with general trends collated by Williams *et al.* (2015), but could be

due to the strong effect of canopy species on community-weighted mean traits in our specific woodland setting. Rural sites were also associated with more persistent foliage, which can give a significant head start in the spring for plants in shady older forests (Uemura 1994). Taken together, differences in these urbanization trait markers were significantly similar to differences in ecosystem properties. However, the rank-order correlation between the two was relatively weak and did not account for much more of the variability in ecosystem properties than did taxonomic dissimilarity.

When focusing on broad spectrum sets of traits (i.e. not explicitly related to ecosystem properties), biotic homogenization studies have documented inconsistent relationships between taxonomic and functional dissimilarity (Kühn and Klotz 2006, Naaf and Wulf 2010, Brice *et al.* 2017). In our study, the rank order correlation between taxonomic dissimilarity and dissimilarity based on urbanization markers was relatively high, echoing results by Brice *et al.* (2017) in urban riparian woodlands of the Montreal area. Thus, although one advantage of such an approach may be to provide information generalizable beyond a single city (Vandewalle *et al.* 2010), trait markers of urbanization may not provide more information than taxonomic dissimilarity with respect to ecosystem properties in our specific context. In their review, Williams *et al.* (2015) noted that trait-urbanization relationships often appeared study and city specific, a conclusion reinforced by differences between our own results and trends identified by these authors.

Differences in functional markers for specific ecosystem properties

One way of unpacking the complexity of changes in ecosystem function and processes associated with urbanization may be to focus instead on traits with specific effect and response relationships with these properties (Williams *et al.* 2015). Because this requires a finer understanding of these links, thus increasing the initial information burden, this approach may not be a net benefit if changes in ecosystem properties covary tightly with urbanization intensity. In our study, ecosystem properties showed various levels of linearity and variability with urbanization (Figure C.1). When we used traits specifically associated with each of our

ecosystem properties and combined them in multiple linear regression models to predict each ecosystem property, we captured a much higher proportion of actual variability in ecosystem properties than we did using either of the other methods. Importantly, there was no significant difference in residuals of the procrustean fit across our gradient, showing that the method had relatively constant power across our range of woodlands.

This is consistent with studies that have shown strong correlations between community aggregated traits and ecosystem properties along a secondary succession gradient (e.g. Garnier *et al.* 2004). Attempts to capture multiple ecosystem properties using traits along gradients subjected to stronger and varied environmental filters have focused on sets of response-and-effect trait (that is, traits that are both response and effect traits, Suding *et al.* 2008) that could capture blocks of related ecosystem properties (Minden and Kleyer 2015). Here we took the different approach of focusing on three contrasted ecosystem properties involving non-overlapping sets of traits but capturing both response and effect mechanisms for each (Chapter 3). The gain in information shows that this is a viable method to capture woodland multifunctionality in heterogeneous systems where ecosystem properties can co-vary unpredictably. Piecemeal approaches that focus on response and effects to single properties (e.g. Gross *et al.* 2008) yield important information that can subsequently be combined to provide a multi-dimensional information.

A practical tool to inform decision-making for land stewards

With the number of ecosystem properties potentially of interest (e.g. Alberti 2010), how can land stewards express the multidimensional information provided by functional methods to capture the functional integrity of a woodland in a single metric? We propose the functional Mahalanobis distance for such a metric for two reasons. First, it controls for the co-variance that can exist between different ecosystem properties or between functional traits rather than treating each as independent. Second, it is weighted by the natural variability that exists among reference sites in each of these dimensions (Legendre and Legendre 2012). This measure expresses in a single number the functional distance of woodlands to our reference range of variability,

emphasizing differences in highly constrained dimensions (as we found for colonization and decomposition), and down weighing differences in dimensions where reference sites are highly variable (water infiltration) (Figure 4.3a). This method can accommodate both predicted ecosystem property values obtained from functional markers, or express site differences based on urbanization markers (i.e. in trait space rather than ecosystem property space), if these are expressed as community-weighted means. As with other measures of distance, the resulting metric is unitless, and it is also unbounded.

Compared to an existing industry-level index of ecological value that takes into consideration a range of ecological characteristics, we found that there was overall broad agreement with our metric (spearman correlation $\rho = 0.54$) when comparing across broad urbanization classes. However, these indices appeared to perform differently within urbanization classes. For instance, both indices appeared proportional for categories 3 and 5, but not so in small urban parks. Here, specific ecosystem property markers may provide more information on actual ecosystem properties like decomposition than more general metrics. Likewise, our metric indicated that some suburban forests could have a range of functional integrity all the while showing minimal signs of species invasion and contemporary disturbance.

Although the presence and abundance of plant species are already commonly measured by practitioners, our method hinges on two additional elements. First, it requires access to vegetation inventories for a pool of sites representative of the acceptable range of variability in a given region (Parrish *et al.* 2003). Second, practitioners need access to the relevant trait means per species. The traits used here can be measured from plants sampled in the field. However, it is even easier to obtain these trait values from publicly available trait databases. For instance, the TRY database currently has almost 12 million trait records on almost 280,000 plant species worldwide (Kattge *et al.* 2011), while the Canadian TOPIC database has information on 100 traits for over 1400 species (Aubin *et al.* 2012). Current trait availability in these repositories is largely skewed towards common species. As a result, methods like ours that focus on community-weighted means (and thus, dominated by the most abundant species in a site) are

likely to require few additional measurements. One challenge may instead be obtaining robust and implementation-ready species-level trait averages from datasets that vary in focus, protocol, and environmental context.

Here we have focused on three contrasted ecosystem properties for which we have sufficient information to begin developing specific markers. It is undeniable that one reason why we have sufficient insight into how communities respond to something like patch isolation is precisely because it is relatively easy to document from widely available satellite imagery. Thus, we do not claim that functional markers can approximate actual colonization processes any better than this readily available metric. However, our results demonstrate that a functional marker approach can leverage information from local-scale vegetation inventories already being collected by land managers and, at relatively low additional cost, provide information on ecosystem properties poorly captured by changes in species composition or urbanization markers. The need to identify traits that vary predictably with specific ecosystem properties of urban ecosystems has been highlighted before (McDonnell and Hahs 2013, Williams *et al.* 2015). We echo this sentiment. Furthermore, testing these relationships across cities and ecosystem types is the only way of evaluating how generalizable such a tool as ours truly is or how robust are its results.

Conclusion

Land steward are making the decisions today that will shape the cities we live in tomorrow. They are doing so under complex set of cost, time and regulatory constraints. Given the increasing availability of trait information, methods based on functional markers have the potential to capture the variability that exists in urban woodland ecosystem properties in a way that can directly inform conservation decisions. In combination with other conservation objectives like biodiversity, these tools can contribute to the maintenance of resilient urban woodlands.

Acknowledgements

Funding for this project was provided by the Canada Discovery and Collaborative Research and Development (CRD) grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), Canada. We acknowledge the collaboration of governments, municipalities and landowners who gave permission to conduct research on their land (see extended acknowledgements, Annexe C, Appendix C.1). We thank J.-P. Ricard, S. Pellerin, M. Poulin and F. Hébert for constructive comments throughout this project, J. Messier for root data collection and preparation.

The authors would like to extend particular thanks to the various governments, municipalities, businesses and landowners who granted permission to carry-out research on their lands. This includes: Ville de Montréal (Services des Grands Parcs, Arrondissement Mercier-Hochelaga-Maisonneuve, Arrondissement Ahuntsic-Cartierville, Arrondissement Anjou, Arrondissement Notre-Dame-de-Grâce/Côte-des-Neiges, Arrondissement Pierrefond-Roxboro, Arrondissement Rosemont-La-Petite-Patrie), Ville de Dollard-Des-Ormeaux, Ville de Pincourt, municipalité de Notre-Dame-de-l'Île-Perrot, Club de Golf Royal Montréal, Université McGill, Ville de Laval, les Amis du Bois de l'Équerre, l'association pour la protection du Boisé Ste-Dorothé, Ville de Pointe-Claire, Woolly Maple Farms, and the Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques (direction des aires protégées).

We also recognize the invaluable help provided in the field and in the laboratory by Félix Plante, Jeanne Pelletier, Xavier Dallaire, Madelaine Proulx, Vicky Morin-Coulombe, Pascal Dufour, Li Yuanzhi, Chiara Chelo, William J. Parsons, Daniel Garneau, Benoît Hamel, Linda Buchan and Martin Lechowicz.

References

- Alberti, M. 2010. Maintaining ecological integrity and sustaining ecosystem function in urban areas. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2:178–184.
- Alberti, M., and J. M. Marzluff. 2004. Ecological resilience in urban ecosystems: Linking urban patterns to human and ecological functions. *Urban Ecosystems* 7:241–265.
- Andersson, E., S. Barthel, S. Borgström, J. Colding, T. Elmqvist, C. Folke, and Å. Gren. 2014. Reconnecting cities to the biosphere: Stewardship of green infrastructure and urban ecosystem services. *Ambio* 43:445–453.
- Aronson, M. F. J., S. N. Handel, I. P. La Puma, and S. E. Clemants. 2015. Urbanization promotes non-native woody species and diverse plant assemblages in the New York metropolitan region. *Urban Ecosystems* 18:31–45.
- Aronson, M. F. J., C. A. Lepczyk, K. L. Evans, M. A. Goddard, S. B. Lerman, J. S. MacIvor, C. H. Nilon, and T. Vargo. 2017. Biodiversity in the city: key challenges for urban green space management. *Frontiers in Ecology and the Environment* 15:189–196.
- Aronson, M. F. J., F. A. La Sorte, C. H. Nilon, M. Katti, M. A. Goddard, C. A. Lepczyk, P. S. Warren, N. S. G. Williams, S. Cilliers, B. Clarkson, C. Dobbs, R. Dolan, M. Hedblom, S. Klotz, J. L. Kooijmans, I. Kuhn, I. MacGregor-Fors, M. McDonnell, U. Mortberg, P. Pysek, S. Siebert, J. Sushinsky, P. Werner, and M. Winter. 2014. A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281:20133330–20133330.
- Aubin, I., C. Messier, and A. Bouchard. 2008. Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? *Biological Conservation* 141:2461–2476.
- Aubin, I., C. Messier, S. Gachet, K. Lawrence, D. McKenney, A. Arseneault, W. Bell, L. De Grandpré, B. Shipley, J.-P. Ricard, and A. Munson. 2012. TOPIC - Traits Of Plants In Canada. Natural Resources Canada: Canadian Forest Service. <http://topic.rncan.gc.ca/>.
- Brice, M. H., S. Pellerin, and M. Poulin. 2017. Does urbanization lead to taxonomic and functional homogenization in riparian forests? *Diversity and Distributions* 23:828–840.
- Brouillet, L., F. Coursol, M. Meades, M. Favreau, M. Anions, P. Bélisle, and P. Desmet. 2010.

- VASCAN, la Base de données des plantes vasculaires du Canada.
<http://data.canadensys.net/vascan/>.
- Carignan, V., and M.-A. Villard. 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental Monitoring and Assessment* 78:45–61.
- Carmona, C. P., C. Rota, F. M. Azcarate, and B. Peco. 2015. More for less: Sampling strategies of plant functional traits across local environmental gradients. *Functional Ecology* 29:579–588.
- Diaz, S., and M. Cabido. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology and evolution* 16:646–655.
- Domon, G., and A. Bouchard. 2007. The landscape history of Godmanchester (Quebec, Canada): Two centuries of shifting relationships between anthropic and biophysical factors. *Landscape Ecology* 22:1201–1214.
- Dupras, J., and M. Alam. 2014. Urban sprawl and ecosystem services: a half century perspective in the Montreal area (Quebec, Canada). *Journal of Environmental Policy & Planning* 17:180–200.
- Elmqvist, T., H. Setälä, S. N. Handel, S. van der Ploeg, J. Aronson, J. N. Blignaut, E. Gomez-Baggethun, D. Nowak, J. Kronenberg, and R. de Groot. 2015. Benefits of restoring ecosystem services in urban areas. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 14:101–108.
- Facelli, J. M., and S. T. A. Pickett. 1991. Plant Litter : Its Dynamics and Effects on Plant Community Structure. *The Botanical Review* 57:1–32.
- Fukami, T., T. M. Bezemer, S. R. Mortimer, and W. H. Van Der Putten. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters* 8:1283–1290.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellman, C. Neill, and J.-P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637.
- Gelmi-Candusso, T. A., and A. M. Hämäläinen. 2019. Seeds and the City: The Interdependence

- of Zoochory and Ecosystem Dynamics in Urban Environments. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7:1–19.
- Gillet, F., B. Foucault, and P. Julve. 1991. La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea* 46:315–340.
- Godefroid, S., and N. Koedam. 2004. Interspecific variation in soil compaction sensitivity among forest floor species. *Biological Conservation* 119:207–217.
- Gosz, J. R., G. E. Likens, and F. H. Bormann. 1976. International Association for Ecology Organic Matter and Nutrient Dynamics of the Forest and Forest Floor in the Hubbard Brook Forest. *Oecologia* 22:305–320.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902–910.
- Gross, N., T. M. Robson, S. Lavorel, C. Albert, Y. Le Bagousse-Pinguet, and R. Guillemin. 2008. Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist* 180:652–662.
- Hahs, A. K., M. J. McDonnell, M. A. McCarthy, P. A. Vesk, R. T. Corlett, B. A. Norton, S. E. Clemants, R. P. Duncan, K. Thompson, M. W. Schwartz, and N. S. G. Williams. 2009. A global synthesis of plant extinction rates in urban areas. *Ecology Letters* 12:1165–1173.
- Harrison, C., and G. Davies. 2002. Conserving biodiversity that matters: practitioners' perspectives on brownfield development and urban nature conservation in London. *Journal of Environmental Management* 65:95–108.
- Henle, K., K. F. Davies, M. Kleyer, C. Margules, and J. Settele. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13:207–251.
- Hill, M. O., D. B. Roy, and K. Thompson. 2002. Hemeroby, urbanity and ruderality: Bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology* 39:708–720.
- Jackson, D. A. 1995. PROTEST: A PROcrustean randomization TEST of community environment concordance. *Ecoscience* 2:297–303.
- Jenny, H., S. P. Gessel, and F. T. Bingham. 1949. Comparative Study of Decomposition Rates of Organic Matter in Temperate and Tropical Regions. *Soil Science*:419–432.
- Kattge, J., S. Díaz, S. Lavorel, I. C. Prentice, P. Leadley, G. Bönisch, E. Garnier, M. Westoby, P. B. Reich, I. J. Wright, J. H. C. Cornelissen, C. Violle, S. P. Harrison, P. M. Van

- Bodegom, M. Reichstein, B. J. Enquist, N. A. Soudzilovskaia, D. D. Ackerly, M. Anand, O. Atkin, M. Bahn, T. R. Baker, D. Baldocchi, R. Bekker, C. C. Blanco, B. Blonder, W. J. Bond, R. Bradstock, D. E. Bunker, F. Casanoves, J. Cavender-Bares, J. Q. Chambers, F. S. Chapin, J. Chave, D. Coomes, W. K. Cornwell, J. M. Craine, B. H. Dobrin, L. Duarte, W. Durka, J. Elser, G. Esser, M. Estiarte, W. F. Fagan, J. Fang, F. Fernández-Méndez, A. Fidelis, B. Finegan, O. Flores, H. Ford, D. Frank, G. T. Freschet, N. M. Fyllas, R. V. Gallagher, W. A. Green, A. G. Gutierrez, T. Hickler, S. I. Higgins, J. G. Hodgson, A. Jalili, S. Jansen, C. A. Joly, A. J. Kerkhoff, D. Kirkup, K. Kitajima, M. Kleyer, S. Klotz, J. M. H. Knops, K. Kramer, I. Kühn, H. Kurokawa, D. Laughlin, T. D. Lee, M. Leishman, F. Lens, T. Lenz, S. L. Lewis, J. Lloyd, J. Llusià, F. Louault, S. Ma, M. D. Mahecha, P. Manning, T. Massad, B. E. Medlyn, J. Messier, A. T. Moles, S. C. Müller, K. Nadrowski, S. Naeem, Ü. Niinemets, S. Nöllert, A. Nüske, R. Ogaya, J. Oleksyn, V. G. Onipchenko, Y. Onoda, J. Ordoñez, G. Overbeck, W. A. Ozinga, S. Patiño, S. Paula, J. G. Pausas, J. Peñuelas, O. L. Phillips, V. Pillar, H. Poorter, L. Poorter, P. Poschlod, A. Prinzing, R. Proulx, A. Rammig, S. Reinsch, B. Reu, L. Sack, B. Salgado-Negret, J. Sardans, S. Shiodera, B. Shipley, A. Siefert, E. Sosinski, J. F. Soussana, E. Swaine, N. Swenson, K. Thompson, P. Thornton, M. Waldram, E. Weiher, M. White, S. White, S. J. Wright, B. Yguel, S. Zaehle, A. E. Zanne, and C. Wirth. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905–2935.
- Kowarik, I. 2011. Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environmental Pollution* 159:1974–1983.
- Kühn, I., and S. Klotz. 2006. Urbanization and homogenization - Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation* 127:292–300.
- Laliberté, E., P. Legendre, and B. Shipley. 2014. Package “FD” : Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology.
- LaPaix, R., B. Freedman, and D. Patriquin. 2009. Ground vegetation as an indicator of ecological integrity. *Environmental Reviews* 17:249–265.
- Laughlin, D. C. 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters* 17:771–784.
- Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem

- functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545–556.
- Lavorel, S., K. Grigulis, P. Lamarque, M. P. Colace, D. Garden, J. Girel, G. Pellet, and R. Douzet. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99:135–147.
- Legendre, P., and M. De Cáceres. 2013. Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters* 16:951–963.
- Legendre, P., and L. Legendre. 2012. *Numerical Ecology*. Third edition. Elsevier.
- Manning, P., F. Van Der Plas, S. Soliveres, E. Allan, F. T. Maestre, G. Mace, M. J. Whittingham, and M. Fischer. 2018. Redefining ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology and Evolution* 2:427–436.
- Mascaro, J., R. F. Hughes, and S. A. Schnitzer. 2012. Novel forests maintain ecosystem processes after the decline of native tree species. *Ecological Monographs* 82:221–238.
- Mayfield, M. M., S. P. Bonser, J. W. Morgan, I. Aubin, S. McNamara, and P. A. Vesk. 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography* 19:423–431.
- Mccune, J. L., and M. Vellend. 2013. Gains in native species promote biotic homogenization over four decades in a human-dominated landscape. *Journal of Ecology* 101:1542–1551.
- McDonnell, M. J., and A. K. Hahs. 2008. The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: Current status and future directions. *Landscape Ecology* 23:1143–1155.
- McDonnell, M. J., and A. K. Hahs. 2013. The future of urban biodiversity research: Moving beyond the “low-hanging fruit.” *Urban Ecosystems* 16:397–409.
- McDonnell, M. J., and S. T. A. Pickett. 1990. Ecosystem Structure and Function along Urban-Rural Gradients : An Unexploited Opportunity for Ecology. *Ecology* 71:1232–1237.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178–185.
- McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127:247–260.
- McKinney, M. L. 2008. Effects of urbanisation on species richness: A review of plants and

- animals. *Urban Ecosystems* 11:161–176.
- Minden, V., and M. Kleyer. 2015. Ecosystem multifunctionality of coastal marshes is determined by key plant traits. *Journal of Vegetation Science* 26:651–662.
- Moilanen, A., and M. Nieminen. 2013. Connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83:1131–1145.
- MRNQ. 2001. *Exceptional Forest Ecosystems in Québec: Key Elements of our Biodiversity*. Québec, Canada.
- Naaf, T., and M. Wulf. 2010. Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological Conservation* 143:848–885.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. R. Minchin, R. B. O’Hara, G. Simpson, P. Solymos, M. Stevens, H. Stevens, E. Szoecs, and H. Wagner. 2017. Package “vegan”: Community Ecology Package.
- Olson, J. S. 1963. Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems. *Ecology* 44:322–331.
- Ordoñez, J. C., P. M. Van Bodegom, J. P. M. Witte, I. J. Wright, P. B. Reich, and R. Aerts. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18:137–149.
- Pakeman, R. J., and H. M. Queded. 2007. Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science* 10:91–96.
- Parrish, J. D., D. P. Braun, and R. S. Unnasch. 2003. Are We Conserving What We Say We Are? Measuring Ecological Integrity within Protected Areas. *BioScience* 53:851.
- Peres-Neto, P. R., and D. A. Jackson. 2001. How well do multivariate data sets match? The advantages of a procrustean superimposition approach over the Mantel test. *Oecologia* 129:169–178.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, M. G. A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S.

- Aquino, and J. H. C. Cornelissen. 2013. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 23:167–234.
- Pouyat, R. V., and M. M. Carreiro. 2003. Controls on mass loss and nitrogen dynamics of oak leaf litter along an urban-rural land-use gradient. *Oecologia* 135:288–298.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing (version 3.5.2). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramalho, C. E., and R. J. Hobbs. 2012. Time for a change: Dynamic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27:179–188.
- Ricotta, C., M. Carboni, and A. T. R. Acosta. 2015. Let the concept of indicator species be functional! *Journal of Vegetation Science* 26:839–847.
- Robitaille, A., and J.-P. Saucier. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. Les Éditions du Québec, Ste-Foy.
- Sauerwein, M. 2011. Urban soils - characterization, pollution, and relevance in urban ecosystems. Pages 45–58 *in* J. Niemelä, editor. *Urban Ecology: Patterns, Processes and Applications*. Oxford Bio. Oxford University Press.
- Schleicher, A., R. Biedermann, and M. Kleyer. 2011. Dispersal traits determine plant response to habitat connectivity in an urban landscape. *Landscape Ecology* 26:529–540.
- Seidl, R., T. A. Spies, D. L. Peterson, S. L. Stephens, and J. A. Hicke. 2016. Searching for resilience: Addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. *Journal of Applied Ecology* 53:120–129.
- Shipley, B. 2010. *From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shipley, B., F. De Bello, J. H. C. Cornelissen, E. Laliberté, D. C. Laughlin, and P. B. Reich. 2016. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180:923–931.
- Suding, K. N., S. Lavorel, F. S. Chapin, J. H. C. Cornelissen, S. Díaz, E. Garnier, D. Goldberg, D. U. Hooper, S. T. Jackson, and M. L. Navas. 2008. Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14:1125–1140.
- Sukopp, H. 2004. Human-caused impact on preserved vegetation. *Landscape and Urban*

- Planning 68:347–355.
- Uemura, S. 1994. Patterns of leaf phenology in forest understory. *Canadian Journal of Botany* 72:1560–1560.
- United Nations. 2014. *World Urbanization Prospects: The 2014 Revision, Highlights (ST/ESA/SER.A/352)*.
- Vallet, J., H. Daniel, V. Beaujouan, F. Rozé, and S. Pavoine. 2010. Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science* 13:412–424.
- Vandewalle, M., F. de Bello, M. P. Berg, T. Bolger, S. Dolédec, F. Dubs, C. K. Feld, R. Harrington, P. A. Harrison, S. Lavorel, P. M. da Silva, M. Moretti, J. Niemelä, P. Santos, T. Sattler, J. P. Sousa, M. T. Sykes, A. J. Vanbergen, and B. A. Woodcock. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19:2921–2947.
- Vellend, M. 2016. *The Theory of Ecological Communities*. Princeton University Press.
- Vellend, M., K. Verheyen, H. Jacquemyn, A. Kolb, H. Van Calster, G. Peterken, and M. Hermy. 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87:542–548.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- Vittoz, P., and R. Engler. 2007. Seed dispersal distances: A typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica* 117:109–124.
- Wilhelm, G., and D. Ladd. 1988. Natural Area Assessment in the Chicago Region. *Transactions of the 53rd North American Wildlife and Natural Resources Conference*:361–375.
- Williams, N. S. G., A. K. Hahs, and P. A. Vesk. 2015. Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17:78–86.
- Xiong, S., and C. Nilsson. 1999. The effects of plant litter on vegetation: A meta-analysis. *Journal of Ecology* 87:984–994.

CHAPITRE 5

DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE

Contexte et résultats principaux

Dans cette thèse, j'ai développé un outil permettant de caractériser l'intégrité des propriétés écosystémiques des boisés urbains dans le domaine de la forêt de feuillu tempérée, et ce, de manière à informer directement la prise de décision à l'échelle locale (voir Annexe D pour les données utilisées).

Pour y arriver, au chapitre 2 j'ai d'abord identifié cinq caractéristiques des milieux urbains qui rendent difficile l'application en milieux urbains des modèles conceptuels d'intégrité écologique développés en milieu naturel. En particulier, certains objectifs environnementaux normalement considérés en bloc peuvent y être découplés, comme l'intégrité écologique et la capacité à fournir des services écosystémiques. De plus, les écosystèmes urbains présentent des échelles d'organisation distinctes, ainsi que des régimes de perturbations qui leur sont propres. On y priorise de plus en plus la résilience écologique. Parce que l'application du concept d'intégrité écologique demande plusieurs jugements de valeur, il est nécessaire qu'il reflète la diversité des perceptions de la nature des acteurs du milieu environnemental. Utilisant le cas des boisés urbains de Montréal pour illustrer cette approche, je propose une feuille de route fondée sur des principes de gestion adaptative pour le développement et l'application de modèles propre aux milieux urbains. En collaboration avec des intervenants du milieu environnemental, j'y propose un modèle conceptuel de l'intégrité écologique qui reflète les priorités d'une pluralité d'acteurs. Malgré la nature anthropisée de ces boisés, la composition en espèces natives reste un aspect important de l'intégrité écologique pour les participants. Les composantes de « fonctionnement » et de « stabilité » sont aussi ressorties comme des priorités, mais les participants considéraient qu'ils avaient peu d'outils pour les mettre en œuvre.

Au chapitre 3, j'ai démontré que les traits fonctionnels peuvent prédire les propriétés écosystémiques mesurées en milieu urbain. Les traits associés avec le gradient d'urbanisation n'étaient associés que de manière inconsistante avec les propriétés de l'écosystème, indiquant la nécessité d'aller au-delà des gradients indirects. De plus, le pouvoir prédictif des traits varie de manière importante d'une propriété écosystémique à l'autre. Mes résultats démontrent qu'à la fois les traits d'effet et de réponse sont importants pour prédire les propriétés écosystémiques dans les boisés urbains. Les traits fonctionnels étaient retenus comme prédicteurs de la décomposition même lorsque les prédicteurs environnementaux étaient inclus dans le modèle initial, indiquant qu'ils reflètent une partie de la variabilité complémentaire à celle expliquée par les variables climatiques et la communauté de décomposeurs. Mes résultats montrent également que l'utilisation de modèles linéaires dans l'identification de marqueurs fonctionnels ne représente qu'une approximation de la forme réelle de ces relations.

Au chapitre 4, je démontre que les marqueurs fonctionnels développés au chapitre précédent capturent mieux la multifonctionnalité des boisés urbains que des méthodes taxonomiques ou les marqueurs généraux d'urbanisation, et je propose une méthode pour exprimer l'information fournie par traits fonctionnels sous forme d'indicateur. Pour les trois méthodes (taxonomique, marqueurs d'urbanisation et marqueurs fonctionnels), la dissimilarité entre les sites est significativement similaire à celle calculée sur la base des propriétés écosystémiques. Cependant, la corrélation des méthodes taxonomiques et des marqueurs d'urbanisation avec les différences réelles dans les propriétés écosystémiques qui est relativement faible comparativement à la méthode par marqueur fonctionnel. Je montre que le décalage entre la dissimilarité taxonomique et la dissimilarité dans les propriétés écosystémiques est plus prononcé à l'extrémité urbanisée du gradient. Pour exprimer l'information fournie par les méthodes fonctionnelles, je propose l'utilisation de la distance fonctionnelle de Mahalanobis, reflétant l'intégrité des propriétés écosystémique de boisés urbains par rapport à leur variabilité dans des sites de référence. Notre indicateur est fortement corrélé avec un indice standard utilisé par la firme de consultants WSP. Malgré tout, notre indicateur départage différemment certaines classes d'urbanisation.

Discussion transversale des résultats

Écosystèmes nouveaux et les priorités de conservations

Le concept d'écosystème « nouveau » ou « inédit » popularisé par Hobbs *et al.* (2006, 2009) remet en question l'utilisation de critères comme l'intégrité écologique dans la gestion des écosystèmes modifiés. Dans les villes, ceci représente la vaste majorité des espaces verts (Kowarik, 2011) : les boisés urbains et périurbains comme ceux que j'ai étudiés dans le cadre de cette thèse (catégories 2 à 5) représentent une large de gamme de variation, allant des boisés relictuels impactés (écosystèmes « hybrides »), jusqu'à de jeunes boisés en régénération issus de friches urbaines (écosystèmes « inédits »). Dans cette thèse, je me suis concentrée sur la perception et les besoins de la communauté de pratique.

Représentant un éventail de perspectives et d'échelles de gestion, les participants ayant contribué à l'élaboration du modèle conceptuel présenté au chapitre 2 ont tous une expertise de base dans la caractérisation des écosystèmes urbains et sont impliqués dans la prise de décision (sauf les représentants du milieu universitaire). Tous les participants reconnaissent utiliser le concept d'intégrité écologique ou un critère similaire de naturalité dans la caractérisation des écosystèmes. Dans ce groupe, la composition en espèces natives est ressortie comme une composante importante de l'intégrité écologique. La place des espèces non natives dans la gestion des écosystèmes a fait l'objet de nombreux débats (Sagoff, 2005; Simberloff, 2005; Schlaepfer *et al.*, 2011) sur lesquels les écologistes spécialisés dans la conservation continuent d'être divisés (Sandbrook *et al.*, 2019). C'est donc un résultat non trivial qui montre que, malgré les caractéristiques hautement modifiées que peuvent démontrer certains boisés urbains, la composition en espèces reste un signe déterminant d'intégrité écologique. La biodiversité est un enjeu prépondérant dans les milieux urbains (Aronson *et al.*, 2017), et mes résultats s'accordent avec ceux d'Ordóñez et Duinker (2013) et d'Almas et Conway (2016), qui ont trouvé que, de tous les plans d'aménagement municipaux de la forêt urbaine étudiés par ces deux études, tous priorisaient une composition taxonomique native.

Tel qu'énoncé par Hobbs (2006, 2009), puis par Morse (2014), le concept d'écosystème inédit reflète néanmoins une réalité de la gestion environnementale dans les milieux urbains. Comme je l'ai démontré au chapitre 4, au-delà de leur composition taxonomique modifiée, les propriétés écosystémiques des boisés urbains peuvent être profondément altérées. Est-il possible de catégoriser les boisés urbains sur la base de leur caractère « inédit » pour informer la prise de décision environnementale? Mis à part une différence nette dans le taux de décomposition par rapport aux sites de catégories 1, aucune démarcation claire ne me permet de supposer qu'on puisse identifier des écosystèmes « inédit » dans les boisés de Montréal sur la base des propriétés écosystémiques étudiées dans cette thèse, du moins dans la gamme de variabilité reflétée par mes cinq catégories d'urbanisation. L'identification de seuils écologique et d'état alternatif stable requiert un suivi dans le temps (p. ex.: Carreiro et Zipperer, 2011) et une connaissance pointue du système (Reyer *et al.*, 2015). Parce que ces conditions ne sont que rarement remplies, la distinction proposée par Kowarik (2011) fournit peu de critères tangibles sur la base desquels prendre des décisions de gestion réelles dans le contexte actuel (Murcia *et al.*, 2014). Néanmoins, pour les participants à l'atelier (chapitre 2), le maintien des propriétés écosystémique à l'intérieur d'une gamme de variabilité naturelle est un critère prépondérant dans la gestion des boisés urbains. Comme le démontre le modèle proposé au chapitre 2, la fonctionnalité des écosystèmes ne peut être captée par un seul attribut clé : le modèle final retient un grand nombre de propriétés écosystémiques, s'étalant sur plusieurs compartiments (hydrologie, sol, interactions biotiques), et échelles d'organisation. Pour les membres de la communauté, le défi immédiat est plutôt de capter le plus grand nombre possible d'attributs clés de cette composante de l'intégrité écologique.

L'étude des gradients d'urbanisation et leurs syndromes

Les propriétés écosystémiques sur lesquelles je me suis penchée (colonisation, l'infiltration de l'eau et la décomposition) démontrent des relations différentes les unes des autres avec le gradient d'urbanisation ainsi qu'une variabilité non négligeable à l'intérieur des catégories d'urbanisation (Appendice C, Figure C.1). Comme on l'a vu à la fois au chapitre 3 et au

chapitre 4, ces résultats ont des conséquences importantes pour l'identification de liens entre la communauté et les propriétés écosystémiques à l'aide de gradients d'urbanisation.

Il existe dans les milieux urbains une grande variété de mesures pouvant servir de variable de référence pour définir un gradient indirect (p. ex.: Hahs et McDonnell, 2006). Ce choix n'est pas trivial et peut avoir un impact important si la variable choisie n'est que faiblement corrélée avec les facteurs qui affectent réellement les écosystèmes. Ici, j'ai utilisé une diversité de critères reflétant plusieurs aspects des milieux urbains dont on sait qu'ils affectent fortement les écosystèmes mais incluant aussi particulièrement des critères d'historique de perturbation parce qu'il reflète l'historique des sites, facteur prépondérant pour les communautés végétales (Ramalho et Hobbs, 2012). Une explication pour mes résultats et pour la difficulté plus générale qu'on rencontre à identifier des syndromes de traits « urbains » (Williams *et al.*, 2015) serait que, bien que les propriétés écosystémiques sont généralement modifiées dans les milieux urbains, les changements dans ces propriétés sont au moins partiellement découplés les uns des autres, si bien qu'ils varient de manière indépendante à l'intérieur d'un même type d'écosystèmes, chacune répondant à des caractéristiques distinctes du milieu urbain local. Par exemple, Ramalho *et al.* (2014) montrent que la connectivité et la superficie, variables largement utilisées comme référence pour indiquer le niveau d'urbanisation, agissent principalement de manière indirecte sur les communautés végétales, affectant des facteurs environnementaux locaux comme l'herbivorie, la profondeur de la litière et la fréquence des feux. Brice *et al.* (2016) ont aussi obtenus des résultats similaires dans les boisés ripariens de Montréal, documentant l'importance prépondérante des filtres environnementaux locaux associés avec les inondations saisonnières alors que leur gradient d'urbanisation, calculé sur la base du Human Influence Index (Wildlife Conservation Society - WCS et Center for International Earth Information Network - CIESIN - Columbia University, 2005), avait des effets principalement indirects sur la structure des communautés.

Plusieurs auteurs ont déjà souligné la nécessité d'aller au-delà des gradients d'urbanisation pour développer une connaissance mécanistique et prédictive des interactions entre les communautés écologiques et le milieu urbain (McDonnell et Hahs, 2013; Williams *et al.*, 2015; McPhearson

et al., 2016). Mes résultats viennent démontrer de manière empirique que les propriétés écosystémiques des boisés urbains changent de manière complexe dans les boisés urbains et que les approches fonctionnelles par syndrome d'urbanisation ne fournissent qu'une information limitée sur ces changements. L'étude des relations directes entre les traits agrégés de la communauté et les propriétés de l'écosystème permet d'identifier des marqueurs fonctionnels sous forme de relations mathématiques explicites : ces marqueurs peuvent ainsi être utilisés pour faire des prédictions quantitatives et être mis à l'épreuve dans de nouvelles villes (Shipley, 2010).

Traits d'effet et de réponse pour les boisés urbains

Jusqu'à maintenant, les travaux cherchant à utiliser les traits fonctionnels de la communauté pour obtenir des informations sur les propriétés écosystémiques ont adopté une approche *prévisionnelle* (Lavorel et Garnier, 2002; Suding *et al.*, 2008; Lavorel *et al.*, 2011). Focalisées sur la communauté végétale, ces approches cherchent principalement à anticiper l'effet que pourraient avoir des perturbations environnementales sur la contribution des plantes au fonctionnement total de l'écosystème (Quétier *et al.*, 2007; Gross *et al.*, 2008; Minden et Kleyer, 2015). Dans cette thèse, j'ai adopté une approche *diagnostique* focalisée sur l'écosystème, utilisant à la fois des traits d'effet et de réponse comme indicateurs des changements dans les propriétés écosystémiques pouvant être le résultat de multiples facteurs environnementaux en plus de l'effet de la communauté végétale (Figure 1.6). Les résultats présentés au chapitre 3 montrent que cette nouvelle manière d'utiliser les traits d'effet et de réponse pour obtenir des informations sur les propriétés écosystémiques est prometteuse. Si leur pouvoir prédictif variait d'une propriété à l'autre, ils captent néanmoins une plus grande part de variabilité que le gradient d'urbanisation, et allant jusqu'à 52 % dans le cas de la colonisation (Table 3.2).

En pondérant les traits d'effet et de réponse par leur représentation dans différentes portions de la communauté végétale (sous-bois, communauté entière), j'ai supposé une distinction claire entre ces deux types de traits. Cette distinction visait à s'assurer que les traits de réponses captent les propriétés écosystémiques contemporaines plutôt que les conditions prédatant l'urbanisation,

comme peut le refléter la strate arborescente (Pennington *et al.*, 2010). Cependant, la porosité de ces catégories est bien connue (Lavorel et Garnier, 2002; Violle *et al.*, 2007). Si les traits associés à la réponse aux perturbations (p. ex. traits de dispersion) sont le plus souvent uniquement des traits de réponse, Lavorel et Garnier (2002) suggèrent que, parce qu'ils reflètent un compromis physiologique fondamental, les traits morphologiques et physiologiques associés à l'acquisition de ressources devraient être souvent impliqués à la fois dans des mécanismes d'effet et de réponse. Il est possible que les traits de profondeur et d'architecture de racinaire associés avec l'infiltration de l'eau et que j'ai traités comme des traits d'effets soient aussi impliqués dans des processus de filtrage environnemental dû à la compaction du sol (p. ex.: Materechera *et al.*, 1992). L'importance relative de ces mécanismes d'effet et de réponse pourrait avoir un effet important sur le signal détecté par une CWM pondérée par l'une ou l'autre des portions de la communauté. D'une part, avec l'intérêt grandissant des écologistes pour les interactions entre les racines et les propriétés de l'écosystème (Bardgett *et al.*, 2014; Iversen *et al.*, 2017), on peut espérer pouvoir bientôt déterminer l'importance relative de ces deux types de mécanismes. Cependant, il est nécessaire de souligner ici que la stratification verticale des écosystèmes forestiers et surtout la différence dans les interactions des traits de ces strates avec les propriétés de l'écosystème (Luo *et al.*, 2019) et les différentes temporalités qui y sont reflétées (Pennington *et al.*, 2010) représentent une faiblesse claire des méthodes existantes pour la sélection de marqueurs fonctionnels qui sont simplement basées sur la CWM entière (Díaz *et al.*, 2007).

Malgré ces défis, l'approche diagnostique reste intéressante dans le cas des propriétés écosystémiques pouvant être régulées par la communauté végétale, mais aussi par une diversité de facteurs environnementaux difficiles à prévoir, comme dans les milieux urbains. Les résultats du chapitre 3 démontrent que dans cette situation, les traits de réponses viennent compléter l'information fournie par les traits d'effet en captant les changements dans les filtres environnementaux causés par un taux de décomposition accéléré (disparition de la couche de litière). En se focalisant sur les deux côtés de l'interaction, mon approche maximise ainsi l'information qu'on peut obtenir sur les propriétés de l'écosystème à partir de la communauté végétale. Néanmoins, leur fonction *diagnostique* a des implications pour l'utilisation qui peut

être faite des marqueurs fonctionnels ainsi identifiés. Les marqueurs fonctionnels identifiés au chapitre 3 et l'indice proposé au chapitre 4 ne peuvent que caractériser l'état des propriétés écosystémiques dans le moment présent : ils ne donnent pas d'information sur la vulnérabilité des propriétés écosystémiques aux perturbations possibles, comme le fait l'approche prévisionnelle.

Qui plus est, leur applicabilité demeure limitée aux écosystèmes caractérisés par des dynamiques d'effets et de réponses aux propriétés écosystémiques similaires à celles des boisés principalement feuillus et mésiques de la région de Montréal et la zone de l'érablière à tilleul et à caryer cordiforme. On peut ainsi envisager d'en étendre l'application à d'autres zones urbaines de la même région bioclimatique (p. ex. Ottawa), mais mes résultats ne permettent pas actuellement d'en étendre l'application à d'autres régions où des changements similaires dans les propriétés écosystémiques pourraient affecter d'autres traits présents dans la communauté. On pourrait envisager une future phase de validation des marqueurs fonctionnels identifiés dans cette étude visant à les appliquer dans des zones au climat et au cortège d'espèces légèrement différent: Toronto (forêt carolinienne) et Québec (limite de l'érablière à tilleul et a bouleau jaune).

Multifonctionnalité

Une approche pour capter la multifonctionnalité des écosystèmes est d'identifier des marqueurs fonctionnels pour des groupes de propriétés écosystémiques fortement corrélées entre elles et sous-tendant des objectifs de gestion communs (Minden et Kleyer, 2015). Une telle approche suppose que les corrélations entre les propriétés écosystémiques sont fortes et stables. Comme le démontrent le modèle proposé au chapitre 2, les fonctions d'intérêt dans la caractérisation de l'intégrité écologique dans les boisés urbains concernent autant l'hydrologie, les cycles biogéochimiques que les processus biotiques. Au chapitre 4, j'ai montré que des propriétés écosystémiques aussi contrastées pouvaient avoir des relations différentes avec l'urbanisation, et des patrons de variabilités distincts même à l'intérieur d'une même catégorie (Appendice C,

Figure C.1). Une autre approche pour capter la multifonctionnalité des écosystèmes consiste à développer des marqueurs fonctionnels pour des propriétés écosystémiques spécifiques (Quétier *et al.*, 2007; Gross *et al.*, 2008) et à les agréger *a posteriori* selon les besoins (Lavorel *et al.*, 2011). C'est une méthode qui exige plus de travail initial, mais dont la flexibilité permet de capter les compromis qui peuvent exister entre certaines propriétés écosystémiques (Lavorel *et al.*, 2011). Les résultats du chapitre 4 démontrent que cette approche capte mieux les différences entre les sites que deux approches généralistes (taxonomiques, marqueurs d'urbanisation). Au contraire de l'approche de Minden et Kleyer (2015), la distance de Mahalanobis corrige pour la covariance qui peut exister entre les différentes dimensions sans que celle-ci soit nécessairement connue *a priori*, ce qui est critique dans la caractérisation du fonctionnement des écosystèmes (Johnson, 1988; Manning *et al.*, 2018), particulièrement en milieu urbain. Cependant, cette approche ne résout pas tous les défis liés à l'utilisation de marqueurs fonctionnels pour capter en même temps les variations qui peuvent exister dans plusieurs propriétés écosystémiques des boisés urbains.

Dans cette thèse, je me suis concentrée sur trois propriétés de l'écosystème impliquant des traits relativement distincts : seuls LDMC, le poids des graines et un système racinaire de surface ont été évalués par rapport à plus qu'une propriété écosystémique. Cependant, le développement de marqueurs fonctionnels pour des dimensions additionnelles impliquant des traits déjà pris en compte pourraient rencontrer des difficultés à capter des signaux divergents. J'ai déjà mentionné plus haut l'existence d'un petit nombre de traits exprimant des compromis physiologiques importants entre les stratégies acquiesitives et conservatrices pour les plantes (Wright *et al.*, 2004; Shipley *et al.*, 2006), et souvent impliqués dans des mécanismes complexes d'effets et de réponses (Lavorel et Garnier, 2002). Par exemple, le SLA est un trait relativement facile à mesurer, qui est disponible pour un grand nombre d'espèces (Kattge *et al.*, 2011) et qui affecte plusieurs aspects de la performance d'une espèce. Il est en effet associé avec un grand nombre de propriétés écosystémiques et de filtres environnementaux, incluant la résistance à la sécheresse (Belluau et Shipley, 2018), l'herbivorie (Elger et Willby, 2003; Jaurena *et al.*, 2012) et la disponibilité des nutriments (Ordoñez *et al.*, 2009). Dans les milieux urbains où tous ces facteurs peuvent entrer en jeu, un tel trait pourrait être soumis à des forces de sélection multiples,

concordantes ou opposées, et sujettes à des changements de dominance (Williams *et al.*, 2015). Encore beaucoup de travail reste à faire dans l'identification de relations traits-environnement robustes, ainsi que dans la meilleure manière de les caractériser (Garnier et Navas 2013).

L'approche que j'ai adoptée dans cette thèse visait à valoriser les données d'inventaires de végétation déjà récoltées par les praticiens et autres intendants à l'échelle locale. La communauté végétale offre certains avantages importants dans le suivi des écosystèmes (LaPaix *et al.*, 2009) : elle est relativement facile à échantillonner et elle interagit (affecte et répond) autant avec des processus biogéochimiques du sol qu'avec des processus écologiques comme l'herbivorie. Mes résultats montrent néanmoins que la prise en compte d'autres groupes taxonomiques pourrait être nécessaire pour certaines fonctions. Dans mon étude, les vers de terres augmentaient le pouvoir prédictif de mes relations linéaires pour la décomposition. La structure fonctionnelle des communautés animales peut fournir des marqueurs fonctionnels pour d'importantes propriétés écosystémiques dans les boisés urbains, comme la pollinisation, mais aussi la bioturbation (Gagic *et al.*, 2015). Si j'ai utilisé ici une mesure assez simple de densité, les différentes espèces de vers influencent différemment les processus biogéochimiques du sol selon leurs caractéristiques fonctionnelles : les espèces anéciques comme *Lumbricus terrestris*, qui transfèrent activement la matière organique entre les couches du sol, peuvent avoir un effet disproportionné sur les propriétés de l'écosystème comparé à d'autres groupes fonctionnels (Bohlen *et al.*, 2004). Les traits fonctionnels de groupes taxonomiques contrastés peuvent ainsi fournir des informations complémentaires sur le fonctionnement des écosystèmes (Aubin *et al.*, 2013), permettant potentiellement le développement de marqueurs fonctionnels avec un meilleur pouvoir prédictif.

Pour terminer, il est nécessaire de revenir sur les processus humains affectant les communautés végétales dans les boisés urbains. En poussant les traits agrégés de la communauté dans une direction spécifique, les préférences humaines peuvent laisser une empreinte fonctionnelle sur la communauté qui peut être isolée et quantifiée (p. ex.: Goodness *et al.*, 2016). Par exemple, un de mes sites a dû être retiré des analyses reliées à la décomposition parce qu'une opération de contrôle du Nerprun cathartique (*Rhamnus cathartica*) menée par des employés municipaux

avait modifié la structure fonctionnelle de la parcelle en cours d'étude. Bien qu'on en soit encore à cerner les caractéristiques fonctionnelles qui permettent à une espèce de devenir envahissante dans un nouvel habitat (Heberling *et al.*, 2015), le contrôle systématique des espèces envahissantes représente un filtre pouvant potentiellement agir sur la structure fonctionnelle de la communauté. Dans cette étude, j'ai exclu les sites montrant des signes de gestion apparents (plantations récentes, souches), mais les boisés que j'ai étudiés ont certainement aussi été façonnés par des processus humains n'agissant pas directement sur les traits. Par exemple, des coupes importantes pour contrôler la végétation arbustive et les arbres en régénération ont été menées au Mont-Royal dans les années 1950 (Caron, 2016). Ces coupes avaient pour but d'augmenter la visibilité sous la canopée et représentaient avant tout une mesure de sécurité publique (les « coupe de moralité »; Caron, 2016). De telles opérations de gestion, appliquées à l'échelle d'une ville, peuvent laisser d'importants lègues écologiques (Roman *et al.*, 2018) qui viennent brouiller les relations trait-propriétés écosystémiques, et qui limitent ultimement le pouvoir prédictif de méthodes comme celle que j'ai adoptée dans cette thèse pour capter l'intégrité des propriétés écosystémiques de manière indirecte à travers les traits de la végétation.

Gestion adaptative et rôle des écologistes

Dans le cadre de cette thèse, j'ai eu l'occasion de demander à bon nombre d'intervenants ce qu'était l'intégrité écologique ; à plusieurs reprises, la réponse était « ben, c'est toi qui vas me le dire ! ». C'est là la compréhension « linéaire » du rôle du scientifique dans la gestion environnementale : la science pure et indépendante développe des connaissances empiriques qui peuvent ensuite informer les politiques de gestion (Pielke Jr, 2007; Enquist *et al.*, 2017). Les écosystèmes urbains sont des systèmes complexes, et notre compréhension de leurs dynamiques est sous-tendue d'incertitudes importantes et irréductibles. Qui plus est, les décisions qu'on prend à leur égard doivent le plus souvent être prises rapidement, avec les connaissances du moment. Malgré tout, ces décisions ont d'importantes implications pour le futur. La science post-normale qualifie ce genre de situation de « vilain problème » (McPhearson *et al.*, 2016) et soutient que le modèle linéaire n'est pas en mesure d'y répondre (Funtowicz et Ravetz, 1993).

À la place, la science post-normale propose d'accepter la complexité et la stochasticité des écosystèmes comme en étant des caractéristiques fondamentales. Pour développer des politiques environnementales robustes et gérer au mieux les incertitudes, cette approche met l'accent sur les valeurs et la pluralité de points de vue (Funtowicz et Ravetz, 1993). Suivant ce modèle, les scientifiques peuvent tenir une gamme de rôles différents dépendamment du niveau de consensus social existant et du niveau d'incertitude associé avec un enjeu (Figure 5.1).

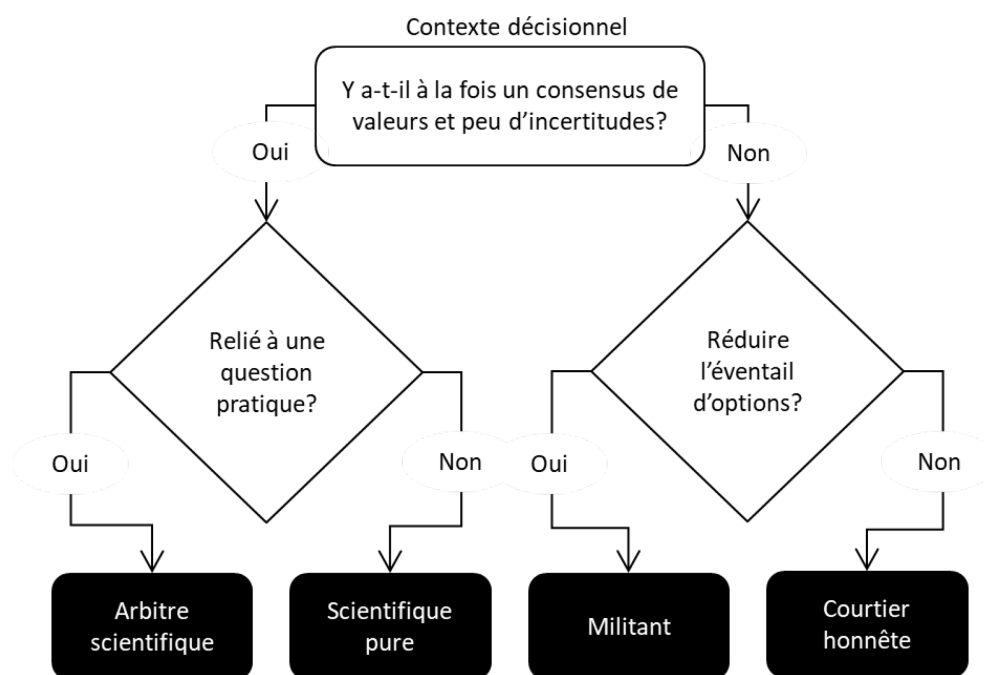


Figure 5.1 Les quatre rôles que peuvent adopter les scientifiques dans un contexte de science post-normale. Adapté de Pielke Jr (2007).

Dans le cadre de cette thèse, j'ai supposé que la réglementation ainsi que la pratique courante des acteurs du milieu reflètent un consensus social plus large pour prioriser la conservation des boisés urbains (entre autres) sur la base de leur intégrité écologique, et que celle-ci était une chose mesurable avec un certain degré de certitude. En ce sens, je me suis positionnée en tant que « arbitre scientifique » cherchant à répondre à une question précise en lien direct avec un besoin provenant des acteurs du milieu environnemental. Cette « écologie traductionnelle »

(Schlesinger, 2010; Enquist *et al.*, 2017) se veut d'abord et avant tout une méthode pour rapprocher le processus scientifique des besoins informationnels qu'ont les gestionnaires. Parce que ce processus est itératif (Figure 2.2), les gestionnaires et les scientifiques sont « co-créateurs » du concept d'intégrité écologique (Manuel-Navarrete *et al.*, 2004), ce qui dépasse le modèle linéaire adopté par d'autres initiatives (p. ex.: Juan *et al.*, 2018). Cette méthode permet aussi de dresser un agenda de recherche clair, qui reflète l'évolution des préoccupations dans le temps. Par exemple, l'arrivée de l'agrile du frêne, son impact sur les boisés urbains et les énormes coûts qu'elle entraîne pour les villes responsables (McKenney *et al.*, 2012) ont causé une réévaluation des critères de gestion existants et la formulation de nouvelles priorités (p. ex.: Williams et Karandiuk, 2017). L'évaluation de la capacité des boisés urbains à s'auto-organiser le long des trajectoires successioneilles désirées représente un défi tangible pour les praticiens et auquel les scientifiques peuvent amener certaines réponses.

Pourtant, si cette « écologie traductionnelle » permet à la science de s'attaquer formellement à des concepts dictés par la société et sous-tendus par des jugements de valeur (comme l'intégrité écologique), elle ne permet pas de répondre aux situations où il n'y a pas de consensus de valeurs ou aux situations où les incertitudes sont importantes.

Que ce soit à cause de la remarque d'une passante soulignant toute « cette saleté » en désignant la couche de litière accumulée au sol d'un boisé du centre-ville de Montréal, ou bien la fierté d'un résident de banlieue devant son parc de quartier envahit de Nerprun cathartique : on peut s'interroger sur la supposition que la perception des écologistes et planificateurs, qu'ils soient praticiens ou universitaire, reflète bel et bien un consensus de société autour de la notion d'intégrité écologique (p. ex.: Tyrväinen *et al.*, 2003). Les universités favorisent notoirement certains groupes démographiques (p. ex.: Pew Research Center, 2016). Au sein de ce groupe, il est raisonnable de s'attendre à ce qu'un échantillon non aléatoire d'étudiants choisisse des disciplines « axées sur une mission » comme l'écologie de la conservation (Meine *et al.*, 2006). Sandbrook *et al.* (2019) ont constaté qu'il y avait un niveau remarquable d'accord entre plus de 9000 professionnels de la conservation pour deux des trois axes définissant ce qu'il faut conserver et comment le faire. Une telle homogénéité dans la communauté scientifique

travaillant spécifiquement sur les questions de gestion de la nature pourrait entraîner des biais significatifs en faveur de certains types de nature (Vellend, 2020).

D'une part, il est possible qu'il existe une version consensuelle de la nature urbaine : certaines études récentes indiquent que celle-ci serait définie par des éléments visuels comme la présence de fleurs variées, l'équitabilité des espèces ou la perception de naturalité (Ode Sang *et al.*, 2016; Hoyle *et al.*, 2017; Southon *et al.*, 2018). Plus vraisemblablement, il est possible qu'il n'y ait pas de version unique de la nature sur laquelle nous puissions nous entendre, ce qui nous ramène à la notion de « vilain problème » (Dronova, 2019). Dans une telle situation, la science peut renforcer les conflits de valeurs, puisqu'elle fournit des arguments « neutres » pouvant être invoqués par différentes positions éthiques (Sarewitz, 2004). Pour donner l'exemple d'un seul attribut clé de l'intégrité écologique, nombre de publications ont montré les effets négatifs de la fragmentation sur la richesse spécifique au niveau d'un îlot d'habitat (p. ex.: Haddad *et al.*, 2015). Les résultats obtenus à l'échelle du paysage, eux, démontrent qu'en moyenne la fragmentation a un effet positif sur le nombre d'espèces (Fahrig, 2017). Ainsi, en l'absence d'un consensus de valeurs, un groupe environnementaliste préférera les résultats des études menées à l'échelle de l'îlot pour justifier de sauver un boisé en particulier, alors qu'un planificateur du territoire invoquera plutôt les résultats à l'échelle du paysage pour justifier une extension d'autoroute à travers ce même parc. L'écologie (et la science en général) ne peut pas informer la société sur le type de nature qui est préférable. La conservation post-normale (Buschke *et al.*, 2019) cherche à développer des structures et des processus permettant d'externaliser les inévitables compromis et jugements de valeur nécessaires pour résoudre ces « vilains » problèmes environnementaux. Dans ce cadre, les scientifiques peuvent jouer un rôle important de militant (Pielke Jr, 2007; Rose, 2018) ou de dénonciateur (Pouyat, 1999). Les « courtiers honnêtes », en comparaison, cherchent à fournir un éventail de politiques envisageables (Pielke Jr, 2007).

Dans les situations où il n'y a peut-être pas une seule nature désirée, les écologistes ont donc un travail important à faire pour définir la nature que nous pouvons avoir. J'ai mentionné au début de cette discussion qu'il est difficile d'appliquer le concept d'écosystème inédit dans un contexte

de prise de décisions : il exige des informations importantes sur des seuils écologiques que nous n'avons pas encore (Murcia *et al.*, 2014), en plus des mêmes jugements de valeur que l'intégrité écologique. Pour devenir d'honnêtes courtiers dans la gestion des forêts urbaines, nous devons nous attaquer à la caractérisation de la gamme complète des états écologiquement possibles étant données les contraintes environnementales présentes dans ces systèmes urbains, ainsi qu'à l'identification des seuils écologiques qui les séparent. La documentation empirique de tels systèmes représente une étape cruciale dans l'élaboration d'un « éventail des politiques » pour les boisés urbains.

J'ai mentionné que l'approche proposée dans cette thèse nous permettait d'identifier les attributs clés de l'intégrité écologique pour lesquels les gestionnaires manquent encore d'outils, fournissant ainsi un agenda de recherche clair. La capacité de régénération d'un boisé, c'est-à-dire sa capacité à suivre une trajectoire successionale à l'intérieur d'une gamme de variabilité de référence, ne représente en fait qu'un cas précis du défi plus large posé par la conservation post-normale en cas d'absence de consensus de valeurs. En s'attaquant au développement d'outils pour l'étude des trajectoires écologiques en milieux urbains, les écologistes peuvent développer des connaissances pratiques dans la caractérisation des écosystèmes dans le contexte réglementaire actuel, mais aussi participer à une exploration plus large de la nature possible en milieu urbain.

Perspectives

Les boisés urbains peuvent avoir plusieurs origines : certains ne sont que des fragments relictuels d'anciennes forêts matures, d'autres se sont développés par afforestation de terres agricoles à travers un processus de succession secondaire, alors que d'autres encore, les plus perturbés, se sont développés à partir de friches industrielles pauvres à travers un processus plus près de la succession primaire (Kowarik, 2011). Ces deux types de successions s'accompagnent de changements caractéristiques dans les propriétés de l'écosystème, qui sont causés par des mécanismes de rétroactions bien documentés agissant à travers la végétation (Chapin *et al.*, 2002). Par exemple, la succession secondaire est caractérisée par une suite de changements

prévisibles dans la productivité primaire nette annuelle qui commence par rebondir puis diminue avant de se stabiliser (Chapin *et al.*, 2002). Plusieurs facteurs peuvent venir affecter la trajectoire d'un écosystème : certains, comme l'ordre d'arrivée et les traits de différentes espèces, ont depuis longtemps intéressé les écologistes (Connell et Slatyer, 1977; Noble et Slatyer, 1980). Plus récemment, certains auteurs ont souligné notre manque de connaissance quant à l'effet que peuvent avoir différents historiques (p. ex. : type de perturbation) et conditions (p. ex : climat local) de sites sur ces trajectoires, et plus particulièrement sur l'interaction qui peut exister entre ces facteurs (Meiners *et al.*, 2015).

Dans les boisés urbains, les perturbations diversifiées et fréquentes (Grimm *et al.*, 2016) et la modification des propriétés écosystémiques (Alberti, 2010) peuvent affecter différemment la régénération des espèces de canopée et semblent interférer avec les mécanismes de rétroactions qui mènent normalement au changement graduel de la communauté végétale (Lehvāvirta et Rita, 2002; Zipperer, 2002; Burton *et al.*, 2005; Pennington *et al.*, 2010). Certains boisés peuvent ainsi garder les caractéristiques de stades successional plus jeunes (Wallace *et al.*, 2017), démontrer une trajectoire inversée (Rudnický et McDonnell, 1989), ou même se stabiliser dans des états alternatifs sans analogues compositionnels (Zipperer, 2002). Par exemple, dans la région de Montréal, la nerprunaie cathartique semble représenter un état stable alternatif aux boisés arborescents que j'ai étudiés. Grâce à son taux de croissance rapide, sa haute fécondité et l'amplitude de sa gamme de tolérance environnementale, le nerprun arrive à remplacer les espèces arborescentes normalement dominantes des forêts tempérées du nord-est (Knight *et al.*, 2007; Mascaro et Schnitzer, 2007). En retour, il contribue aux modifications des propriétés de l'écosystème, notamment à travers la composition chimique de sa litière et son effet sur les taux de décomposition (Heneghan *et al.*, 2004; Knight *et al.*, 2007). Quand cet état alternatif n'est pas jugé désirable par la société, les efforts importants qu'il est nécessaire de déployer pour ramener un boisé urbain vers une trajectoire de succession désirée (p. ex. Nowak, 2012) posent un important défi de gestion. On a besoin de « cartographier » les états stables possibles pour un type de communauté végétale, et de développer des outils pour capter les transitions de l'un à l'autre.

La mesure de distance fonctionnelle de Mahalanobis proposée au chapitre 4 permet de situer un site particulier par rapport à une gamme de variabilité naturelle, mais elle a d'autres applications. On l'utilise notamment dans l'identification de points aberrants ou pour comparer des groupes de points pour lesquels on possède des informations sur les mêmes variables (Legendre et Legendre, 2012). Ainsi, en restant dans le même espace de distance exprimant la multifonctionnalité de l'écosystème (et donc avec les mêmes propriétés mathématiques), mais en prenant en considération une plus large gamme de milieux arborescents ou arbustifs mésiques, on peut exprimer la différence entre deux états stables alternatifs de manière quantitative. Une fois ces états stables identifiés ainsi que la limite mathématique quantifiée, on peut d'ores-et déjà s'attaquer au développement d'outil permettant de détecter une transition potentielle vers un autre état (Seidl *et al.*, 2016). Ainsi, comme l'avait initialement proposé Johnson (1988), cette mesure de distance peut servir de variable réponse pour tenter d'identifier les meilleurs prédicteurs de changement d'état stable.

Pour évaluer la capacité de régénération d'un boisé indépendamment de la composition taxonomique, on utilise souvent ses caractéristiques structurelles comme la distribution des diamètres de tige (p. ex.: Goodell et Faber-Langendoen, 2007). Les traits agrégés de la communauté captent eux aussi une dimension importante du processus de succession. Dans plusieurs types de communautés, celle-ci se traduit par des changements bien connus dans les compromis physiologiques auxquels sont soumis les plantes, s'exprimant par une transition vers un syndrome « conservateur », incluant un SLA et des taux de croissance plus bas, et un LDMC plus élevé (Garnier *et al.*, 2004; Vile *et al.*, 2006). Dans les écosystèmes forestiers, d'autres traits liés plus spécifiquement à la tolérance à l'ombre peuvent aussi être associés avec des stades successionnels avancés, comme le positionnement du feuillage et la phénologie (Givnish, 1987; Uemura, 1994).

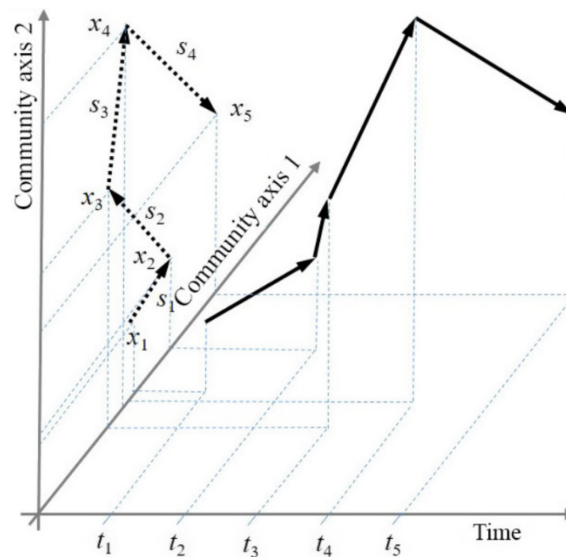


Figure 5.2 En traitant la trajectoire des communautés dans le temps comme un objet géométrique, on peut arriver à en comparer la forme de manière quantitative : la distance parcourue par une communauté, la vitesse de transition, la direction du changement permettent d'étudier les effets de différentes conditions de sites initiales sur l'organisation des communautés. Tiré de De Carceres *et al.* (2019)

J'ai déjà souligné plus haut le défi que représentait, dans le cadre de ma thèse, le signal temporel différent qui est exprimé par les différentes strates des communautés végétales en milieu forestier. Pourtant, si l'organisation verticale d'un boisé peut refléter des conditions passées plutôt que son état présent, elle peut aussi potentiellement nous informer sur son futur (Pennington *et al.*, 2010). Aubin *et al.* (2008) ont montré que la stratification verticale des traits fonctionnels dans les peuplements forestiers change en fonction de la maturité des peuplements et de l'historique de perturbations. Dans ce cas, il pourrait être possible d'utiliser la stratification verticale des traits agrégés de la communauté pour capter les dynamiques temporelles de la communauté. Toutefois, jusqu'à tout récemment, il existait peu d'outils permettant d'aller au-delà de la simple description de l'organisation verticale des traits agrégés.

De Carceres *et al.*(2019) ont proposé une méthode pour comparer la trajectoire temporelle des communautés en termes de distance mathématique. Plutôt que de seulement comparer leur composition à chaque intervalle de temps, ils comparent la géométrie de la trajectoire de chaque communauté dans un espace multivarié. Utilisant une matrice de distance entre les communautés d'étude pour chaque incrément d'une série temporelle (Figure 5.2) puis en les combinant, leur méthode capte les différences dans la « distance » parcourue par chaque communauté, la vitesse à laquelle ces changements s'effectuent, ainsi que la direction de ces changements. Bien que leur objectif soit de quantifier les différences dans les changements de composition taxonomique au fil du temps, leur méthode permet aussi de quantifier les différences de changements de composition fonctionnelle dans l'espace (ici, vertical). En exprimant la composition fonctionnelle sous forme d'une matrice de distance fonctionnelle de Mahalanobis pour chaque strate verticale de végétation, on pourrait ainsi commencer à quantifier les différences de stratification verticale des traits impliqués dans les compromis physiologiques importants dans les forêts urbaines. On peut ainsi espérer capter des patrons importants pour l'auto-organisation des écosystèmes.

Qu'on leur attribue l'étiquette « d'écosystème inédit » ou non, les états alternatifs stables que peuvent adopter les boisés urbains et les seuils qui les séparent restent encore méconnus. Pourtant, l'éventail des états écologiques possibles dans un même type de milieu ainsi que la capacité d'un écosystème à suivre une trajectoire désirée représentent des enjeux importants pour les intendants des écosystèmes urbains. La méthode que j'ai développée dans cette thèse jette ainsi les bases pour l'étude du maintien des propriétés écosystémiques des boisés urbains dans le temps. Actuellement, l'Agrile du frêne et le Nerprun cathartique représentent des enjeux majeurs de la gestion des boisés urbains de la région Montréalais. L'émergence de nouvelles espèces envahissantes, avec leurs particularités et leurs impacts spécifiques sur les propriétés de l'écosystème, est inévitable. Dans cette optique, le développement de connaissances plus générales sur les processus d'auto-organisation des communautés végétales en milieux urbains pourrait nous permettre de développer de meilleurs outils de gestion adaptés à des situations caractérisées par une grande incertitude, et dans l'absence de consensus de valeur.

Conclusion

Notre compréhension des écosystèmes urbains est en plein essor. Malgré tout, il reste encore beaucoup de travail à faire avant de comprendre l'impact de l'habitat urbain sur les écosystèmes et comment ces changements se répercutent sur les communautés écologiques. Avec une population mondiale dépendant de plus en plus de ces écosystèmes, la gestion des boisés et autres espaces verts en milieu urbain représente un défi considérable. Ces écosystèmes sont le produit d'interactions complexes entre les processus écologiques non humains et nos propres interventions, nos processus sociaux et nos structures : nous sommes l'espèce « architecte » de ces écosystèmes. En m'attaquant principalement aux interactions entre la communauté végétale et les propriétés de l'écosystème, l'approche que j'ai adoptée relève de « l'écologie dans les villes ». Cependant, en reliant explicitement mes résultats avec un critère utilisé dans la gestion des écosystèmes, mes résultats visent directement à un des leviers à travers lesquels nous venons façonner notre environnement. Cette thèse vient ainsi contribuer une pièce de casse-tête dans le développement d'une écologie pour les villes.

ANNEXES A
APPENDICES DU CHAPITRE 2

Contenu

Appendice A.1 Liste des participants

Appendice A.2 Liste des attributs clés considérés

Appendice A.3 Modèle préliminaire

Appendice A.1 Listes des participants

Françoise Cardou (facilitatrice)	Université de Sherbrooke
Isabelle Aubin	Service canadien des Forêts
Bill Shipley	Université de Sherbrooke
Jean-Pierre Ricard	WSP
Mélanie Lapointe	WSP
Martin Joly	Ministère du Développement durable de l'environnement et de la lutte contre les changements climatiques
Kim Marineau	Biodiversité Conseil Eco-Corridors Laurentiens
Marc-André Guertin	Biologiste consultant indépendant Centre Universitaire de Formation en Environnement Université de Sherbrooke
Cynthia Patry	Corridor Appalachien
Sylvie Comptois	Ville de Montréal, services des Grands Parcs
Claude Thiffault	Ville de Montréal, service des Grands Parcs
Angélique Dupuch	Institut des sciences de la Forêt tempérée

Appendice A.2 Liste des attributs clés considérés

Dans le cadre d'un questionnaire préparatoire à l'atelier de travail, les participants étaient amenés à proposer les cinq attributs clés les plus importants pour caractériser l'intégrité écologique dans les boisés mésiques de type feuillus de la région de Montréal et du sud du Québec. Dans le cadre de ce questionnaire, les participants étaient aussi amenés à proposer d'autres attributs clés qu'ils jugeaient importants. En préparation de l'atelier, ces attributs clés proposés ont été rassemblés en deux bassins. Dans un premier cas, les cinq attributs clés les plus importants (cinq par personne) ont formé le bassin initial considéré lors de l'atelier. Ceux-ci étaient pré-inscrits sur des fiches autocollantes à l'aide desquels les participants ont amorcé le développement du modèle conceptuel de travail. Les autres attributs clés mentionnés par les participants dans leur réponse au questionnaire de travail ont aussi été mis dans un bassin commun, et utilisés au cours de l'atelier comme matériel de facilitation. Certains se retrouvent dans le modèle final.

Attributs clés proposées

Abondance relative des espèces (équité), composition spécifique, fonctionnement de l'écosystème, proportion des espèces qui sont indigènes, proportion d'espèces rares ou menacées comparable à des niveaux naturels, structure fonctionnelle, perturbations anthropiques, espèces exotiques envahissantes, fragmentation (groupement/paysage), intégrité des milieux adjacents, cycle naturel de perturbation (fréquence + intensité), Santé des communautés végétales et animales, maladies, historique de perturbation, matrice environnante, structure du sous-bois, régénération arborescente, composition fonctionnelle du sous-bois, épaisseur d'humus, superficie de l'habitat.

Aussi mentionnés

Productivité, décomposition, recyclage des minéraux, hydrologie, Richesse spécifique, fonction de dispersion (faune), abondance de l'écosystème, richesse spécifique autochtone, richesse spécifique exotique, distance avec les routes (effet de bordure), stade

successionnel, diversité des communautés, âge du peuplement forestier, présence de toutes les strates de végétations, diversité des mousses, diversité des lichens, composition trophique, Accumulation de nutriments, Rétention de nutriments rares, hétérogénéité, quantité de bois mort (debout + sol), herbivorie, homogénéisation, résilience, auto-organisation, connectivité, espèces nuisibles, ruissellement de surface, rétention d'eau, rétention des sédiments, régime de feu, régime d'inondation, régime de sécheresse, infestations, érosion du sol, espèces clés (keystone), compétition, prédation, naturalité, hydropériode, stabilité, qualité de l'air, extrêmes de températures, pH du sol, salinité, espèces rares ou sensibles, unicité (communauté), représentativité des espèces.

Appendice A.3 Modèle préliminaire

Lors de l'atelier, les participants ont d'abord été amené à développer un modèle conceptuel de travail de l'intégrité écologique. Par la suite, chaque participant s'est vu remettre 14 pastilles collantes lui permettant de voter pour les attributs clés lui paraissant les plus importants dans le modèle conceptuel de travail. Ces votes pouvaient être entièrement attribués à un seul attribut jugé le plus important, ou répartis à travers plusieurs attributs clés jugés également importants. Le tableau A.1 présente les 15 attributs clés ayant recueillis le plus de votes, et les Figures A.1, A.2, A.3, A.4, A.5, A.6, A.7 et A.8 montrent le modèle conceptuel de travail qui a été développé à partir des résultats de l'atelier de travail, et ayant servi par la suite au développement du modèle présenté au chapitre 2.

Table A.1 Les 15 attributs clés de l'intégrité écologique ayant reçu le plus de votes lors de l'atelier de travail. L'activité se penchait spécifiquement sur la question des boisés urbains mésiques de type feuillus de la région de Montréal et du sud du Québec.

Attribut écologique clé	Votes
Physionomie de la forêt	15
Connectivité	15
Communauté naturelle (NatureServe)	13
Superficie	13
Perturbations anthropiques	9
Résilience	8
Régime de trouées	7
Intégrité des milieux adjacents	7
Fragmentation (échelle: groupement/paysage)	7
Productivité	6
Espèces exotiques envahissantes	5
Présence d'espèces rares ou menacées	5
Fragmentation (échelle: habitat)	5
Structure trophique	5
Décomposition	5

Intégrité et valeur écologique

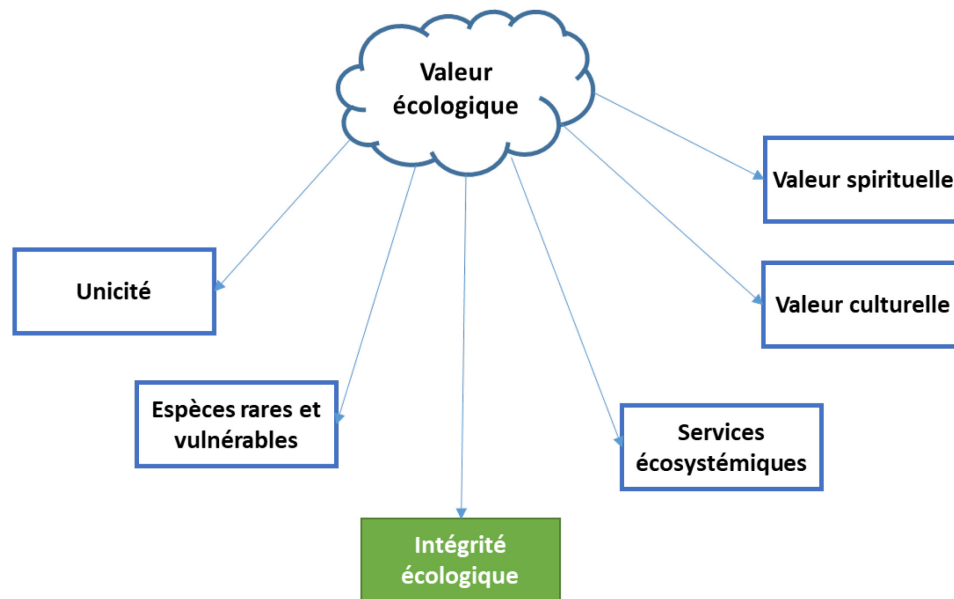


Figure A.1 Modèle conceptuel préliminaire : l'intégrité dans son environnement conceptuel

Modèle préliminaire

Modèle conceptuel de l'intégrité écologique dans les forêts de feuillus du sud du Québec tel que développé lors de l'atelier. Les chiffres indiquent le nombre de votes reçus par chaque composante écologique.

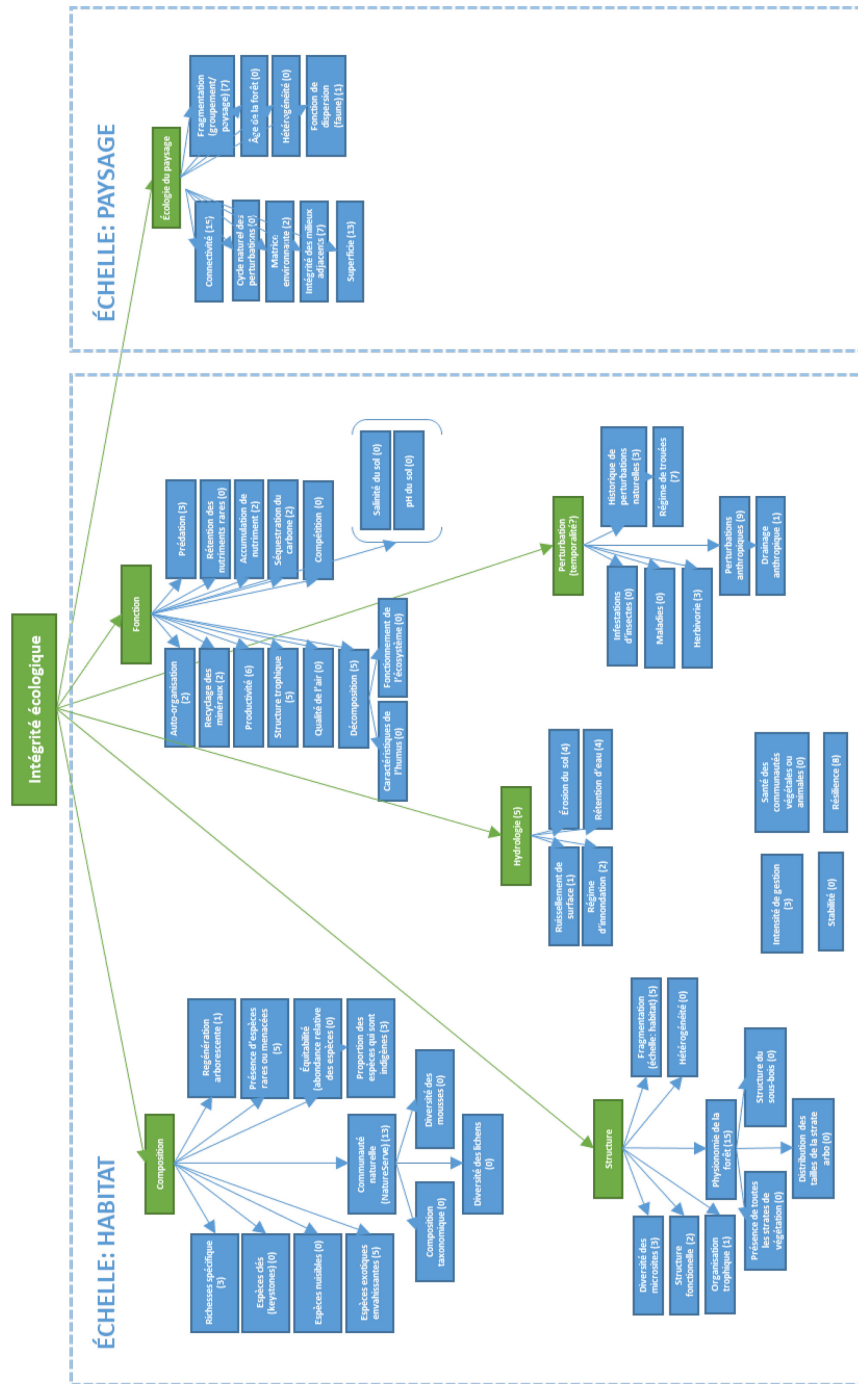


Figure A.2 Modèle conceptuel préliminaire : vue d'ensemble

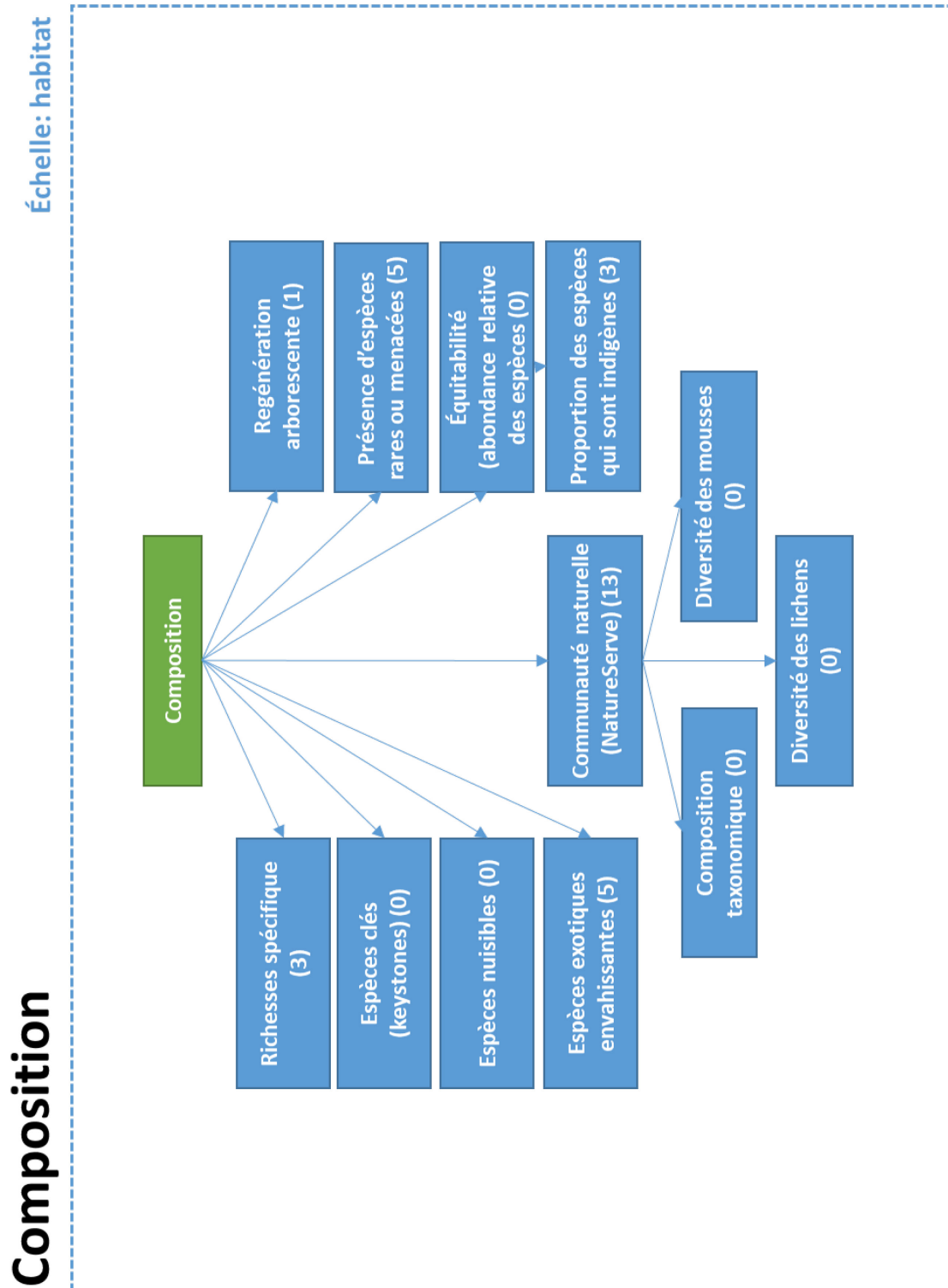


Figure A.3 Modèle conceptuel préliminaire : composition

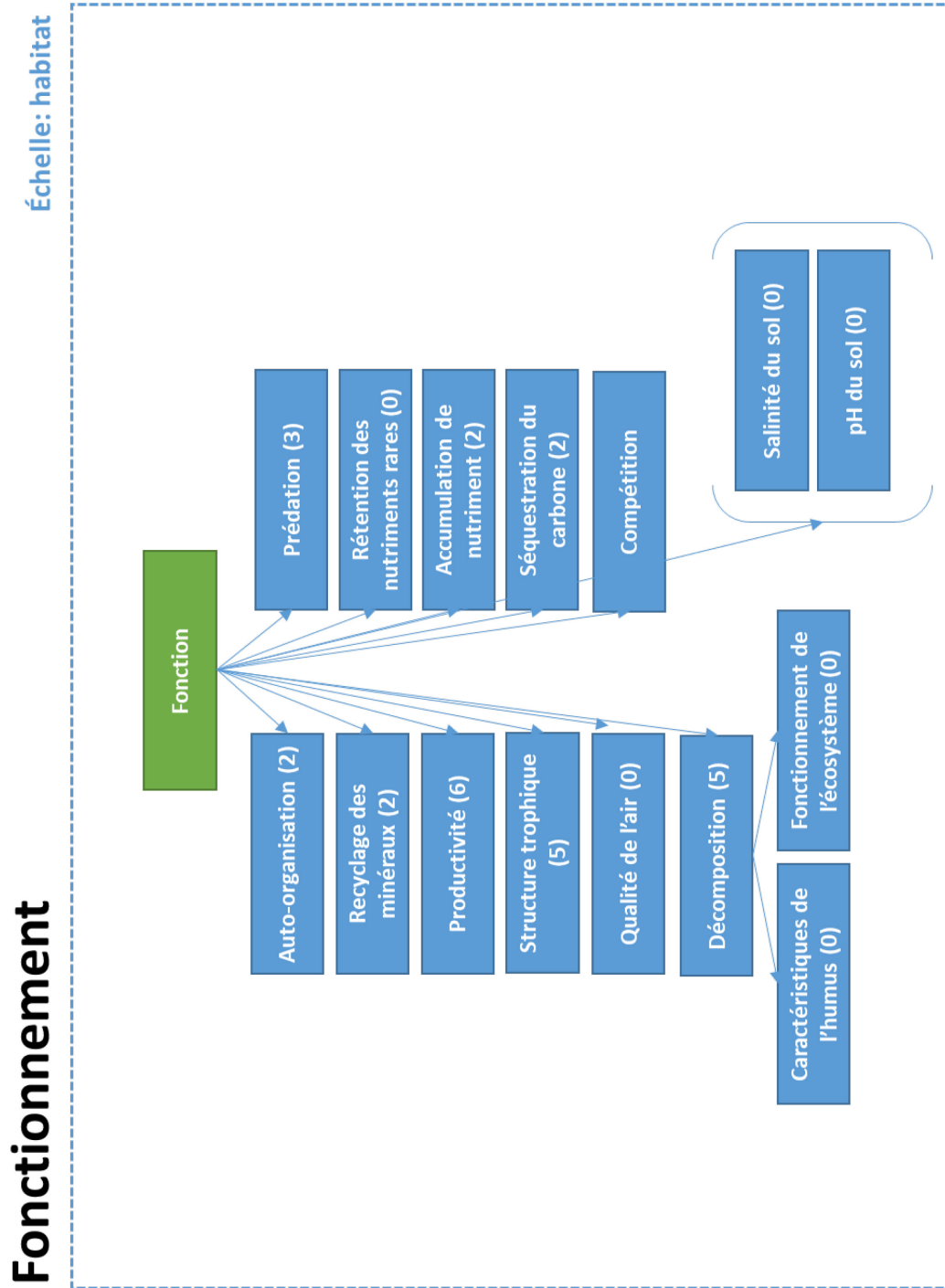


Figure A.4 Modèle conceptuel préliminaire : fonctionnement

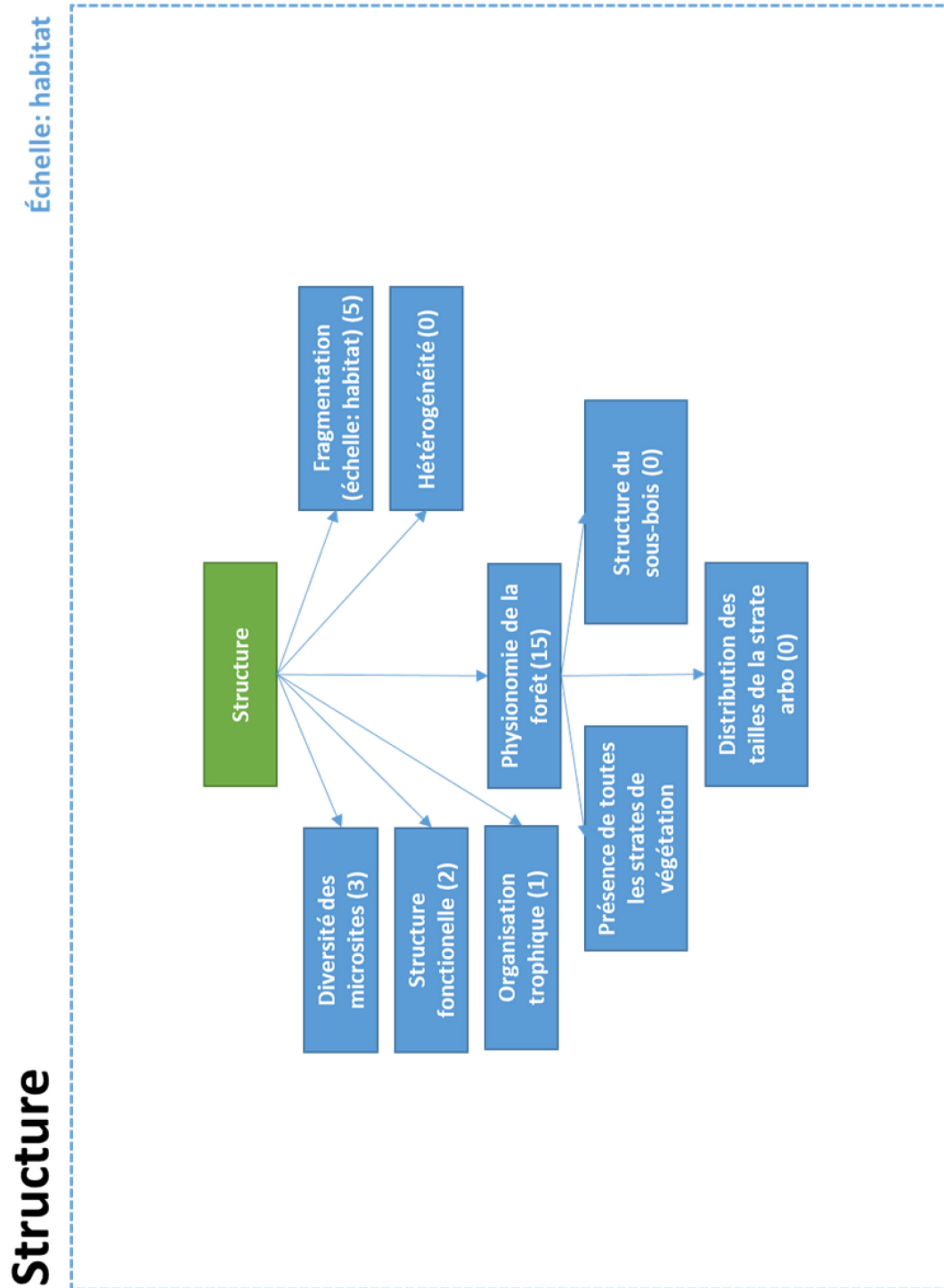


Figure A.5 Modèle conceptuel préliminaire : structure

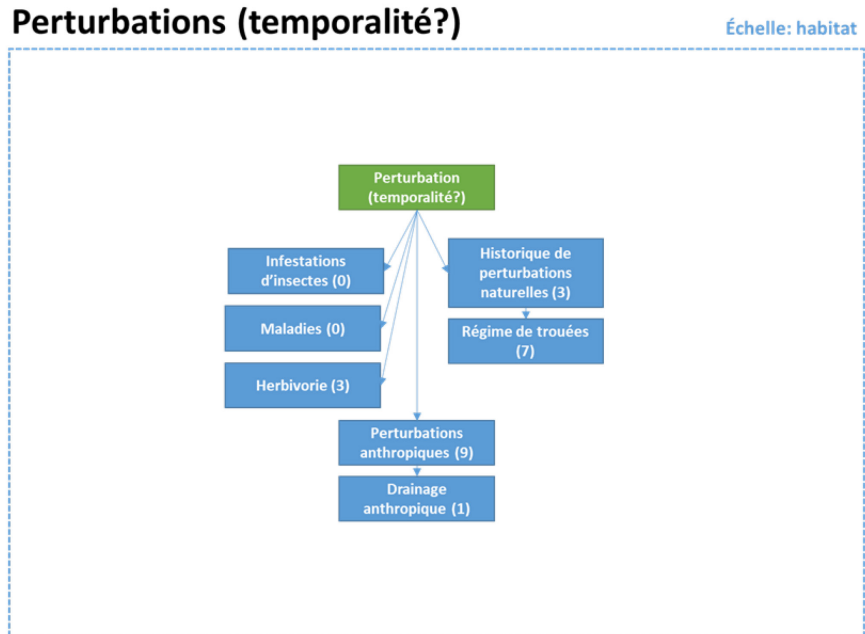


Figure A.6 Modèle conceptuel préliminaire : perturbations

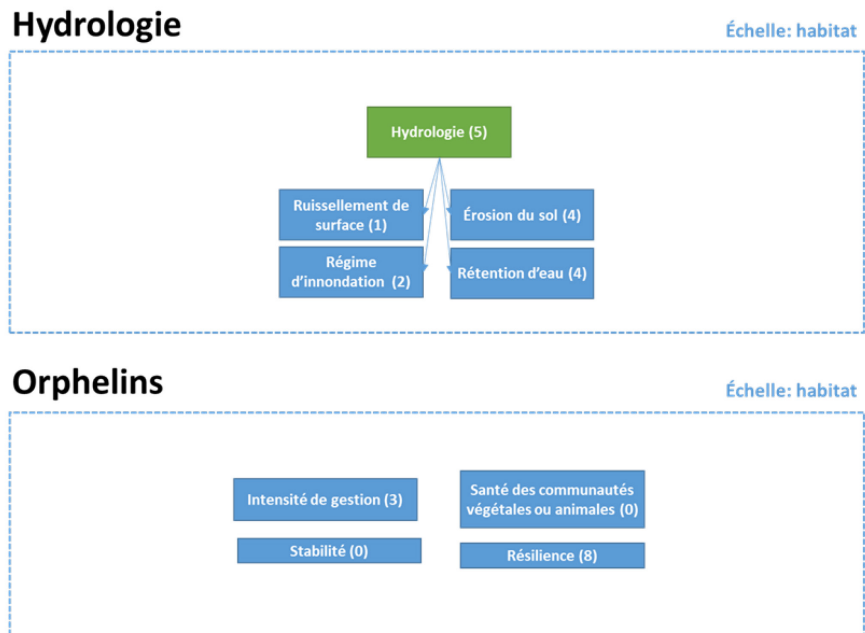


Figure A.7 Modèle conceptuel préliminaire : hydrologie et composantes orphelins

Écologie du paysage

Échelle: paysage

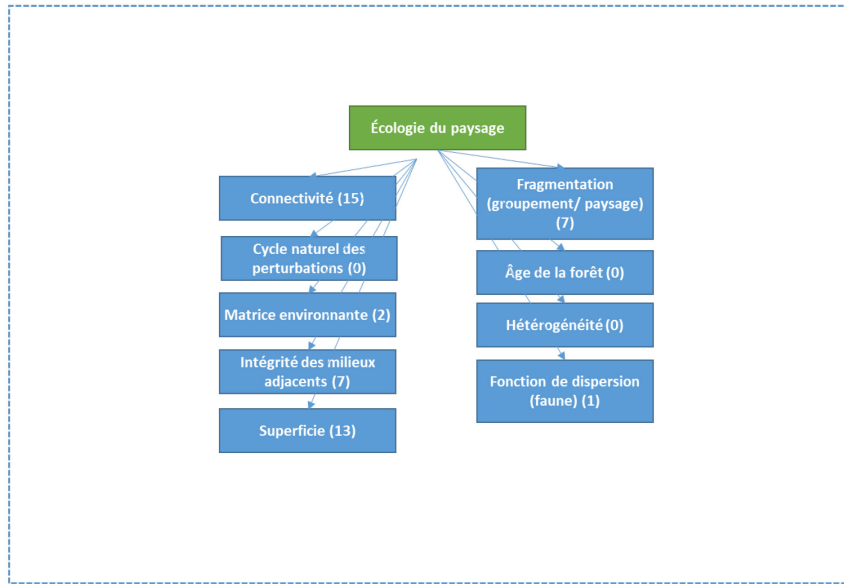


Figure A.8 Modèle conceptuel préliminaire : écologie du paysage

ANNEXES B
APPENDICES DU CHAPITRE 3

Contenu

Table B.1 Multiple linear regression coefficients

Table B.1 Multiple linear regression coefficients

Table B.1 Multiple linear regression coefficients of final trait models to predict ecosystem properties sensitive to urbanisation. Coefficient estimate and 95% confidence intervals were computed using the boot.CI function of package boot (Canty *et al.*, 2010) with 100 bootstrap replicates.

Ecosystem property	Component	Estimated	Confidence interval	
		coefficient	Lower	Upper
Colonization	Intercept	12,042	0,165	20,895
	SDPRO	-7,973	-13,200	-1,858
	DVmyr	-14,907	-22,336	-6,399
	DVbal	-0,553	-1,282	0,773
	DVenz	-1,513	-3,009	0,177
	DVhd	1,934	0,929	2,921
	DVansh	-1,123	-2,197	0,220
Water infiltration	Intercept	11,829	11,429	12,197
	RSD05	0,128	-0,015	0,280
	RSD510	-2,290	-3,510	-0,956
Decomposition	Intercept	1,087	0,663	1,807
	LDMC	-0,002	-0,005	-0,001
	LCan	0,539	-0,520	0,873
	VSub	-0,587	-0,808	-0,275
	VBSurf	-0,097	-0,138	-0,039
	RD05	0,301	-0,042	0,650

ANNEXES C
APPENDICES DU CHAPITRE 4

Contenu

Figure C.1 Ecosystem properties of woodlands across an urbanisation gradient

Table C.1 ANOVA to identify Urbanization markers

Table C.2 Differences among Procrustean fit residuals

Figure C.2 Ecosystem properties of woodlands across an urbanisation gradient

Figure C.1 Ecosystem properties of woodlands across an urbanisation gradient

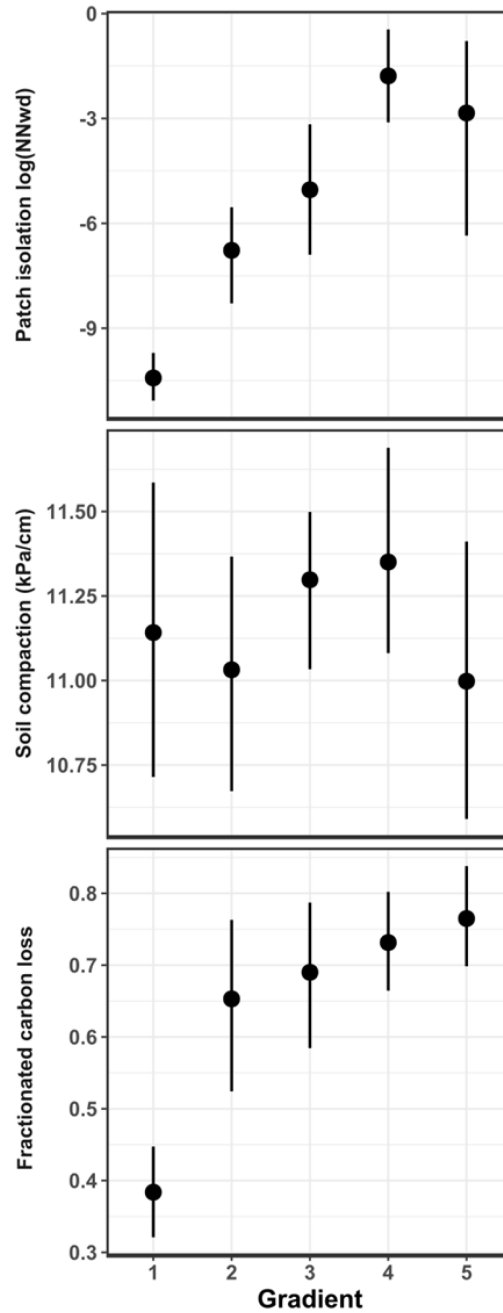


Figure C.1 Ecosystem properties of woodlands across an urbanization gradient. Error bars show 95% confidence intervals obtained using a nonparametric bootstrap (1000 resamples).

Table C.1 ANOVA to identify urbanization markers

Table C.1 ANOVA testing differences in trait values across the 5 ranked urbanization categories.

Trait	Term	F _{4,37}	p-value
Seed weight	Gradient	0.585	0.675
	Residuals		
Seed persistence	Gradient	11.824	<0.001
	Residuals		
Anemochory	Gradient	1.137	0.345
	Residuals		
Lateral extension	Gradient	0.634	0.642
	Residuals		
Specific leaf area	Gradient	2.308	0.076
	Residuals		
Height	Gradient	3.545	0.015
	Residuals		
Foliage persistence	Gradient	3.874	0.010
	Residuals		
Abiotic pollination	Gradient	4.350	0.006
	Residuals		
Biotic pollination	Gradient	0.781	0.545
	Residuals		

Table C.2 Differences among Procrustean fit residuals

Table C.2 Non-parametric ANOVA (999 permutations) testing the differences in the residuals of the Procrustean superimposition fit among the 5 ordered urbanization categories: (1) rural, (2) peri-urban, (3) large urban park, (4) small urban park and (5) small regenerating woodlands. Also shown are the null probabilities of differences between post-hoc pairs of urbanization categories. Significant and near-significant p-values are in bold.

Term	ANOVA		Tukey post-hoc test									
	F _{4,37}	p-val.	2-1	3-1	4-1	5-1	3-2	4-2	5-2	4-3	5-3	5-4
Bray-Curtis dissimilarity												
Gradient	3.972	0.009										
Residuals												
Estimate			0.007	0.008	0.023	0.024	0.001	0.016	0.017	0.015	0.016	0.001
Conf Int (low)			-0.014	-0.012	0.003	-0.0003	-0.020	-0.004	-0.008	-0.005	-0.008	-0.022
Conf Int (high)			0.028	0.029	0.042	0.048	0.022	0.036	0.042	0.034	0.040	0.025
Adj. p-value			0.885	0.792	0.015	0.055	1.000	0.176	0.297	0.213	0.348	1.000
Urbanization markers												
Gradient	0.330	0.856										
Residuals												
Functional markers												
Gradient	1.027	0.406										
Residuals												

Figure C.2 Ecosystem properties of woodlands across an urbanisation gradient

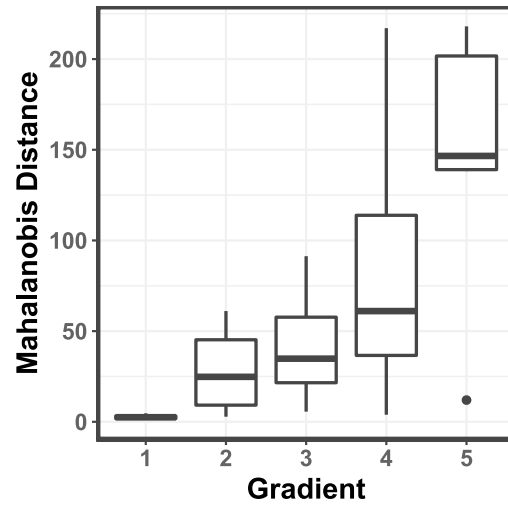


Figure C.2 Functional Mahalanobis distance of woodlands from a given urbanization class, from (1) rural, (2) peri-urban, (3) large urban park, (4) small urban park to (5) small regenerating woodlands, relative to the reference range of variability in rural sites. Figure shows median and spread (quantiles) of the distance for each broad urbanization category.

ANNEXES D
DONNÉES

Contenu

Table D.1 Liste d'espèces

Table D.2 Sites d'études

Table D.3 Inventaires de végétation

Table D.4 Propriétés écosystémiques par site

Table D.5 Description des données de trait fonctionnels

Table D.6 Traits fonctionnels des espèces étudiées

Table D.1 Liste d'espèces

Table D.1 Liste d'espèces inventoriées. Chaque espèce ayant été échantillonnée ou considérée dans le cadre de cette étude s'est vu attribuer un identifiant unique (*true_code*). La nomenclature (espèce) selon Brouillet *et al.* (2010) est indiquée, ainsi que le niveau d'identification (*id.level*). La saison à laquelle les relevés d'occurrence ont été effectués est indiquée dans la colonne « *saison* » et la colonne « *sample* » indique si les traits foliaires ont été mesurés sur des spécimens de sous-bois (« *understory* ») ou de bordure (« *edge* »). La mention « *eee* » indique si l'espèce est reconnue comme une espèce exotique envahissante (1) ou non (0) alors que la colonne « *exotic* » indique si elle est reconnue comme native (0) ou non (1) au Québec selon Brouillet *et al.* (2010).

<i>true_code</i>	<i>espece</i>	<i>id.level</i>	<i>saison</i>	<i>sample</i>	<i>eee</i>	<i>exotic</i>
ABIBAL	<i>Abies balsamea</i>	species	summer	edge	0	0
Abies sp.	<i>Abies sp.</i>	genus	summer	edge	0	NA
ACEGIN	<i>Acer tataricum subsp. ginnala</i>	species	summer	edge	0	1
ACENEG	<i>Acer negundo</i>	species	summer	edge	1	1
ACENIG	<i>Acer nigrum</i>	species	summer	edge	0	0
ACEPEN	<i>Acer pensylvanicum</i>	species	summer	understory	0	0
ACEPLA	<i>Acer platanoides</i>	species	summer	edge	1	1
Acer sp.	<i>Acer sp.</i>	genus	summer	edge	0	NA
ACERUB	<i>Acer rubrum</i>	species	summer	edge	0	0
ACESAC	<i>Acer saccharum var. saccharum</i>	species	summer	edge	0	0
ACESACX	<i>Acer saccharinum</i>	species	summer	edge	0	0
Actaea sp.	<i>Actaea sp.</i>	genus	spring	understory	0	0
ACTPAC	<i>Actaea pachypoda</i>	species	spring	understory	0	0
ACTRUB	<i>Actaea rubra</i>	species	spring	understory	0	0
ADIPED	<i>Adiantum pedatum</i>	species	summer	understory	0	0
AGEALT	<i>Ageratina altissima</i>	species	summer	understory	0	0
AGRSTR	<i>Agrimonia striata</i>	species	summer	understory	0	0
ALLPET	<i>Alliaria petiolata</i>	species	summer	understory	1	1
ALLTRI	<i>Allium tricoccum</i>	species	spring	understory	0	0
Amelanchier sp.	<i>Amelanchier sp.</i>	genus	summer	understory	0	NA
AMPBRA	<i>Amphicarpaea bracteata</i>	species	summer	understory	0	0
ANEACU	<i>Hepatica acutiloba</i>	species	spring	understory	0	0
ANTSYL	<i>Anthriscus sylvestris</i>	species	summer	understory	1	1
ARANUD	<i>Aralia nudicaulis</i>	species	summer	understory	0	0
ARARAC	<i>Aralia racemosa</i>	species	summer	understory	0	0
ARCMIN	<i>Arctium minus</i>	species	summer	understory	0	1
ARITRI	<i>Arisaema triphyllum</i>	species	spring	understory	0	0
ASACAN	<i>Asarum canadense</i>	species	spring	understory	0	0
Aster sp.	<i>Aster sp.</i>	genus	summer	understory	0	NA
ATHFIL	<i>Athyrium filix-femina</i>	species	summer	understory	0	0

true_code	espece	id.level	saison	sample	eee	exotic
ATHTHE	<i>Deparia acrostichoides</i>	species	summer	understory	0	0
BERTHU	<i>Berberis thunbergii</i>	species	summer	understory	0	1
BETALL	<i>Betula alleghaniensis</i>	species	summer	edge	0	0
BETPOP	<i>Betula populifolia</i>	species	summer	edge	0	0
BRAERE	<i>Brachyelytrum erectum</i>	species	summer	understory	0	0
Campanula sp.	<i>Campanula</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
CAMRAP	<i>Campanula rapunculoides</i>	species	summer	understory	0	1
CARARC	<i>Carex arctata</i>	species	summer	understory	0	0
CARCAR	<i>Carpinus caroliniana</i>	species	summer	understory	0	0
CARCOR	<i>Carya cordiformis</i>	species	summer	edge	0	0
CARDIP	<i>Cardamine diphylla</i>	species	spring	understory	0	0
Carex sp.	<i>Carex</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
CARHIR	<i>Carex hirtifolia</i>	species	summer	understory	0	0
CAROVA	<i>Carya ovata</i>	species	summer	edge	0	0
CARPLA	<i>Carex plantaginea</i>	species	summer	understory	0	0
CARRAD	<i>Carex radiata</i>	species	summer	understory	0	0
CAUGIG	<i>Caulophyllum giganteum</i>	species	spring	understory	0	0
Caulophyllum sp.	<i>Caulophyllum</i> sp.	genus	spring	understory	0	0
CAUTHA	<i>Caulophyllum thalictroides</i>	species	spring	understory	0	0
CELOCC	<i>Celtis occidentalis</i>	species	summer	edge	0	0
CELOBR	<i>Celastrus orbiculatus</i>	species	summer	understory	0	1
CEPOCC	<i>Cephalanthus occidentalis</i>	species	summer	understory	0	0
CHEMAJ	<i>Chelidonium majus</i>	species	summer	understory	0	1
Circaea sp.	<i>Circaea</i> sp.	genus	summer	understory	0	0
Cirsium sp.	<i>Cirsium</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
CLACAR	<i>Claytonia caroliniana</i>	species	spring	understory	0	0
CONMAJ	<i>Convallaria majalis</i>	species	spring	understory	0	1
Convalaria sp.	<i>Convallaria</i> sp.	genus	spring	understory	0	1
CORALT	<i>Cornus alternifolia</i>	species	summer	understory	0	0
CORCOR	<i>Corylus cornuta</i>	species	summer	understory	0	0
Cornus sp.	<i>Cornus</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
Crataegus sp.	<i>Crataegus</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
CYSBUL	<i>Cystopteris bulbifera</i>	species	summer	understory	0	0
DENPUN	<i>Dennstaedtia punctilobula</i>	species	summer	understory	0	0
Dicentra sp.	<i>Dicentra</i> sp.	genus	spring	understory	0	0
DIRPAL	<i>Dirca palustris</i>	species	summer	understory	0	0
DRYGOL	<i>Dryopteris goldiana</i>	species	summer	understory	0	0
DRYMAR	<i>Dryopteris marginalis</i>	species	summer	understory	0	0
DRYSPI	<i>Dryopteris carthusiana</i>	species	summer	understory	0	0
EPIHEL	<i>Epipactis helleborine</i>	species	summer	understory	0	1
EPIVIR	<i>Epifagus virginiana</i>	species	summer	understory	0	0
EQUARV	<i>Equisetum arvense</i>	species	summer	understory	0	0
ERIANN	<i>Erigeron annuus</i>	species	summer	understory	0	0
ERYAME	<i>Erythronium americanum</i>	species	spring	understory	0	0
FAGGRA	<i>Fagus grandifolia</i>	species	summer	edge	0	0
FRAALN	<i>Frangula alnus</i>	species	summer	understory	1	1
FRAAME	<i>Fraxinus americana</i>	species	summer	edge	0	0
Fragaria sp.	<i>Fragaria</i> sp.	genus	spring	understory	0	0
FRANIG	<i>Fraxinus nigra</i>	species	summer	edge	0	0
FRAPEN	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	species	summer	edge	0	0
FRAVIR	<i>Fragaria virginiana</i>	species	spring	understory	0	0
Fraxinus sp.	<i>Fraxinus</i> sp.	genus	summer	edge	0	0
Galium sp.	<i>Galium</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
GALTRI	<i>Galium triflorum</i>	species	summer	understory	0	0
GEUALE	<i>Geum aleppicum</i>	species	summer	understory	0	0

true_code	espece	id.level	saison	sample	eee	exotic
GEUCAN	<i>Geum canadense</i>	species	summer	understory	0	0
Geum sp.	<i>Geum</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
HIESCA	<i>Hieracium scabrum</i>	species	summer	understory	0	0
HUPLUC	<i>Huperzia lucidula</i>	species	summer	understory	0	0
HYDVIR	<i>Hydrophyllum virginianum</i>	species	spring	understory	0	0
HYPAT	<i>Elymus hystrix</i>	species	summer	understory	0	0
IMPCAP	<i>Impatiens capensis</i>	species	summer	understory	0	0
IMPPAR	<i>Impatiens parviflora</i>	species	summer	understory	0	1
INC	<i>Unknown</i>	NA	summer	understory	0	NA
JUGNIG	<i>Juglans nigra</i>	species	summer	edge	0	1
LAPCAN	<i>Laportea canadensis</i>	species	summer	understory	0	0
LEOCAR	<i>Leonurus cardiaca</i>	species	summer	understory	0	1
Lonicera sp.	<i>Lonicera</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
LONMOR	<i>Lonicera morrowii</i>	species	summer	understory	0	1
LONTAT	<i>Lonicera tatarica</i>	species	summer	understory	0	1
LYCOBS	<i>Dendrolycopodium obscurum</i>	species	summer	understory	0	0
Lycopodium sp.	<i>Lycopodium</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
LYSCIL	<i>Lysimachia ciliata</i>	species	summer	understory	0	0
LYSNUM	<i>Lysimachia nummularia</i>	species	summer	understory	0	1
LYSPUN	<i>Lysimachia punctata</i>	species	summer	understory	0	1
MAICAN	<i>Maianthemum canadense</i>	species	spring	understory	0	0
MAIRAC	<i>Maianthemum racemosum</i>	species	spring	understory	0	0
MALPRU	<i>Malus prunifolia</i>	species	summer	edge	0	1
Malus sp.	<i>Malus</i> sp.	genus	summer	edge	0	NA
MATSTR	<i>Matteuccia struthiopteris</i>	species	summer	understory	0	0
MEDVIR	<i>Medeola virginiana</i>	species	spring	understory	0	0
MENCAN	<i>Menispermum canadense</i>	species	summer	understory	0	0
MILEFF	<i>Milium effusum</i>	species	summer	understory	0	0
MITREP	<i>Mitchella repens</i>	species	summer	understory	0	0
MONTRO	<i>Monotropa uniflora</i>	species	summer	understory	0	0
Morus sp.	<i>Morus</i> sp.	genus	summer	edge	0	1
OCLACU	<i>Oclemena acuminata</i>	species	summer	understory	0	0
ONOSEN	<i>Onoclea sensibilis</i>	species	summer	understory	0	0
ORYASP	<i>Oryzopsis asperifolia</i>	species	summer	understory	0	0
ORYRAC	<i>Patis racemosa</i>	species	summer	understory	0	0
OSMCIN	<i>Osmundastrum cinnamomeum</i>	species	summer	understory	0	0
OSMOCLA	<i>Osmorhiza claytonii</i>	species	summer	understory	0	0
OSMREG	<i>Osmunda regalis</i>	species	summer	understory	0	0
OSMUCLA	<i>Claytosmunda claytoniana</i>	species	summer	understory	0	0
Ostrya sp.	<i>Ostrya</i> sp.	genus	summer	edge	0	0
OSTVIR	<i>Ostrya virginiana</i>	species	summer	edge	0	0
Oxalis sp.	<i>Oxalis</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
OXASTR	<i>Oxalis stricta</i>	species	summer	understory	0	1
PANQUI	<i>Panax quinquefolius</i>	species	summer	understory	0	0
PARQUI	<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	species	summer	understory	0	1
PARINS	<i>Parthenocissus inserta</i>	species	summer	understory	0	NA
Parthenocissus sp.	<i>Parthenocissus</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
PHRLEP	<i>Phryma leptostachya</i>	species	summer	understory	0	0
Picea sp.	<i>Picea</i> sp.	genus	summer	edge	0	NA
PLAMAJ	<i>Plantago major</i>	species	summer	understory	0	1
Poa sp.	<i>Poa</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
POLACR	<i>Polystichum acrostichoides</i>	species	summer	understory	0	0
POLPUB	<i>Polygonatum pubescens</i>	species	spring	understory	0	0
Polygonatum sp.	<i>Polygonatum</i> sp.	genus	spring	understory	0	NA
POPDEL	<i>Populus deltoides</i>	species	summer	edge	0	0

true_code	espece	id.level	saison	sample	eee	exotic
POPGRA	<i>Populus grandidentata</i>	species	summer	edge	0	0
POPTRE	<i>Populus tremuloides</i>	species	summer	edge	0	0
Populus sp.	<i>Populus</i> sp.	genus	summer	edge	0	NA
Prenanthes sp.	<i>Nabalus</i> sp.	genus	summer	understory	0	0
PRUAME	<i>Prunus americana</i>	species	summer	understory	0	1
PRUNIG	<i>Prunus nigra</i>	species	summer	understory	0	0
Prunus sp.	<i>Prunus</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
PRUSER	<i>Prunus serotina</i>	species	summer	edge	0	0
PRUVIR	<i>Prunus virginiana</i>	species	summer	understory	0	0
PTEAQU	<i>Pteridium aquilinum</i>	species	summer	understory	0	0
PYRELL	<i>Pyrola elliptica</i>	species	summer	understory	0	0
QUEALB	<i>Quercus alba</i>	species	summer	edge	0	0
QUEMAC	<i>Quercus macrocarpa</i>	species	summer	edge	0	0
Quercus sp.	<i>Quercus</i> sp.	genus	summer	edge	0	NA
QUERUB	<i>Quercus rubra</i>	species	summer	edge	0	0
RAMCAT	<i>Rhamnus cathartica</i>	species	summer	understory	1	1
REYJAP	<i>Reynoutria japonica</i>	species	summer	understory	1	1
Rhamnus sp.	<i>Rhamnus</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
RHURAD	<i>Toxicodendron radicans</i>	species	summer	understory	0	0
RIBCYN	<i>Ribes cynosbati</i>	species	spring	understory	0	0
Ribes sp.	<i>Ribes</i> sp.	genus	spring	understory	0	NA
RIBGLA	<i>Ribes glandulosum</i>	species	spring	understory	0	0
RIBRUB	<i>Ribes rubrum</i>	species	spring	understory	0	1
RIBTRI	<i>Ribes triste</i>	species	spring	understory	0	0
Rosa sp.	<i>Rosa</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
RUBALL	<i>Rubus allegheniensis</i>	species	summer	understory	0	0
RUBDAL	<i>Rubus repens</i>	species	summer	understory	0	0
RUBIDA	<i>Rubus idaeus</i>	species	summer	understory	0	0
RUBODO	<i>Rubus odoratus</i>	species	summer	understory	0	0
RUBPUB	<i>Rubus pubescens</i>	species	summer	understory	0	0
Rubus sp.	<i>Rubus</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
RUMOBT	<i>Rumex obtusifolius</i>	species	summer	understory	0	1
SAMRAC	<i>Sambucus racemosa</i>	species	summer	understory	0	0
SANCAN	<i>Sanguinaria canadensis</i>	species	spring	understory	0	0
SANICAN	<i>Sanicula canadensis</i>	species	summer	understory	0	0
SMIHER	<i>Smilax herbacea</i>	species	summer	understory	0	0
SOLCAE	<i>Solidago caesia</i>	species	summer	understory	0	0
SOLDUL	<i>Solanum dulcamara</i>	species	summer	understory	0	1
SOLFLE	<i>Solidago flexicaulis</i>	species	summer	understory	0	0
SOLGIG	<i>Solidago gigantea</i>	species	summer	understory	0	0
SOLHIS	<i>Solidago hispida</i>	species	summer	understory	0	0
SOLPUB	<i>Solidago puberula</i>	species	summer	understory	0	0
SOLRUG	<i>Solidago rugosa</i>	species	summer	understory	0	0
Sorbus sp.	<i>Sorbus</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
SORDEC	<i>Sorbus decora</i>	species	summer	understory	0	0
SORHYB	<i>Sorbus hybrida</i>	species	summer	understory	0	1
STATRI	<i>Staphylea trifolia</i>	species	summer	understory	0	1
Streptopus sp.	<i>Streptopus</i> sp.	genus	spring	understory	0	0
STRLAN	<i>Streptopus lanceolatus</i>	species	spring	understory	0	0
SYMCOR	<i>Symphyotrichum cordifolium</i>	species	summer	understory	0	0
SYMLAN	<i>Symphyotrichum lanceolatum</i>	species	summer	understory	0	0
SYMLAT	<i>Symphyotrichum lateriflorum</i>	species	summer	understory	0	0
Symphyotrichum sp.	<i>Symphyotrichum</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
SYMRAC	<i>Symphyotrichum racemosum</i>	species	summer	understory	0	1
Taraxacum sp.	<i>Taraxacum</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA

true_code	espece	id.level	saison	sample	eee	exotic
TAROFF	<i>Taraxacum officinale</i>	species	summer	understory	0	1
TAXCAN	<i>Taxus canadensis</i>	species	summer	understory	0	0
Thalictrum sp.	<i>Thalictrum</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
THADIO	<i>Thalictrum dioicum</i>	species	summer	understory	0	0
THENOV	<i>Parathelypteris noveboracensis</i>	species	summer	understory	0	0
TIACOR	<i>Tiarella cordifolia</i>	species	summer	understory	0	0
TILAME	<i>Tilia americana</i>	species	summer	edge	0	0
TILCOR	<i>Tilia cordata</i>	species	summer	understory	0	1
TRIBOR	<i>Lysimachia borealis</i>	species	spring	understory	0	0
TRIERE	<i>Trillium erectum</i>	species	spring	understory	0	0
TRIGRA	<i>Trillium grandiflorum</i>	species	spring	understory	0	0
Trillium sp.	<i>Trillium</i> sp.	genus	spring	understory	0	0
TRIUND	<i>Trillidium undulatum</i>	species	spring	understory	0	0
TSUCAN	<i>Tsuga canadensis</i>	species	summer	edge	0	0
ULMAME	<i>Ulmus americana</i>	species	summer	edge	0	0
ULMRUB	<i>Ulmus rubra</i>	species	summer	edge	0	0
Ulmus sp.	<i>Ulmus</i> sp.	genus	summer	edge	0	0
UVUGRA	<i>Uvularia grandiflora</i>	species	spring	understory	0	0
VACANG	<i>Vaccinium angustifolium</i>	species	summer	understory	0	0
VALOFF	<i>Valeriana officinalis</i>	species	summer	understory	1	1
VEROFF	<i>Veronica officinalis</i>	species	summer	understory	0	1
VERSTR	<i>Verbena stricta</i>	species	summer	understory	0	0
VIBCAS	<i>Viburnum nudum</i> var. <i>cassinoides</i>	species	summer	understory	0	0
VIBLAN	<i>Viburnum lantanoides</i>	species	summer	understory	0	0
VIBLEN	<i>Viburnum lentago</i>	species	summer	understory	0	0
Viburnum sp.	<i>Viburnum</i> sp.	genus	summer	understory	0	NA
VIBX	<i>Viburnum opulus</i>	species	summer	understory	0	NA
VIOCAN	<i>Viola canadensis</i>	species	spring	understory	0	0
Viola sp.	<i>Viola</i> sp.	genus	spring	understory	0	NA
VIOMAC	<i>Viola maclloskeyi</i>	species	spring	understory	0	0
VIOPUB	<i>Viola pubescens</i>	species	spring	understory	0	0
VIOSOR	<i>Viola sororia</i>	species	spring	understory	0	0
VITRIP	<i>Vitis riparia</i>	species	summer	understory	0	0
ZANAME	<i>Zanthoxylum americanum</i>	species	summer	understory	0	0
ZIZAUR	<i>Zizia aurea</i>	species	summer	understory	0	0

1

2

Table D.2 Sites d'étude et géolocalisation

Table D.2 Sites d'étude et géolocalisation. La superficie de la parcelle est indiquée en mètres carrés. La colonne « gradient » indique la catégorie d'urbanisation à laquelle appartient chaque site.

site	area	lon	lat	gradient
Aj	706,9	-73.5732	45.6285	5
An	706,9	-73.6043	45.4399	3
Arb	706,9	-73.8455	45.5144	4
Ath	706,9	-74.191	45.0208	1
Bro	706,9	-75.7159	46.0385	1
Ce	706,9	-73.8194	45.4858	3
Cho	706,9	-73.7349	45.5513	3
Cor	706,9	-73.7407	45.5746	5
Cui	706,9	-75.7141	46.1114	1
Dee	706,9	-74.2593	45.458	1
Dew	706,9	-74.1057	45.1137	1
Dor	706,9	-73.8299	45.5407	2
Duv	706,9	-73.8643	45.4671	4
Ecl	706,9	-75.3922	45.8802	1
Edi	706,9	-75.2918	45.7146	1
Equ	706,9	-73.7583	45.609	3
Gra	706,9	-73.848	45.4788	4
Hei	706,9	-73.8239	45.4453	4
Iba	706,9	-73.8842	45.5074	2
Laj	706,9	-73.6204	45.5101	4
Lef	706,9	-75.0075	46.1171	1
Li	706,9	-73.769	45.4949	3
Mac	706,9	-73.6351	45.4894	4
Mej	706,9	-73.839	45.4611	5
Mer	706,9	-73.6987	45.5463	5
Mev	706,9	-73.8399	45.4603	3
Mol	706,9	-73.9729	45.3926	2
Mor	706,9	-73.9575	45.4325	2
Mou	706,9	-73.8803	45.3641	2
Mtb	706,9	-73.5917	45.512	3
Mui	706,9	-74.1157	45.0847	1
Or	706,9	-73.9067	45.4427	2
Per	706,9	-73.5582	45.5771	4
Pin	706,9	-73.9756	45.3731	2
Po	706,9	-73.7854	45.4606	5
Re	706,9	-73.5161	45.6683	3
Ren	706,9	-73.5806	45.6539	4
Roc	706,9	-73.904	45.4888	2
Sai	700	-73.6014	45.6384	5
Sen	706,9	-73.9561	45.4165	4
Te	706,9	-73.8077	45.4533	3
Tho	706,9	-73.5379	45.6082	4
Wi	706,9	-73.8325	45.4936	4

Table D.3 Inventaires de végétation

Table D.3 Inventaire de végétation. L'occurrence relative (%) de chaque espèce (« true_code ») est indiquée pour toute la communauté (« occ_rel ») ou pour la strate de sous-bois seulement (« occ_rel_sb »), et ce pour chaque site d'étude (« site »).

site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb	site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb		
1	Aj	ACERUB	8,33	NA	45	An	FRAAME	3,33	3,33
2	Aj	ACESAC	66,67	30,00	46	An	Fraxinus sp.	5,00	3,33
3	Aj	ACESACX	1,67	NA	47	An	HYDVIR	5,00	5,00
4	Aj	Amelanchier sp.	0,83	NA	48	An	MAIRAC	1,67	1,67
5	Aj	ARANUD	3,33	3,33	49	An	OSTVIR	16,67	3,33
6	Aj	ATHFIL	1,67	1,67	50	An	Prenanthes sp.	1,67	1,67
7	Aj	CARCOR	20,00	6,67	51	An	PRUSER	1,67	1,67
8	Aj	Carex sp.	6,67	6,67	52	An	PRUVIR	8,33	8,33
9	Aj	CELOBR	1,67	NA	53	An	Ribes sp.	0,83	NA
10	Aj	Circaea sp.	0,83	NA	54	An	RUBODO	0,83	NA
11	Aj	EPIHEL	6,67	6,67	55	An	SANCAN	1,67	1,67
12	Aj	FAGGRA	23,33	8,33	56	An	SOLFLE	0,83	NA
13	Aj	FRAAME	1,67	1,67	57	An	TRIGRA	51,67	51,67
14	Aj	Fraxinus sp.	6,67	3,33	58	An	ERYAME	10,00	10,00
15	Aj	INC	6,67	6,67	59	Arb	ACENIG	28,33	8,33
16	Aj	JUGNIG	1,67	1,67	60	Arb	ACERUB	1,67	1,67
17	Aj	LONMOR	0,83	NA	61	Arb	ACESAC	60,00	23,33
18	Aj	MAIRAC	0,83	NA	62	Arb	ACTRUB	0,83	NA
19	Aj	ONosen	0,83	NA	63	Arb	ANEACU	0,83	NA
20	Aj	OSTVIR	13,33	5,00	64	Arb	ASACAN	0,83	NA
21	Aj	OXASTR	0,83	NA	65	Arb	BRAERE	6,67	6,67
22	Aj	POLPUB	0,83	NA	66	Arb	CARCOR	16,67	3,33
23	Aj	POPTRE	1,67	1,67	67	Arb	Carex sp.	1,67	1,67
24	Aj	PRUVIR	23,33	23,33	68	Arb	CAROVA	10,00	NA
25	Aj	QUERUB	10,00	1,67	69	Arb	CAUGIG	3,33	3,33
26	Aj	RAMCAT	13,33	13,33	70	Arb	Circaea sp.	8,33	8,33
27	Aj	RHURAD	6,67	6,67	71	Arb	CORALT	1,67	1,67
28	Aj	Ribes sp.	1,67	1,67	72	Arb	Crataegus sp.	1,67	1,67
29	Aj	RUBIDA	0,83	NA	73	Arb	FRANIG	6,67	5,00
30	Aj	TAXCAN	5,00	5,00	74	Arb	Fraxinus sp.	18,33	8,33
31	Aj	TILAME	45,00	6,67	75	Arb	GEUALE	1,67	1,67
32	Aj	TRIGRA	6,67	6,67	76	Arb	HYDVIR	1,67	1,67
33	Aj	ULMAME	11,67	5,00	77	Arb	INC_For	1,67	1,67
34	Aj	VITRIP	13,33	6,67	78	Arb	INC_Sh	1,67	1,67
35	Aj	ERYAME	58,33	58,33	79	Arb	LAPCAN	1,67	1,67
36	Aj	Trillium sp.	16,67	16,67	80	Arb	MAIRAC	43,33	43,33
37	An	ACENIG	18,33	NA	81	Arb	OSTVIR	21,67	3,33
38	An	ACESAC	95,00	46,67	82	Arb	Parthenocissus sp.	1,67	1,67
39	An	ARITRI	0,83	NA	83	Arb	PHRLEP	3,33	3,33
40	An	ATHFIL	1,67	1,67	84	Arb	Prenanthes sp.	8,33	8,33
41	An	CAUTHA	0,83	NA	85	Arb	PRUNIG	6,67	6,67
42	An	CORALT	10,00	10,00	86	Arb	PRUVIR	8,33	8,33
43	An	EPIHEL	0,83	NA	87	Arb	QUEMAC	11,67	NA
44	An	FAGGRA	40,00	26,67	88	Arb	QUERUB	11,67	NA

site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb	site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb		
89	Arb	RAMCAT	28,33	28,33	143	Bro	EPIHEL	5,00	5,00
90	Arb	RHURAD	28,33	28,33	144	Bro	FAGGRA	26,67	26,67
91	Arb	Ribes sp.	0,83	NA	145	Bro	FRAAME	1,67	1,67
92	Arb	SANCAN	0,83	NA	146	Bro	Fraxinus sp.	5,00	5,00
93	Arb	SOLCAE	0,83	NA	147	Bro	Galium sp.	0,83	NA
94	Arb	STATRI	10,00	10,00	148	Bro	INC_Fern	0,83	NA
95	Arb	TILAME	16,67	1,67	149	Bro	MAICAN	15,00	15,00
96	Arb	TRIGRA	11,67	11,67	150	Bro	ORYASP	11,67	11,67
97	Arb	ULMRUB	1,67	1,67	151	Bro	OSMOCLA	1,67	1,67
98	Arb	VIBX	0,83	NA	152	Bro	OSTVIR	78,33	16,67
99	Arb	ZANAME	5,00	5,00	153	Bro	POLPUB	1,67	1,67
100	Arb	ERYAME	3,33	3,33	154	Bro	Ribes sp.	0,83	NA
101	Arb	STRLAN	3,33	3,33	155	Bro	TILAME	8,33	NA
102	Ath	ACESAC	96,67	18,33	156	Bro	TRIERE	1,67	1,67
103	Ath	ADIPED	3,33	3,33	157	Bro	UVUGRA	0,83	NA
104	Ath	ALLTRI	0,83	NA	158	Bro	ERYAME	78,33	78,33
105	Ath	ARITRI	3,33	3,33	159	Bro	STRLAN	0,83	NA
106	Ath	ATHFIL	3,33	3,33	160	Bro	Trillium sp.	0,83	NA
107	Ath	ATHTHE	5,00	5,00	161	Ce	ACENIG	20,00	NA
108	Ath	CARCOR	10,00	5,00	162	Ce	ACESAC	93,33	53,33
109	Ath	Carex sp.	1,67	1,67	163	Ce	CAUGIG	5,00	5,00
110	Ath	CARPLA	2,50	1,67	164	Ce	CAUTHA	3,33	3,33
111	Ath	CAUGIG	6,67	6,67	165	Ce	CORALT	3,33	3,33
112	Ath	Circaea sp.	3,33	3,33	166	Ce	FAGGRA	35,00	13,33
113	Ath	CORALT	0,83	NA	167	Ce	FRAAME	5,00	5,00
114	Ath	DRYSPI	8,33	8,33	168	Ce	MAIRAC	0,83	NA
115	Ath	FAGGRA	31,67	13,33	169	Ce	PRUVIR	1,67	1,67
116	Ath	FRAAME	8,33	8,33	170	Ce	TRIERE	0,83	NA
117	Ath	Galium sp.	0,83	NA	171	Ce	TRIGRA	0,83	NA
118	Ath	HYDVIR	0,83	NA	172	Ce	ERYAME	1,67	1,67
119	Ath	INC_Forb	0,83	NA	173	Cho	ACENIG	20,00	1,67
120	Ath	MAIRAC	0,83	NA	174	Cho	ACESAC	56,67	8,33
121	Ath	MONTRO	0,83	NA	175	Cho	ATHFIL	3,33	3,33
122	Ath	Parthenocissus sp.	0,83	NA	176	Cho	CARCAR	3,33	3,33
123	Ath	POLACR	3,33	3,33	177	Cho	CARCOR	73,33	13,33
124	Ath	PRUVIR	0,83	NA	178	Cho	Carex sp.	1,67	1,67
125	Ath	RAMCAT	0,83	NA	179	Cho	CAUGIG	21,67	21,67
126	Ath	RIBCYN	0,83	NA	180	Cho	CAUTHA	5,00	5,00
127	Ath	Rubus sp.	0,83	NA	181	Cho	Circaea sp.	15,00	15,00
128	Ath	SOLFLE	1,67	1,67	182	Cho	CORALT	1,67	1,67
129	Ath	Symphiotrichum sp.	1,67	1,67	183	Cho	EPIHEL	8,33	8,33
130	Ath	TILAME	13,33	3,33	184	Cho	FRAAME	5,00	5,00
131	Ath	TRIGRA	1,67	1,67	185	Cho	Fraxinus sp.	20,00	10,00
132	Ath	VEROFF	0,83	NA	186	Cho	INC	6,67	6,67
133	Ath	VITRIP	0,83	NA	187	Cho	MAIRAC	10,00	10,00
134	Ath	CARDIP	1,67	1,67	188	Cho	OSMUCLA	66,67	66,67
135	Ath	Dicentra sp.	0,83	NA	189	Cho	OSTVIR	3,33	NA
136	Ath	ERYAME	5,00	5,00	190	Cho	POLPUB	0,83	NA
137	Bro	ACESAC	95,00	78,33	191	Cho	POPDEL	5,00	NA
138	Bro	Actaea sp.	0,83	NA	192	Cho	Prenanthes sp.	5,00	5,00
139	Bro	ARITRI	1,67	1,67	193	Cho	Prunus sp.	1,67	1,67
140	Bro	Aster sp.	0,83	NA	194	Cho	PRUVIR	20,00	20,00
141	Bro	Carex sp.	1,67	NA	195	Cho	PYRELL	1,67	1,67
142	Bro	DRYSPI	3,33	3,33	196	Cho	RAMCAT	8,33	8,33

	site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb		site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb
197	Cho	Ribes sp.	0,83	NA	251	Cui	Fraxinus sp.	15,00	5,00
198	Cho	RUBODO	1,67	1,67	252	Cui	GALTRI	3,33	3,33
199	Cho	SANCAN	1,67	1,67	253	Cui	HYPAT	5,00	5,00
200	Cho	SMIHER	0,83	NA	254	Cui	MAICAN	5,00	5,00
201	Cho	SOLFLE	1,67	1,67	255	Cui	MILEFF	0,83	NA
202	Cho	TIACOR	0,83	NA	256	Cui	ORYRAC	13,33	13,33
203	Cho	TILAME	11,67	NA	257	Cui	OSMOCLA	23,33	23,33
204	Cho	TRIERE	5,00	5,00	258	Cui	OSTVIR	81,67	56,67
205	Cho	TRIGRA	51,67	51,67	259	Cui	POLPUB	10,00	10,00
206	Cho	Ulmus sp.	3,33	NA	260	Cui	Prenanthes sp.	1,67	1,67
207	Cho	VIBX	0,83	NA	261	Cui	Ribes sp.	0,83	NA
208	Cho	ERYAME	91,67	91,67	262	Cui	RUBIDA	0,83	NA
209	Cor	ABIBAL	0,83	NA	263	Cui	SYMCOR	0,83	NA
210	Cor	ACENIG	6,67	3,33	264	Cui	TILAME	35,00	10,00
211	Cor	ACESAC	51,67	6,67	265	Cui	TRIGRA	0,83	NA
212	Cor	ACESACX	3,33	NA	266	Cui	Ulmus sp.	5,00	1,67
213	Cor	ARITRI	1,67	1,67	267	Cui	UVUGRA	1,67	1,67
214	Cor	ASACAN	0,83	NA	268	Cui	Viola sp.	1,67	1,67
215	Cor	CARCOR	3,33	NA	269	Cui	CLACAR	0,83	NA
216	Cor	CAUGIG	0,83	NA	270	Cui	Dicentra sp.	21,67	21,67
217	Cor	Circaea sp.	11,67	11,67	271	Cui	ERYAME	91,67	91,67
218	Cor	CORALT	1,67	1,67	272	Cui	Trillium sp.	1,67	1,67
219	Cor	FRAAME	1,67	1,67	273	Dee	ACEPEN	3,33	3,33
220	Cor	FRAPEN	3,33	3,33	274	Dee	ACESAC	93,33	20,00
221	Cor	Fraxinus sp.	30,00	1,67	275	Dee	ADIPED	20,00	20,00
222	Cor	INC_Tree	16,67	NA	276	Dee	ANEACU	1,67	1,67
223	Cor	MAIRAC	11,67	11,67	277	Dee	ARANUD	10,00	10,00
224	Cor	Parthenocissus sp.	1,67	1,67	278	Dee	ARITRI	5,00	5,00
225	Cor	POLPUB	1,67	1,67	279	Dee	BETALL	10,00	1,67
226	Cor	Prenanthes sp.	1,67	1,67	280	Dee	CARCOR	1,67	1,67
227	Cor	PRUSER	1,67	NA	281	Dee	Carex sp.	5,00	5,00
228	Cor	PRUVIR	5,00	5,00	282	Dee	CARPLA	1,67	1,67
229	Cor	QUEALB	3,33	NA	283	Dee	CAUGIG	13,33	13,33
230	Cor	RAMCAT	66,67	58,33	284	Dee	CAUTHA	8,33	8,33
231	Cor	RHURAD	11,67	11,67	285	Dee	CORCOR	0,83	NA
232	Cor	Ribes sp.	5,00	5,00	286	Dee	DRYSPI	0,83	NA
233	Cor	SANCAN	0,83	NA	287	Dee	EPIHEL	0,83	NA
234	Cor	TILAME	16,67	NA	288	Dee	FAGGRA	16,67	8,33
235	Cor	TRIERE	1,67	1,67	289	Dee	Fraxinus sp.	20,00	10,00
236	Cor	TRIGRA	1,67	1,67	290	Dee	MAICAN	0,83	NA
237	Cor	Ulmus sp.	16,67	NA	291	Dee	MAIRAC	1,67	1,67
238	Cor	UVUGRA	0,83	NA	292	Dee	MEDVIR	1,67	1,67
239	Cor	VITRIP	1,67	1,67	293	Dee	OSTVIR	15,00	NA
240	Cor	ERYAME	6,67	6,67	294	Dee	POLPUB	0,83	NA
241	Cui	ACEPEN	0,83	NA	295	Dee	PRUSER	0,83	NA
242	Cui	ACESAC	96,67	83,33	296	Dee	RUBIDA	0,83	NA
243	Cui	Actaea sp.	1,67	1,67	297	Dee	THENOV	15,00	15,00
244	Cui	ARANUD	35,00	35,00	298	Dee	TILAME	58,33	23,33
245	Cui	CARHIR	0,83	NA	299	Dee	TRIERE	8,33	8,33
246	Cui	DENPUN	0,83	NA	300	Dee	TRIGRA	26,67	26,67
247	Cui	DRYMAR	0,83	NA	301	Dee	TSUCAN	8,33	NA
248	Cui	DRYSPI	1,67	1,67	302	Dee	ULMRUB	5,00	5,00
249	Cui	EPIHEL	3,33	3,33	303	Dee	UVUGRA	31,67	31,67
250	Cui	FRAAME	5,00	5,00	304	Dee	VIBLAN	0,83	NA

site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb	site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb		
305	Dee	VIOPUB	0,83	NA	359	Dor	Fraxinus sp.	21,67	13,33
306	Dee	CARDIP	3,33	3,33	360	Dor	INC	6,67	6,67
307	Dee	Streptopus sp.	13,33	13,33	361	Dor	MAICAN	0,83	NA
308	Dew	ACERUB	1,67	NA	362	Dor	MAIRAC	0,83	NA
309	Dew	ACESAC	85,00	6,67	363	Dor	MATSTR	0,83	NA
310	Dew	ADIPED	3,33	3,33	364	Dor	MENCAN	0,83	NA
311	Dew	ALLTRI	1,67	1,67	365	Dor	OSTVIR	5,00	NA
312	Dew	ANEACU	0,83	NA	366	Dor	POLPUB	0,83	NA
313	Dew	ATHFIL	0,83	NA	367	Dor	PRUVIR	0,83	NA
314	Dew	ATHTHE	0,83	NA	368	Dor	TILAME	13,33	1,67
315	Dew	CARCOR	1,67	1,67	369	Dor	TRIERE	3,33	3,33
316	Dew	Carex sp.	1,67	1,67	370	Dor	TRIGRA	38,33	38,33
317	Dew	CAUGIG	1,67	1,67	371	Dor	UVUGRA	0,83	NA
318	Dew	CAUTHA	3,33	3,33	372	Dor	ERYAME	68,33	68,33
319	Dew	Circaea sp.	0,83	NA	373	Duv	ACESAC	71,67	18,33
320	Dew	CORALT	3,33	3,33	374	Duv	ACTRUB	1,67	1,67
321	Dew	DRYMAR	6,67	6,67	375	Duv	ADIPED	0,83	NA
322	Dew	EPIHEL	0,83	NA	376	Duv	ANEACU	0,83	NA
323	Dew	EPIVIR	0,83	NA	377	Duv	ASACAN	0,83	NA
324	Dew	FAGGRA	55,00	21,67	378	Duv	CARPLA	1,67	1,67
325	Dew	FRAPEN	1,67	1,67	379	Duv	CAUGIG	6,67	6,67
326	Dew	Fraxinus sp.	5,00	5,00	380	Duv	CAUTHA	1,67	1,67
327	Dew	MAICAN	1,67	1,67	381	Duv	Circaea sp.	0,83	NA
328	Dew	MAIRAC	1,67	1,67	382	Duv	CORALT	5,00	5,00
329	Dew	OSTVIR	38,33	10,00	383	Duv	EPIHEL	6,67	6,67
330	Dew	Parthenocissus sp.	3,33	3,33	384	Duv	FAGGRA	73,33	31,67
331	Dew	POLACR	0,83	NA	385	Duv	FRAPEN	1,67	1,67
332	Dew	Prenanthes sp.	0,83	NA	386	Duv	Fraxinus sp.	28,33	NA
333	Dew	PRUVIR	0,83	NA	387	Duv	HYDVIR	5,00	5,00
334	Dew	QUERUB	0,83	NA	388	Duv	MAIRAC	10,00	10,00
335	Dew	Rubus sp.	0,83	NA	389	Duv	ORYASP	0,83	NA
336	Dew	SYMRAC	1,67	1,67	390	Duv	OSTVIR	11,67	1,67
337	Dew	TAXCAN	15,00	15,00	391	Duv	POLPUB	0,83	NA
338	Dew	TILAME	10,83	NA	392	Duv	Prenanthes sp.	5,00	5,00
339	Dew	TRIGRA	20,00	20,00	393	Duv	PRUVIR	1,67	1,67
340	Dew	TSUCAN	8,33	1,67	394	Duv	RIBCYN	0,83	NA
341	Dew	UVUGRA	0,83	NA	395	Duv	SANCAN	1,67	1,67
342	Dew	VITRIP	0,83	NA	396	Duv	SOLFLE	0,83	NA
343	Dew	ERYAME	45,00	45,00	397	Duv	TILAME	6,67	NA
344	Dor	ABIBAL	1,67	1,67	398	Duv	TRIGRA	25,00	25,00
345	Dor	ACERUB	5,00	NA	399	Duv	Ulmus sp.	1,67	NA
346	Dor	ACESAC	96,67	65,00	400	Duv	UVUGRA	0,83	NA
347	Dor	ACTPAC	0,83	NA	401	Duv	ERYAME	43,33	43,33
348	Dor	ARITRI	0,83	NA	402	Ecl	ACEPEN	0,83	NA
349	Dor	ATHFIL	6,67	6,67	403	Ecl	ACESAC	93,33	3,33
350	Dor	BETALL	8,33	NA	404	Ecl	Carex sp.	0,83	NA
351	Dor	CARCOR	1,67	1,67	405	Ecl	DRYSPI	20,00	20,00
352	Dor	Carex sp.	0,83	NA	406	Ecl	EPIVIR	0,83	NA
353	Dor	CAUTHA	0,83	NA	407	Ecl	FAGGRA	100,00	73,33
354	Dor	Circaea sp.	3,33	3,33	408	Ecl	HUPLUC	5,00	5,00
355	Dor	CORALT	0,83	NA	409	Ecl	MAICAN	3,33	3,33
356	Dor	DRYSPI	1,67	1,67	410	Ecl	TILAME	0,83	NA
357	Dor	FAGGRA	16,67	13,33	411	Ecl	TRIERE	1,67	1,67
358	Dor	FRAALN	0,83	NA	412	Ecl	CLACAR	25,00	25,00

site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb	site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb		
413	Ecl	ERYAME	83,33	83,33	467	Equ	RAMCAT	10,00	10,00
414	Ecl	STRLAN	0,83	NA	468	Equ	Ribes sp.	0,83	NA
415	Edi	ACESAC	98,33	46,67	469	Equ	SANCAN	0,83	NA
416	Edi	ARITRI	0,83	NA	470	Equ	TILAME	1,67	1,67
417	Edi	CAUGIG	3,33	3,33	471	Equ	TRIERE	0,83	NA
418	Edi	CAUTHA	1,67	1,67	472	Equ	TRIGRA	13,33	13,33
419	Edi	DRYSPI	3,33	3,33	473	Equ	VITRIP	0,83	NA
420	Edi	EPIHEL	1,67	1,67	474	Equ	ERYAME	25,00	25,00
421	Edi	FAGGRA	45,00	5,00	475	Gra	ACESAC	90,00	60,00
422	Edi	FRAAME	0,83	NA	476	Gra	ASACAN	6,67	6,67
423	Edi	Fraxinus sp.	30,00	10,00	477	Gra	Carex sp.	8,33	8,33
424	Edi	Galium sp.	0,83	NA	478	Gra	EPIHEL	1,67	1,67
425	Edi	INC	3,33	3,33	479	Gra	EPIVIR	0,83	NA
426	Edi	INC_Fern	0,83	NA	480	Gra	FAGGRA	6,67	6,67
427	Edi	INC_Tree	1,67	1,67	481	Gra	FRAAME	1,67	1,67
428	Edi	LAPCAN	0,83	NA	482	Gra	Fraxinus sp.	15,00	NA
429	Edi	MAICAN	1,67	1,67	483	Gra	HYDVIR	5,00	5,00
430	Edi	OSMOCLA	3,33	3,33	484	Gra	INC	5,00	5,00
431	Edi	OSTVIR	6,67	3,33	485	Gra	MAIRAC	0,83	NA
432	Edi	PANQUI	0,83	NA	486	Gra	MALPRU	5,00	NA
433	Edi	POLPUB	1,67	1,67	487	Gra	OSTVIR	51,67	1,67
434	Edi	SAMRAC	1,67	1,67	488	Gra	PHRLEP	3,33	3,33
435	Edi	TILAME	8,33	NA	489	Gra	POPGRA	51,67	NA
436	Edi	TRIERE	6,67	6,67	490	Gra	POPTRE	5,00	1,67
437	Edi	TRIGRA	6,67	6,67	491	Gra	PRUVIR	20,00	20,00
438	Edi	ULMRUB	0,83	NA	492	Gra	RAMCAT	10,00	10,00
439	Edi	UVUGRA	3,33	3,33	493	Gra	RHURAD	1,67	1,67
440	Edi	VIBLAN	0,83	NA	494	Gra	Ribes sp.	1,67	1,67
441	Edi	VIOCAN	20,00	20,00	495	Gra	SANCAN	0,83	NA
442	Edi	CLACAR	8,33	8,33	496	Gra	SOLPUB	0,83	NA
443	Edi	ERYAME	33,33	33,33	497	Gra	TILAME	8,33	NA
444	Equ	ACESAC	91,67	55,00	498	Gra	TRIGRA	8,33	8,33
445	Equ	ADIPED	0,83	NA	499	Gra	Ulmus sp.	1,67	NA
446	Equ	Aster sp.	1,67	1,67	500	Gra	VIBX	0,83	NA
447	Equ	CARCOR	13,33	1,67	501	Gra	ZANAME	0,83	NA
448	Equ	Carex sp.	1,67	1,67	502	Gra	ERYAME	11,67	11,67
449	Equ	CAUGIG	6,67	6,67	503	Hei	ACEPLA	3,33	3,33
450	Equ	CAUTHA	0,83	NA	504	Hei	ACERUB	60,00	3,33
451	Equ	Circaea sp.	0,83	NA	505	Hei	ACESAC	10,00	10,00
452	Equ	CORALT	6,67	6,67	506	Hei	ACESACX	33,33	1,67
453	Equ	DIRPAL	0,83	NA	507	Hei	Amelanchier sp.	5,00	5,00
454	Equ	EPIHEL	0,83	NA	508	Hei	BERTHU	1,67	1,67
455	Equ	EPIVIR	0,83	NA	509	Hei	CARCOR	6,67	NA
456	Equ	FAGGRA	35,00	23,33	510	Hei	CELOB	1,67	1,67
457	Equ	FRAAME	1,67	1,67	511	Hei	CEPOCC	1,67	1,67
458	Equ	FRAPEN	1,67	1,67	512	Hei	CONMAJ	3,33	3,33
459	Equ	Fraxinus sp.	33,33	33,33	513	Hei	CORALT	1,67	1,67
460	Equ	INC	3,33	3,33	514	Hei	EPIHEL	1,67	1,67
461	Equ	Lonicera sp.	0,83	NA	515	Hei	FRAALN	6,67	6,67
462	Equ	MAIRAC	0,83	NA	516	Hei	FRAAME	5,00	5,00
463	Equ	OSTVIR	35,00	35,00	517	Hei	FRAPEN	1,67	1,67
464	Equ	Prenanthes sp.	0,83	NA	518	Hei	Fraxinus sp.	21,67	3,33
465	Equ	Prunus sp.	1,67	1,67	519	Hei	Geum sp.	1,67	1,67
466	Equ	PRUVIR	3,33	3,33	520	Hei	INC	1,67	1,67

site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb	site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb		
521	Hei	LONMOR	1,67	1,67	575	Laj	Cirsium sp.	0,83	NA
522	Hei	MAIRAC	0,83	NA	576	Laj	EPIHEL	3,33	3,33
523	Hei	POPDEL	58,33	NA	577	Laj	ERIANN	0,83	NA
524	Hei	PRUNIG	3,33	3,33	578	Laj	FRAPEN	3,33	NA
525	Hei	PRUSER	5,00	3,33	579	Laj	GEUALE	0,83	NA
526	Hei	PRUVIR	38,33	38,33	580	Laj	IMPPAR	15,00	15,00
527	Hei	QUERUB	6,67	NA	581	Laj	INC_Tree	0,83	NA
528	Hei	RAMCAT	76,67	76,67	582	Laj	LEOCAR	0,83	NA
529	Hei	Ribes sp.	0,83	NA	583	Laj	Morus sp.	0,83	NA
530	Hei	TILAME	5,00	5,00	584	Laj	OXASTR	0,83	NA
531	Hei	TRIERE	0,83	NA	585	Laj	Parthenocissus sp.	15,00	15,00
532	Hei	ULMRUB	1,67	1,67	586	Laj	PLAMAJ	13,33	13,33
533	Hei	VIBX	16,67	16,67	587	Laj	POPDEL	23,33	NA
534	Hei	VIOPUB	1,67	1,67	588	Laj	PRUAME	10,00	10,00
535	Hei	ERYAME	41,67	41,67	589	Laj	Prunus sp.	1,67	1,67
536	Iba	ACENIG	56,67	8,33	590	Laj	PRUVIR	3,33	3,33
537	Iba	ACESAC	51,67	35,00	591	Laj	RAMCAT	3,33	3,33
538	Iba	ADIPED	0,83	NA	592	Laj	RUBODO	0,83	NA
539	Iba	ALLPET	3,33	3,33	593	Laj	RUMOBT	0,83	NA
540	Iba	ARITRI	3,33	3,33	594	Laj	SAMRAC	0,83	NA
541	Iba	CARCOR	40,00	6,67	595	Laj	SANICAN	1,67	1,67
542	Iba	Carex sp.	0,83	NA	596	Laj	SOLFLE	5,00	5,00
543	Iba	CARPLA	0,83	NA	597	Laj	SYMCOR	46,67	46,67
544	Iba	CAUGIG	35,00	35,00	598	Laj	Symphiotrichum sp.	0,83	NA
545	Iba	Circaea sp.	9,17	8,33	599	Laj	Taraxacum sp.	3,33	3,33
546	Iba	CORALT	1,67	1,67	600	Laj	ULMAME	3,33	3,33
547	Iba	DRYGOL	1,67	1,67	601	Laj	Ulmus sp.	36,67	NA
548	Iba	DRYSPI	0,83	NA	602	Laj	VERSTR	0,83	NA
549	Iba	EPIHEL	3,33	3,33	603	Laj	VITRIP	3,33	3,33
550	Iba	FAGGRA	41,67	28,33	604	Laj	ZIZAUR	0,83	NA
551	Iba	FRAAME	10,00	10,00	605	Laj	Polygonatum sp.	0,83	NA
552	Iba	Fraxinus sp.	18,33	15,00	606	Laj	VIOSOR	41,67	41,67
553	Iba	Galium sp.	1,67	1,67	607	Lef	Abies sp.	0,83	NA
554	Iba	INC	6,67	6,67	608	Lef	ACEPEN	16,67	13,33
555	Iba	LONTAT	0,83	NA	609	Lef	ACESAC	93,33	3,33
556	Iba	MAIRAC	0,83	NA	610	Lef	EPIHEL	0,83	NA
557	Iba	MENCAN	1,67	1,67	611	Lef	FAGGRA	86,67	68,33
558	Iba	ORYRAC	0,83	NA	612	Lef	Fraxinus sp.	1,67	1,67
559	Iba	OSTVIR	8,33	8,33	613	Lef	HUPLUC	3,33	3,33
560	Iba	PRUVIR	0,83	NA	614	Lef	INC_Gram	0,83	NA
561	Iba	RIBGLA	1,67	1,67	615	Lef	INC_Tree	1,67	1,67
562	Iba	TILAME	10,00	3,33	616	Lef	MAIRAC	0,83	NA
563	Iba	TRIERE	0,83	NA	617	Lef	MEDVIR	0,83	NA
564	Iba	TRIGRA	0,83	NA	618	Lef	OSTVIR	21,67	10,00
565	Iba	ERYAME	5,00	5,00	619	Lef	POLPUB	0,83	NA
566	Laj	ACENEG	15,00	10,00	620	Lef	RUBIDA	0,83	NA
567	Laj	ACEPLA	10,00	NA	621	Lef	TRIBOR	0,83	NA
568	Laj	ACESACX	78,33	18,33	622	Lef	TRIERE	0,83	NA
569	Laj	AGEALT	1,67	1,67	623	Lef	VIBLAN	1,67	1,67
570	Laj	ALLPET	35,00	35,00	624	Lef	CLACAR	0,83	NA
571	Laj	ARCMIN	10,00	10,00	625	Lef	ERYAME	95,00	95,00
572	Laj	CAMRAP	3,33	3,33	626	Lef	STRLAN	1,67	1,67
573	Laj	CHEMAJ	1,67	1,67	627	Li	ACENIG	20,00	NA
574	Laj	Circaea sp.	8,33	8,33	628	Li	ACESAC	81,67	23,33

site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb	site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb		
629	Li	CARCOR	16,67	NA	683	Mac	SANCAN	6,67	6,67
630	Li	Carex sp.	0,83	NA	684	Mac	SANICAN	28,33	28,33
631	Li	CAUGIG	8,33	8,33	685	Mac	SOLDUL	3,33	3,33
632	Li	CAUTHA	3,33	3,33	686	Mac	SOLFLE	1,67	1,67
633	Li	CORALT	0,83	NA	687	Mac	SYMCOR	1,67	1,67
634	Li	DRYSPI	1,67	1,67	688	Mac	TILAME	23,33	23,33
635	Li	EPIHEL	4,17	3,33	689	Mac	TILCOR	6,67	6,67
636	Li	FAGGRA	13,33	13,33	690	Mac	TRIGRA	3,33	3,33
637	Li	FRAAME	11,67	11,67	691	Mac	ULMAME	3,33	3,33
638	Li	MAIRAC	0,83	NA	692	Mac	Ulmus sp.	13,33	NA
639	Li	OSTVIR	10,00	10,00	693	Mac	UVUGRA	0,83	NA
640	Li	Populus sp.	1,67	NA	694	Mac	VIOPUB	1,67	1,67
641	Li	PRUVIR	10,00	10,00	695	Mac	VITRIP	1,67	1,67
642	Li	RIBCYN	0,83	NA	696	Mac	ERYAME	1,67	1,67
643	Li	RUBODO	1,67	1,67	697	Mej	ACERUB	45,00	25,00
644	Li	SANCAN	0,83	NA	698	Mej	ACESAC	1,67	NA
645	Li	TILAME	25,00	NA	699	Mej	Amelanchier sp.	35,00	28,33
646	Li	TRIERE	0,83	NA	700	Mej	BETPOP	5,00	NA
647	Li	TRIGRA	3,33	3,33	701	Mej	CARARC	1,67	1,67
648	Li	UVUGRA	0,83	NA	702	Mej	CARCOR	6,67	3,33
649	Li	ERYAME	23,33	23,33	703	Mej	Carex sp.	1,67	1,67
650	Mac	ACENEG	25,00	20,00	704	Mej	CORALT	1,67	1,67
651	Mac	ACEPEN	0,83	NA	705	Mej	Crataegus sp.	3,33	3,33
652	Mac	Acer sp.	6,67	NA	706	Mej	EPIHEL	5,00	5,00
653	Mac	ACESAC	66,67	15,00	707	Mej	FAGGRA	21,67	1,67
654	Mac	ACESACX	11,67	3,33	708	Mej	FRAALN	3,33	3,33
655	Mac	ALLPET	3,33	3,33	709	Mej	FRAAME	3,33	3,33
656	Mac	ARCMIN	8,33	8,33	710	Mej	FRAPEN	20,00	20,00
657	Mac	ARITRI	3,33	3,33	711	Mej	FRAVIR	0,83	NA
658	Mac	CARCOR	38,33	NA	712	Mej	Fraxinus sp.	16,67	6,67
659	Mac	Carex sp.	3,33	3,33	713	Mej	Geum sp.	1,67	1,67
660	Mac	CARRAD	3,33	3,33	714	Mej	HIESCA	3,33	3,33
661	Mac	CELOCC	0,83	NA	715	Mej	INC_Shrub	1,67	1,67
662	Mac	Circaea sp.	51,67	51,67	716	Mej	Lonicera sp.	1,67	1,67
663	Mac	EPIHEL	5,00	5,00	717	Mej	MAICAN	65,00	65,00
664	Mac	FAGGRA	3,33	NA	718	Mej	MAIRAC	1,67	1,67
665	Mac	FRAAME	5,00	5,00	719	Mej	POLPUB	0,83	NA
666	Mac	FRAPEN	3,33	3,33	720	Mej	POPDEL	11,67	NA
667	Mac	Fraxinus sp.	3,33	NA	721	Mej	POPGRA	26,67	NA
668	Mac	GEUALE	3,33	3,33	722	Mej	PRUSER	5,00	5,00
669	Mac	MAIRAC	6,67	6,67	723	Mej	PRUVIR	61,67	61,67
670	Mac	Oxalis sp.	3,33	3,33	724	Mej	PYRELL	25,00	25,00
671	Mac	Parthenocissus sp.	0,83	NA	725	Mej	QUEALB	1,67	1,67
672	Mac	PLAMAJ	3,33	3,33	726	Mej	RAMCAT	76,67	76,67
673	Mac	POPDEL	3,33	3,33	727	Mej	RHURAD	43,33	43,33
674	Mac	Prenanthes sp.	1,67	1,67	728	Mej	RIBCYN	3,33	3,33
675	Mac	Prunus sp.	5,00	5,00	729	Mej	RUBODO	8,33	8,33
676	Mac	PRUSER	0,83	NA	730	Mej	Rubus sp.	11,67	11,67
677	Mac	PRUVIR	5,00	5,00	731	Mej	SOLFLE	6,67	6,67
678	Mac	RAMCAT	33,33	33,33	732	Mej	SOLHIS	5,83	5,00
679	Mac	RHURAD	1,67	1,67	733	Mej	SOLRUG	1,67	1,67
680	Mac	Ribes sp.	0,83	NA	734	Mej	SORDEC	1,67	1,67
681	Mac	RUBIDA	16,67	16,67	735	Mej	SYMCOR	4,17	3,33
682	Mac	RUBODO	31,67	31,67	736	Mej	TAROFF	1,67	1,67

site	true_code	occ_rel	occ_rel sb	site	true_code	occ_rel	occ_rel sb		
737	Mej	TILAME	16,67	1,67	791	Mev	INC_Tree	0,83	NA
738	Mej	TRIGRA	5,00	5,00	792	Mev	LYCOBS	0,83	NA
739	Mej	ULMAME	11,67	3,33	793	Mev	MAICAN	60,00	60,00
740	Mej	VALOFF	10,00	10,00	794	Mev	MEDVIR	0,83	NA
741	Mej	VIBX	0,83	NA	795	Mev	MITREP	3,33	3,33
742	Mej	VITRIP	26,67	26,67	796	Mev	OCLACU	0,83	NA
743	Mej	ERYAME	0,83	NA	797	Mev	ONOSEN	0,83	NA
744	Mer	ACENEG	36,67	11,67	798	Mev	OSMCIN	21,67	21,67
745	Mer	ACESAC	30,00	15,00	799	Mev	OSMREG	0,83	NA
746	Mer	ACESACX	18,33	3,33	800	Mev	POLPUB	0,83	NA
747	Mer	ALLPET	5,00	5,00	801	Mev	POPGRA	1,67	1,67
748	Mer	AMPBRA	1,67	1,67	802	Mev	Prenanthes sp.	5,00	5,00
749	Mer	ANTSYL	0,83	NA	803	Mev	PRUSER	16,67	16,67
750	Mer	ARCMIN	5,00	5,00	804	Mev	PRUVIR	3,33	3,33
751	Mer	Carex sp.	0,83	NA	805	Mev	Ribes sp.	0,83	NA
752	Mer	CORALT	0,83	NA	806	Mev	THENOV	13,33	13,33
753	Mer	EPIHEL	8,33	8,33	807	Mev	TRIBOR	0,83	NA
754	Mer	FRAALN	8,33	8,33	808	Mev	TRIERE	0,83	NA
755	Mer	Oxalis sp.	1,67	1,67	809	Mev	TRIGRA	0,83	NA
756	Mer	Parthenocissus sp.	8,33	8,33	810	Mev	TSUCAN	11,67	NA
757	Mer	PLAMAJ	1,67	1,67	811	Mev	VITRIP	1,67	1,67
758	Mer	POPDEL	81,67	NA	812	Mev	VIOMAC	0,83	NA
759	Mer	PRUAME	10,00	10,00	813	Mol	ACEPEN	1,67	1,67
760	Mer	Prunus sp.	0,83	NA	814	Mol	ACESAC	90,00	65,00
761	Mer	PRUVIR	35,00	35,00	815	Mol	ACTRUB	0,83	NA
762	Mer	RAMCAT	35,00	35,00	816	Mol	ADIPED	0,83	NA
763	Mer	REYJAP	6,67	6,67	817	Mol	ARITRI	0,83	NA
764	Mer	RHURAD	36,67	36,67	818	Mol	Carex sp.	0,83	NA
765	Mer	Ribes sp.	3,33	3,33	819	Mol	CAROVA	6,67	NA
766	Mer	Rosa sp.	0,83	NA	820	Mol	CAUGIG	3,33	3,33
767	Mer	SOLDUL	0,83	NA	821	Mol	CORALT	1,67	1,67
768	Mer	SYMCOR	1,67	1,67	822	Mol	DRYSPI	5,00	5,00
769	Mer	SYMLAT	1,67	1,67	823	Mol	EPIHEL	0,83	NA
770	Mer	Taraxacum sp.	1,67	1,67	824	Mol	EPIVIR	0,83	NA
771	Mer	TILAME	0,83	NA	825	Mol	FAGGRA	60,00	20,00
772	Mer	ULMAME	11,67	5,00	826	Mol	FRAALN	0,83	NA
773	Mer	Ulmus sp.	30,00	NA	827	Mol	FRAAME	3,33	3,33
774	Mer	VALOFF	0,83	NA	828	Mol	Fraxinus sp.	1,67	1,67
775	Mer	VIBX	0,83	NA	829	Mol	IMPCAP	0,83	NA
776	Mer	VITRIP	6,67	6,67	830	Mol	MAIRAC	0,83	NA
777	Mev	ACERUB	40,00	6,67	831	Mol	RIBCYN	1,67	1,67
778	Mev	ACESAC	26,67	NA	832	Mol	SAMRAC	1,67	1,67
779	Mev	ACESACX	1,67	NA	833	Mol	TRIERE	0,83	NA
780	Mev	Amelanchier sp.	11,67	10,00	834	Mol	TRIGRA	10,00	10,00
781	Mev	ATHFIL	18,33	18,33	835	Mol	ULMAME	5,00	5,00
782	Mev	BETALL	43,33	3,33	836	Mol	UVUGRA	0,83	NA
783	Mev	CARCOR	3,33	3,33	837	Mol	VIBLAN	0,83	NA
784	Mev	Carex sp.	0,83	NA	838	Mol	CARDIP	0,83	NA
785	Mev	EPIHEL	0,83	NA	839	Mol	ERYAME	43,33	43,33
786	Mev	EPIVIR	0,83	NA	840	Mor	ACESAC	100,00	66,67
787	Mev	FAGGRA	46,67	5,00	841	Mor	ACESACX	1,67	1,67
788	Mev	FRAALN	8,33	8,33	842	Mor	ARITRI	0,83	NA
789	Mev	Fraxinus sp.	6,67	6,67	843	Mor	CARCOR	28,33	1,67
790	Mev	INC	3,33	3,33	844	Mor	CAUGIG	8,33	8,33

site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb	site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb		
845	Mor	CAUTHA	1,67	1,67	899	Mtb	INC	20,00	20,00
846	Mor	EPIHEL	0,83	NA	900	Mtb	INC_Forb	1,67	1,67
847	Mor	FRAAME	0,83	NA	901	Mtb	MAIRAC	0,83	NA
848	Mor	Fraxinus sp.	15,00	NA	902	Mtb	Prenanthes sp.	1,67	1,67
849	Mor	Geum sp.	0,83	NA	903	Mtb	PRUSER	6,67	6,67
850	Mor	HYDVIR	8,33	8,33	904	Mtb	PRUVIR	6,67	6,67
851	Mor	INC	6,67	6,67	905	Mtb	RAMCAT	1,67	1,67
852	Mor	MATSTR	10,00	10,00	906	Mtb	RUBODO	0,83	NA
853	Mor	OSTVIR	5,00	1,67	907	Mtb	SANCAN	0,83	NA
854	Mor	Prenanthes sp.	0,83	NA	908	Mtb	SOLFLE	5,00	5,00
855	Mor	PRUVIR	11,67	11,67	909	Mtb	THADIO	0,83	NA
856	Mor	Ribes sp.	0,83	NA	910	Mtb	TILAME	5,00	5,00
857	Mor	TILAME	0,83	NA	911	Mtb	TRIERE	1,67	1,67
858	Mor	TRIERE	0,83	NA	912	Mtb	TRIGRA	20,00	20,00
859	Mor	TRIGRA	0,83	NA	913	Mtb	ERYAME	18,33	18,33
860	Mor	ULMRUB	10,00	10,00	914	Mui	ACESAC	73,33	NA
861	Mor	CARDIP	1,67	1,67	915	Mui	ADIPED	3,33	3,33
862	Mor	ERYAME	63,33	63,33	916	Mui	ALLTRI	10,00	10,00
863	Mou	ACERUB	58,33	15,00	917	Mui	ANEACU	0,83	NA
864	Mou	Amelanchier sp.	25,00	10,00	918	Mui	ARITRI	0,83	NA
865	Mou	ARANUD	38,33	38,33	919	Mui	Aster sp.	1,67	1,67
866	Mou	ATHFIL	3,33	3,33	920	Mui	CARCOR	2,50	1,67
867	Mou	BETALL	6,67	3,33	921	Mui	Carex sp.	5,00	5,00
868	Mou	CAROVA	5,00	NA	922	Mui	CAUGIG	11,67	11,67
869	Mou	DRYSPI	13,33	13,33	923	Mui	CAUTHA	6,67	6,67
870	Mou	FAGGRA	60,00	6,67	924	Mui	CORALT	0,83	NA
871	Mou	LYCOBS	26,67	26,67	925	Mui	CYSBUL	1,67	1,67
872	Mou	Lycopodium sp.	3,33	3,33	926	Mui	EPIVIR	0,83	NA
873	Mou	MAICAN	60,00	60,00	927	Mui	FAGGRA	83,33	38,33
874	Mou	MEDVIR	1,67	1,67	928	Mui	FRAAME	1,67	1,67
875	Mou	OSMCIN	13,33	13,33	929	Mui	Fraxinus sp.	1,67	1,67
876	Mou	OSMREG	6,67	6,67	930	Mui	MAICAN	0,83	NA
877	Mou	OSTVIR	8,33	3,33	931	Mui	MAIRAC	0,83	NA
878	Mou	POLPUB	1,67	1,67	932	Mui	OSTVIR	46,67	20,00
879	Mou	PRUSER	8,33	8,33	933	Mui	POLACR	0,83	NA
880	Mou	PTEAQU	8,33	8,33	934	Mui	Quercus sp.	1,67	1,67
881	Mou	QUERUB	55,00	NA	935	Mui	SANCAN	0,83	NA
882	Mou	THENOV	20,00	20,00	936	Mui	TRIGRA	21,67	21,67
883	Mou	TRIBOR	1,67	1,67	937	Mui	TSUCAN	18,33	NA
884	Mou	TRIERE	1,67	1,67	938	Mui	UVUGRA	0,83	NA
885	Mou	VIBCAS	1,67	1,67	939	Mui	ZANAME	0,83	NA
886	Mou	ERYAME	66,67	66,67	940	Mui	ERYAME	10,00	10,00
887	Mou	TRIUND	0,83	NA	941	Or	ACENIG	48,33	NA
888	Mtb	ACENIG	6,67	NA	942	Or	ACESAC	73,33	16,67
889	Mtb	ACESAC	95,00	76,67	943	Or	ACTPAC	0,83	NA
890	Mtb	Amelanchier sp.	1,67	1,67	944	Or	ADIPED	0,83	NA
891	Mtb	ASACAN	1,67	1,67	945	Or	ANEACU	0,83	NA
892	Mtb	CARCOR	15,00	NA	946	Or	ARITRI	0,83	NA
893	Mtb	Carex sp.	3,33	3,33	947	Or	CARCOR	21,67	1,67
894	Mtb	CAUTHA	0,83	NA	948	Or	CARPLA	0,83	NA
895	Mtb	CORALT	0,83	NA	949	Or	CAUGIG	16,67	16,67
896	Mtb	EPIHEL	0,83	NA	950	Or	CAUTHA	25,00	25,00
897	Mtb	FRAAME	16,67	16,67	951	Or	Circaea sp.	0,83	NA
898	Mtb	Fraxinus sp.	5,00	5,00	952	Or	CORALT	11,67	11,67

site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb	site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb		
953	Or	CORCOR	1,67	1,67	1007	Per	TRIGRA	41,67	41,67
954	Or	DIRPAL	1,67	1,67	1008	Per	ULMRUB	6,67	NA
955	Or	DRYGOL	1,67	1,67	1009	Per	UVUGRA	0,83	NA
956	Or	FRAAME	8,33	8,33	1010	Per	VIBLEN	1,67	1,67
957	Or	Fraxinus sp.	58,33	41,67	1011	Per	VIBX	8,33	8,33
958	Or	INC	16,67	16,67	1012	Per	CARDIP	0,83	NA
959	Or	MAIRAC	1,67	1,67	1013	Per	ERYAME	73,33	73,33
960	Or	ORYRAC	1,67	1,67	1014	Pin	ACEPEN	6,67	6,67
961	Or	OSTVIR	3,33	3,33	1015	Pin	ACESAC	98,33	3,33
962	Or	PRUVIR	3,33	3,33	1016	Pin	AMPBRA	0,83	NA
963	Or	RIBCYN	1,67	1,67	1017	Pin	ARARAC	0,83	NA
964	Or	SANCAN	0,83	NA	1018	Pin	ATHFIL	1,67	1,67
965	Or	TILAME	8,33	5,00	1019	Pin	Carex sp.	0,83	NA
966	Or	TRIERE	0,83	NA	1020	Pin	CARPLA	0,83	NA
967	Or	TRIGRA	1,67	1,67	1021	Pin	CAUGIG	1,67	1,67
968	Or	ULMRUB	8,33	8,33	1022	Pin	DRYSPI	0,83	NA
969	Or	VITRIP	0,83	NA	1023	Pin	EPIHEL	0,83	NA
970	Or	CARDIP	0,83	NA	1024	Pin	EPIVIR	0,83	NA
971	Or	ERYAME	0,83	NA	1025	Pin	FAGGRA	75,00	23,33
972	Per	ACEPLA	0,83	NA	1026	Pin	FRAALN	0,83	NA
973	Per	ACERUB	60,00	5,00	1027	Pin	INC_Shrub	1,67	1,67
974	Per	ACESAC	25,00	25,00	1028	Pin	MAICAN	1,67	1,67
975	Per	ALLTRI	1,67	1,67	1029	Pin	MAIRAC	1,67	1,67
976	Per	AMPBRA	1,67	1,67	1030	Pin	OSTVIR	11,67	1,67
977	Per	ARANUD	11,67	11,67	1031	Pin	POLPUB	1,67	1,67
978	Per	ATHFIL	3,33	3,33	1032	Pin	POPGRA	5,00	5,00
979	Per	CARCOR	53,33	1,67	1033	Pin	PRUSER	0,83	NA
980	Per	CARRAD	3,33	3,33	1034	Pin	PRUVIR	1,67	1,67
981	Per	CAUTHA	0,83	NA	1035	Pin	QUERUB	1,67	NA
982	Per	Circaea sp.	18,33	18,33	1036	Pin	TILAME	10,00	NA
983	Per	CORCOR	3,33	3,33	1037	Pin	TRIERE	0,83	NA
984	Per	EPIHEL	6,67	6,67	1038	Pin	TRIGRA	55,00	55,00
985	Per	FAGGRA	35,00	6,67	1039	Pin	ERYAME	53,33	53,33
986	Per	FRAAME	6,67	6,67	1040	Pin	STRLAN	0,83	NA
987	Per	FRAPEN	18,33	18,33	1041	Po	ACEGIN	3,33	3,33
988	Per	Fraxinus sp.	5,00	NA	1042	Po	ACENEG	8,33	3,33
989	Per	HYDVIR	6,67	6,67	1043	Po	ACEPLA	5,00	5,00
990	Per	INC	6,67	6,67	1044	Po	ACESACX	1,67	NA
991	Per	MAIRAC	5,00	5,00	1045	Po	Campanula sp.	0,83	NA
992	Per	ONosen	0,83	NA	1046	Po	CELORB	1,67	1,67
993	Per	OSTVIR	10,00	10,00	1047	Po	Circaea sp.	0,83	NA
994	Per	Prenanthes sp.	8,33	8,33	1048	Po	Crataegus sp.	18,33	8,33
995	Per	PRUNIG	3,33	3,33	1049	Po	EPIHEL	1,67	1,67
996	Per	Prunus sp.	1,67	1,67	1050	Po	EQUARV	0,83	NA
997	Per	PRUVIR	36,67	36,67	1051	Po	FRAAME	1,67	1,67
998	Per	Quercus sp.	5,00	NA	1052	Po	FRANIG	8,33	6,67
999	Per	QUERUB	18,33	NA	1053	Po	FRAPEN	8,33	8,33
1000	Per	RAMCAT	0,83	NA	1054	Po	FRAVIR	10,00	10,00
1001	Per	Ribes sp.	0,83	NA	1055	Po	Fraxinus sp.	43,33	1,67
1002	Per	RUBPUB	3,33	3,33	1056	Po	GEUALE	1,67	1,67
1003	Per	SANCAN	3,33	3,33	1057	Po	INC	26,67	26,67
1004	Per	SOLFLE	1,67	1,67	1058	Po	INC_Tree	5,00	NA
1005	Per	TILAME	18,33	3,33	1059	Po	LONTAT	13,33	13,33
1006	Per	TRIERE	0,83	NA	1060	Po	LYSPUN	0,83	NA

	site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb		site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb
1061	Po	PARQUI	28,33	28,33	1115	Ren	PRUVIR	15,00	15,00
1062	Po	POPDEL	38,33	NA	1116	Ren	RAMCAT	86,67	86,67
1063	Po	PRUNIG	10,00	10,00	1117	Ren	RIBTRI	5,00	5,00
1064	Po	Prunus sp.	15,00	15,00	1118	Ren	RUBDAL	0,83	NA
1065	Po	PRUVIR	25,00	25,00	1119	Ren	SOLFLE	0,83	NA
1066	Po	RAMCAT	98,33	98,33	1120	Ren	SOLGIG	0,83	NA
1067	Po	RIBGLA	3,33	3,33	1121	Ren	SYMRAC	1,67	1,67
1068	Po	SORHYB	1,67	1,67	1122	Ren	ULMAME	23,33	3,33
1069	Po	TAROFF	0,83	NA	1123	Ren	Ulmus sp.	1,67	NA
1070	Po	Ulmus sp.	31,67	NA	1124	Ren	VITRIP	0,83	NA
1071	Po	VALOFF	0,83	NA	1125	Roc	ACESAC	98,33	41,67
1072	Po	VIBLEN	1,67	1,67	1126	Roc	ARITRI	0,83	NA
1073	Po	VIBX	5,00	5,00	1127	Roc	CARCOR	8,33	8,33
1074	Po	VITRIP	36,67	18,33	1128	Roc	Carex sp.	0,83	NA
1075	Re	ACEPLA	0,83	NA	1129	Roc	Circaea sp.	1,67	1,67
1076	Re	ACESAC	93,33	36,67	1130	Roc	CORALT	3,33	3,33
1077	Re	ALLPET	0,83	NA	1131	Roc	EPIHEL	0,83	NA
1078	Re	ANEACU	0,83	NA	1132	Roc	EPIVIR	0,83	NA
1079	Re	CARCOR	2,50	NA	1133	Roc	FRAPEN	3,33	3,33
1080	Re	Carex sp.	1,67	1,67	1134	Roc	Fraxinus sp.	5,00	5,00
1081	Re	Circaea sp.	1,67	1,67	1135	Roc	IMPCAP	0,83	NA
1082	Re	FRAAME	30,00	30,00	1136	Roc	OSTVIR	1,67	1,67
1083	Re	HYDVIR	5,00	5,00	1137	Roc	Oxalis sp.	0,83	NA
1084	Re	INC_Gram	0,83	NA	1138	Roc	Prenanthes sp.	0,83	NA
1085	Re	MAICAN	0,83	NA	1139	Roc	PRUVIR	1,67	1,67
1086	Re	OSTVIR	0,83	NA	1140	Roc	RAMCAT	0,83	NA
1087	Re	Parthenocissus sp.	0,83	NA	1141	Roc	RIBCYN	0,83	NA
1088	Re	PRUVIR	28,33	28,33	1142	Roc	RUBDAL	0,83	NA
1089	Re	QUERUB	41,67	NA	1143	Roc	RUBIDA	0,83	NA
1090	Re	RAMCAT	1,67	1,67	1144	Roc	TILAME	11,67	NA
1091	Re	RHURAD	0,83	NA	1145	Roc	TRIGRA	1,67	1,67
1092	Re	RIBCYN	0,83	NA	1146	Roc	UVUGRA	0,83	NA
1093	Re	SANCAN	0,83	NA	1147	Roc	VIBX	0,83	NA
1094	Re	SOLFLE	0,83	NA	1148	Roc	VITRIP	0,83	NA
1095	Re	STATRI	5,00	5,00	1149	Roc	ZANAME	0,83	NA
1096	Re	THADIO	0,83	NA	1150	Roc	ERYAME	16,67	16,67
1097	Re	TRIGRA	2,50	1,67	1151	Sai	ACENEG	20,00	5,00
1098	Re	ULMRUB	1,67	1,67	1152	Sai	ACEPLA	20,00	6,67
1099	Re	UVUGRA	0,83	NA	1153	Sai	ACESACX	10,00	1,67
1100	Re	VITRIP	0,83	NA	1154	Sai	AGRSTR	1,67	1,67
1101	Re	CLACAR	1,67	1,67	1155	Sai	ANTSYL	0,83	NA
1102	Re	ERYAME	6,67	6,67	1156	Sai	CELOCC	1,67	1,67
1103	Ren	ACENEG	6,67	3,33	1157	Sai	Circaea sp.	11,67	11,67
1104	Ren	ANTSYL	43,33	43,33	1158	Sai	Cornus sp.	1,67	1,67
1105	Ren	FRAPEN	3,33	3,33	1159	Sai	Crataegus sp.	6,67	6,67
1106	Ren	Fraxinus sp.	86,67	3,33	1160	Sai	EPIHEL	3,33	3,33
1107	Ren	GEUCAN	10,00	10,00	1161	Sai	FRAALN	0,83	NA
1108	Ren	LONMOR	1,67	1,67	1162	Sai	FRAAME	1,67	1,67
1109	Ren	LONTAT	1,67	1,67	1163	Sai	FRAPEN	6,67	6,67
1110	Ren	ONOSEN	3,33	3,33	1164	Sai	FRAVIR	1,67	1,67
1111	Ren	Oxalis sp.	3,33	3,33	1165	Sai	Fraxinus sp.	93,33	16,67
1112	Ren	Parthenocissus sp.	1,67	1,67	1166	Sai	GEUALE	8,33	8,33
1113	Ren	PRUNIG	3,33	3,33	1167	Sai	INC_Shrub	3,33	3,33
1114	Ren	Prunus sp.	0,83	NA	1168	Sai	LONTAT	1,67	1,67

	site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb		site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb
1169	Sai	LYSCIL	1,67	1,67	1223	Sen	QUERUB	41,67	1,67
1170	Sai	Parthenocissus sp.	0,83	NA	1224	Sen	RAMCAT	1,67	1,67
1171	Sai	POPDEL	3,33	NA	1225	Sen	RHURAD	5,00	5,00
1172	Sai	PRUNIG	38,33	38,33	1226	Sen	RIBCYN	0,83	NA
1173	Sai	Prunus sp.	3,33	3,33	1227	Sen	RUBALL	5,00	5,00
1174	Sai	PRUSER	6,67	5,00	1228	Sen	RUBODO	3,33	3,33
1175	Sai	PRUVIR	56,67	56,67	1229	Sen	Sorbus sp.	1,67	1,67
1176	Sai	RAMCAT	23,33	23,33	1230	Sen	THENOV	5,00	5,00
1177	Sai	RIBRUB	8,33	8,33	1231	Sen	TILAME	1,67	1,67
1178	Sai	RUBIDA	1,67	1,67	1232	Sen	TRIBOR	0,83	NA
1179	Sai	SORDEC	0,83	NA	1233	Sen	TRIERE	0,83	NA
1180	Sai	SYMCOR	0,83	NA	1234	Sen	TRIGRA	0,83	NA
1181	Sai	SYMLAN	1,67	1,67	1235	Sen	ULMAME	5,00	NA
1182	Sai	SYMRAC	0,83	NA	1236	Sen	ULMRUB	3,33	3,33
1183	Sai	TAROFF	3,33	3,33	1237	Sen	Ulmus sp.	36,67	36,67
1184	Sai	TILCOR	20,00	18,33	1238	Sen	VIBX	0,83	NA
1185	Sai	ULMAME	5,00	1,67	1239	Sen	ERYAME	33,33	33,33
1186	Sai	Ulmus sp.	18,33	NA	1240	Te	ACENEG	1,67	1,67
1187	Sai	VIBLEN	3,33	3,33	1241	Te	ACERUB	3,33	NA
1188	Sai	VIBX	0,83	NA	1242	Te	ACESAC	70,00	31,67
1189	Sai	VITRIP	40,00	18,33	1243	Te	FAGGRA	85,00	45,00
1190	Sen	ACERUB	95,00	21,67	1244	Te	FRAALN	3,33	3,33
1191	Sen	ACESAC	1,67	1,67	1245	Te	Fraxinus sp.	1,67	1,67
1192	Sen	Amelanchier sp.	10,00	5,00	1246	Te	PRUVIR	6,67	6,67
1193	Sen	ARANUD	1,67	1,67	1247	Te	QUERUB	5,00	NA
1194	Sen	ARITRI	1,67	1,67	1248	Te	RAMCAT	1,67	1,67
1195	Sen	ATHFIL	3,33	3,33	1249	Te	Ulmus sp.	5,00	NA
1196	Sen	CARCOR	6,67	3,33	1250	Te	VITRIP	0,83	NA
1197	Sen	Carex sp.	1,67	1,67	1251	Te	ERYAME	0,83	NA
1198	Sen	Circaea sp.	23,33	23,33	1252	Tho	ACENIG	5,00	NA
1199	Sen	CORALT	11,67	11,67	1253	Tho	ACESAC	93,33	70,00
1200	Sen	EPIHEL	1,67	1,67	1254	Tho	ANEACU	0,83	NA
1201	Sen	FAGGRA	5,00	5,00	1255	Tho	ANTSYL	10,00	10,00
1202	Sen	FRAALN	11,67	11,67	1256	Tho	CARCOR	30,00	NA
1203	Sen	FRAAME	1,67	1,67	1257	Tho	FRAPEN	1,67	1,67
1204	Sen	Fraxinus sp.	6,67	6,67	1258	Tho	HYDVIR	8,33	8,33
1205	Sen	Geum sp.	0,83	NA	1259	Tho	MAIRAC	1,67	1,67
1206	Sen	HYDVIR	1,67	1,67	1260	Tho	OSTVIR	33,33	1,67
1207	Sen	INC	1,67	1,67	1261	Tho	PRUSER	10,00	NA
1208	Sen	LONTAT	0,83	NA	1262	Tho	PRUVIR	30,00	30,00
1209	Sen	MAICAN	26,67	26,67	1263	Tho	RAMCAT	1,67	1,67
1210	Sen	MENCAN	5,00	5,00	1264	Tho	RIBCYN	1,67	1,67
1211	Sen	MITREP	0,83	NA	1265	Tho	SANCAN	0,83	NA
1212	Sen	ONOSEN	5,00	5,00	1266	Tho	TILAME	23,33	5,00
1213	Sen	OSMCIN	1,67	1,67	1267	Tho	TRIGRA	0,83	NA
1214	Sen	OSTVIR	5,00	5,00	1268	Tho	VIBX	1,67	1,67
1215	Sen	Parthenocissus sp.	0,83	NA	1269	Tho	ERYAME	46,67	46,67
1216	Sen	Picea sp.	0,83	NA	1270	Tho	STRLAN	1,67	1,67
1217	Sen	POLPUB	0,83	NA	1271	Wi	ACENIG	6,67	NA
1218	Sen	POPTRE	1,67	1,67	1272	Wi	ACESAC	76,67	36,67
1219	Sen	Prenanthes sp.	5,00	5,00	1273	Wi	ALLPET	0,83	NA
1220	Sen	PRUSER	15,00	10,00	1274	Wi	CARCOR	1,67	NA
1221	Sen	PRUVIR	6,67	6,67	1275	Wi	CAUGIG	1,67	1,67
1222	Sen	PYRELL	8,33	8,33	1276	Wi	Circaea sp.	0,83	NA

	site	true_code	occ_rel	occ_rel_sb
1277	Wi	EPIHEL	5,00	5,00
1278	Wi	FAGGRA	18,33	1,67
1279	Wi	Fraxinus sp.	6,67	1,67
1280	Wi	HYDVIR	0,83	NA
1281	Wi	MAIRAC	1,67	1,67
1282	Wi	OSTVIR	11,67	NA
1283	Wi	Prenanthes sp.	0,83	NA
1284	Wi	PRUSER	20,00	NA
1285	Wi	PRUVIR	3,33	3,33
1286	Wi	QUERUB	51,67	NA
1287	Wi	RAMCAT	1,67	1,67
1288	Wi	Ribes sp.	0,83	NA
1289	Wi	RUBIDA	0,83	NA
1290	Wi	SANCAN	0,83	NA
1291	Wi	TAROFF	0,83	NA
1292	Wi	TILAME	8,33	NA
1293	Wi	TRIGRA	30,00	30,00
1294	Wi	ZANAME	0,83	NA
1295	Wi	ERYAME	10,00	10,00

Table D.4 Propriétés écosystémiques

Table D.4 Propriétés écosystémiques. La variable « nn_wdist » représente la distance au voisin boisé le plus proche pondéré par la superficie de ce voisin. « profslope » reflète la pente de la relation linéaire entre la compaction (kPa) et la profondeur (cm). « closs » indique la perte annuelle de carbone fractionnée.

site	nn_wdist	profslope	closs
Aj	43,36	10,28609	0,7069103
An	22,15	11,45993	0,7784668
Arb	0,42	12,05712	0,6758705
Ath	325,67	11,4222	0,5189531
Bro	11106,30	10,64669	0,3093632
Ce	0,33	11,51486	0,7564534
Cho	1,52	10,50716	0,7573977
Cor	0,41	11,31845	0,9204369
Cui	18,38	11,32386	0,2765529
Dee	436,23	11,59447	0,4959653
Dew	42,17	12,10538	0,4789305
Dor	37,67	10,09792	0,8214562
Duv	0,47	11,16475	0,5130674
Ecl	17484,65	10,7674	0,319596
Edi	17484,65	10,25567	0,2986281
Equ	4,92	11,14447	0,7167636
Gra	0,66	11,45868	0,6522203
Hei	3,81	11,65145	0,7978878
Iba	2,41	11,07846	0,6530836
Laj	0,17	12,4323	0,893653
Lef	1022,97	10,16713	0,2792991
Li	12,02	11,02306	0,9153947
Mac	0,05	10,76623	0,7790697
Mej	0,12	11,04399	0,7133878
Mer	0,19	12,30627	NA
Mev	0,12	11,70442	0,5303213
Mol	14,47	11,73304	0,7428947
Mor	23,85	11,24931	0,8477128
Mou	11,69	11,22807	0,3325776
Mtb	13,77	11,4711	0,4653492
Mui	22,50	11,9941	0,4764308
Or	10,42	11,57732	0,6960381
Per	0,02	11,19216	0,7694856
Pin	2,44	10,91509	0,3967968
Po	0,51	11,56448	0,8013359
Re	1,35	11,3197	0,8259076
Ren	0,29	11,05574	0,9179041
Roc	2,66	10,37559	0,7335616
Sai	0,46	10,77613	0,6823453
Sen	23,85	10,7869	0,5956452
Te	0,45	11,53698	0,464302
Tho	0,20	11,27256	0,771075
Wi	0,48	11,01832	0,6803808

Table D.5 Description des données de trait fonctionnels

Table D.5 Traits fonctionnels utilisés dans les chapitres 3 et 4. Description de chacune des variables documentées dans le tableau D.6 (tel qu'indiqué dans la colonne « code »).

Code	Trait	Source des données	Type	Encodage et unités de mesure
SDPRO	Production de graines	TOPIC	Ordinale	Production de graines par individu par année: 0, faible (1-20 par année); 1, semi-abondante (20-1000 par année); 2, abondante (> 1000 par année)
SDWT	Poids des graines	TOPIC	Continue	Nombre de graines par kg
DI_an	Myrmécochorie	TOPIC	Binaire	Graines dispersées par les fourmis: 0, non; 1, oui
DI_bi	Endozoochorie (oiseaux)	TOPIC	Binaire	Graines consommées et dispersées par les oiseaux: 0, non; 1, oui
DI_ex	Ballistichorie	TOPIC	Binaire	Graines dispersées par explosion de gousses: 0, non; 1, oui
DI_ez	Endozoochorie (autre que par les oiseaux)	TOPIC	Binaire	Graines consommées et dispersées par des animaux autres que les oiseaux: 0, non; 1, oui
DI_g	Autochorie and barochorie	TOPIC	Binaire	Graines dispersées par gravité ou sans mode de dispersion apparent: 0, non; 1, oui
DI_hd	Anthropochorie	TOPIC	Binaire	Graines dispersées par l'humain, de manière intentionnelle ou non: 0, non; 1, oui
DI_w_short	Anémochorie (courte échelle)	TOPIC	Binaire	Herbacées dont les graines sont dispersées par le vent mais ne possédant pas de structure de vol, ou possédant de telles structure mais étant relativement inefficaces: 0, non; 1, oui
DI_w_long	Anémochorie (large échelle)	TOPIC	Binaire	Espèces d'arbre dispersées par le vent, ainsi qu'espèces herbacées possédant des structures de vol efficaces ou de très petites dispersules: 0, non; 1, oui
DI_zz	Exozoochorie	TOPIC	Binaire	Transport externe par des animaux autres que les fourmis: 0, non; 1, oui
ldmc	Teneur en matière sèche des feuilles	Mesure in situ	Continue	Masse sèche d'une feuille (incluant le pétiole), divisée par sa masse fraîche (saturée en eau) (mg×g ⁻¹)
lnc	Teneur en azote des feuilles	Mesure in situ	Continue	Quantité totale d'azote par unité de masse sèche (mg×g ⁻¹)
RSD_05	Profondeur racinaire (0-5cm)	TOPIC et mesures in situ	Binaire	Une majorité des racines fines se trouvent entre 0-5 cm de profondeur dans le sol: 0, non; 1, oui
RSD_510	Profondeur racinaire (5-10cm)	TOPIC et mesures in situ	Binaire	Une majorité des racines fines se trouvent entre 5-10 cm de profondeur dans le sol: 0, non; 1, oui
RSD_1020	Profondeur racinaire (10-20cm)	TOPIC et mesures in situ	Binaire	Une majorité des racines fines se trouvent entre 10-20 cm de profondeur dans le sol: 0, non; 1, oui
RSD_2040	Profondeur racinaire (20-40cm)	TOPIC et mesures in situ	Binaire	Une majorité des racines fines se trouvent entre 20-40 cm de profondeur dans le sol: 0, non; 1, oui

Code	Trait	Source des données	Type	Encodage et unités de mesure
RSD_40	Profondeur racinaire (>40cm)	TOPIC et mesures in situ	Binaire	Une majorité des racines fines se trouvent en dessous de 40 cm de profondeur dans le sol: 0, non; 1, oui
RARC_F	Système racinaire diffus	TOPIC	Binaire	Système racinaire est fin et fortement ramifié, s'étendant dans toutes les directions: 0, non; 1, oui
RARC_P	Racine pivotante	TOPIC	Binaire	Les racines pénètre le sol de manière perpendiculaire et sont dominées par une ou quelques racines de fort diamètre: 0, non; 1, oui
RARC_T	Système racinaire rampant	TOPIC	Binaire	Les racines s'étendent de manière parallèle au sol, restant à une profondeur stable et formant des racines fines à interval: 0, non; 1, oui
PER_1	Cycle de vie annuel	TOPIC	Binaire	Espèce complète son cycle de vie en un an ou moins: 0, non; 1, oui
PER_2	Cycle de vie biennuel	TOPIC	Binaire	Espèce complète son cycle de vie en plus d'un an et en moins de deux ans: 0, non; 1, oui
FPH_sp	Floraison printanière	TOPIC	Binaire	La floraison à lieu entre avril et juin (pour les fougères, correspond au moment de dispersion des spores): 0, non; 1, oui
RA_g	Géophyte	TOPIC	Binaire	Les bourgeons végétatifs passent l'hiver sous la surface du sol: 0, non; 1, oui
RA_h	Hémicryptophyte	TOPIC	Binaire	Les bourgeons végétatifs passent l'hiver à la surface du sol: 0, non; 1, oui
USO	Organe de stockage sous-terrain	TOPIC	Binaire	Espèce dépend d'organe de stockages sous-terrains charnus comme les bulbes, cornes, rhizomes et tubercules: 0, non; 1, oui
SDPER	Persistence des graines	TOPIC	Ordinale	Les graines peuvent restées viables dans la banque de graine pendant (1) un an ou moins, (2) un à cinq ans, ou (3) plus de cinq ans
DI_w	Anémochorie	TOPIC	Binaire	Les graines sont dispersées par le vent: 0, non; 1, oui
LE_ord	Extension latérale	TOPIC	Ordinale	Extension latérale (0) absente ou limitée, (1) compacte, (2) intermédiaire, (3) extensive
sla	Aire foliaire spécifique	Mesure in situ	Continue	Surface d'une feuille, divisée par son poids sec (cm ² g ⁻¹)
HGT	Hauteur maximale	TOPIC	Continue	Distance la plus courte entre la limite supérieure des structures photosynthétiques principales d'une plante et le sol (cm)
PFO	Persistence des feuilles	TOPIC	Binaire	Feuillage persistant ou senescant de manière incomplète à travers l'hiver: 0, non; 1, oui
POL_a	Pollinisation abiotique	TOPIC	Binaire	Pollinisation par des vecteurs abiotique comme l'eau et le vent: 0, non; 1, oui
POL_b	Pollinisation biotique	TOPIC	Binaire	Pollinisation par des vecteurs biotiques comme les insectes: 0, non; 1, oui

Table D.6 Traits fonctionnels des espèces étudiées

Table D.6 Traits fonctionnels des espèces étudiées. Valeurs moyennes utilisées pour chaque espèce présente dans les inventaires de végétation (Table D.3) pour chacun des traits utilisés aux chapitres 3 et 4. La définition et les unités de chaque trait sont fournies dans la Table D. Le nom scientifique complet de chaque espèce et son code sont fournis dans la Table D.1

true_code	SDPRO	SDWT	DI_an	DI_bi	DI_ex	DI_ez	DI_g	DI_hd	DI_w_short	DI_w_long	DI_zz
ABIBAL	2	130301	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abies.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
ACEGIN	NA	36737	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA	1	NA
ACENEG	2	24227	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ACENIG	2	15500	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ACEPEN	2	26810	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ACEPLA	NA	5820	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Acer.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
ACERUB	2	53143	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ACESAC	2	17082	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ACESACX	2	3550	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Actaea.sp.	NA	NA	NA	1	NA	1	NA	NA	NA	NA	NA
ACTPAC	NA	121380	NA	1	NA	1	NA	NA	NA	NA	NA
ACTRUB	1	162719	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ADIPED	2	NA	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AGEALT	NA	5995204	0	0	0	0	0	0	0	1	0
AGRSTR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1
ALLPET	2	426630	0	0	1	0	0	1	0	0	1
ALLTRI	0	61712	1	0	0	1	1	0	0	0	0
Amelanchier.sp.	NA	176770	0	1	1	0	0	0	0	0	0
AMPBRA	1	32742	0	1	1	1	0	0	0	0	0
ANEACU	1	303356	1	0	0	0	0	0	1	0	0
ANTSYL	2	262467	0	0	0	0	0	1	1	0	1
ARANUD	1	178241	0	1	0	1	0	0	0	0	0
ARARAC	NA	773125	0	1	0	1	0	0	0	0	0
ARCMIN	2	128405	0	0	0	0	0	0	0	0	1
ARITRI	0	32258	0	0	0	1	0	0	0	0	0
ASACAN	1	162944	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Aster.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA	NA
ATHFIL	2	100000000	0	0	1	0	0	0	0	1	0
ATHTHE	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
BERTHU	1	57837	0	1	0	1	0	0	0	0	0
BETALL	2	1094233	0	0	0	0	0	0	0	1	0
BETPOP	NA	9380000	0	0	0	0	0	0	0	1	0
BRAERE	NA	152523	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Campanula.sp.	1	11512839	0	0	0	0	1	1	1	0	1
CAMRAP	NA	5882353	0	0	0	0	1	1	1	0	1
CARARC	1	NA	0	0	0	1	0	0	0	0	0
CARCAR	NA	57913	0	1	0	1	0	0	0	1	0
CARCOR	2	342	0	1	0	1	1	0	0	0	0
CARDIP	0	NA	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Carex.sp.	1	1660549	NA	NA	NA	NA	1	NA	1	NA	1
CARHIR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA	1	NA	NA
CAROVA	2	220	0	1	0	1	1	0	0	0	0
CARPLA	NA	432152	0	0	0	1	1	0	1	0	1
CARRAD	NA	745894	0	0	0	0	1	0	1	0	1
CAUGIG	0	5527	0	0	0	1	0	0	1	0	0

true_code	SDPRO	SDWT	DI_an	DI_bi	DI_ex	DI_ez	DI_g	DI_hd	DI_w_short	DI_w_long	DI_zz
CAUTHA	0	5527	0	0	0	1	0	0	1	0	0
CELOCC	2	94800	0	1	0	1	1	0	0	0	0
CELOBB	NA	NA	NA	NA	1	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CEPOCC	NA	275393	0	0	0	0	0	0	1	0	1
CHEMAJ	NA	1333333	0	1	0	0	1	1	0	0	1
Circaea.sp.	1	750796	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Cirsium.sp.	2	417133	1	1	0	0	0	1	0	1	1
CLACAR	2	NA	1	0	1	0	0	0	0	0	0
CONMAJ	0	51462	0	0	0	1	0	0	0	0	0
CORALT	1	18379	0	1	0	0	0	0	0	0	0
CORCOR	2	1205	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Cornus.sp.	NA	NA	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Crataegus.sp.	NA	64084	NA	1	NA	1	1	NA	NA	NA	NA
CYSBUL	2	NA	0	0	1	0	0	0	0	1	0
DENPUN	2	NA	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Dicentra.sp.	1	737707	1	0	0	0	0	0	0	0	0
DIRPAL	NA	NA	0	0	0	1	0	0	0	0	0
DRYGOL	2	NA	0	0	1	0	0	0	0	1	0
DRYMAR	2	10000000	0	0	1	0	0	0	0	1	0
DRYSPI	2	10000000	0	0	0	0	0	0	0	1	0
EPIHEL	2	743411299	0	0	0	0	0	0	0	1	0
EPIVIR	2	NA	0	0	0	0	0	0	0	1	0
EQUARV	2	100000000	0	0	1	0	0	0	0	1	0
ERIANN	2	33333333	0	0	0	0	0	0	1	0	0
ERYAME	0	131944	1	0	0	0	0	0	0	0	0
FAGGRA	2	4032	0	1	0	1	1	0	0	0	1
FRAALN	2	48544	0	0	0	0	0	1	0	0	0
FRAAME	2	23873	0	0	0	0	0	0	0	1	0
FRANIG	2	22761	0	0	0	0	0	0	0	1	0
FRAPEN	2	34943	0	0	0	0	0	0	0	1	0
FRAVIR	2	2492427	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Fraxinus.sp.	2	27827	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Galium.sp.	1	1175033	1	1	0	1	0	1	0	0	1
GALTRI	1	1240695	0	0	0	1	0	0	0	0	1
GEUALE	2	738969	1	0	0	0	0	0	0	0	1
GEUCAN	2	999517	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Geum.sp.	2	1059314	1	0	0	0	0	0	0	0	1
HIESCA	NA	2985074	0	0	0	0	0	1	0	1	0
HUPLUC	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA	NA
HYDVIR	0	100268	0	0	0	0	1	0	0	0	0
HYSPAT	NA	245282,4	NA	NA	NA	NA	1	NA	1	NA	1
IMPCAP	0	135631	0	0	1	0	0	0	0	0	0
IMPPAR	NA	NA	0	0	1	0	0	0	0	0	0
INC	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Fern	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_For	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Gram	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Shrib	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Tree	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
JUGNIG	2	179	0	0	0	1	1	0	0	0	0
LAPCAN	NA	440101	0	0	0	0	1	0	0	0	0
LEOCAR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1
Lonicera.sp.	2	422084	0	1	0	1	0	1	0	0	0
LONMOR	NA	NA	NA	1	NA	1	NA	1	NA	NA	NA
LONTAT	2	332020	0	1	0	1	0	1	0	0	0
LYCOBS	NA	NA	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Lycopodium.sp.	2	NA	0	0	0	0	0	0	1	0	0
LYSCIL	NA	999939	0	0	0	0	1	0	0	0	0
LYSPUN	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

true_code	SDPRO	SDWT	DI_an	DI_bi	DI_ex	DI_ez	DI_g	DI_hd	DI_w_short	DI_w_long	DI_zz
MAICAN	1	110216	0	0	0	1	0	0	0	0	0
MAIRAC	0	29515	0	1	0	1	0	0	0	0	0
MALPRU	NA	45950	NA	NA	NA	1	1	1	NA	NA	NA
MATSTR	2	10000000	0	0	1	0	0	0	0	1	0
MEDVIR	0	188679	0	0	0	1	0	0	0	0	0
MENCAN	NA	18568	0	1	0	0	0	1	0	0	0
MILEFF	NA	1415174	0	0	0	0	1	0	0	0	0
MITREP	2	431241	0	1	0	1	0	0	0	0	0
MONTRO	2	231267345	0	0	0	0	1	0	1	0	0
Morus.sp.	NA	639000	0	1	0	1	1	1	0	0	0
OCLACU	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
ONOSEN	NA	82274000	0	0	1	0	0	0	0	1	0
ORYASP	1	166577	0	0	0	0	1	0	0	0	0
ORYRAC	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA	1	NA	NA
OSMCIN	NA	NA	NA	NA	1	NA	NA	NA	NA	1	NA
OSMOCLA	NA	89755	0	0	0	0	0	0	0	0	1
OSMREG	2	10000000	0	0	1	0	0	0	0	1	0
OSMUCLA	2	NA	0	0	1	0	0	0	0	1	0
OSTVIR	2	60534	0	1	0	0	0	0	1	0	0
Oxalis.sp.	NA	4196849	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
OXASTR	1	5057899	0	0	1	0	1	0	0	0	0
PANQUI	NA	NA	0	0	0	1	0	0	0	0	0
PARQUI	NA	40090	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Parthenocissus.sp.	NA	40090	0	1	0	0	0	0	0	0	0
PHRLEP	1	164548	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Picea.sp.	2	573490	0	0	0	1	0	1	0	1	0
PLAMAJ	2	4931626	0	1	0	1	0	1	0	0	1
POLACR	NA	NA	0	0	1	0	0	0	0	1	0
POLPUB	1	42297	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Polygonatum.sp.	1	32111	NA	1	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
POPDEL	2	937000	0	0	0	0	0	0	0	1	0
POPGRA	2	6105000	0	0	0	0	0	0	0	1	0
POPTRE	2	7238900	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Populus.sp.	2	4880426	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Prenanthes.sp.	NA	725204	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
PRUAME	NA	1918	NA	1	NA	1	1	NA	NA	NA	NA
PRUNIG	NA	10700	0	1	0	1	1	0	0	0	0
Prunus.sp.	NA	10700	NA	1	NA	1	1	NA	NA	NA	NA
PRUSER	2	11026	0	1	0	1	1	0	0	0	0
PRUVIR	1	10194	0	1	0	1	1	0	0	0	0
PTEAQU	2	10000000	0	0	1	0	0	0	0	0	0
PYRELL	2	55000000	0	0	0	0	0	0	0	1	0
QUEALB	2	282	0	1	0	1	1	0	1	0	0
QUEMAC	2	165	0	1	0	1	1	0	1	0	0
Quercus.sp.	NA	648	0	1	0	1	1	1	1	0	0
QUERUB	2	276	0	1	0	1	1	1	1	0	0
RAMCAT	2	40855	0	1	0	1	1	1	0	0	0
REYJAP	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA	NA
RHURAD	1	67114	0	1	0	1	0	0	0	0	0
RIBCYN	NA	483333	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Ribes.sp.	NA	1404500	0	1	0	1	1	0	0	0	0
RIBGLA	1	11494253	0	0	0	1	0	0	0	0	0
RIBRUB	2	243605,3593	NA	1	NA	1	NA	NA	NA	NA	NA
RIBTRI	1	392750	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Rosa.sp.	1	105662	0	1	0	1	0	0	0	0	0
RUBALL	NA	577600	0	1	0	1	0	0	0	0	0
RUBDAL	NA	NA	NA	1	NA	1	NA	NA	NA	NA	NA
RUBIDA	2	582465	0	1	0	1	0	0	0	0	0
RUBODO	2	1072910	0	1	0	1	0	0	0	0	0

true_code	SDPRO	SDWT	DI_an	DI_bi	DI_ex	DI_ez	DI_g	DI_hd	DI_w_short	DI_w_long	DI_zz
RUBPUB	1	366666	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Rubus.sp.	NA	559929	0	1	0	1	0	0	0	0	0
RUMOBT	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA	1	NA	NA
SAMRAC	2	416667	0	1	0	1	0	0	0	0	0
SANCAN	1	94249	1	0	0	0	0	0	0	0	0
SANICAN	NA	186289	0	0	0	0	0	0	0	0	1
SMIHER	2	27083	0	1	0	0	0	0	0	0	0
SOLCAE	NA	2745344	NA	1	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
SOLDUL	1	641166	0	1	0	0	0	1	0	0	0
SOLFLE	1	2262995	0	0	0	0	0	0	0	1	0
SOLGIG	2	5538488	0	0	0	0	0	0	0	1	0
SOLHIS	NA	NA	NA	1	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
SOLPUB	NA	NA	NA	1	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
SOLRUG	2	7124096	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Sorbus.sp.	2	195468	NA	1	NA	1	NA	NA	NA	NA	NA
SORDEC	NA	115622	0	1	0	0	0	0	0	0	0
SORHYB	NA	NA	NA	1	NA	1	NA	NA	NA	NA	NA
STATRI	NA	20624	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Streptopus.sp.	1	277620	0	1	0	1	0	0	0	0	0
STRLAN	1	175131,3485	0	0	0	1	0	0	0	0	0
SYMCOR	2	4464180	0	0	0	0	0	0	0	1	0
SYMLAN	NA	6142506	0	0	0	0	0	0	0	1	0
SYMLAT	NA	4861125	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Symphiotrichum.sp.	NA	4704045	0	0	0	0	0	0	0	1	0
SYMRAE	NA	16891891,89	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
Taraxacum.sp.	2	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
TAROFF	2	2894652	0	0	0	0	0	0	0	1	0
TAXCAN	0	28365	0	1	0	0	0	0	1	0	0
THADIO	2	448464	0	0	0	0	1	0	0	0	1
THENOV	NA	2921127	0	0	1	0	0	0	0	1	0
TIACOR	1	NA	0	0	0	0	1	0	0	0	0
TILAME	2	14369	0	1	0	0	0	0	0	0	0
TILCOR	2	30429	0	1	0	1	0	1	0	1	0
TRIBOR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
TRIERE	1	351239	1	0	0	1	0	0	0	0	0
TRIGRA	0	154926	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Trillium.sp.	NA	241750	1	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
TRIUND	2	219083	1	0	0	0	0	0	0	0	0
TSUCAN	2	467011	0	0	0	1	0	0	0	1	0
ULMAME	2	167778	0	1	0	1	1	0	0	1	0
ULMRUB	NA	93856	0	0	0	1	1	0	0	1	0
Ulmus.sp.	NA	138740	0	1	0	1	1	0	0	1	0
UVUGRA	0	140944	1	0	0	0	0	0	0	0	0
VALOFF	NA	1010264	0	0	0	0	0	0	1	0	0
VEROFF	NA	NA	1	0	0	1	0	0	0	0	0
VERSTR	NA	903672	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
VIBCAS	2	60800	0	1	0	0	0	0	0	0	0
VIBLAN	2	25300	0	1	0	0	0	0	0	0	0
VIBLEN	NA	16147	0	1	0	0	0	0	0	0	0
VIBX	NA	NA	NA	1	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
VIOCAN	1	909091	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Viola.sp.	NA	1067103	1	0	1	0	0	0	0	0	0
VIOMAC	1	NA	1	0	1	0	0	0	0	0	0
VIOPUB	1	543989	1	0	1	0	1	0	0	0	0
VIOSOR	1	905651	1	0	1	0	0	0	0	0	0
VITRIP	2	41974	0	1	0	1	0	0	0	0	0
ZANAME	2	77033	0	1	0	1	0	0	0	0	0
ZIZAUR	NA	355014	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

true code	ldmc	Inc	RSD 05	RSD 510	RSD 1020	RSD 2040	RSD 40
ABIBAL	283,2352941	NA	0	0	0	0	1
Abies.sp.	283,2352941	NA	NA	NA	NA	NA	NA
ACEGIN	327,615894	NA	NA	NA	NA	NA	NA
ACENEG	244,1906405	30,24125862	0	0	0	0	1
ACENIG	344,5882073	24,12127495	NA	NA	NA	NA	NA
ACEPEN	197,4682237	27,34764576	NA	NA	NA	NA	NA
ACEPLA	266,2591759	28,37428055	0	0	0	1	0
Acer.sp.	328,6739167	24,91531431	NA	NA	NA	NA	NA
ACERUB	387,5040392	20,39832179	0	0	0	1	NA
ACESAC	386,5547389	21,06898349	0	0	0	0	NA
ACESACX	373,6067596	22,37550545	0	0	0	0	NA
Actaea.sp.	170,0850973	31,16560478	0	1	0	0	NA
ACTPAC	161,2626341	37,18946457	1	0	0	0	NA
ACTRUB	181,9855996	29,65690517	NA	NA	NA	NA	NA
ADIPEd	262,9383035	33,28160858	0	0	1	0	NA
AGEALT	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
AGRSTR	177,4918449	29,64259338	NA	NA	NA	NA	NA
ALLPET	102,8545403	47,33720525	NA	NA	NA	NA	NA
ALLTRI	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Amelanchier.sp.	331,2637053	26,37280179	0	0	0	0	NA
AMPBRA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
ANEACU	219,6229147	19,60228462	NA	NA	NA	NA	NA
ANTSYL	94,49211423	36,14151669	0	1	0	0	NA
ARANUD	238,4021173	26,04577364	1	1	0	0	NA
ARARAC	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
ARCMIN	52,33745298	39,05511856	0	1	1	1	NA
ARITRI	74,1953076	32,55333424	0	1	0	0	NA
ASACAN	116,7988747	29,39888878	NA	NA	NA	NA	NA
Aster.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
ATHFIL	155,0610579	30,52312813	1	0	0	0	NA
ATHTHE	127,1678682	40,76016998	1	1	0	0	NA
BERTHU	178,1541067	NA	NA	NA	NA	NA	NA
BETALL	249,5121951	26,80905342	0	0	0	0	NA
BETPOP	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
BRAERE	355,1724138	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Campanula.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CAMRAP	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CARARC	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CARCAR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CARCOR	380,8001181	24,68073654	0	0	0	0	NA
CARDIP	111,6250669	54,46713066	1	0	0	0	NA
Carex.sp.	260,4565553	20,45555859	NA	NA	NA	NA	NA
CARHIR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CAROVA	NA	NA	0	0	0	0	NA
CARPLA	210,6575713	22,66484285	NA	NA	NA	NA	NA
CARRAD	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CAUGIG	193,3332562	31,02884324	1	1	0	0	NA
CAUTHA	171,2826336	33,73324394	NA	NA	NA	NA	NA
CELOCC	182,5044723	38,30729675	0	0	0	0	NA
CELOBB	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CEPOCC	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CHEMAJ	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Circaea.sp.	128,5687286	29,55779886	1	0	0	0	NA
Cirsium.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CLACAR	59,2518486	49,76284409	1	0	0	0	NA
CONMAJ	171,830202	27,09696198	NA	NA	NA	NA	NA
CORALT	209,4711068	24,41848574	NA	NA	NA	NA	NA

true code	ldmc	lnc	RSD 05	RSD 510	RSD 1020	RSD 2040	RSD 40
CORCOR	293,7463864	26,21247292	0	0	0	0	NA
Cornus.sp.	209,4711068	24,41848574	NA	NA	NA	NA	NA
Crataegus.sp.	315,4609485	24,28527928	NA	NA	NA	NA	NA
CYSBUL	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
DENPUN	NA	NA	1	0	0	0	NA
Dicentra.sp.	103,0335212	39,24233437	NA	NA	NA	NA	NA
DIRPAL	204,6987342	NA	NA	NA	NA	NA	NA
DRYGOL	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
DRYMAR	248,1641102	25,14909172	NA	NA	NA	NA	NA
DRYSPI	229,5985377	32,3795475	1	1	0	0	NA
EPIHEL	122,4325514	42,47323303	0	1	0	0	NA
EPIVIR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
EQUARV	NA	NA	0	0	0	0	NA
ERIANN	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
ERYAME	108,9364586	33,68236097	0	1	1	0	NA
FAGGRA	403,0243888	25,20939016	0	0	0	0	NA
FRAALN	199,7455749	38,19281496	NA	NA	NA	NA	NA
FRAAME	339,0328272	25,43155018	0	0	0	0	NA
FRANIG	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
FRAPEN	357,9472871	18,91278935	0	0	0	0	NA
FRAVIR	195,5868545	33,62450409	1	0	0	0	NA
Fraxinus.sp.	341,7348929	24,50029864	0	0	0	0	NA
Galium.sp.	136,1111111	NA	1	0	0	0	NA
GALTRI	136,1111111	NA	1	0	0	0	NA
GEUALE	192,1136435	33,14155006	NA	NA	NA	NA	NA
GEUCAN	178,8602941	NA	0	0	1	0	NA
Geum.sp.	187,6958604	33,14155006	1	0	0	0	NA
HIESCA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
HUPLUC	NA	NA	1	1	0	0	NA
HYDVIR	123,5116697	31,1131073	1	0	0	0	NA
HYSPAT	201,7241379	35,02136612	NA	NA	NA	NA	NA
IMPCAP	100,4720322	NA	1	0	0	0	NA
IMPPAR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Fern	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Forb	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Gram	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Shrub	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Tree	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
JUGNIG	NA	NA	0	0	0	0	NA
LAPCAN	133,1001927	48,24096871	NA	NA	NA	NA	NA
LEOCAR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Lonicera.sp.	283,0492926	26,19888742	0	1	1	0	NA
LONMOR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
LONTAT	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
LYCOBS	NA	NA	0	1	0	0	NA
Lycopodium.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
LYSCIL	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
LYSPUN	136,1324814	25,85301971	NA	NA	NA	NA	NA
MAICAN	163,7610538	26,40427181	1	0	0	0	NA
MAIRAC	166,8626311	25,37259626	1	1	0	0	NA
MALPRU	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
MATSTR	147,5330381	31,81116104	0	1	1	0	NA
MEDVIR	121,0393258	29,64603806	1	0	0	0	NA
MENCAN	174,2201361	39,94200993	NA	NA	NA	NA	NA
MILEFF	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
MITREP	292,8333182	20,90030289	1	0	0	0	NA

true code	ldmc	Inc	RSD 05	RSD 510	RSD 1020	RSD 2040	RSD 40
MONTRO	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Morus.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
OCLACU	NA	NA	1	1	0	0	NA
ONOSEN	NA	NA	1	1	0	0	NA
ORYASP	245,1803037	24,46646691	1	0	0	0	NA
ORYRAC	196,1643836	NA	NA	NA	NA	NA	NA
OSMCIN	NA	NA	0	1	1	0	NA
OSMOCLA	145,8445157	27,7203083	NA	NA	NA	NA	NA
OSMREG	NA	NA	1	0	0	0	NA
OSMUCLA	156,9552415	NA	0	1	0	0	NA
OSTVIR	422,2497643	25,54775937	0	0	0	0	NA
Oxalis.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
OXASTR	NA	NA	1	0	0	0	NA
PANQUI	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
PARQUI	155,8661467	41,169487	0	0	1	0	NA
Parthenocissus.sp.	150,8855903	32,58731869	0	0	1	0	NA
PHRLEP	125,7621371	37,11734581	1	0	0	0	NA
Picea.sp.	NA	NA	0	0	0	0	NA
PLAMAJ	NA	NA	0	0	0	0	NA
POLACR	243,6242614	22,45239544	1	0	0	0	NA
POLPUB	152,0227564	29,67943907	1	0	0	0	NA
Polygonatum.sp.	152,0227564	29,67943907	NA	NA	NA	NA	NA
POPDEL	296,6945222	26,90127427	0	0	0	0	NA
POPGRA	345,0197628	25,08346748	0	0	0	0	NA
POPTRE	NA	NA	0	0	0	0	NA
Populus.sp.	302,7351773	26,67404842	NA	NA	NA	NA	NA
Prenanthes.sp.	NA	NA	1	0	0	0	NA
PRUAME	304,3360663	25,65762329	NA	NA	NA	NA	NA
PRUNIG	210,7759931	26,37134361	NA	NA	NA	NA	NA
Prunus.sp.	279,2065024	24,72048671	NA	NA	NA	NA	NA
PRUSER	276,7503891	27,85219498	0	0	0	0	NA
PRUVIR	282,6178222	23,56395507	0	0	0	0	NA
PTEAQU	NA	NA	1	1	0	0	NA
PYRELL	224,9496774	26,04244105	1	1	0	0	NA
QUEALB	NA	NA	0	0	0	0	NA
QUEMAC	NA	NA	0	0	0	0	NA
Quercus.sp.	393,8100738	31,24916744	NA	NA	NA	NA	NA
QUERUB	393,8100738	31,24916744	0	0	0	0	NA
RAMCAT	223,0751339	36,82556343	0	0	0	0	NA
REYJAP	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
RHURAD	240,184143	28,95369148	1	0	0	0	NA
RIBCYN	205,0776936	25,17366437	NA	NA	NA	NA	NA
Ribes.sp.	204,987453	24,80535138	NA	NA	NA	NA	NA
RIBGLA	NA	NA	0	0	0	1	NA
RIBRUB	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
RIBTRI	197,2099885	30,21440697	0	0	0	1	NA
Rosa.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
RUBALL	NA	NA	0	0	0	0	NA
RUBDAL	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
RUBIDA	189,525887	37,02029419	0	0	0	1	NA
RUBODO	165,5450659	29,57639249	NA	NA	NA	NA	NA
RUBPUB	NA	NA	1	0	0	0	NA
Rubus.sp.	191,9350045	29,58575994	NA	NA	NA	NA	NA
RUMOBT	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
SAMRAC	317,8390805	32,65523148	NA	NA	NA	NA	NA
SANCAN	103,1147326	25,3360302	1	0	0	0	NA
SANICAN	145,3862044	31,43464756	NA	NA	NA	NA	NA

true code	ldmc	lnc	RSD 05	RSD 510	RSD 1020	RSD 2040	RSD 40
SMIHER	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
SOLCAE	NA	NA	0	0	0	1	NA
SOLDUL	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
SOLFLE	189,5580693	26,70132107	1	0	0	0	NA
SOLGIG	NA	NA	0	0	0	0	NA
SOLHIS	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
SOLPUB	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
SOLRUG	NA	NA	0	0	0	1	NA
Sorbus.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
SORDEC	NA	NA	0	0	0	0	NA
SORHYB	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
STATRI	155,7997047	47,91767883	NA	NA	NA	NA	NA
Streptopus.sp.	74,01349843	26,84532928	NA	NA	NA	NA	NA
STRLAN	74,01349843	26,84532928	1	1	0	0	NA
SYMCOR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
SYMLAN	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
SYMLAT	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Symphiotrichum.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
SYMRAC	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Taraxacum.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
TAROFF	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
TAXCAN	374,4493392	NA	0	0	0	0	NA
THADIO	211,7851351	28,28825474	NA	NA	NA	NA	NA
THENOV	192,3314607	33,84947968	1	0	0	0	NA
TIACOR	NA	NA	1	1	0	0	NA
TILAME	350,0974565	30,56996727	0	0	0	0	NA
TILCOR	224,3147208	35,32909012	0	0	0	0	NA
TRIBOR	NA	NA	1	0	0	0	NA
TRIERE	102,3244302	31,67632532	1	1	0	0	NA
TRIGRA	100,0284485	27,39414964	1	1	0	0	NA
Trillium.sp.	100,5343626	28,34574424	NA	NA	NA	NA	NA
TRIUND	NA	NA	1	1	0	0	NA
TSUCAN	NA	NA	0	0	0	0	NA
ULMAME	321,3653179	26,92251244	0	0	0	0	NA
ULMRUB	389,8510242	20,76892471	NA	NA	NA	NA	NA
Ulmus.sp.	326,4345429	27,06550344	0	0	0	0	NA
UVUGRA	185,2002833	34,85862255	1	0	0	0	NA
VALOFF	NA	NA	1	0	0	0	NA
VEROFF	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
VERSTR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
VIBCAS	NA	NA	0	0	0	1	NA
VIBLAN	219,2135299	21,49055099	0	0	0	1	NA
VIBLEN	197,8266448	26,10508442	NA	NA	NA	NA	NA
VIBX	201,661507	22,9689767	NA	NA	NA	NA	NA
VIOCAN	134,8587455	40,63178253	NA	NA	NA	NA	NA
Viola.sp.	120,6526754	32,0774092	NA	NA	NA	NA	NA
VIOMAC	NA	NA	0	0	1	0	NA
VIOPUB	134,5947443	26,68819618	0	0	1	0	NA
VIOSOR	113,7870296	29,69931602	0	0	1	0	NA
VITRIP	163,1231134	31,96212832	0	0	1	0	NA
ZANAME	254,7449052	42,2025776	NA	NA	NA	NA	NA
ZIZAUR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

true_code	RARC_F	RARC_P	RARC_T	PER_1	PER_2	FPH_sp	RA_g	RA_h	USO	SDPER	DI_w	LE_ord
ABIBAL	1	0	0	0	0	1	0	0	0	4	0	2
Abies.sp.	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
ACEGIN	NA	NA	NA	0	0	1	NA	NA	0	NA	1	NA
ACENEG	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
ACENIG	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2
ACEPEN	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	2
ACEPLA	NA	NA	NA	0	0	1	NA	NA	0	1	0	1
Acer.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	NA	NA	NA	NA	1	NA
ACERUB	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1
ACESAC	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2
ACESACX	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2
Actaea.sp.	1	0	0	0	0	NA	NA	NA	1	1	NA	0
ACTPAC	1	0	0	0	0	NA	1	0	1	NA	NA	0
ACTRUB	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	1
ADIPED	1	0	0	0	0	0	1	0	NA	1	0	3
AGEALT	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	3	1	NA
AGRSTR	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
ALLPET	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0
ALLTRI	NA	NA	NA	0	0	1	1	0	1	2	0	1
Amelanchier.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	NA	3	0	NA
AMPBRA	NA	NA	NA	1	0	NA	0	1	NA	1	0	NA
ANEACU	1	0	0	0	0	1	0	1	NA	NA	1	1
ANTSYL	0	1	0	1	1	1	0	1	0	2	1	1
ARANUD	0	0	1	0	0	1	1	1	1	2	0	3
ARARAC	NA	NA	NA	0	0	1	0	1	1	2	0	NA
ARCMIN	0	1	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0
ARITRI	1	0	0	0	0	1	1	0	1	3	0	1
ASACAN	1	0	1	0	0	1	1	1	NA	2	0	2
Aster.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	0	0	1	NA	NA	1	NA
ATHFIL	1	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	NA
ATHTHE	NA	NA	NA	0	0	NA	0	1	NA	2	1	2
BERTHU	0	0	0	0	0	1	1	0	NA	1	0	3
BETALL	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0
BETPOP	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	0	3	1	1
BRAERE	NA	NA	NA	0	0	0	0	1	NA	3	0	NA
Campanula.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0	1	NA	NA	1	NA
CAMRAP	NA	NA	NA	0	0	0	NA	NA	NA	1	1	NA
CARARC	NA	NA	NA	0	0	1	0	1	0	3	0	1
CARCAR	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	NA
CARCOR	0	1	0	0	0	1	0	0	1	3	0	2
CARDIP	NA	NA	NA	0	0	1	1	0	NA	NA	1	NA
Carex.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	1	1	0	NA	1	NA
CARHIR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	0	NA	NA	1	NA
CAROVA	0	1	0	0	0	1	0	0	0	3	0	1
CARPLA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0	1	NA	4	1	NA
CARRAD	NA	NA	NA	0	0	1	0	1	NA	3	1	1
CAUGIG	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1
CAUTHA	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1
CELOCC	NA	NA	NA	0	0	NA	0	0	0	2	0	1
CELOBB	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA	NA	NA
CEPOCC	NA	NA	NA	0	0	0	0	0	NA	3	1	0
CHEMAJ	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	3	0	NA
Circaea.sp.	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	3
Cirsium.sp.	0	0	0	0	1	0	1	1	1	3	1	NA
CLACAR	NA	NA	NA	0	0	1	1	0	1	NA	0	NA
CONMAJ	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	2
CORALT	1	0	0	0	0	1	0	0	NA	1	0	3

true_code	RARC_F	RARC_P	RARC_T	PER_1	PER_2	FPH_sp	RA_g	RA_h	USO	SDPER	DI_w	LE_ord
CORCOR	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1
Cornus.sp.	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0	NA
Crataegus.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	NA	1	NA	NA
CYSBUL	NA	NA	NA	0	0	0	0	1	NA	NA	1	NA
DENPUN	1	0	0	NA	NA	0	0	1	0	1	1	NA
Dicentra.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	1	0	1	2	0	NA
DIRPAL	1	0	0	0	0	1	0	0	NA	1	0	NA
DRYGOL	NA	NA	NA	0	0	1	0	1	NA	1	1	3
DRYMAR	1	0	0	0	0	0	0	1	NA	2	1	3
DRYSPI	1	0	0	0	0	NA	1	0	NA	1	1	3
EPIHEL	0	0	0	0	0	0	1	0	1	3	1	3
EPIVIR	NA	NA	NA	0	0	0	1	0	1	NA	1	NA
EQUARV	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	3
ERIANN	NA	NA	NA	1	0	0	0	0	0	2	1	0
ERYAME	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	3
FAGGRA	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
FRAALN	NA	NA	NA	0	0	1	NA	NA	NA	2	0	1
FRAAME	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1
FRANIG	1	0	0	0	0	1	0	0	0	3	1	1
FRAPEN	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1
FRAVIR	1	0	1	0	0	1	0	1	0	3	0	3
Fraxinus.sp.	1	1	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1
Galium.sp.	0	0	0	1	0	1	0	1	0	NA	0	NA
GALTRI	NA	NA	NA	0	0	0	0	1	0	2	0	1
GEUALE	NA	NA	NA	0	0	1	0	1	NA	2	0	1
GEUCAN	NA	NA	NA	0	0	1	0	1	NA	3	0	NA
Geum.sp.	1	0	0	0	0	1	0	1	NA	3	0	1
HIESCA	NA	NA	NA	0	0	0	0	1	1	NA	1	NA
HUPLUC	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
HYDVIR	0	0	1	0	0	1	0	1	NA	2	0	2
HYSPAT	NA	NA	NA	0	0	0	0	1	NA	NA	1	NA
IMPCAP	NA	NA	NA	1	0	0	0	1	0	2	0	0
IMPPAR	NA	NA	NA	1	0	NA	0	0	NA	NA	0	NA
INC	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Fern	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Forb	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Gram	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Shrub	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Tree	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
JUGNIG	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	NA
LAPCAN	NA	NA	NA	0	0	0	1	0	1	1	0	NA
LEOCAR	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Lonicera.sp.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	NA
LONMOR	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
LONTAT	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	NA	1	0	2
LYCOBS	NA	NA	NA	0	0	0	0	0	NA	1	1	3
Lycopodium.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	0	1	1	3
LYSCIL	NA	NA	NA	0	0	0	0	1	NA	2	0	NA
LYSPUN	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
MAICAN	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	3
MAIRAC	0	0	1	0	0	1	1	0	NA	1	0	2
MALPRU	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
MATSTR	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	3
MEDVIR	NA	NA	NA	0	0	1	1	0	1	2	0	2
MENCAN	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	NA	NA	0	NA
MILEFF	NA	NA	NA	0	0	0	0	1	NA	NA	0	NA
MITREP	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2	0	3

true_code	RARC_F	RARC_P	RARC_T	PER_1	PER_2	FPH_sp	RA_g	RA_h	USO	SDPER	DI_w	LE_ord
MONTRO	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	1
Morus.sp.	NA	NA	NA	0	0	NA	0	0	NA	3	0	NA
OCLACU	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
ONOSEN	1	0	0	0	0	0	1	0	NA	1	1	3
ORYASP	1	0	0	0	0	1	1	0	1	NA	0	1
ORYRAC	NA	NA	NA	0	0	1	1	0	NA	NA	1	NA
OSMCIN	NA	NA	NA	0	0	1	1	0	1	NA	1	2
OSMOCLA	NA	NA	NA	0	0	1	0	1	1	2	0	0
OSMREG	1	0	0	0	0	1	1	0	NA	1	1	1
OSMUCLA	1	0	0	0	0	0	1	0	NA	1	1	1
OSTVIR	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
Oxalis.sp.	1	0	0	0	0	0	1	1	NA	NA	NA	NA
OXASTR	0	0	1	0	0	0	1	0	NA	2	0	NA
PANQUI	0	1	0	0	0	1	1	0	1	NA	0	NA
PARQUI	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
Parthenocissus.sp.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
PHRLEP	0	1	0	0	0	0	0	1	0	NA	0	NA
Picea.sp.	1	0	0	0	0	1	0	0	0	NA	1	2
PLAMAJ	0	1	0	0	0	1	0	1	0	3	0	1
POLACR	1	0	0	0	0	0	0	1	NA	1	1	2
POLPUB	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	2
Polygonatum.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	1	0	1	NA	NA	NA
POPDEL	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1
POPGRA	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	3
POPTRE	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	3
Populus.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	NA	1	1	NA
Prenanthes.sp.	NA	NA	NA	0	0	0	0	1	1	2	1	0
PRUAME	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	0	NA	NA	3
PRUNIG	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	0	3	0	3
Prunus.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	0	NA	NA	NA
PRUSER	1	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	1
PRUVIR	1	1	0	0	0	1	0	0	0	3	0	3
PTEAQU	0	1	1	0	0	0	1	0	1	3	0	3
PYRELL	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	3
QUEALB	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
QUEMAC	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	NA
Quercus.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	1	1	1	NA
QUERUB	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	2
RAMCAT	1	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	1
REYJAP	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
RHURAD	1	0	1	0	0	0	0	0	NA	3	0	3
RIBCYN	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	0	3	0	NA
Ribes.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	0	3	0	NA
RIBGLA	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	0	NA	0	3
RIBRUB	NA	NA	NA	0	0	NA	0	0	0	NA	NA	NA
RIBTRI	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	0	2	0	3
Rosa.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	NA	NA	NA	3	0	NA
RUBALL	0	1	0	0	0	0	0	1	1	3	0	2
RUBDAL	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0	1	NA	NA	NA	NA
RUBIDA	NA	NA	NA	0	0	1	0	1	0	3	0	3
RUBODO	1	0	0	0	0	0	0	1	NA	3	0	3
RUBPUB	NA	NA	NA	0	0	1	0	1	0	3	0	3
Rubus.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	0	1	NA	NA	0	NA
RUMOBT	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
SAMRAC	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	3
SANCAN	1	0	1	0	0	1	1	0	NA	2	0	NA
SANICAN	NA	NA	NA	0	1	0	0	1	1	1	0	NA

true_code	RARC_F	RARC_P	RARC_T	PER_1	PER_2	FPH_sp	RA_g	RA_h	USO	SDPER	DI_w	LE_ord
SMIHER	NA	NA	NA	0	0	1	0	1	1	NA	0	NA
SOLCAE	NA	NA	NA	0	0	1	0	1	1	2	1	1
SOLDUL	1	0	0	0	0	1	0	1	NA	1	0	NA
SOLFLE	1	0	0	0	0	1	0	1	NA	2	1	2
SOLGIG	NA	NA	NA	0	0	0	0	1	NA	2	1	NA
SOLHIS	NA	NA	NA	0	0	0	0	1	NA	NA	1	NA
SOLPUB	NA	NA	NA	0	0	NA	0	1	NA	NA	1	NA
SOLRUG	NA	NA	NA	0	0	0	0	1	0	2	1	NA
Sorbus.sp.	NA	NA	NA	0	0	NA	0	0	0	NA	NA	NA
SORDEC	NA	NA	NA	0	0	0	NA	NA	0	NA	0	NA
SORHYB	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0	NA	NA	NA
STATRI	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	NA	2	1	NA
Streptopus.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	1	0	NA	1	0	NA
STRLAN	NA	NA	NA	0	0	1	1	0	0	1	0	2
SYMCOR	0	1	0	0	0	0	0	1	NA	1	1	3
SYMLAN	NA	NA	NA	0	1	NA	NA	NA	NA	2	1	NA
SYMLAT	NA	NA	NA	0	0	NA	0	1	NA	NA	1	NA
Symphiotrichum.sp.	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
SYMRAC	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	NA	NA	1	NA
Taraxacum.sp.	0	1	0	0	1	NA	0	1	1	NA	1	NA
TAROFF	NA	NA	NA	0	1	1	0	1	1	3	1	1
TAXCAN	1	0	0	0	0	1	0	0	NA	3	1	3
THADIO	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	NA
THENOV	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	3
TIACOR	NA	NA	NA	0	0	1	0	1	0	NA	0	NA
TILAME	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1
TILCOR	NA	NA	NA	0	0	0	NA	NA	NA	1	1	3
TRIBOR	NA	NA	NA	0	0	NA	1	0	NA	NA	NA	2
TRIERE	NA	NA	NA	0	0	1	1	0	1	1	0	1
TRIGRA	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	2
Trillium.sp.	NA	NA	NA	0	0	1	1	0	1	NA	NA	NA
TRIUND	NA	NA	NA	0	0	1	1	0	1	1	0	NA
TSUCAN	1	0	0	0	0	1	0	0	NA	1	1	0
ULMAME	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	2
ULMRUB	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	2
Ulmus.sp.	1	1	0	0	0	1	0	0	NA	1	1	2
UVUGRA	1	0	0	0	0	1	1	0	NA	1	0	3
VALOFF	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	NA
VEROFF	NA	NA	NA	0	0	1	0	0	0	2	0	NA
VERSTR	NA	NA	NA	0	0	NA	0	1	NA	NA	NA	NA
VIBCAS	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
VIBLAN	NA	NA	NA	0	0	NA	0	0	0	2	0	2
VIBLEN	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	NA
VIBX	NA	NA	NA	0	0	NA	NA	NA	0	NA	NA	NA
VIOCAN	1	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	2
Viola.sp.	1	0	0	NA	NA	1	0	1	0	2	0	NA
VIOMAC	1	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	2
VIOPUB	1	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	2
VIOSOR	1	0	0	1	0	1	0	1	0	2	0	2
VITRIP	1	0	0	0	0	0	0	0	NA	1	0	2
ZANAME	1	0	0	0	0	1	0	0	NA	2	0	3
ZIZAUR	0	1	0	0	0	0	0	1	1	NA	NA	NA

true code	sla	HGT	PFO	POL a	POL b
ABIBAL	148,1933057	2209	1	1	0
Abies.sp.	148,1933057	NA	1	1	0
ACEGIN	362,0510018	NA	0	NA	NA
ACENEG	257,0753998	2000	0	1	1
ACENIG	181,1155297	3450	0	1	1
ACEPEN	565,382236	1000	0	1	1
ACEPLA	272,1483601	3000	0	0	1
Acer.sp.	266,3568904	NA	0	1	1
ACERUB	178,5282523	2500	0	1	1
ACESAC	247,8100295	3750	0	1	1
ACESACX	170,2667581	3000	0	1	1
Actaea.sp.	485,2574412	NA	0	NA	NA
ACTPAC	535,2819604	40	0	NA	NA
ACTRUB	455,4282177	60	0	NA	NA
ADIPED	690,5748808	50	0	0	0
AGEALT	NA	NA	NA	NA	NA
AGRSTR	589,6190233	NA	NA	0	1
ALLPET	922,6353719	127	0	0	1
ALLTRI	NA	40	0	0	1
Amelanchier.sp.	346,9924685	820	0	0	1
AMPBRA	NA	250	NA	1	0
ANEACU	249,7980486	20	1	0	1
ANTSYL	941,0265486	NA	NA	0	1
ARANUD	522,8222738	48	0	0	1
ARARAC	NA	200	0	NA	NA
ARCMIN	611,5417678	150	1	0	1
ARITRI	635,9789251	100	0	0	1
ASACAN	370,0843986	18	0	0	0
Aster.sp.	NA	116	0	1	1
ATHFIL	734,8664848	132	0	0	0
ATHTHE	753,2415318	95	0	0	0
BERTHU	554,1825095	200	0	0	1
BETALL	295,2220475	2750	0	1	0
BETPOP	NA	1000	0	1	0
BRAERE	492,2859165	101	NA	NA	NA
Campanula.sp.	NA	60	NA	NA	NA
CAMRAP	NA	NA	NA	0	1
CARARC	NA	100	0	1	0
CARCAR	NA	1000	0	1	0
CARCOR	212,7352851	3850	0	1	0
CARDIP	459,5942713	35	0	NA	NA
Carex.sp.	331,5370969	NA	0	1	0
CARHIR	NA	NA	NA	NA	NA
CAROVA	NA	3550	0	1	0
CARPLA	341,8925134	NA	NA	NA	NA
CARRAD	NA	NA	NA	NA	NA
CAUGIG	552,7782903	NA	NA	NA	NA
CAUTHA	632,8324305	100	0	0	1
CELOCC	530,8754179	2400	0	1	0
CELOBR	NA	NA	NA	NA	NA
CEPOCC	NA	300	NA	NA	NA
CHEMAJ	NA	NA	NA	0	1
Circaea.sp.	748,6407167	20	0	0	1
Cirsium.sp.	NA	147	0	0	1
CLACAR	572,3788687	30	0	NA	NA
CONMAJ	306,5711341	30	NA	0	1
CORALT	488,9743942	800	0	0	1

true code	sla	HGT	PFO	POL a	POL b
CORCOR	392,3594422	300	0	1	0
Cornus.sp.	488,9743942	NA	0	NA	NA
Crataegus.sp.	310,423436	750	0	NA	NA
CYSBUL	NA	35	0	0	0
DENPUN	NA	50	0	0	0
Dicentra.sp.	566,6881574	25	0	0	1
DIRPAL	537,3023929	200	0	1	0
DRYGOL	NA	150	0	0	0
DRYMAR	310,8525543	60	1	0	0
DRYSPI	429,4347207	50	1	0	0
EPIHEL	538,3317801	60	0	0	1
EPIVIR	NA	60	0	NA	NA
EQUARV	NA	48	0	1	0
ERIANN	NA	100	0	0	0
ERYAME	285,1532113	20	0	0	1
FAGGRA	219,0004632	2250	0	1	0
FRAALN	597,5383429	500	0	0	1
FRAAME	240,5999395	3000	0	1	0
FRANIG	NA	2000	0	1	0
FRAPEN	192,3803743	2500	0	1	0
FRAVIR	268,2259285	15	1	0	1
Fraxinus.sp.	233,7114302	2500	0	1	0
Galium.sp.	699,3839139	69	0	0	1
GALTRI	699,3839139	60	0	0	1
GEUALE	487,6375563	150	0	0	1
GEUCAN	408,3139514	100	0	0	1
Geum.sp.	461,1963547	NA	1	0	1
HIESCA	NA	120	0	NA	NA
HUPLUC	NA	NA	NA	NA	NA
HYDVIR	509,2914513	80	0	1	0
HYSPAT	448,7738041	NA	NA	NA	NA
IMPCAP	1200,129988	100	0	0	1
IMPPAR	NA	NA	NA	NA	NA
INC	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Fern	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Forb	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Gram	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Shrub	NA	NA	NA	NA	NA
INC_Tree	NA	NA	NA	NA	NA
JUGNIG	NA	3500	0	1	0
LAPCAN	834,3662784	120	0	NA	NA
LEOCAR	NA	NA	NA	NA	NA
Lonicera.sp.	392,8108528	239	0	0	1
LONMOR	NA	NA	0	NA	NA
LONTAT	NA	300	0	0	1
LYCOBS	NA	25	1	0	0
Lycopodium.sp.	NA	30	1	0	0
LYSCIL	NA	120	0	0	1
LYSPUN	462,8514056	NA	NA	NA	NA
MAICAN	376,0755949	22	0	0	1
MAIRAC	365,277534	90	0	0	0
MALPRU	NA	NA	NA	NA	NA
MATSTR	1824,659289	175	0	0	0
MEDVIR	619,0321977	90	0	0	0
MENCAN	736,3461342	400	0	NA	NA
MILEFF	NA	170	NA	1	0
MITREP	213,7663243	20	1	0	1
MONTRO	NA	30	0	0	1
Morus.sp.	NA	1750	0	NA	NA

true_code	sla	HGT	PFO	POL a	POL b
OCLACU	NA	NA	NA	NA	NA
ONOSEN	NA	150	0	0	0
ORYASP	426,0591675	50	1	1	0
ORYRAC	643,048749	NA	NA	NA	NA
OSMCIN	NA	NA	0	0	0
OSMOCLA	767,4986242	100	0	0	0
OSMREG	NA	300	0	0	0
OSMUCLA	617,7427596	200	0	0	0
OSTVIR	198,7337239	1500	0	1	0
Oxalis.sp.	NA	NA	0	NA	NA
OXASTR	NA	25	0	0	1
PANQUI	NA	200	0	0	1
PARQUI	493,6914548	1500	0	0	1
Parthenocissus.sp.	598,9819312	NA	0	0	1
PHRLEP	820,0837831	100	0	NA	NA
Picea.sp.	NA	3248	1	1	0
PLAMAJ	NA	60	0	1	0
POLACR	210,461395	40	1	0	0
POLPUB	545,907322	90	0	0	0
Polygonatum.sp.	545,907322	145	0	NA	NA
POPDEL	143,2799241	3500	0	1	0
POPGRA	192,8795024	2750	0	1	0
POPTRE	NA	2346	0	1	0
Populus.sp.	149,4798714	2869	0	1	0
Prenanthes.sp.	NA	NA	0	NA	NA
PRUAME	344,9253405	NA	0	NA	NA
PRUNIG	476,2024847	300	0	NA	NA
Prunus.sp.	367,9741366	1201	0	NA	NA
PRUSER	352,4027283	2300	0	0	1
PRUVIR	367,9614029	900	0	0	1
PTEAQU	NA	160	0	0	0
PYRELL	299,9266239	25	1	0	1
QUEALB	NA	2000	0	1	0
QUEMAC	NA	2250	0	1	0
Quercus.sp.	153,3691378	2290	0	1	0
QUERUB	153,3691378	3000	0	1	0
RAMCAT	471,8856095	800	0	0	1
REYJAP	NA	NA	NA	0	1
RHURAD	511,9517769	100	0	0	1
RIBCYN	435,5180949	150	0	NA	NA
Ribes.sp.	457,5700193	139	0	0	1
RIBGLA	NA	100	0	NA	NA
RIBRUB	NA	150	0	NA	NA
RIBTRI	438,2597569	126	0	0	1
Rosa.sp.	NA	142	NA	0	1
RUBALL	NA	200	0	0	1
RUBDAL	NA	NA	0	NA	NA
RUBIDA	653,6725014	212	0	0	1
RUBODO	660,1915562	150	0	0	1
RUBPUB	NA	50	0	0	1
Rubus.sp.	625,4231335	116	1	0	1
RUMOBT	NA	NA	NA	NA	NA
SAMRAC	534,5477172	400	0	0	1
SANCAN	473,5059215	30	0	0	1
SANICAN	574,7913779	137	NA	NA	NA
SMIHER	NA	500	0	NA	NA
SOLCAE	NA	95	0	0	1
SOLDUL	NA	300	0	0	1
SOLFLE	456,1900266	95	0	0	1

true code	sla	HGT	PFO	POL a	POL b
SOLGIG	NA	300	0	0	1
SOLHIS	NA	NA	0	NA	NA
SOLPUB	NA	NA	0	NA	NA
SOLRUG	NA	150	0	0	1
Sorbus.sp.	NA	1014	NA	0	1
SORDEC	NA	2328	NA	NA	NA
SORHYB	NA	NA	NA	NA	NA
STATRI	698,106494	500	0	NA	NA
Streptopus.sp.	744,221437	84	0	NA	NA
STRLAN	744,221437	70	0	NA	NA
SYMCOR	NA	100	0	0	1
SYMLAN	NA	NA	0	NA	NA
SYMLAT	NA	150	0	0	1
Symphiotrichum.sp.	NA	NA	0	0	1
SYMRAC	NA	150	0	NA	NA
Taraxacum.sp.	NA	NA	NA	0	1
TAROFF	NA	50	0	0	1
TAXCAN	111,7647059	200	1	1	0
THADIO	862,2710879	60	0	1	0
THENOV	826,0262587	60	0	0	0
TIACOR	NA	20	1	0	1
TILAME	223,873389	2900	0	1	1
TILCOR	471,7065785	1135	0	0	1
TRIBOR	NA	NA	NA	NA	NA
TRIERE	520,4972009	40	0	0	1
TRIGRA	538,3686476	45	0	0	1
Trillium.sp.	537,5753927	48	0	NA	NA
TRIUND	NA	60	0	0	1
TSUCAN	NA	3000	1	1	0
ULMAME	213,9518563	3500	0	1	0
ULMRUB	132,9892571	2833	0	1	0
Ulmus.sp.	204,4369662	2642	0	1	0
UVUGRA	548,6494642	100	0	0	1
VALOFF	NA	150	0	0	1
VEROFF	NA	60	1	0	1
VERSTR	NA	NA	NA	NA	NA
VIBCAS	NA	NA	NA	NA	NA
VIBLAN	447,7991182	NA	NA	NA	NA
VIBLEN	431,9642013	400	0	0	1
VIBX	458,2073502	NA	0	NA	NA
VIOCAN	591,4675768	33	0	0	1
Viola.sp.	580,1994004	28	0	0	1
VIOMAC	NA	15	0	0	1
VIOPUB	538,4104861	38	0	0	1
VIOSOR	473,5852163	14	0	0	1
VITRIP	677,4330873	1500	0	0	1
ZANAME	502,5509658	500	0	0	1
ZIZAUR	NA	100	0	0	1

BIBLIOGRAPHIE

- Agence Parcs Canada. (2000). Intacts pour les générations futures ? Volume II : Une Nouvelle Orientation pour les Parcs Nationaux du Canada (Report no R62-323/2000-1). (Ottawa: Commission sur l'intégrité écologique des parcs nationaux du Canada.).
- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., et Aizen, M. A. (2006). Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: Review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 9, 968-980.
- Alberti, M. (2005). The effects of urban patterns on ecosystem function. *Int. Reg. Sci. Rev.* 28, 168-192.
- Alberti, M. (2008). *Advances in Urban Ecology: Integrating Humans and Ecological Processes in Urban Ecosystems.* (Berlin: Springer Science).
- Alberti, M. (2010). Maintaining ecological integrity and sustaining ecosystem function in urban areas. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 2, 178-184.
- Almas, A. D., et Conway, T. M. (2016). The role of native species in urban forest planning and practice: A case study of Carolinian Canada. *Urban For. Urban Green.* 17, 54-62.
- Andersson, E., Barthel, S., Borgström, S., Colding, J., Elmqvist, T., Folke, C., et Gren, Å. (2014). Reconnecting cities to the biosphere: Stewardship of green infrastructure and urban ecosystem services. *Ambio* 43, 445-453.
- Andreasen, J. K., O'Neill, R. V., Noss, R., et Slosser, N. C. (2001). Considerations for the development of a terrestrial index of ecological integrity. *Ecol. Indic.* 1, 21-35.
- Angermeier, P. L., et Karr, J. R. (1994). Biological Integrity versus Biological Diversity as Policy Directives. *Bioscience* 44, 690-697.
- Aplet, G. H., et Cole, D. (2012). The trouble with naturalness: rethinking park and wilderness goals. *in Beyond Naturalness* Cole, D. et Yung, L., éditeurs. (New York, NY: Island Press). pp.304
- Aronson, M. F. J., Lepczyk, C. A., Evans, K. L., Goddard, M. A., Lerman, S. B., MacIvor, J. S., Nilon, C. H., et Vargo, T. (2017). Biodiversity in the city: key challenges for urban green space management. *Front. Ecol. Environ.* 15, 189-196.
- Aronson, M. F. J., Nilon, C. H., Lepczyk, C. A., Parker, T. S., Warren, P. S., Cilliers, S. S., Goddard, M. A., Hahs, A. K., Herzog, C., Katti, M., *et al.* (2016). Hierarchical filters determine community assembly of urban species pools. *Ecology* 97, 2952-2963.

- Aronson, M. F. J., La Sorte, F. A., Nilon, C. H., Katti, M., Goddard, M. A., Lepczyk, C. A., Warren, P. S., Williams, N. S. G., Cilliers, S., Clarkson, B., *et al.* (2014). A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *281*, 1-8.
- Aubin, I., Cardou, F., Boisvert-Marsh, L., Garnier, E., Strukelj, M. et Munson, A. (2020) Managing data locally to answer questions globally: the role of collaborative science in ecolog. *J Veg. Sci.* [sous presse].
- Aubin, I., Gachet, S., et Messier, C. (2007). How resilient are northern hardwood forests to human disturbance? An evaluation using a plant functional group approach. *Ecoscience* *14*, 259-271.
- Aubin, I., Messier, C., et Bouchard, A. (2008). Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? *Biol. Conserv.* *141*, 2461-2476.
- Aubin, I., Munson, A. D., Cardou, F., Burton, P. J., Isabel, N., Pedlar, J. H., Paquette, A., Taylor, A. R., Delagrangé, S., Kebli, H., *et al.* (2016). Traits to stay, traits to move: a review of functional traits to assess sensitivity and adaptive capacity of temperate and boreal trees to climate change *Env. Rev.* *23*, 1-23.
- Aubin, I., Venier, L., Pearce, J., et Moretti, M. (2013). Can a trait-based multi-taxa approach improve our assessment of forest management impact on biodiversity? *Biodivers. Conserv.* *22*, 2957-2975.
- Bardgett, R. D., Mommer, L., et De Vries, F. T. (2014). Going underground: Root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* *29*, 692-699.
- Belluau, M., et Shipley, B. (2018). Linking hard and soft traits: Physiology, morphology and anatomy interact to determine habitat affinities to soil water availability in herbaceous dicots. *PLoS One* *13*, 1-15.
- Bierwagen, B. G. (2007). Connectivity in urbanizing landscapes: The importance of habitat configuration, urban area size, and dispersal. *Urban Ecosyst.* *10*, 29-42.
- Bohlen, P. P. J., Scheu, S., Hale, C. M., McLean, M. A., Migge, S., Groffman, P. M., et Parkinson, D. (2004). Non-native invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests. *Front. Ecol. Environ.* *2*, 427-435.
- Bolund, P., et Hunhammar, S. (1999). Ecosystem services in urban areas. *Ecol. Econ.* *29*, 293-301.
- Brice, M.-H., Pellerin, S., et Poulin, M. (2016). Environmental filtering and spatial processes in urban riparian forests. *J. Veg. Sci.* *27*, 1-13.
- Brice, M. H., Pellerin, S., et Poulin, M. (2017). Does urbanization lead to taxonomic and functional homogenization in riparian forests? *Divers. Distrib.* *23*, 828-840.

- Burton, M. L., Samuelson, L. J., et Pan, S. (2005). Riparian woody plant diversity and forest structure along an urban-rural gradient. *Urban Ecosyst.* 8, 93-106.
- Buschke, F. T., Botts, E. A., et Sinclair, S. P. (2019). Post-normal conservation science fills the space between research , policy , and implementation. *Conserv. Sci. Pract.*, 1-9.
- De Cáceres, M., Coll, L., Legendre, P., Allen, R. B., Wiser, S. K., Fortin, M.-J., Condit, R., et Hubbell, S. (2019). Trajectory analysis in community ecology. *Ecol. Monogr.* 0, 1-20.
- Cadenasso, M. L., Pickett, S. T. A., et Schwarz, K. (2007). Spatial heterogeneity land in urban cover ecosystems: conceptualizing land cover and a framework for classification. *Front. Ecol. Environ.* 5, 80-88.
- Canty, A., Ripley, B., et Ripley, M. B. (2010). Package ‘boot’: Bootstrap Functions (Originally by Angelo Canty for S).
- Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Duffy, J. E., Wright, J. P., Downing, A. L., Sankaran, M., et Jouseau, C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443, 989-992.
- Caron, M. (2016). Modernizing Mount Royal Park: Montréal’s Jungle in the 1950s. (Mémoire de Maîtrise: Université de Montréal).
- Carreiro, M. M., et Zipperer, W. C. (2011). Co-adapting societal and ecological interactions following large disturbances in urban park woodlands. *Austral Ecol.* 36, 904-915.
- Carson, R. (1962). *Silent Spring*. (United Kingdom: Penguin Books).
- Chapin, F. S., Matson, P. A., et Mooney, H. A. (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. (New York: Springer).
- Chapin, F. S., Walker, B. H., Hobbs, R. J., Hooper, D. U., Lawton, J. H., Sala, O. E., et Tilman, D. (1997). Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science.* 277, 500-504.
- Childers, D. L., Cadenasso, M. L., Morgan Grove, J., Marshall, V., McGrath, B., et Pickett, S. T. A. (2015). An ecology for cities: A transformational nexus of design and ecology to advance climate change resilience and urban sustainability. *Sustainability* 7, 3774-3791.
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession. An analysis of the development of vegetation*. (Washington, D.C.: Carnegie Institution).
- Communauté métropolitaine de Montréal. (2011). Observatoire du Grand Montréal. <http://observatoire.cmm.qc.ca/>.
- Concepción, E. D., Moretti, M., Altermatt, F., Nobis, M. P., et Obrist, M. K. (2015). Impacts of urbanisation on biodiversity: The role of species mobility, degree of specialisation and spatial scale. *Oikos* 124, 1-12.
- Connell, J. H., et Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111, 1119-1144.

- Connolly, J. J., Svendsen, E. S., Fisher, D. R., et Campbell, L. K. (2013). Organizing urban ecosystem services through environmental stewardship governance in New York City. *Landsc. Urban Plan.* *109*, 76-84.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Ter Steege, H., Morgan, H. D., Van Der Heijden, M. G. A., *et al.* (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* *51*, 335-380.
- Costanza, R. (1992). Towards an operational definition of ecosystem health. *in* New goals for environmental management Norton, B. G., Costanza, R., Haskell, B., Faber, M., et Rapport, D. J., éditeurs. (Washington, D.C.: Island Press). pp.279
- Day, S. D., Wiseman, P. E., Dickinson, S. B., et Harris, J. R. (2010). Tree Root Ecology in the Urban Environment and Implications for a Sustainable Rhizosphere. *Arboric. Urban For.* *36*, 193-205.
- Diaz, S., et Cabido, M. (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *J. Veg. Sci.* *8*, 463-474.
- Diaz, S., et Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* *16*, 646-655.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quetier, F., Grigulis, K., et Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc. Natl. Acad. Sci.* *104*, 20684-20689.
- Diaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H. C., Mace, G. M., Donoghue, M. J., Ewers, R. M., Jordano, P., et Pearse, W. D. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecol. Evol.* *3*, 2958-2975.
- Domon, G., et Bouchard, A. (2007). The landscape history of Godmanchester (Quebec, Canada): Two centuries of shifting relationships between anthropic and biophysical factors. *Landsc. Ecol.* *22*, 1201-1214.
- Doyle, M., Malouin, C., et Liss, K. (2013). Toward an Ecosystem Potential Index for Canada (EPIC): A Boreal Case Study. (Ottawa: Environment Canada, Government of Canada).
- Dronova, I. (2019). Landscape beauty: A wicked problem in sustainable ecosystem management? *Sci. Total Environ.* *688*, 584-591.
- 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., et Williams, N. S. G. (2011). Plant traits and extinction in urban areas: A meta-analysis of 11 cities. *Glob. Ecol. Biogeogr.* *20*, 509-519.
- Dupras, J., et Alam, M. (2014). Urban sprawl and ecosystem services: a half century perspective in the Montreal area (Quebec, Canada). *J. Environ. Policy Plan.* *17*, 180-200.

- Elger, A., et Willby, N. J. (2003). Leaf dry matter content as an integrative expression of plant palatability: The case of freshwater macrophytes. *Funct. Ecol.* *17*, 58-65.
- Ellenberg, H., Weber, E.H., Düll, R., Wirth, V. et Werner, W. (2001). Zeigerwerte der Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica XVIII*. Verlag Erich Goltze, Göttingen.
- Enquist, C. A. F., Jackson, S. T., Garfin, G. M., Davis, F. W., Gerber, L. R., Littell, J. A., Tank, J. L., Terando, A. J., Wall, T. U., Halpern, B., *et al.* (2017). Foundations of translational ecology. *Front. Ecol. Environ.* *15*, 541-550.
- Ernstson, H., Leeuw, S. E. Van Der, Redman, C. L., Meffert, D. J., Davis, G., Alfsen, C., et Elmqvist, T. (2010). Urban transitions: On urban resilience and human-dominated ecosystems. *Ambio* *39*, 531-545.
- Faber-Langendoen, D., Hedge, C., Kost, M., Thomas, S., Smart, L., Smyth, R., Drake, J., et Menard, S. a. (2012). Assessment of Wetland Ecosystem Condition across Landscape Regions : A Multi-metric Approach Part A . Ecological Integrity Assessment Overview and Field Study in Michigan and Indiana (Report no. EPA/600/R-12/021a). (Washington, D.C.: United States Environmental Protection Agency, Office of Research and Development).
- Fahrig, L. (2017). Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* *48*, 1-23.
- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Doležal, J., *et al.* (2009). Leaf Traits Capture the Effects of Land Use Changes and Climate on Litter Decomposability of Grasslands across Europe. *Ecology* *90*, 598-611.
- Frey, D. (1975). Biological integrity of water: an historical perspective. *in* The Integrity of Water Ballentine, R. K. et Guarraia, L. J., éditeurs. (Washington, D.C.: United States Environmental Protection Agency). pp.127-139.
- Freyman, W. A., Masters, L. A., et Packard, S. (2016). The Universal Floristic Quality Assessment (FQA) Calculator: An online tool for ecological assessment and monitoring. *Methods Ecol. Evol.* *7*, 380-383.
- Fulton, A. E., et Yansa, C. H. (2019). Characterization of Native American vegetation disturbance in the forests of central New York State, USA during the late 18th century ce. *Veg. Hist. Archaeobot.* <https://doi.org/10.1007/s00334-019-00741-6>
- Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D. C., Sutton-Grier, A. E., Williams, L., et Wright, J. (2016). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 1-18.
- Funtowicz, S., et Ravetz, J. R. (1993). Science for the post-normal age. *Futures*, 739-755.
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E. M.,

- Steffan-dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S. G., *et al.* (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* *282*, 1-8.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellman, A., *et al.* (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* *85*, 2630-2637.
- Garnier, É., et Navas, M.-L. (2013). *Diversité fonctionnelle des Plantes*. (Bruxelles: De Boeck Supérieur).
- Gillet, F., Foucault, B., et Julve, P. (1991). La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea* *46*, 315-340.
- Givnish, T. J. (1987). Comparative Studies of Leaf Form: Assessing the Relative Roles of Selective Pressures and Phylogenetic Constraints. *New Phytol.* *106*, 131-160.
- Godefroid, S., et Koedam, N. (2004a). The impact of forest paths upon adjacent vegetation: Effects of the path surfacing material on the species composition and soil compaction. *Biol. Conserv.* *119*, 405-419.
- Godefroid, S., et Koedam, N. (2004b). Interspecific variation in soil compaction sensitivity among forest floor species. *Biol. Conserv.* *119*, 207-217.
- Gómez-Baggethun, E., et Barton, D. N. (2013). Classifying and valuing ecosystem services for urban planning. *Ecol. Econ.* *86*, 235-245.
- Goodell, L., et Faber-Langendoen, D. (2007). Development of stand structural stage indices to characterize forest condition in Upstate New York. *For. Ecol. Manage.* *249*, 158-170.
- Goodness, J. (2018). Urban landscaping choices and people's selection of plant traits in Cape Town, South Africa. *Environ. Sci. Policy* *85*, 182-192.
- Goodness, J., Andersson, E., Anderson, P. M. L., et Elmqvist, T. (2016). Exploring the links between functional traits and cultural ecosystem services to enhance urban ecosystem management. *Ecol. Indic.* *70*, 597-605.
- Grime, J. P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* *250*, 26-31.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in PLans and its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *Am. Nat.* *111*, 1169-1194.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* *86*, 902-910.
- Grime, J. P. P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J. G. G., Cornelissen, J. H. C. H. C., Rorison, I. H. H., Hendry, G. A. F. A. F., Ashenden, T. W. W., Askew, A. P. P., Band, S. R. R., *et al.* (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* *79*, 259-281.

- Grimm, N. B., Grove, J. M., Pickett, S. T. A., et Redman, C. L. (2000). Integrated Approaches to Long-Term Studies of Urban Ecological Systems * The Conceptual Basis for Studying Urban Ecological Systems. *Bioscience* 50, 571-584.
- Grimm, N. B., Pickett, S. T. A., Hale, R. L., et Cadenasso, M. L. (2016). Does the ecological concept of disturbance have utility in urban social-ecological-technological systems? *Ecosyst. Heal. Sustain.* 3, 1-25.
- Gross, N., Robson, T. M., Lavorel, S., Albert, C., Le Bagousse-Pinguet, Y., et Guillemain, R. (2008). Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytol.* 180, 652-662.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., *et al.* (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* 1, 1-10.
- Hahs, A. K., et McDonnell, M. J. (2006). Selecting independent measures to quantify Melbourne's urban-rural gradient. *Landsc. Urban Plan.* 78, 435-448.
- Hansen, R., et Pauleit, S. (2014). From multifunctionality to multiple ecosystem services? A conceptual framework for multifunctionality in green infrastructure planning for Urban Areas. *Ambio* 43, 516-529.
- Harwell, M. A., Myers, V., Young, T., Bartuska, A., Gassman, N., Gentile, J. H., Harwell, C. C., Appelbaum, S., Barko, J., Causey, B., *et al.* (1999). A framework for an ecosystem integrity report card. *Bioscience* 49, 543-556.
- Heberling, J. M., Kichey, T., Decocq, G., et Fridley, J. D. (2015). Plant functional shifts in the invaded range: A test with reciprocal forest invaders of Europe and North America. *Funct. Ecol.*
- Heneghan, L., Rauschenberg, C., Fatemi, F., et Workman, M. (2004). European Buckthorn (*Rhamnus cathartica*) and its Effects on Some Ecosystem Properties in urban woodlands 22, 275-281.
- Hill, M. O., Roy, D. B., et Thompson, K. (2002). Hemeroby, urbanity and ruderality: Bioindicators of disturbance and human impact. *J. Appl. Ecol.* 39, 708-720.
- Hobbs, R. J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J. S., Bridgewater, P., Cramer, V. A., Epstein, P. R., Ewel, J. J., Klink, C. A., Lugo, A. E., *et al.* (2006). Novel ecosystems: Theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 15, 1-7.
- Hobbs, R. J., Higgs, E., et Harris, J. A. (2009). Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends Ecol. Evol.* 24, 599-605.
- Holling, C. S. (1992). Cross-Scale Morphology, Geometry, and Dynamics of Ecosystems. *Ecol. Monogr.* 62, 447-502.
- Honnay, O., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., et Hermy, M. (2005). Forest fragmentation effects on

- patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytol.* *166*, 723-736.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S. I., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., *et al.* (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* *75*, 3-35.
- Hooper, D. U., et Vitousek, P. M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science.* *277*, 1302-1305.
- Hoyle, H., Jorgensen, A., Warren, P., Dunnett, N., et Evans, K. (2017). “Not in their front yard” The opportunities and challenges of introducing perennial urban meadows: A local authority stakeholder perspective. *Urban For. Urban Green.* *25*, 139-149.
- Hutchinson, G. E. (1961). The Paradox of the Plankton. *Am. Nat.* *95*, 137-145.
- Iversen, C. M., McCormack, M. L., Powell, A. S., Blackwood, C. B., Freschet, G. T., Kattge, J., Roumet, C., Stover, D. B., Soudzilovskaia, N. A., Valverde-Barrantes, O. J., *et al.* (2017). A global Fine-Root Ecology Database to address below-ground challenges in plant ecology. *New Phytol.* *215*, 15-26.
- Jaurena, M., Lezama, F., et Cruz, P. (2012). Perennial grasses traits as functional markers of grazing intensity in basaltic grasslands of Uruguay. *Chil. J. Agric. Res.* *72*, 541-549.
- Jax, K. (2005). Function and « functioning » in ecology : what does it mean ? *Oikos* *111*, 641-648.
- Jean, P., Bradley, R. L., Tremblay, J., et Côté, S. D. (2018). Combining near infrared spectra of feces and geostatistics to generate forage nutritional quality maps across landscapes. *Ecol. appl.* *25*, 1630-1639.
- Johnson, A. R. (1988). Diagnostic variables as predictors of ecological risk. *Environ. Manage.* *12*, 515-523.
- Joly, M., Primeau, S., Sager, M., et Bazoge, A. (2008). Guide d'élaboration d'un plan de conservation des milieux humides. Premier édition. (Québec: ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs, Direction du patrimoine écologique et des parcs).
- Juan, S. De, Hewitt, J., Dulce, M., et Thrush, S. (2018). Translating Ecological Integrity terms into operational language to inform societies. *J. Environ. Manage.* *228*, 319-327.
- Karr, J. R. (1996). Ecological integrity and ecological health are not the same. *in* Engineering within ecological constraints Schultz, P., éditeur. (Washington, D.C.: The National Academies Press). pp.97-109.
- Karr, J. R., Fausch, K. D., Angermeier, P. L., Yant, P. R., et Schlosser, I. J. (1986). Assessing biological integrity in running waters a method and its rationale. *Illinois Nat. Hist. Surv.* *5*, 1-28.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby,

- M., Reich, P. B., Wright, I. J., *et al.* (2011). TRY - a global database of plant traits. *Glob. Chang. Biol.* *17*, 2905-2935.
- Keddy, P. a. (1992a). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* *3*, 157-164.
- Keddy, P. A. (1992b). A pragmatic approach to functional ecology. *Funct. Ecol.* *6*, 621-626.
- Keiter, R. B. (2004). Ecological Concepts, Legal Standards, and Public Land Law: An Analysis and Assessment. *Nat. Resour. J.* *44*, 943-988.
- Kendal, D., Williams, N. S. G., et Williams, K. J. H. (2012). A cultivated environment: Exploring the global distribution of plants in gardens, parks and streetscapes. *Urban Ecosyst.* *15*, 637-652.
- 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., *et al.* (2008). The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest European flora. *J. Ecol.* *96*, 1266-1274.
- Knapp, S., Kühn, I., Stolle, J., et Klotz, S. (2010). Changes in the functional composition of a Central European urban flora over three centuries. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* *12*, 235-244.
- Knapp, S., Kühn, I., Wittig, R., Ozinga, W. A., Poschlod, P., et Klotz, S. (2008). Urbanization causes shifts in species' trait state frequencies *80*, 375-388.
- Knight, K. S., Kurylo, J. S., Endress, A. G., Stewart, J. R., et Reich, P. B. (2007). Ecology and ecosystem impacts of common buckthorn (*Rhamnus cathartica*): a review. *Biol. Invasions* *9*, 925-937.
- Konijnendijk, C. C., Ricard, R. M., Kenney, A., et Randrup, T. B. (2006). Defining urban forestry - A comparative perspective of North America and Europe. *Urban For. Urban Green.* *4*, 93-103.
- Kowarik, I. (2011). Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environ. Pollut.* *159*, 1974-1983.
- Kozłowski, T. T. (1999). Soil Compaction and Growth of Woody Plants. *Scand. J. For. Res.* *14*, 596-619.
- LaPaix, R., Freedman, B., et Patriquin, D. (2009). Ground vegetation as an indicator of ecological integrity. *Environ. Rev.* *17*, 249-265.
- Larrère, C. (1997). *Les philosophies de l'environnement.* (Paris: Presses Universitaires de France).
- Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Martin, S., Spain, A., Toutain, F., Barois, I., et Schaefer, R. (1993). A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems -

- Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotropica* 25, 130-150.
- Lavoie, C., Jean, M., Delisle, F., et Létourneau, G. (2003). Exotic plant species of the St Lawrence River wetlands: A spatial and historical analysis. *J. Biogeogr.* 30, 537-549.
- Lavorel, S., et Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545-556.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M. P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., et Douzet, R. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *J. Ecol.* 99, 135-147.
- Lawrence, A., De Vreese, R., Johnston, M., Konijnendijk van den Bosch, C. C., et Sanesi, G. (2013). Urban forest governance: Towards a framework for comparing approaches. *Urban For. Urban Green.* 12, 464-473.
- Legendre, P., et Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. Troisième édition. (Amsterdam: Elsevier).
- Lehvāvirta, S., et Rita, H. (2002). Natural regeneration of trees in urban woodlands. *J. Veg. Sci.* 13, 57-66.
- De Leo, G. A., et Levin, S. (1997). The Multifaceted Aspects of Ecosystem Integrity. *Conserv. Ecol.* 1, 3.
- Leopold, A. (1949). *A Sand County Almanac: with other essays on conservation from Round River*. (New York, NY: Ballantine Books).
- Lindenmayer, D. B., et Fischer, J. (2007). Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends Ecol. Evol.* 22, 127-132.
- Lindhe, A., et Drakenberg, B. (2016). *Forest Integrity Assessment - a simple and user-friendly tool for assessing and monitoring biodiversity conditions in forests and forest remnants*. (Oxford: Proforest, World Wildlife Fund High Conservation Values, Resource Network).
- Lizée, M. H., Mauffrey, J. F., Tatoni, T., et Deschamps-Cottin, M. (2011). Monitoring urban environments on the basis of biological traits. *Ecol. Indic.* 11, 353-361.
- Lopez, B. E., Urban, D., et White, P. S. (2018). Testing the effects of four urbanization filters on forest plant taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecol. Appl.* 28, 2197-2205.
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Pugnaire, F. I., Callaway, R. M., Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., *et al.* (2004). Rethinking Plant Community Theory 107, 433-438.
- Luck, G. W., Smallbone, L. T., et O'Brien, R. (2009). Socio-economics and vegetation change in urban ecosystems: Patterns in space and time 12, 604-620.
- Luo, Y.-H., Cadotte, M. W., Burgess, K. S., Liu, J., Tan, S.-L., Zou, J.-Y., Xu, K., Li, D.-Z., et

- Gao, L.-M. (2019). Greater than the sum of the parts : how the species composition in different forest strata influence ecosystem function. *Ecol. Lett.*, 1-13.
- Major, M. (2011). Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 1a - Plaine du bas Outaouais et de l'archipel de Montréal. (Québec: Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec).
- Manning, P., Van Der Plas, F., Soliveres, S., Allan, E., Maestre, F. T., Mace, G., Whittingham, M. J., et Fischer, M. (2018). Redefining ecosystem multifunctionality. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 427-436.
- Manuel-Navarrete, D., Kay, J. J., et Dolderman, D. (2004). Ecological integrity discourses: Linking ecology with cultural transformation. *Hum. Ecol. Rev.* 11, 215-229.
- Mascaro, J., et Schnitzer, S. A. (2007). *Rhamnus cathartica* L. (Common buckthorn) as an Ecosystem Dominant in Southern Wisconsin Forests. *Northeast. Nat.* 14, 387-402.
- Materechera, S. A., Alston, A. M., Kirby, J. M., et Dexter, A. R. (1992). Influence of root diameter on the penetration of seminal roots into a compacted subsoil. *Plant Soil* 144, 297-303.
- McCune, J. L., et Vellend, M. (2013). Gains in native species promote biotic homogenization over four decades in a human-dominated landscape. *J. Ecol.* 101, 1542-1551.
- McDonnell, M. J. (2011). The History of Urban Ecology An Ecologist's Perspective. *in* Urban Ecology Patterns, Processes, and Applications Niemelä, J., Breuste, J. H., Elmqvist, T., Guntenspergen, G., James, P., McIntyre, N. E., et McDonnell, M. J., éditeurs. (Oxford, U.K.: Oxford University Press). pp.5-13.
- McDonnell, M. J., et Hahs, A. K. (2008). The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: Current status and future directions. *Landsc. Ecol.* 23, 1143-1155.
- McDonnell, M. J., et Hahs, A. K. (2013). The future of urban biodiversity research: Moving beyond the « low-hanging fruit ». *Urban Ecosyst.* 16, 397-409.
- McDonnell, M. J., et Pickett, S. T. A. (1990). Ecosystem Structure and Function along Urban-Rural Gradients : An Unexploited Opportunity for Ecology. *Ecology* 71, 1232-1237.
- McDonnell, M., Pickett, S., Groffman, P., Bohlen, P., Pouyat, R., Zipperer, W., Carreiro, M., et Medley, K. (1997). Ecosystem processes along an urban to rural gradient. *Urban Ecosyst.* 1, 21-36.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., et Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21, 178-185.
- McIntosh, R. P. (1985). *The Background of Ecology*. (Cambridge, U.K.: Cambridge University Press).
- McKenney, D. W., Pedlar, J. H., Yemshanov, D., Barry Lyons, D., Campbell, K. L., et

- Lawrence, K. (2012). Estimates of the potential cost of Emerald ash borer (*Agrilus planipennis* Fairmaire) in Canadian municipalities. *Arboric. Urban For.* *38*, 81-91.
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol. Conserv.* *127*, 247-260.
- McKinney, M. L. (2008). Effects of urbanisation on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosyst.* *11*, 161-176.
- McKinney, M. L., et Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.* *14*, 450-453.
- McPhearson, T., Pickett, S. T. A., Grimm, N. B., Niemelä, J., Alberti, M., Elmqvist, T., Weber, C., Haase, D., Breuste, J., et Qureshi, S. (2016). Advancing Urban Ecology toward a Science of Cities. *Bioscience* *66*, 198-212.
- Meine, C., Soulé, M., et Noss, R. F. (2006). « A mission-driven discipline »: The growth of conservation biology.
- Meiners, S. J., Cadotte, M. W., Fridley, J. D., Pickett, S. T. A., et Walker, L. R. (2015). Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. *Funct. Ecol.* *29*, 154-164.
- Messenger, S. (1986). Alkaline runoff, soil pH and white oak manganese deficiency. *Tree Physiol.* *2*, 317-325.
- Meyer, S. T., Koch, C., et Weisser, W. W. (2015). Towards a standardized Rapid Ecosystem Function Assessment (REFA). *Trends Ecol. Evol.* *30*, 390-397.
- McIntyre, S., Díaz, S., Lavorel, S., et Cramer, W. (1999). Plant functional types and disturbance dynamics—Introduction. *J Veg. Sci.* *10*, 603-608.
- Millenium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis.* (Washington, D.C.: Island Press).
- Miller, P., et Westra, L. (2002). *Just ecological integrity: the ethics of maintaining planetary life.* (Oxford: Rowman & Littlefield).
- Miltner, R. J., White, D., et Yoder, C. (2004). The biotic integrity of streams in urban and suburbanizing landscapes. *Landsc. Urban Plan.* *69*, 87-100.
- Minden, V., et Kleyer, M. (2015). Ecosystem multifunctionality of coastal marshes is determined by key plant traits. *J. Veg. Sci.* *26*, 651-662.
- Morse, N. B., Pellissier, P. A., Cianciola, E. N., Brereton, R. L., Sullivan, M. M., et Nicholas, K. (2014). Novel ecosystems in the Anthropocene : a revision of the novel ecosystem concept for pragmatic applications. *Ecol. Soc.* *19*.
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., et Mason, N. W. H. (2011). Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS One* *6*, e17476.

- Müller, F., et Burkhard, B. (2007). An ecosystem based framework to link landscape structures, functions and services. *in* Multifunctional land use Mander, Ü., Wiggering, H., et Helming, K., éditeurs. (Berlin: Springer). pp.37-63.
- Müller, F., Hoffmann-Kroll, R., et Wiggering, H. (2000). Indicating ecosystem integrity— theoretical concepts and environmental requirements. *Ecol. Modell.* *130*, 13-23.
- Murcia, C., Aronson, J., Kattan, G. H., Moreno-Mateos, D., Dixon, K., et Simberloff, D. (2014). A critique of the « novel ecosystem » concept. *Trends Ecol. Evol.* *29*, 548-553.
- Naeem, S., et Wright, J. P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insormountable problem. *Ecol. Lett.* *6*, 567-579.
- Niemelä, J. (1999). Is there a need for a theory of urban ecology? *Urban Ecosyst.* *3*, 57-65.
- Noble, I. R., et Slatyer, R. O. (1980). The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Oikos* *43*, 5-21.
- Noss, R. (2004). Can urban areas have ecological integrity. *Proceedings, 4th Int. Wildl. Symp.*, 3-8.
- Noss, R. F. (1990). Can We Maintain Biological and Ecological Integrity? *Conserv. Biol.* *4*, 241-243.
- Nowak, D. J. (2012). Contrasting natural regeneration and tree planting in fourteen North American cities. *Urban For. Urban Green.* *11*, 374-382.
- Ode Sang, Å., Knez, I., Gunnarsson, B., et Hedblom, M. (2016). The effects of naturalness, gender, and age on how urban green space is perceived and used. *Urban For. Urban Green.* *18*, 268-276.
- Odum, E. P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science.* *164*, 262-270.
- Ordóñez, C., et Duinker, P. N. (2012). Ecological integrity in urban forests. *Urban Ecosyst.* *15*, 863-877.
- Ordóñez, C., et Duinker, P. N. (2013). An analysis of urban forest management plans in Canada: Implications for urban forest management. *Landsc. Urban Plan.* *116*, 36-47.
- Ordoñez, J. C., Van Bodegom, P. M., Witte, J. P. M., Wright, I. J., Reich, P. B., et Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Glob. Ecol. Biogeogr.* *18*, 137-149.
- Oswald, W. W., Foster, D. R., Shuman, B. N., Chilton, E. S., Doucette, D. L., et Duranleau, D. L. (2020). Conservation implications of limited Native American impacts in pre-contact New England. *Nature Sust.*
- Pakeman, R. J. (2014). Leaf dry matter content predicts herbivore productivity, but its functional diversity is positively related to resilience in grasslands. *PLoS One* *9*, 1-6.

- Pataki, D. E., McCarthy, H. R., Gillespie, T., Jenerette, G. D., et Pincetl, S. (2013). A trait-based ecology of the Los Angeles urban forest. *Ecosphere* 4, 1-20.
- Pauleit, S., et Breuste, J. (2011). Land-Use and Surface-Cover as Urban Ecological Indicators. *in* Urban Ecology: Patterns, Processes and Applications Niemela, J., Breuste, J., Elmqvist, T., Guntenspergen, G. R., James, P., et McIntyre, N. E., éditeurs. (Oxford, U.K.: Oxford University Press).
- Pautasso, M. (2007). Scale dependence of the correlation between human population presence and vertebrate and plant species richness. *Ecol. Lett.* 10, 16-24.
- Pennington, D. N., Hansel, J. R., et Gorchoy, D. L. (2010). Urbanization and riparian forest woody communities : Diversity , composition , and structure within a metropolitan landscape Urbanization and riparian forest woody communities : Diversity , composition , and structure within a metropolitan landscape. *Biol. Conserv.* 143, 182-194.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., *et al.* (2013). New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 23, 167-234.
- Perring, M. P., Audet, P., et Lamb, D. (2014). Novel ecosystems in ecological restoration and rehabilitation: Innovative planning or lowering the bar? *Ecol. Process.* 3, 8.
- Petchey, O. L., et Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9, 741-758.
- Pew Research Center. (2016). A wider ideological gap between more and less educated adults. (Washington, D.C.: Pew Research Center).
- 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., *et al.* (2010). Urban ecological systems: Scientific foundations and a decade of progress. *J. Environ. Manage.* 92, 331-362.
- Pickett, S. T. A., Cadenasso, M. L., Grove, J. M., Nilon, C. H., Pouyat, R. V., Zipperer, W. C., et R. Costanza. (2001). Urban Ecological Systems : Linking Terrestrial Ecological , Physical , and Socioeconomic Components of Metropolitan Areas Introduction : Justification for Urban Ecological Studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32, 127-157.
- Pickett, S. T. A., et McDonnell, M. J. (1993). Human as Components of Ecosystems: A Synthesis. *in* Humans as Components of Ecosystems. (New York, NY: Springer). pp.310-316.
- Pickett, S. T. A., Parker, T. V., et Fiedler, P. L. (1992). The new paradigm in ecology: implications for conservation biology above the species level. *in* Conservation Biology: the theory and practice of nature conservation, preservation, and management Fiedler, P. L. et Jain, S. K., éditeurs. (New York and London: Chapman & Hall). pp.65-88.

- Pickett, S. T. A., et White, P. S. (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. (Orlando, FL: Elsevier).
- Pielke Jr, R. (2007). *The Honest Broker*. (Cambridge, U.K.: Cambridge University Press).
- Pinto, M., Almeida, C., Pereira, A. M., et Silva, M. (2016). Urban Forest Governance: FUTURE—The 100,000 Trees Project in the Porto Metropolitan Area. *in World Sustainability Series*. pp.187-202.
- Poca, M., Vaieretti, M. V., Cingolani, A. M., et Pérez-Harguindeguy, N. (2015). Scaling-up from species to ecosystems: How close can we get to actual decomposition? *Acta Oecologica* 64, 1-9.
- Pouyat, R. V. (1999). Science and environmental policy - making them compatible. *Bioscience* 49, 281-286.
- Pouyat, R. V., et Carreiro, M. M. (2003). Controls on mass loss and nitrogen dynamics of oak leaf litter along an urban-rural land-use gradient. *Oecologia* 135, 288-298.
- Pouyat, R. V., McDonnell, M. J., et Pickett, S. T. A. (1997). Litter decomposition and nitrogen mineralization in oak stands along an urban-rural land use gradient. *Urban Ecosyst.* 1, 117-131.
- Pouyat, R. V., Russell-Anelli, J., Yseilonis, I. D., et Groffman, P. M. (2003). Soil carbon in urban forest ecosystems. *in The Potential of US Forest Soils to Sequester Carbon and Mitigate the Greenhouse Effect* Kimble, J. M., Lal, R., Birdsey, R., et Heath, L. S., éditeurs. (Boca Raton, FL: CRC Press). pp.347-362.
- Quétier, F., Thébault, A., et Lavorel, S. (2007). Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to past and present land use in subalpine grasslands. *Ecol. Monogr.* 77, 32-52.
- Ramalho, C. E., et Hobbs, R. J. (2012). Time for a change: Dynamic urban ecology. *Trends Ecol. Evol.* 27, 179-188.
- Ramalho, C., Laliberté, E. E., Poot, P., et Hobbs, R. J. (2014). Complex effects of fragmentation on remnant woodland plant communities of a rapidly urbanizing biodiversity hotspot. *Ecology* 95, 2466-2478.
- Rapport, D. J., Costanza, R., et McMichael, A. J. (1998). Assessing ecosystem health. *Trends Ecol. Evol.* 13, 397-402.
- Raunkiaer, C., Gilbert-Carter, H., Fausboll, A., et Tansley, A. G. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography*. (Oxford, U.K.: Clarendon Press).
- Reich, P. B., Wright, I. J., et Lusk, C. H. (2007). Predicting leaf physiology from simple and climate attributes: a global GLOPNET analysis. *Ecol. Appl.* 17, 1982-1988.
- Reyer, C. P. O., Brouwers, N., Rammig, A., Brook, B. W., Epila, J., Grant, R. F., Holmgren, M., Langerwisch, F., Leuzinger, S., Lucht, W., *et al.* (2015). Forest resilience and tipping

- points at different spatio-temporal scales: Approaches and challenges. *J. Ecol.* *103*, 5-15.
- Roman, L. A., Pearsall, H., Eisenman, T. S., Conway, T. M., Fahey, R. T., Landry, S., Vogt, J., van Doorn, N. S., Grove, J. M., Locke, D. H., *et al.* (2018). Human and biophysical legacies shape contemporary urban forests: A literature synthesis. *Urban For. Urban Green.* *31*, 157-168.
- Rooney, R. C., et Bayley, S. E. (2012). Development and testing of an index of biotic integrity based on submersed and floating vegetation and its application to assess reclamation wetlands in Alberta's oil sands area, Canada. *Environ. Monit. Assess.* *184*, 749-761.
- Rosbakh, S., Römermann, C., et Poschlod, P. (2015). Specific leaf area correlates with temperature: new evidence of trait variation at the population, species and community levels. *Alp. Bot.* *125*, 79-86.
- Rose, D. C. (2018). Avoiding a Post-truth World: Embracing Post-normal Conservation. *Conserv. Soc.* *16*, 518-524.
- Rousseau, L., Fonte, S. J., Téllez, O., Van Der Hoek, R., et Lavelle, P. (2013). Soil macrofauna as indicators of soil quality and land use impacts in smallholder agroecosystems of western Nicaragua. *Ecol. Indic.* *27*, 71-82.
- Roxburgh, S. H., Shea, K., et Wilson, J. B. (2004). The intermediate disturbance hypothesis: Patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* *85*, 359-371.
- Rudnický, J. L., et McDonnell, M. J. (1989). Forty-Eight Years of Canopy Change in a Hardwood-Hemlock Forest in New York. *Torrey Bot. Soc.* *116*, 52-64.
- Runkle, J. R. (1982). Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* *63*, 1533-1546.
- Sagoff, M. (2005). Do non-Native species threaten the natural environment? *J. Agric. Environ. Ethics* *18*, 215-236.
- Sandbrook, C., Fisher, J. A., Holmes, G., Luque-lora, R., et Keane, A. (2019). The global conservation movement is diverse but not divided. *Nat. Sustain.* *2*.
- Sarewitz, D. (2004). How science makes environmental controversies worse. *Environ. Sci. Policy* *7*, 385-403.
- Sauerwein, M. (2011). Urban soils - characterization, pollution, and relevance in urban ecosystems. *in* *Urban Ecology: Patterns, Processes and Applications* Niemelä, J., éditeur. Oxford Bio. (Oxford, U.K.: Oxford University Press). pp.45-58.
- Schimper, A. F. W. (1908). *Pflanzengeographie auf Physiologischer Grundlage*. (Jena: Gustav Fischer).
- Schlaepfer, M. A., Sax, D. F., et Olden, J. D. (2011). The Potential Conservation Value of Non-Native Species. *Conserv. Biol.* *25*, 428-437.

- Schleicher, A., Biedermann, R., et Kleyer, M. (2011). Dispersal traits determine plant response to habitat connectivity in an urban landscape. *Landsc. Ecol.* 26, 529-540.
- Schlesinger, W. H. (2010). Translational ecology. *Science.* 329, 609.
- Seidl, R., Spies, T. A., Peterson, D. L., Stephens, S. L., et Hicke, J. A. (2016). Searching for resilience: Addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. *J. Appl. Ecol.* 53, 120-129.
- Shipley, B. (2010). From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the assembly of ecological communities. (Cambridge: Cambridge University Press).
- Shipley, B., De Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Laliberté, E., Laughlin, D. C., et Reich, P. B. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180, 923-931.
- Shipley, B., Lechowicz, M. J., Wright, I., et Reich, P. B. (2006). Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87, 535-41.
- Simberloff, D. (1980). A succession of Paradigms in Ecology: Essentialism to Materialism and Probabilism. *Synthese* 43, 3-39.
- Simberloff, D. (2005). Non-native species do threaten the natural environment! *J. Agr. Env. Eth.* 595-607.
- Société des établissements de plein air du Québec. (2014). Programme de suivi de l'intégrité écologique (PSIE). (Québec).
- La Sorte, F. A., Aronson, M. F. J., Williams, N. S. G., Celesti-Gradow, L., Cilliers, S., Clarkson, B. D., Dolan, R. W., Hipp, A., Klotz, S., Kühn, I., *et al.* (2014). Beta diversity of urban floras among European and non-European cities. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 769-779.
- La Sorte, F. A., McKinney, M. L., et Pyšek, P. (2007). Compositional similarity among urban floras within and across continents: Biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange. *Glob. Chang. Biol.* 13, 913-921.
- Southon, G. E., Jorgensen, A., Dunnett, N., Hoyle, H., et Evans, K. L. (2018). Perceived species-richness in urban green spaces: Cues, accuracy and well-being impacts. *Landsc. Urban Plan.* 172, 1-10.
- Su, M., Fath, B. D., et Yang, Z. (2010). Urban ecosystem health assessment: A review. *Sci. Total Environ.* 408, 2425-2434.
- Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin, F. S., Cornelissen, J. H. C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D. U., Jackson, S. T., et Navas, M. L. (2008). Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. *Glob. Chang. Biol.* 14, 1125-1140.
- Sukopp, H. (1998). Urban Ecology — Scientific and Practical Aspects. *in* Urban Ecology. (Berlin: Springer). pp.3-16.

- Tacconi, L. (2011). Developing environmental governance research: The example of forest cover change studies. *Environ. Conserv.* 38, 234-246.
- Tilman, D. (1988). *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities.* (Princeton, NJ: Princeton University Press).
- Tyrväinen, L., Silvennoinen, H., et Kolehmainen, O. (2003). Ecological and aesthetic values in urban forest management. *Urban For. Urban Green.* 1, 135-149.
- Uemura, S. (1994). Patterns of leaf phenology in forest understory. *Can. J. Bot.* 72, 1560-1560.
- United Nations. (2014). *World Urbanization Prospects: The 2014 Revision, Highlights (ST/ESA/SER.A/352).*
- UNU-IAS. (2003). *Defining an Ecosystem Approach to Urban Management and Policy Development.* (Tokyo: United Nations University Institute of Advanced Studies).
- Vallet, J., Daniel, H., Beaujouan, V., Rozé, F., et Pavoine, S. (2010). Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Appl. Veg. Sci.* 13, 412-424.
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M. P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C. K., Harrington, R., Harrison, P. A., Lavorel, S., *et al.* (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodivers. Conserv.* 19, 2921-2947.
- Vellend, M. (2020). The behavioural economics of biodiversity conservation scientists. *Philos. Top. Sous presses.*
- Vickerman, S., et Kagan, J. S. (2014). *Assessing Ecological Integrity Across Jurisdictions and Scales.* (Oregon: Oregon Biodiversity Information Center, U.S. Geological Survey, Defenders of Wildlife & NatureServe).
- Vile, D., Shipley, B., et Garnier, E. (2006). A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology* 87, 504-517.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., et Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892.
- Wallace, K. J., Laughlin, D. C., et Clarkson, B. D. (2017). Exotic weeds and fluctuating microclimate can constrain native plant regeneration in urban forest restoration. *Ecol. Appl.* 27, 1268-1279.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199, 213-227.
- Westoby, M., et Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21, 261-268.
- White, M. a., Nemani, R. R., Thornton, P. E., et Running, S. W. (2002). Satellite Evidence of

Phenological Differences Between Urbanized and Rural Areas of the Eastern United States Deciduous Broadleaf Forest 5, 260-273.

Wicklum, D., et Davies, R. W. (1995). Ecosystem health and integrity? *Can. J. Bot.* 1000, 997-1000.

Wildlife Conservation Society - WCS, et Center for International Earth Information Network - CIESIN - Columbia University. (2005). Last of the Wild Project. (Palisades, NY: NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC)).

Wilhelm, G., et Ladd, D. (1988). Natural Area Assessment in the Chicago Region. *Trans. 53rd North Am. Wildl. Nat. Resour. Conf.*, 361-375.

Williams, N. S. G., Hahs, A. K., et Vesk, P. A. (2015). Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 17, 78-86.

Williams, N. S. G., Morgan, J. W., McDonnell, M. J., et Mccarthy, M. A. (2005). Plant traits and local extinctions in natural grasslands along an urban-rural gradient. *J. Ecol.* 93, 1203-1213.

Williams, N. S. G., Schwartz, M. W., Vesk, P. A., McCarthy, M. A., Hahs, A. K., Clemants, S. E., Corlett, R. T., Duncan, R. P., Norton, B. A., Thompson, K., *et al.* (2009). A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *J. Ecol.* 97, 4-9.

Williams, P. A., et Karandiuk, C. (2017). Planning for and implementing an emerald ash borer-induced forest restoration program in municipal woodlands in Oakville, Ontario. *Proc. 20th Cent. Hardwood For. Conf.*, 248-256.

Woodley, S. (1993). Monitoring and Measuring Ecosystem Integrity in Canadian National Parks. *in Ecological Integrity and the Management of Ecosystems.* (Boca Raton, FL: CRC Press). pp.155-176.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 12, 821-827.

Wu, J. (2014). Urban ecology and sustainability: The state-of-the-science and future directions. *Landsc. Urban Plan.* 125, 209-221.

Wurtzebach, Z., et Schultz, C. (2016). Measuring Ecological Integrity: History, Practical Applications, and Research Opportunities. *Bioscience* 66, 446-457.

Zanne, A. E., Oberle, B., Dunham, K. M., Milo, A. M., Walton, M. L., et Young, D. F. (2015). A deteriorating state of affairs: How endogenous and exogenous factors determine plant decay rates. *J. Ecol.* 103, 1421-1431.

Zipperer, W. (2002). Species composition and structure of regenerated and remnant forest patches within an urban landscape. *Urban Ecosyst.* 6, 271-290.

